

ACTA BIOLOGICA DEBRECINA

**ADIUVANTIBUS
GY. LAKATOS, I. MÉSZÁROS, A.S. NAGY, K. PECSENYE
I. PÓCSI, M. SIPICZKI ET B. TÓTHMÉRÉSZ**

**REDIGIT
B. TÓTHMÉRÉSZ**

**SUPPLEMENTUM
OECOLOGICA HUNGARICA
FASC. 23, 2010**

**ADIUVANTIBUS
L. GALLÉ, J. MAJER, T. SIMON
ET B. TÓTHMÉRÉSZ**

**REDIGIT
GY. DÉVAI**

DEBRECEN, HUNGARIA

Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.

This periodical is a publication
of the Institute of Biology and Ecology,
University of Debrecen, Hungary.
For information concerning other
publications of the University,
including exchange possibilities,
please contact the Exchange Section
of the University Library,
H-4010 Debrecen, Hungary.

**RED. TECHN.
G. MATUS ET I. MÉSZÁROS**

This supplement-series is
published under the auspices
of three departments (Dept. of Applied Ecology,
Dept. of Ecology, Dept. of Hydrobiology)
of the University of Debrecen and
the Hungarian Ecological Society.
It is destined to yield a
selection from the results
of ecological studies made
at the Hungarian universities of sciences
(Eötvös Loránd University, Budapest;
University of Szeged;
University of Pécs
and University of Debrecen)
and the Hungarian Ecological Society
in the form of thematic collections
of essays and papers.
For information concerning
this series, including exchange
possibilities, please contact
the Department of Hydrobiology,
University of Debrecen,
H-4010 Debrecen,
P.O. Box 57, Hungary
(Fax: 36-52-431-148).

**RED. TECHN.
I. GRIGORSZKY, M. MISKOLCZI ET A.S. NAGY**

Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 23, 2010

**HIDROBIOLÓGIAI
MONOGRÁFIÁK
2. KÖTET**

Szerkesztik:

DÉVAI GYÖRGY és NAGY SÁNDOR ALEX

**HYDROBIOLOGICAL
MONOGRAPHS
VOLUME 2**

Edited by

GY. DÉVAI and A.S. NAGY

DEBRECEN, 2010

**Ez a sorozat a
DEBRECENI EGYETEM HIDROBIOLÓGIAI TANSZÉKE
(Debrecen)
és a
MAGYAR ÖKOLÓGUSOK TUDOMÁNYOS EGYESÜLETE
(Szeged)
közös kiadványa.**

Minden jog fenntartva.

A folyóirat egyetlen részét sem szabad a kiadó előzetes írásbeli hozzájárulása nélkül idegen nyelvre lefordítani, sokszorosító rendszerekben tárolni vagy továbbadni, ill. bármilyen formában vagy eszközzel másolni és terjeszteni.

**This series
issued jointly by the
DEPARTMENT OF HYDROBIOLOGY, UNIVERSITY OF
DEBRECEN
(Debrecen, Hungary)
and the
HUNGARIAN ECOLOGICAL SOCIETY
(Szeged, Hungary).**

All rights reserved.

No part of this journal may be translated, stored or transmitted in a retrieval system and reproduced or spreaded in any form or by any means without the prior written permission of the Publishers.

HU ISSN 0236-8684

Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 23, 2010

**A BALATON HALFAUNÁJA:
A HALÁLLOMÁNY ÖSSZETÉTELE,
AZ EGYES HALFAJOK ÉLETKÖRÜLMÉNYEI ÉS A
HALÁLLOMÁNY KORSZERŰ HASZNOSÍTÁSÁNAK
FELTÉTELRENDSZERE**

SPECZIÁR ANDRÁS

**FISH FAUNA OF LAKE BALATON:
STOCK COMPOSITION,
LIVING CONDITIONS OF FISH AND
DIRECTIVES OF THE MODERN UTILIZATION
OF THE FISH STOCK**

A. SPECZIÁR

DEBRECEN, 2010

**A folyóiratnak ez a füzete
a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszéke
(Debrecen),
a Magyar Tudományos Akadémia Balatoni Limnológiai Kutatóintézete
(Tihany)
és a Magyar Ökológusok Tudományos Egyesülete
(Szeged)
támogatásával készült.**

**This volume
was supported by the
Department of Hydrobiology, University of Debrecen
(Debrecen, Hungary),
Balaton Limnological Research Institute of the Hungarian Academy of Sciences
(Tihany, Hungary)
and
Hungarian Ecological Society
(Szeged, Hungary).**

Készült:
a debreceni Center-Print Kft. nyomdaüzemében, ofszet eljárással
Terjedelem: 11,6 (B/5) ív
Formátum: B/5
Példányszám: 200
Felelős vezető: Szabó Sándor ügyvezető
Felelős kiadó: Dr. Dévai György

A BALATON HALFAUNÁJA: A HALÁLLOMÁNY ÖSSZETÉTELE, AZ EGYES HALFAJOK ÉLETKÖRÜLMÉNYEI ÉS A HALÁLLOMÁNY KORSZERŰ HASZNOSÍTÁSÁNAK FELTÉTELRENDSZERE**SPECZIÁR ANDRÁS**

MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézete, H-8237 Tihany, Klebelsberg K. u. 3.

KIVONAT – A Balaton halállománya igen jelentős változásokon ment át az elmúlt mintegy 120 év során, elsősorban az emberi környezetkárosítás következményeként. A tó partja mentén jelenleg is jelentős építkezések zajlanak, nagyon jelentős az idegenforgalom és a horgászat. Mindezen kedvezőtlen élőhelyi feltételek és a halállomány jelentős terheltsége mellett is elvárás, hogy a halfauna minél jobb állapotot mutasson és biztosítsa a magas szintű horgászat feltételeit. Jelen tanulmány a halfauna változásaira, a halállomány jelenlegi állapotára és a főbb halfajok ökológiájára és életfeltételeinek alakulására vonatkozó kutatási eredményeket szintetizálja, döntően az elmúlt 15 év vizsgálataira támaszkodva. A tanulmányban kiemelt szerepet kapnak a halgazdálkodást érintő kérdések, mint a halállomány hasznosításának prioritásai és korlátai, az állomány utánpótlását biztosító természeti feltételek minősége és javításuk lehetőségei, valamint a haltelepítések optimalizálása.

Fish fauna of Lake Balaton: stock composition, living conditions of fish and directives of the modern utilization of the fish stock

A. SPECZIÁR

Balaton Limnological Research Institute of the HAS, H-8237 Tihany, K. u. 3.

ABSTRACT – As a result of an extended human activity, including the regulation of lakeshore and water level, drainage of nearby wetlands, contamination and heavy stockings of alien fish species, the fish fauna of Lake Balaton has changed drastically during the last 120 years. There are still considerable infrastructural and recreational expansions in progress near the lake shoreline and on the drainage area, and there are also very important tourism and angling pressure. Despite all of these unfavourable environmental conditions and heavy utilization of the fish fauna, the high

ecological quality and density of the fish stock is still a wide social hope. The present review summarizes scientific result, mainly those of the last 15 years, on the changes and the present state of the fish fauna, and ecology (i.e. habitat preference, growth, feeding and reproduction) and living conditions of the major fish species. Special emphasis is given to fish stock management issues, like priority routs and limitations of stock utilization, the present quality and rehabilitation possibilities of natural spawning and nursery habitats, and the optimalization of stockings.

Key words: fish fauna composition, fish stock density, living conditions of fish, human impact, fish stock management, Lake Balaton.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	9
2. A halállomány összetétele	10
2.1. A halfauna faji szintű változásai	11
2.2. A halállomány szerkezete	19
2.3. A halállomány vizsgálatok korlátai és fejlesztésük lehetőségei	40
3. A főbb balatoni halfajok biológiája	41
3.1. Angolna, <i>Anguilla anguilla</i>	42
3.2. Bodorka, <i>Rutilus rutilus</i>	46
3.3. Amur, <i>Ctenopharyngodon idella</i>	50
3.4. Vörösszárnyú keszeg, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	51
3.5. Balin, <i>Aspius aspius</i>	52
3.6. Kűsz, <i>Alburnus alburnus</i>	56
3.7. Karika keszeg, <i>Blicca bjoerkna</i>	60
3.8. Dévérkeszeg, <i>Abramis brama</i>	62
3.9. Lapos keszeg, <i>Ballerus ballerus</i>	71
3.10. Garda, <i>Pelecus cultratus</i>	71
3.11. Compó, <i>Tinca tinca</i>	77
3.12. Halványfoltú küllő, <i>Romanogobio albipectus</i>	78
3.13. Razbóra, <i>Pseudorasbora parva</i>	79
3.14. Szivárványos ökle, <i>Rhodeus sericeus</i>	79
3.15. Ezüstkárász, <i>Carassius gibelio</i>	79
3.16. Ponty, <i>Cyprinus carpio</i>	82
3.17. Busa, <i>Hypophthalmichthys molitrix</i> × <i>H. nobilis</i>	87
3.18. Fekete törpeharcsa, <i>Ameiurus melas</i>	91
3.19. Harcsa, <i>Silurus glanis</i>	92
3.20. Csuka, <i>Esox lucius</i>	92
3.21. Naphal, <i>Lepomis gibbosus</i>	93
3.22. Sügér, <i>Perca fluviatilis</i>	95
3.23. Vágódurbincs, <i>Gymnocephalus cernuus</i>	96
3.24. Fogassüllő, <i>Sander lucioperca</i>	97
3.25. Kősüllő, <i>Sander volgensis</i>	109
3.26. Folyami géb, <i>Neogobius fluviatilis</i>	115
4. A halállományon belüli táplálkozási csoportok és táplálkozási kapcsolatrendszerek	124

4.1. Táplálkozási gildek	124
4.2. A fajon belüli táplálékmegosztás	127
4.3. A halfajok egymásközi táplálkozási kapcsolatrendszere	130
5. A haltelepítések hatása	134
5.1. A visszafogások időbeni dinamikája	140
5.2. A visszafogások térbeli megoszlása	142
5.3. A visszafogási arány és a kihelyezési tömeg kapcsolata	147
5.4. A kihelyezett halak növekedése	152
5.5. A haljelöléses vizsgálatok általános tanulságai	156
6. A Balaton halállományának fenntartható hasznosítása	157
6.1. A halállomány hasznosításának szempontjai	158
6.2. Milyen halállomány és mekkora horgászati fogás érhető el reálisan?	159
6.3. A fenntartható halgazdálkodás feladatai és feltételrendszere	159
7. Köszönetnyilvánítás	166
8. Irodalomjegyzék	166

1. Bevezetés

A Balaton halfaunája midig is az érdeklődés és az érdekek középpontjában állt. A halászatnak az őskortól fontos része volt az itt élő emberek megélhetésében (BÍRÓ 1976a), míg a modern korban a horgászat, mint szabadidős tevékenység vált egyre népszerűbbé. Nem meglepő tehát, hogy a Balatonon folyó kutatásokon belül a halbiológiai vizsgálatoknak kiemelt szerep jut. Mégis, amikor a globalizáció eredményeképpen, a 19. század végén a tó termőképességének és a halfauna változatosságának növelése céljából, de néha talán csak az öncélú „kísérletezgetés” részeként, megkezdődött a távoli vidékekről származó halfajok betelepítése a Balatonba és a tavat tápláló vízfolyásokba, a lehetséges káros hatások széleskörű feltárása és józan mérlegelése elmaradt. Ugyancsak nem kerültek figyelembe vételre a halállomány érdekei a tó vízrendszerét érintő nagyléptékű szabályozási munkák tervezése és kivitelezése során. Mindezek hozzáadéka a jelenkor kedvezőtlen szerkezetű és gyenge stabilitású halállománya.

A Balaton halgazdálkodása az elmúlt-két három évtizedben jelentősen átalakult. A halállomány hasznosításában fokozatosan csökkent a halászat szerepe és mára már a horgászati és természetvédelmi célú halgazdálkodás vált elvárássá. Megszűnt az idegen honos halfajok telepítése. Az 1970-es és 1980-as évek magas algaprodukciónak követően ismét csökkent a tó elsődleges termelése, amely szintén a halállomány jelentős változásait vonta maga után. Ugyanakkor, egyre nagyobb problémát jelent a tó vízgyűjtőjén üzemelő halastavak felől a tóba „szökő” idegenhonos halfajok áradata, a természetes ívóhelyek hiánya, illetve a befolyókon létesített műtárgyak miatti elérhetetlensége, de a halgazdálkodást nehezítik az ellenőrizetlen halfogások és a valóságtól távol álló statisztikák is.

A Balaton halairól és a velük kapcsolatos kutatásokról számos összefoglaló munka született már (pl., ENTZ és SEBESTYÉN 1942, BÍRÓ 1981, 1997, TÖLG és BÍRÓ 1997, BÍRÓ et al. 2009, SPECZIÁR et al. 2009a). E tanulmány az eddigiektől szerkezetében és szemléletében eltér. Az anyag összeállításánál arra törekedtem, hogy világosan megfogalmazódjanak a

halállománnyal kapcsolatos aktuális problémák, negatív trendek, bemutatásra kerüljenek az egyes halfajok életfeltételei, és végül, értékelésre kerüljenek a halállomány korszerű hasznosításával kapcsolatos elvárások, azok megvalósíthatóságának feltételei és korlátai. A tanulmány döntően az elmúlt 15 év kutatási eredményei köré épül, és nem volt cél minden eddigi balatoni halas kutatás számbavétele. Az összefoglaló, nagyon sok olyan új eredményt is tartalmaz, amelyek ehelyütt kerültek először közlésre. Összefoglaló munkáról lévén szó, részletes anyag és módszertani leírást ne várjon az olvasó, ezen információk a hivatkozott saját közleményekben fellelhetők (pl., SPECZIÁR et al. 1997a, 1997c, SPECZIÁR 2005a, ERŐS et al. 2009a, SPECZIÁR és REZSU 2009, SPECZIÁR et al. 2009b). Az ismeretek összegzése mellett igyekeztem azok korlátaira is kitérni, de a tanulmányból az is kiderül, hogy milyen sok fontos kérdésre nincs még válaszunk, illetve, hogy több jelenség háttere is tisztázatlan.

A tanulmány 6. fejezete lényegében egy középtávú halgazdálkodási javallat, amely beépült a 2009 augusztusában alapított Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. (BHNP Zrt.) szakmai koncepciójába is. Remélhetően a közeli jövőben e szakmai koncepció mellé kellő akarat és anyagi forrás is társulni fog, és így megkezdődhet a tó természetes ívóhelyeinek és halállományának legalább részbeni rehabilitációja, illetve lehetőség nyílik a horgász célú halgazdálkodás természet közelebbi megvalósítására. Mindezek reményében ajánlom ezen összefoglaló tanulmányt minden, a Balaton halai iránt érdeklődő kedves olvasó figyelmébe.

2. A halállomány összetétele

A Balaton és vízrendszerének halállománya jelentős változásokon ment át az elmúlt évszázad során és e folyamatok az elmúlt mintegy három évtizedben erősödtek fel igazán. A bekövetkezett változásokról sajnos azonban számos tekintetben nem tudunk pontos képet alkotni, lévén nincsenek kellően hosszú távú, reprezentatív adatsoraink a halállomány mennyiségére és összetételére vonatkozóan. Így nem ismerjük a tó „eredeti” halfaunájának pontos összetételét sem. Az elmúlt mintegy 100-120 év változásai ezért csak az időről időre elkészült, de nem ismert mintavételi protokollon alapuló fajlisták (összefoglalók: LUKÁCS 1932a, BÍRÓ 1997), valamint a változó intenzitású és szerkezetű halászat fogási statisztikái alapján értékelhetők (összefoglaló: BÍRÓ 1997).

Az első olyan faunisztikai dolgozatot, amely egyértelműen kutatóhalászatok eredményein alapszik PAULOVITS és munkatársai (1994) közzétették. Ebben a parti sávban elektromos halászgéppel gyűjtött halak faji megoszlását írták le a szerzők, ám a közleményben a gyűjtőhelyek és a halászati intenzitás pontos megjelölése sajnálatos módon nem szerepel. Standardizált mintavételi eljáráson alapuló, reprodukálható felmérések eredményeit a Balaton befolyóiról először PRZYBYLSKI és munkatársai (1991) közzétették. A Balaton halállományának szabványosított formában történő monitorozása pedig végül is csak 1996-ban indult el (SPECZIÁR et al. 1996, 1997a, 1997b, 2000).

A Víz-keretirányelv (VKI) életbelépésével a halállományok monitorozása európai szinten vált elvárássá. Az Európai Unió standardizálásért felelős bizottsága (CEN) megalkotta a mintavételek irányelveit (EN 14011:2003, EN 14757:2005). E

szabványok tesztelése és bizonyos módosításokkal alkalmazása a Balaton vízgyűjtőjén 2005-ben kezdődött el (ECOSURV CONSORTIUM 2005, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007, TAKÁCS et al. 2007, 2008, SÁLY et al. 2008, 2009, SPECZIÁR et al. 2009c). Az Európai Standardok honosítása kapcsán számos módszertani kérdés is felvetődött, amelyek figyelembe vétele indokolt (SPECZIÁR és TAKÁCS 2007, SPECZIÁR et al. 2007, ERŐS et al. 2009a, SÁLY et al. 2009, SPECZIÁR et al. 2009b).

Az immár 15 éve folyó, standardizált mintavételeken alapuló halállomány monitorozás adatai biztosítják, hogy az ezen idő alatt bekövetkezett változásokat viszonylag pontosan ismerhetjük, és elemezhetjük a Balatonban zajló folyamatokat és a halfajközösségek szerveződésének mintázatait. Ugyanakkor, vannak olyan halfajok, pl. a „busa” (genotípusos hovatartozása a későbbiekben kerül tárgyalásra), az angolna (*Anguilla anguilla*), vagy a harcsa (*Silurus glanis*), amelyek állományait a rendelkezésre álló szűkös lehetőségek mellett nem tudjuk megbízhatóan monitorozni. Ehhez jobb eszközparkra és jelentősebb anyagi támogatásra lenne szükség.

2.1. A halfauna faji szintű változásai

A Balaton halfaunájára vonatkozóan HERMAN (1887) munkája óta napjainkig számos közlemény látott napvilágot (fontosabb összefoglalók: DADAY 1897, VUTSKITS 1897, UNGER 1925, HANKÓ 1931, LUKÁCS 1932a, ENTZ és SEBESTYÉN 1942, BÍRÓ 1981, 1997, SPECZIÁR et al. 2000). E munkák igen eltérő fajszámról számolnak be (1. táblázat). HERMAN 1887-ben megjelent munkájában 31 halfaj előfordulását említi a Balatonból. Az ismert fajok száma a felélénkülő kutatások és az időközben bekövetkező betelepítések (barna törpeharcsa *Ameiurus nebulosus*, naphal *Lepomis gibbosus* és pisztrángsügér *Micropterus salmoides*) hatására az 1900-as évek közepére 40-re emelkedett (ENTZ és SEBESTYÉN 1942). Ezt követően további halfajokat is betelepítettek a Balatonba. „Sikerrel” az angolna és a fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix*) telepítésének kísérlete végződött. Ugyanakkor, bár hivatalosan telepítve soha sem voltak, az 1960-as évek végén és a 1970-es évek elején kerültek be a tóba a pettyes busa (*Hypophthalmichthys nobilis*), az amur (*Ctenopharyngodon idella*) és a razbóra (*Pseudorasbora parva*) (BÍRÓ 1972a, 1976b), illetve mint spontán betelepülő megérkezett a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) (BÍRÓ 1971a). Nehezen behatárolható a fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) érkezésének ideje, amely jelenléte csak az 1990-es évek végén vált bizonyossá a kutatók számára (MAJER és BÍRÓ 2001). Gazdasági és halászati szakemberek e betelepítésektől a halfauna bővülését várták. Ezzel szemben, az 1970-es évek elejétől folytatott, minden eddiginél alaposabb felmérések mégis mindössze 28-31 halfaj jelenlétét tudták kimutatni. Az elmúlt 15 év vizsgálati eredményeit összegezve (több százezer halat személyesen is megvizsgálva) csak 32 halfaj jelenlétét sikerült bizonyítani, amelyből ráadásul több faj mindössze 1-3 példányban került elő (1. táblázat). Egyértelművé vált tehát, hogy az idegen halfajok betelepítése a fauna sokszínűségét nem hogy növelte, hanem óriási károkat okozott az őshonos fajok állományában (BÍRÓ 1976b, 2009, SPECZIÁR et al. 2009a, 2009c).

A Balatonból eddig leírt halfajok száma 48, figyelembe véve a következő kitételeket is. A felpillantó küllő (*Romanogobio uranoscopus*) esetében, ismerve a

faj élőhely igényét és jelenlegi elterjedését (HARKA és SALLAI 2004), szinte biztosra vehető a téves fajazonosítás. Feltételezhető, hogy felpillantó küllőként a Balatonban ma oly gyakori halványfoltú küllőt (*Romanogobio albipinnatus*) azonosították a leírók (vö. HARKA 1996). A felpillantó küllőt tehát célszerű kihagyni a Balaton egykori halai közül. A busa helyzete taxonómiai szempontból összetett. A tóból mind a fehér busa, mind a pettyes busa előfordulását leírták, ugyanakkor a mai tudományos álláspont szerint a busaállományt, legalábbis az 1990-es évektől, a két faj hibridje alkotja (TÁTRAI et al. 2009). Nem szerepelnek ugyanakkor az összesített fajlistában azon halfajok, amelyek betelepítésével próbálkoztak ugyan, ám e kísérletek szerencsére sikertelennek bizonyultak (lásd BÍRÓ 1997), így visszafogott példányokról nincs adat.

A balatoni halfaj listák rendre tartalmaznak olyan folyóvízi (kecsege *Acipenser ruthenus*, domolykó *Squalius cephalus*, jáász *Leuciscus idus*, márna *Barbus barbus*, fürge csele *Phoxinus phoxinus*, sujtásos küsz *Alburnoides bipunctatus*, bagolykeszeg *Ballerus sapa*, selymes durbincs *Gymnocephalus schraetzer*, német bucó *Zingel streber*) és lápi elemeket (kurta baing *Leucaspis delineatus*, réti csík *Misgurnus fossilis*, lápi póc *Umbra krameri*), amelyek előfordulása a tóban mindig is csak néhány véletlenül besodródott, illetve felúszó példányra korlátozódhatott. E fajok ugyanakkor fontos tagjai a vízgyűjtő számukra megfelelő élőhelyeit benépesítő közösségeinek, illetve a tavat körülvevő lápos-mocsaras (berek) területeknek. A tóba természetesen e fajokon kívül más halfajok is bejuthattak(nak), amelyek ritkaságuk miatt elkerülhették a kutatók figyelmét. Így például a horgászati statisztikákból tudható, hogy a Viszló patakba (más néven Kétőles patak) telepített pisztrángfélékből a Balatonban is fogtak jó néhány példányt annak idején.

A Balaton halfaunájában bekövetkezett változások igen jelentősek. Az elmúlt évszázad során jelentősen nőtt a tóban élő idegenhonos halfajok száma. HERMAN (1887) és DADAY (1897) még csak egy idegenhonosnak tekinthető halfaj, a spontán betelepült tarkagéb (*Proterorhinus marmoratus*) előfordulását említették. A 20. század közepére az idegenhonos halfajok száma már négyre emelkedett, igaz a pisztráng sügér előfordulása ekkor is nagyon ritka volt (LUKÁCS 1932a, ENTZ és SEBESTYÉN 1942), majd el is tűnt a tóból. A 21. század elejére a tóban élő idegenhonos fajok (a busát hibridnek tekintve és egynek számolva, ellenben nem számolva az angolnát) száma már nyolcra emelkedett. Jelenleg a tóban az idegenhonos fajok közül gyakori és önfenntartó állományú a razbóra, az ezüstkárász (*Carassius gibelio*), a fekete törpeharcsa, a naphal és a folyami géb. Gyakori, de feltételezhetően nem szaporodó hal a busa és az amur. A lénai tok (*Acipenser baeri*) helyzete a Balatonban egyelőre kérdéses. Jelenleg két, feltehetően véletlenül besodródott példányról van tudomásunk (2006, 2007), amelyből csak az utóbbi észlelés tekinthető teljességgel hitelesnek (a másik kifogott tokot kutató nem vizsgálta). A tóból kimutatott idegenhonos fajok közül a pisztráng sügér mellett mára már kiszorult a tarkagéb és a barna törpeharcsa is. A tarkagébnek jelenleg egyes déli befolyókban még vannak állományai (SÁLY et al. 2009), ám a barna törpeharcsa előfordulását már a vízgyűjtőn sem tudtuk megerősíteni az elmúlt évtizedben. A jövőt tekintve, szigorúbb halgazdálkodást folytatva a tó vízgyűjtőjén, lehetőség van az amur és a lénai tokhoz hasonló alkalmi „bevándorlók” kiszorítására a tóból. Amennyiben pedig tényleg igaz, hogy a busa nem szaporodik a tóban, akkor annak állománya is kiszorítható. A halastavi

kiszökések kivédésével jelentősen csökkenthet az ezüstkárász, a fekete törpeharcsa és a razbóra balatoni állománya is.

A Balaton halállományának értékét mind természeti, mind gazdasági vonatkozásban egyértelműen az őshonos halfajok képviselik. Az őshonosnak tekintett fajok számát illetően ENTZ és SEBESTYÉN (1942) összegző munkáját kell kiindulásként elfogadnunk. Ebben a listában 36 ilyen halfaj szerepel (ideérve az angolnát is, indoklást lásd később). Ugyanakkor, az elmúlt 15 évben ezek közül már csak 24 faj előfordulását, míg az elmúlt öt évben mindössze 20 faj előfordulását tudtuk megerősíteni. Önfenntartó állománnyal a tavon belül viszont ma már csak 18 őshonos halfaj rendelkezik (1. táblázat).

A tó halfaunájának természeti értékét jellemezhetjük a GUTI (1993, 2004) által javasolt abszolút és relatív természetvédelmi értékrendi mutatóval. E mutató a halállományban bekövetkezett kedvezőtlen változásokat szintén szemléletesen mutatja. ENTZ és SEBESTYÉN (1942) által leírt állapotokhoz viszonyítva a halfauna abszolút természetvédelmi értékrendje 71-ről mára 30 körülre csökkent. Az előforduló fajok számához viszonyított relatív természetvédelmi értékrend pedig 1.8-ról 1.1 körüli értékre esett. További értékelési lehetőség, ha a jelenleg védelem alatt álló fajok számának alakulását vizsgáljuk. Ez a szám a 19. század végén és a 20. század elején napvilágot látott fajlistákban 8 és 12 között változott, míg napjainkban már csak 2-4, stabil jelenléttel pedig csak a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) és a halványfoltú küllő dicsekedhet (1. táblázat). Az Európai Unió Natura 2000 programjához kapcsolódó Élőhelyvédelmi-irányelv jelölő fajai között négy olyan halfaj szerepel, amely a Balatonban előfordul, és tekintettel a tó méretére, jelentős állománnyal rendelkezik. Ezek a balin (*Aspius aspius*), a garda (*Pelecus cultratus*), a halványfoltú küllő és a szivárványos ökle. Kiemelt figyelmet érdemel továbbá a tó jelentős kőszüllő (*Sander volgensis*) állománya is, hiszen e halfaj előfordulási területének jelentős részén az elmúlt évtized során nagyon megritkult (VASIL'EVA 2003) és így fogását már olyan országokban is meg kellett tiltani, ahol ezelőtt nagy állományai éltek (pl. Románia).

Felmerül a kérdés, hogy mi okozhatta az elmúlt mintegy 100 év során az őshonos halfajok harmadának eltűnését a Balatonból? Erre sajnos nem tudunk minden esetben egyértelmű választ adni. Nagyon valószínű okok lehetnek az élőhely módosítások, a Sió zsilip jelenlegi üzemeltetési gyakorlata, valamint az elmúlt időszakok erősen gazdasági szemléletű halgazdálkodása. Az első két tényező elsősorban a tóba alkalmanként bejutó folyóvízi és lápi fajok megjelenését korlátozhatja. A Sió-zsilip felemelése (ENTZ és SEBESTYÉN 1942), majd 1969-ben az angolna-csapda beépítése azt eredményezte, hogy ma már csak hajók igen ritka zsilipezése során van csak csekélyke esélye a halaknak a Duna felől a Balatonba bejutniuk. A Kis-Balaton tározó megépítésével a Zala folyóvízi szakasza szeparálódott a Balatontól, ami szintén akadályozza az itt élő folyóvízi halfajok (pl. márna, sújtásos kűsz) bejutását a tóba. A berekterületek leválasztásával pedig a lápi fajok még fennmaradó állományai izolálódtak a tótól (jelenleg is jelentős réti csík állomány él az Öszödi-berekben, míg az Ordacsehi-berek domináns halfajai az aranykárász (*Carassius carassius*) és a lápi póc; az újonnan víz alá került Nagyberék halállománya egyelőre természetvédelmi szempontból silány, azt szinte kizárólag az ezüstkárász, a razbóra és a naphal alkotja – 2009. évi adatok). Vagyis, nagyon jelentősen csökkent a Balatonban önfenntartó állománnyal nem rendelkező, de a vízgyűjtőn őshonos halfajok tóba jutásának esélye. A Balatonból

eltűnt, de egykor stabil jelenlétűnek tekintett őshonos halfajok közül egy olyan van, amely ma már a vízgyűjtőn sem fordul elő. Ez a menyhal (*Lota lota*). A menyhalat egykor, ha nem is nagy mennyiségben, de rendszeresen halászták (LUKÁCS 1932a) és horgászták (FRÁTER 1987) a Balatonban. A menyhal még az 1960-as évek elején is tömeges volt a Tihany környéki kövezéseken (ENTZ BÉLA szóbeli közlés). Az angolna 1961-ben kezdődött nagyarányú telepítésével párhuzamosan a menyhal és a csík fajok eltűntek a tóból. Szintén ekkor tűnt el a Balatonból a kecskerák (*Astacus leptodactylus*), csökkent le drasztikusan a sügér (*Perca fluviatilis*), a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernuus*) és a küsz (*Alburnus alburnus*) mennyisége is (BÍRÓ 1976b). Ugyanakkor, az ezredfordulót követően, amikor az angolna mennyisége már folyamatosan csökken, felfutóban van a sügér-, a vágódurbincs- és a küszállomány, illetve mind több a korai fogassüllő (*Sander lucioperca*) ivadék. Feltételezhető továbbá, hogy az ezüstkárász megjelenése és a nagymértékű ponty (*Cyprinus carpio*) telepítések is közrejátszhattak a lecsökkent élőhelyű compó (*Tinca tinca*) állományának visszaszorulásában, illetve az aranykárász eltűnésében. A többi idegenhonos és telepített halfaj feltehetően egyelőre csak az őshonos halfajok állományainak nagyságát és nem a jelenlétüket befolyásolta.

Az angolna helyzetének megítélése faunisztikai szempontból összetett. Az angolna voltaképpen őshonos halfajnak tekinthető a Balatonban, hiszen életciklusát jellemző vándorlása során évszázadokkal ezelőtt is bejuthatott a tóba. Létezik azonban olyan álláspont is, miszerint az angolna még sem tekinthető őshonosnak, lévén nem szaporodik nálunk, tehát soha sem volt önfenntartó állománya. Az 1960-as évekig az angolnával kétségtől nagyon ritkán lehetett találkozni a Balatonban. Az angolna jelenlétét a Balaton és az ívőhelye (Sargassotenger) közötti nagy távolság, illetve a Duna és a Balaton közti összeköttetés időszakossága korlátozta. Az első ismert balatoni angolnatelepítés (20 ezer ivadék?) 1890-ben volt (VÁSÁRHELYI 1962), ám ennek hatása pontosan nem ismert. Az angolna helyzete az 1961. és 1991. között folytatott telepítésekkel változott meg markánsan. Az óriási intenzitással (összesen több mint 83 millió egyed) folyó telepítések és a visszafogások csekély kezdeti hatékonysága oda vezetett, hogy az 1990-es évek elejére az angolnaállomány a tömegét (1990: 5000-6000 tonna?; bővebben lásd 3.1. fejezet, 13. ábra) tekintve a tó talán második(?) legjelentősebb hala is lehetett átmenetileg. Az 1991-ben és 1995-ben bekövetkezett két hatalmas angolnapusztulást követően az állomány mérete mintegy 2000 tonnára csökkent (HERODEK et al. 1995), amely a további telepítések betiltása és a szelektív halászat hatására azóta is folyamatosan csökken. Összességében, az angolna a jelenlét szempontjából őshonosnak vehető (nem szaporodó, csak nevelkedő hely a tó), másfelől, a jelenlegi állománysűrűsége folytán azonban mindenképpen fauna idegen tényezőnek tekintendő a Balatonban. Az érvényes törvényi szabályozás (telepítési tilalom) és az Európai szintű ivadékhány alapján – a faj mesterséges szaporítása a mai napig sem megoldott (MÜLLER et al. 2001, MÜLLER 2005) – feltételezhető, hogy belátható időintervallumon belül további angolna kihelyezés (szerencsére) nem lesz a tóba. A természetes bevándorlás esélye pedig ma már lényegében kizárható. Így, az állomány további előregedése és folyamatos csökkenése várható. Tekintettel azonban az angolna kiugróan magas várható élettartamára, és a balatoni állomány bezártságára, a telepítések előtti ("angolnamentes") állapot eléréséhez még 65

évtizedekre lesz szükség (lásd pl. Velencei-tó esetét, ahol még ma is jelentős számban élnek az 1962. és 1972. között telepített példányok).

A Balaton halfaunájának tárgyalása során nem feledkezhünk meg a hibridizációról sem. A halak természetes hibridizációjának gyakran csak az élőhelyi igényekben, a szaporodást kiváltó környezeti tényezőkben és a szaporodási viselkedésben fennálló különbségek szabnak gátat. E gátak azonban az ember által előidézett élőhely módosítások hatására sérülhetnek, növelve ezzel a hibridek létrejöttének esélyét (FITZMAURICE 1984, SCRIBNER et al. 2000). A természetes hibridizáció gyakorisága fajoként nagyon eltérő. Viszonylag gyakran kereszteződnek egymással a különböző pontyfélék. A Balatonban a leggyakrabban előforduló természetes hibrid a bodorka (*Rutilus rutilus*) és a dévérkeszeg (*Abramis brama*) hibridje. Jóval ritkábban találkozhatunk a küsz és a dévérkeszeg hibridjével. Ugyanakkor, teljesen új, balatoni felfedezés a fogassüllő és a kőssüllő természetes hibridizációjának lehetősége (MÜLLER et al. 2010). A két faj hibridje, a fehérkőves, eddig csak laboratóriumi kísérletekből volt ismert, amely szintén magyarországi kutatók munkájának eredménye volt (MÜLLER et al. 2004). A mesterségesen létrehozott hibridek, amennyiben azok termékenyek, veszélyt jelenthetnek a szülői fajok természetes populációira nézve, és akár a genetikailag tiszta szülői állományok eltűnéséhez is vezethetnek (FISS et al. 1997, WHITE et al. 2005). A Keszthelyen előállított fehérkőves hibrideknek eddig csak szigorúan ellenőrzött laboratóriumi állományai léteznek, közülük a szabadba így tehát még egyetlen példány sem juthatott ki (MÜLLER et al. 2010). Ugyanakkor, a laboratóriumi vizsgálatok nélkül feltehetően a természetes hibridizáció ténye is még jó ideig rejtve maradt volna a kutatók elől (SPECZIÁR et al. 2009d). Szintén a laboratóriumi vizsgálatoknak köszönhetően tudjuk, hogy a fehérkőves mind hibridtársaival, mind a szülői fajokkal képes szaporodni (MÜLLER et al. 2009a, 2009b). A hibridizáció kialakulásának körülményeiről és a hibridek viselkedéséről, ökológiájáról és a halfaunára kifejtett hatásáról jelenleg még semmit sem tudunk a Balatonban. Sőt, még azt sem ismerjük, hogy milyen arányban fordulnak elő hibrid egyedek a halfaunán belül. Genetikai vizsgálatok nélkül ugyanis rendszerint csak az F_1 hibridek ismerhetők fel. A hibrid halak tárgyalása kapcsán nem feledkezhünk meg arról sem, hogy a tudományos álláspont szerint a balatoni busa - fehér busának tűnő - állománya is hibrid egyedekből áll, amelyek ismeretlen arányban tartalmazhatnak fehér és pettyes busa genetikai állományt (TÁTRAI et al. 2009). Ennek megfelelően a busának a Balaton ökoszisztémájára kifejtett hatása sem értékelhető pusztán a fehér busára vonatkozó ismeretek alapján (KOLAR et al. 2005).

A jövevény halfajok száma feltehetően a jövőben is nőni fog a tóban. A Balaton a Duna vízrendszerével a Sió csatornán keresztül áll összeköttetésben. A Sióon keresztül, jelentősebb vízhozam esetén, már régebben is számtalan halfaj vándorolt fel a Balatonba (lásd 1. táblázat reofil halfajait), de ezen az úton érkezett a tóba a ma is gyakori folyami géb. Tekintettel az évezred eleji aszályos időjárásra és az azt követően kialakult félelemre az alacsony vízállástól, az elmúlt években a Sió zsilip alig volt nyitva. Ezen idő alatt a Dunában azonban újabb gébfélék, a Kessler géb (*Neogobius kessleri*), a feketeszájú géb (*N. melanostomus*) és a csupasztrókú géb (*N. gymnotrachelus*), jelentek meg és terjedtek el széles körben (ERŐS és GUTI 1997, GUTI et al. 2003, ERŐS et al. 2005, HARKA et al. 2005). E gébfélék életmódjának ismeretében feltételezhető, hogy számukra a Balaton is

kedvező életteret jelenthet, így megjelenésükre a jövőben számíthatunk. E tekintetben kiemelt rizikót jelent a hajók esetleges zsilipezése. Nem jósolható meg azonban, hogy a Balatonba megtelepednek-e e géb fajok, illetve ha igen, akkor mennyire szaporodnak el. Tapasztalatok alapján a feketeszájú géb, amely a folyami gébnél jóval nagyobbra nőhet, képes tavakban (pl. Európa és Észak-Amerika néhány nagy tava) inváziószerűen felszaporodni (CLAPP et al. 2001, SCHAEFFER et al. 2005).

Az amurgéb (*Perccottus glenii*) sajnos már megjelent a Balaton vízgyűjtőjében, 2008-ban a Marótvölgyi vízfolyásban fogtuk meg jelentős számban (ERŐS et al. 2008, SPECZIÁR et al. 2009c). Az amurgéb megjelenését a Marótvölgyi vízfolyásban az emberi oda nem figyelésnek köszönhetjük, hiszen az feltehetően egy nem kellően ellenőrzött halastavi telepítés eredménye (vö. BÍRÓ (1972a) razbórára vonatkozó megfigyeléseivel). E halfaj élettere a növényzettel erősen benőtt álló és lassú folyású vízszakaszok. Az amurgéb a távol keletről, az Amur-folyó vízrendszeréből származik és jelenlegi európai előretörését egy 1900-as évek eleji oroszországi telepítés és akvarista „akciók” alapozták meg. Agresszív és falánk halacska, amely a kiemelten védett lápi póc állományainkat súlyosan fenyegeti. Megtelepedésére a Balaton esetében a zártabb kikötőkben, a nádasok belső védett területein, illetve a tóba ömlő lassú áramlású vizekben, valamint a Kis-Balatonban és a berekterületeken van esély. Várható állomány nagysága és hatása a tó élővilágára egyelőre nem jósolható. (2010 márciusában a Zala torkolatnál kihelyezett angolna varsában már észlelték az amurgébet, NÉMETH FERENC szóbeli közlése.)

Összegezve, a Balaton egykori halfaunáját pontosan meghatározni ma már nem tudjuk. Feltételezhető, hogy azt ma a tóban önfenntartó állományokkal rendelkező őshonosnak tekintet halfajok (18 ilyen halfaj van) alkották, kiegészülve néhány, azóta a tóból kiszorult halfajjal, mint például a fenékjáró küllő (*Gobio gobio*), az aranykárász, a vágócsík (*Cobitis elongatoides*) és a menyhal. Alkalmi előfordulóként pedig szinte minden, a szorosabb értelemben vett vízgyűjtőn élő őshonos halfaj bejuthatott a tóba. A tóban régebben feltételezhetően stabilan jelenlévő őshonos halfajoknak (fenékjáró küllő, aranykárász és vágócsík), ugyanúgy, mint a tóhoz kapcsolódó berekterületeket hajdan benépesítő lápi fajoknak (kurta baing, réti csík, lápi póc) a tóba ömlő vízfolyásokban és környező vizes élőhelyeken még ma is vannak kisebb önfenntartó állományaik. Tehát, természet közelebbi környezetkezeléssel és halgazdálkodással e fajok ismét szerves részei lehetnek a tó élővilágának. A menyhal esetében pedig az angolnaállomány további jelentős csökkenését követően érdemes lehet a visszatelepítést megkísérelni.

1. táblázat

A Balaton halai. +: bizonyított előfordulás; -: nem talált, nincs; ?: kérdéses előfordulás, egyéb bizonytalanság; A: alkalmi bejutás; T: telepített, illetve halastavakból rendszeresen besodródó; Ö: önfenntartó állománnyal rendelkező. Az idegenhonos halfajok szürke kiemeléssel, védett fajok vastagítással és aláhúzással jelöltek. Az egyes halfajok tudományos nevei a www.fishbase.org honlapnak megfelelően lettek feltüntetve (2010. 02. 22.-i állapot szerint).

	HERMAN (1887)	DADAY (1897)	VUTSKITS (1897)	ÜNGER (1925)	HANKÓ (1931)	LUKÁCS (1932a)	ENTZ és SEBESTYÉN (1942)	~1970-1995 (összefoglaló: BIRÓ 1997)	1996-2000 (SPECZIÁR et al. 2000)	2001-2005	2006-2009	Feltételezett aktuális állapot (csak az önfenntartó állományok)
<i>Acipenser ruthenus</i>	+	+	+	+	+		+					-
<i>Acipenser baerii</i>											+ ¹	A
<i>Anguilla anguilla</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	T
<i>Rutilus rutilus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Ctenopharyngodon idella</i>								+	+	+	+	T
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Squalius cephalus</i>	+	+	+	+	+	+	+			+ ²		A
<i>Leuciscus idus</i>		+	+	+	+	+	+		+ ³	+ ⁴		A
<u>Phoxinus phoxinus</u>					+		+					-
<i>Aspius aspius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<u>Leucaspis delineatus</u>			+	+	+	+	+					-
<i>Alburnus alburnus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<u>Alburnoides bipunctatus</u>	+	+	+	+		+	+					-
<i>Blicca bjoerkna</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Abramis brama</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Ballerus ballerus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Ballerus sapa</i>				?	+		+	+				-
<i>Pelecus cultratus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Tinca tinca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Barbus barbus</i>	+	+	+	+	+	+	+					-
<u>Gobio gobio</u>	+	+	+	+		+	+	+				-
<u>Romanogobio alpinus</u>									+	+	+	Ö
<u>Romanogobio uranoscopus</u> ⁵		+	+	+	+	+	+					-
<i>Pseudorasbora parva</i>								+	+	+	+	Ö
<u>Rhodeus sericeus</u>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Carassius carassius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+ ⁶	(+) ⁷		A
<i>Carassius gibelio</i>								+	+	+	+	Ö
<i>Cyprinus carpio</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> ⁸								+	+?	?	?	?
<i>Hypophthalmichthys nobilis</i> ⁸								+	+?			?
<i>H. molitrix</i> × <i>H. nobilis</i> ⁸									+	+	+	T
<u>Misgurnus fossilis</u>	+	+	+	+	+	?	+	+	+ ⁹			A

1. táblázat (folytatás)

	HERMAN (1887)	DADAY (1897)	VUTSKITS (1897)	UNGER (1925)	HANKÓ (1931)	LUKÁCS (1932a)	ENTZ és SEBESTYÉN (1942)	~1970-1995 (összefoglaló: BIRÓ 1997)	1996-2000 (SPECZIÁR et al. 2000)	2001-2005	2006-2009	Feltételezett aktuális állapot (csak az önfenntartó állományok)
<u>Cobitis elongatoides</u>	+	+	+	+	+	+	+	+				-
<u>Barbatula barbatula</u>	+	+	+		+	+	+	+				-
<i>Ameiurus nebulosus</i>			+	+	+	+	+					Ö
<i>Ameiurus melas</i>										+	+	Ö
<i>Silurus glanis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Esox lucius</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<u>Umbra krameri</u>	+	+	+		+	?	+				+ ¹⁰	A
<i>Lota lota</i> ¹¹	+	+	+	+	+	+	+	?				-
<i>Lepomis gibbosus</i>			+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Micropterus salmoides</i>			+		+	+	+					-
<i>Perca fluviatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<u>Gymnocephalus schraetzer</u>	+	+	+	+	+	+	+	?				-
<i>Sander lucioperca</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<i>Sander volgensis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Ö
<u>Zingel streber</u>	+	+	+	+	+	+	+					-
<i>Neogobius fluviatilis</i>								+	+	+	+	Ö
<i>Proterorhinus marmoratus</i>	+	+	+		+	+	+	?				-
fajszám	31	34	38	34	38	35	40	31	29	28	28	32(23)
őshonos fajok száma	30	33	34	32	34	31	36	24	22	21	20	24(18)
idegen honos fajok száma	1	1	4	2	4	4	4	7	7	7	8	8(5)
védett fajok száma	9	10	11	9	10	8	12	5	3	2	3	4(2)
abszolút természetvédelmi értékrend	55	63	66	60	67	58	71	36	32	29	30	37(26)
relatív természetvédelmi értékrend	1.8	1.9	1.7	1.8	1.8	1.7	1.8	1.2	1.1	1.0	1.1	1.2(1.1)

¹2007-ben Keszthelynél 1 példány; ²Siófoki kikötőben számos példány; ³1999-ben Tihanynál 1 példány; ⁴2002-ben Keszthelynél 1 példány; ⁵Téves fajazonosítás? Feltehetően a halványfoltú küllőt határozták félre (lásd még a szövegben); ⁶1998-ban Keszthelynél 1 példány; ⁷2008-ban 500 db, míg 2009-ben 10 tonna került kitelepítésre, amelyből a horgászok több jelölt példányt is visszafogtak azóta; ⁸Jelenleg hibridállomány (TÁTRAI et al. 2009), 1996-tól egyre ritkábbak a „pettyes busa” jellegű egyedek; ⁹1996-1997-ben Tihanynál 3 példány; ¹⁰2009-ben Keszthelynél 1 példány; ¹¹Az 1960-as évek elején a tihanyi kövezéseken még tömeges volt (ENTZ BÉLA szóbeli közlés).

2.2. A halállomány szerkezete

A Balaton halállományának szerkezetét illetően, az 1990-es éveket megelőző időszakra vonatkozóan csak a halászati fogási statisztikák adataiból nyerhetünk információt. Tekintettel azonban a halászat erősen szelektív voltára és a nem elég pontosan ismert módszertani és intenzitásbeli változásaira, valamint a fogások nem kellő precizitású faji elkülönítésre (pl. „keszegfélék”), az adatok kiértékelésére sok év távlatából már nehéz lenne vállalkozni. Amit ezen adatokból meg lehetett tudni, azt Bíró több évtizedes alapos kutatómunkája során részletesen feltárta (összefoglaló: BÍRÓ 1997). Az első tudományos felmérés, amelynek eredményei közlésre is kerültek, 1991-ben készült a nádszegély halállományát illetően. Sajnos az eredményeket leíró közlemény (PAULOVITS et al. 1994) igencsak „tömörre” (másfél oldal) sikeredett, a mintavétel pontos módját és intenzitását nem tartalmazza, így ezen adatok használhatósága erősen korlátozott. A halállomány összetételére vonatkozó közvetlen kutatási adatok, amelyek módszertana és mintavételi intenzitása is megfelelően dokumentált 1996-tól kezdődően állnak rendelkezésre. Sajnos azonban ezen adatsorok összevethetősége sem teljes. A kopoltyúhálós mintavételek során alkalmazott hálók felépítése ugyanis az idők folyamán változott, és így lényegében van egy viszonylag egységes adatsorunk 1996-tól 2005-ig, és egy másik 2005-től. Megvizsgálva a két adatsor összevethetőségét, arra a következtetésre jutottunk, hogy az legfeljebb csak néhány robusztus közösség szerkezeti mutató tekintetében tehető meg (SPECZIÁR és TAKÁCS 2007). Lévén a 2005. előtti kopoltyúhálós adatsorok publikálása már több közleményben megtörtént (pl., SPECZIÁR et al. 2000, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007, TÁTRAI et al. 2008), ezek ismételt elemzésétől ehelyütt eltekintek. Az alábbiakban így tehát a teljes 1996. és 2009. között született elektromos mintavételi adatok mellett a 2005. és 2009. között végzett kopoltyúhálós vizsgálatok adatai kerülnek elemzésre. Minthogy az alkalmazott mintavételi és számítási eljárások ismeretének az eredmények későbbi hasznosíthatósága tekintetében kiemelt szerepe van, így a monográfia többi fejezetétől eltérően itt részletek is leírásra kerülnek.

2.2.1. Mintavételi helyek és módszerek

A halállomány vizsgálatok mintavételi területeit az 1. ábra mutatja. A felmérések során elkülönítettünk nyíltvízi (a mintavétel a parttól legalább 1500 m-re, jellemzően vízközépen történt), partközeli (a parttól 50-200 m-re eső növényzetmentes részek), nádas (nádszéli, és nádasban történt mintavételek), kövezéses és zárt kikötői élőhelyeket. Az első két élőhely vizsgálata kopoltyúhálós vizsgálattal történt, míg az utóbbi három élőhelyen elektromos halászgéppel végeztük a gyűjtéseket. 2007-ben öt területen a nádasban is végeztünk kopoltyúhálós mintavételezést. Sajnálatos módon a két gyűjtési eljárás szelektivitása jelentősen eltér (VAUX et al. 2000, GOFFAUX et al. 2005, SUTELA et al. 2008), és így, mint azt az ez irányú balatoni vizsgálatok is megerősítették, egymást nem helyettesíthetik, csak kiegészíthetik (ERŐS et al. 2009a).

A hálós mintavételekhez a méretszelektivitás minimalizálása érdekében paneles kopoltyúhálókat használtunk. Az Európai Unió egy 2005-ben elfogadott szabványában (EN 14757:2005) egységesítette a nemzetközi monitorozási gyakorlatban alkalmazandó kopoltyúhálók felépítését és panelbeosztását. A

szabvány alapeszköze a Skandináv monitorozási gyakorlatban már régebb óta használt Nordic típusú kopoltyúháló. E háló 1.5 m magas, bentikus kopoltyúháló, amely 5 és 55 mm szembőség tartományban 12 db, egyenként 2.5 m hosszú hálópanelből tevődik össze (APPELBERG et al. 1995, APPELBERG 2000, EN 14757:2005). Ezt a hálót a nagyobb halak fogását biztosító 65 és 80 mm-es panelekből álló hálókval egészítettük ki a szabvány javaslatainak megfelelően. Így a 2005-től alkalmazott hálók összesen 14 háló panelt tartalmaztak 5-80 mm szembőség tartományban. Ugyanakkor, mivel a Nordic típusú kopoltyúháló, amely csak a vízoszlop legalsó 1.5 m magas rétegét mintázza, reprezentativitását illetően kételyeink támadtak, szükségesnek véltük ezen eszköz teljesítményét értékelni és a mintavételezés reprezentativitásának növelésére nyíló lehetőségeket megvizsgálni (SPECZIÁR et al. 2007, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007, SPECZIÁR et al. 2009b). Következésképpen, az 1.5 m magas bentikus Nordic típusú háló (NG) mellett 2005 őszétől rutinszerűen használtuk még 1.5 m-nél nagyobb vízmélységnél a Nordic háló 3 m magas változatát (DHNG) és 3 m-nél nagyobb vízmélységnél a Nordic háló úszó változatát (FG). A 3 m-nél mélyebb nyíltvízi mintavételi területeken egy kísérletsorozat erejéig kipróbáltuk a Nordic háló 4.5 m magas változatát is (SPECZIÁR et al. 2009b). A Nordic típusú háló, lévén ez az EU szabvány előírt hálója, 2005 nyarától minden mintavétel alkalmával alkalmazásra került 3-6 párhuzamosban, míg a dupla magas Nordic háló és az úszó Nordic háló 3-3 párhuzamosban kiegészítésként került használatra. A mintavételeket a reggeli-kora délelőtti időszakban végeztük, 1-4 óra időtartamban. A fogásokat minden esetben standardizáltuk a mintavételi erőfeszítéssel (halászati idő, hálóhossz és háló felület) és így az adatok CPUE (catch-per-unit-effort) formájában kerültek kiértékelésre.

Minthogy az egyes halfajok eloszlása a vízoszlopon belül jelentősen eltérő lehet, ezért a mintavételi területek halállományának összetétele és sűrűsége csak abban az esetben vethető össze, ha a teljes vízoszlopot figyelembe vesszük (SPECZIÁR et al. 2007, 2009b). Így, a hálónkénti CPUE mellett kiszámításra kerültek a teljes vízoszlopra eső CPUE értékek is az alábbiak szerint. 1.5 m-nél sekélyebb élőhelyeken a NG fogása a teljes vízoszlopra vonatkozóan reprezentatív; 1.5 és 3 m közötti vízmélységnél a DHNG fogása a teljes vízoszlopra reprezentatív; míg 3 m-nél mélyebb területeken a DHNG fogását kiegészítette a FG fogásának vízmélységtől függő arányos része a következőképpen:

$$CPUE_{\text{vízoszlop}} = CPUE_{\text{DHNG}} + CPUE_{\text{FG}} * \frac{h-3}{1.5}, \text{ ahol } CPUE_{\text{vízoszlop}} \text{ a teljes vízoszlopra}$$

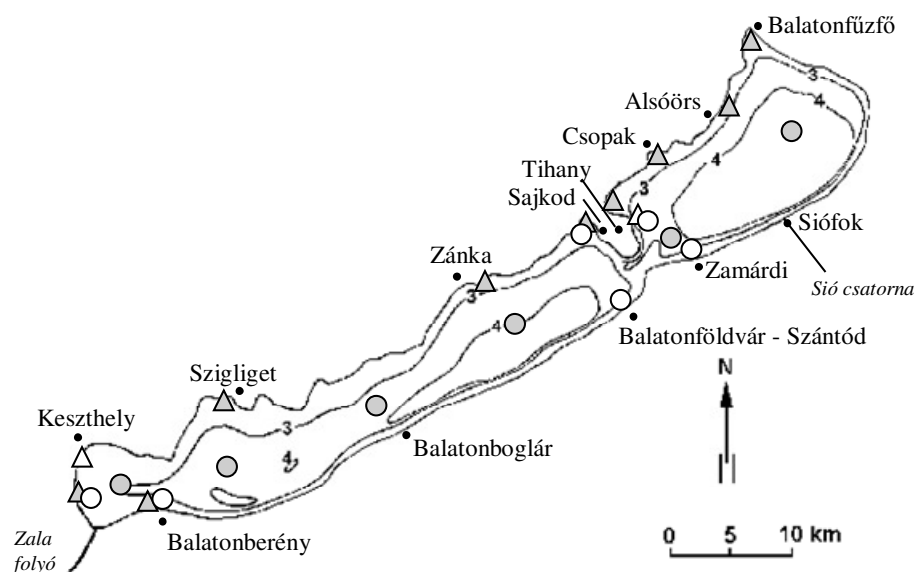
vonatkoztatott fogásérték, a $CPUE_{\text{DHNG}}$ és $CPUE_{\text{FG}}$ a 3 m magas bentikus háló illetve a felszíni háló fogás értéke és h (>3 m) a tényleges vízmélység méterben kifejezve.

A teljes halállomány összetétele a kopoltyúhálós minták alapján került meghatározásra a következőképpen. Mintavételi területenként kiszámításra kerültek a teljes vízoszlopra vonatkoztatott CPUE értékek a fent ismertetett módon. Ezt követően, az egyes mintavételi területek CPUE értékei az adott mintavételi terület által reprezentált tó felülettel súlyozottan lettek összegezve:

$$CPUE_{Balaton} = \sum_{i=1}^{i=12} CPUE_i * \frac{T_i}{T_{Balaton}}$$

ahol $CPUE_{Balaton}$ a tó teljes területére vonatkoztatott átlagos CPUE, $CPUE_i$ az i mintavételi területre jellemző, a teljes vízoszlopra vonatkozó CPUE, T_i az i mintavételi terület által reprezentált tó felület és $T_{Balaton}$ a tó teljes felülete (593 km^2). A számításnál figyelembe vett mintavételi területeket és azok súlyfaktorát (területét) a 2. táblázat összegzi. Az eredmények megfelelő robusztusságának biztosítása érdekében az egyes mintavételi pontok összevonására volt szükség ott, ahol az egyes pontokra vonatkozóan egyébként csekély lett volna a mintavételi ismétlések száma. Így például, a nádas mintavételi pontok, illetve a déli parti minták átlagai kerültek figyelembevételre. A parti sáv átlagosan 500 m szélesnek lett véve.

Az elektromos halászathoz rendszerint kis teljesítményű akkumulátoros gépeket használtunk (Smith-Root Inc. Model 12 B és Hans Grassl IG 200/B). A gyűjtések itt is a reggeli-kora délelőtti időszakban történtek. Az eredmények 100 m-es mintaszakaszokra vonatkoztatva kerültek elemzésre.



1. ábra

A halállomány felmérések során rendszeresen vizsgált mintavételi pontok. ○ nyíltvíz, kopolyúhálózás; ○ parti sáv, kopolyúhálózás; △ nádas, elektromos halászat; △ kövezés és kikötő, elektromos halászat. 1999-ig több part menti területen is folytak kopolyúhálós vizsgálatok, ezek helyét és a felmérések eredményeit lásd SPECZIÁR és munkatársainak (2000) közleményében.

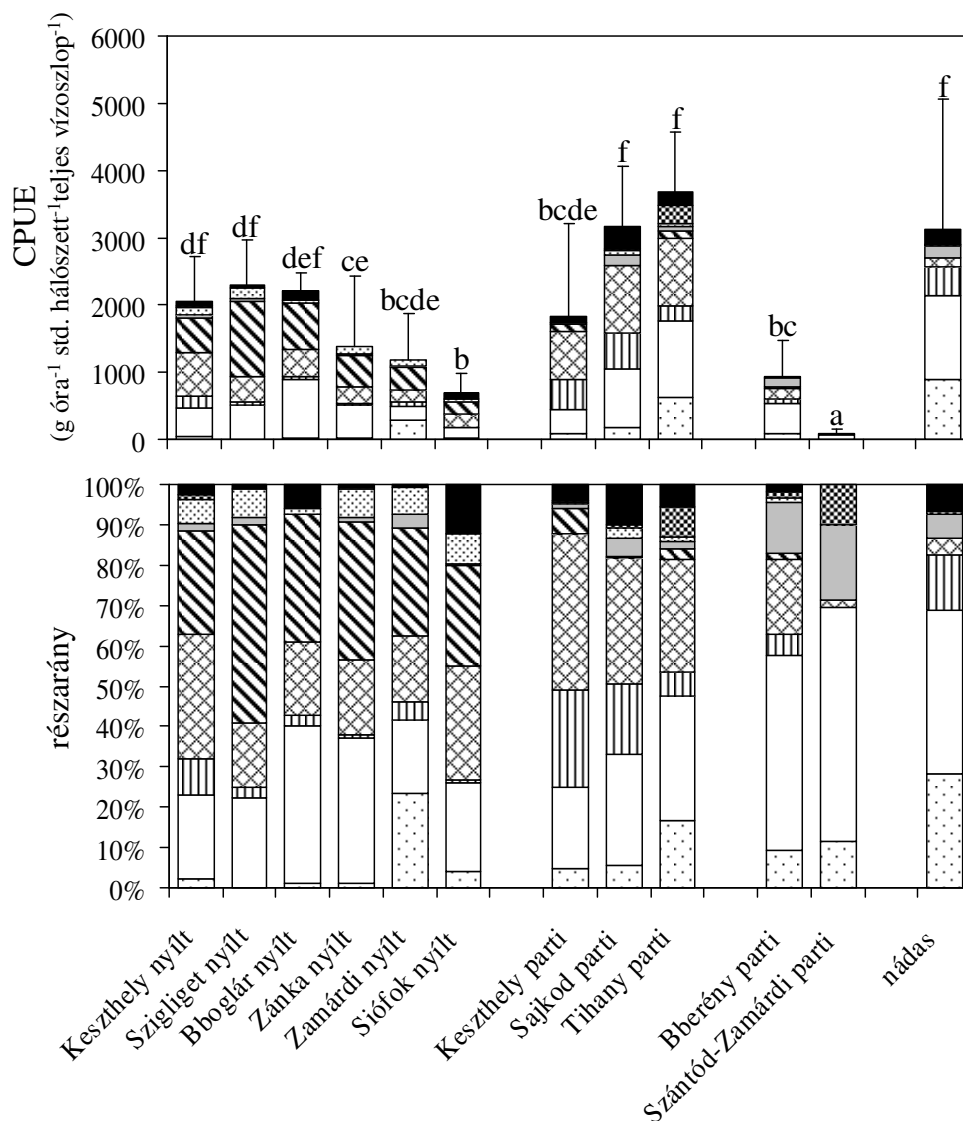
2. táblázat

A Balaton teljes halállományára vonatkozó kopolyúhálós CPUE számítások során az egyes mintavételi területekhez rendelt területarányos súlyfaktorok.

	Terület (km ²)
Nádas (Alsóörs, Tihany, Sajkod, Zánka, Szigliget)	11
Déli parti sáv, Aligától Fonyódig (Zamárdi, Balatonföldvár)	30
Déli parti sáv, Fonyódtól nyugatra (Balatonberény, Balatonfenyves)	10
Nyugati és északi parti sáv, keszthelyi medence (Keszthely)	8
Északi parti sáv, szigligeti és szemesi medencék (Sajkod)	26
Északi parti sáv, siófoki medence (Tihany)	18
Nyíltvíz, keszthelyi medence	40
Nyíltvíz, szigligeti medence	86
Nyíltvíz, szemesi medence nyugati része (Balatonboglár)	82
Nyíltvíz, szemesi medence keleti része (Zánka)	82
Nyíltvíz, siófoki medence nyugati része (Zamárdi)	85
Nyíltvíz, siófoki medence keleti része (Siófok)	115
Balaton	593

2.2.2. A kopolyúhálós felmérések eredményei

Kopolyúhálós elsősorban a növényzetmentes part menti és nyíltvízi élőhelyek vizsgálata lehetséges. Ennek megfelelően a tóban élő halfajok közül számos a parti sávban élő halfaj állománya nem vizsgálható e módon (ERŐS et al. 2009a, SPECZIÁR et al. 2009c). A kopolyúháló nem alkalmas továbbá az angolna fogására, illetve lehetőségeink korlátozottsága miatt nem volt módunk a busa fogásához szükséges mintavételi ráfordítás elérésére sem (ehhez további, 100 és 130 mm szembőségű hálópnelek használata lett volna szükséges, jelentős mintavételi erőfeszítés mellett). A kopolyúhálós mintavételeken alapuló monitoring vizsgálatok során 2005. és 2009. között összesen 19 halfajt fogtunk. Ebből a nyíltvízen 15, a part menti vizeken 17, míg a nádasokban 14 faj került elő. Az 1996. és 2005. közötti időszakban ezzel szemben még 25 halfajt, a nyíltvízen 19-et és a parti sávban 24-et tudtunk kimutatni hasonló módszerrel, igaz más hálóbeállítással (SPECZIÁR et al. 2000). Vizsgálataink szerint (SPECZIÁR et al. 2009b), kellően magas mintavételi intenzitás mellett a bentikus beállítású hálók esetében a háló magassága (1.5, 3 illetve 4.5 m magas hálókat teszteltünk) nem befolyásolja a kimutatható fajszámot. A fajgazdagság csökkenése, amely eléggé szembeötlő ezen a viszonylag kis időtávon belül is, tehát valós jelenséggé kezelendő, és nem valószínű, hogy pusztán a 2005-ben bekövetkezett kopolyúháló váltás szülte műtermék lenne. Hangsúlyozni szükséges ugyanakkor, hogy a kimutatott fajok számának csökkenése nem azt jelenti, hogy a hiányzó fajok ténylegesen eltűntek volna a tóból, pusztán arról van szó, hogy előfordulásuk annyira lecsökkent, hogy az alkalmazott mintavételi intenzitás mellett kopolyúhálós már nagyon nehezen észlelhető a jelenlétük.



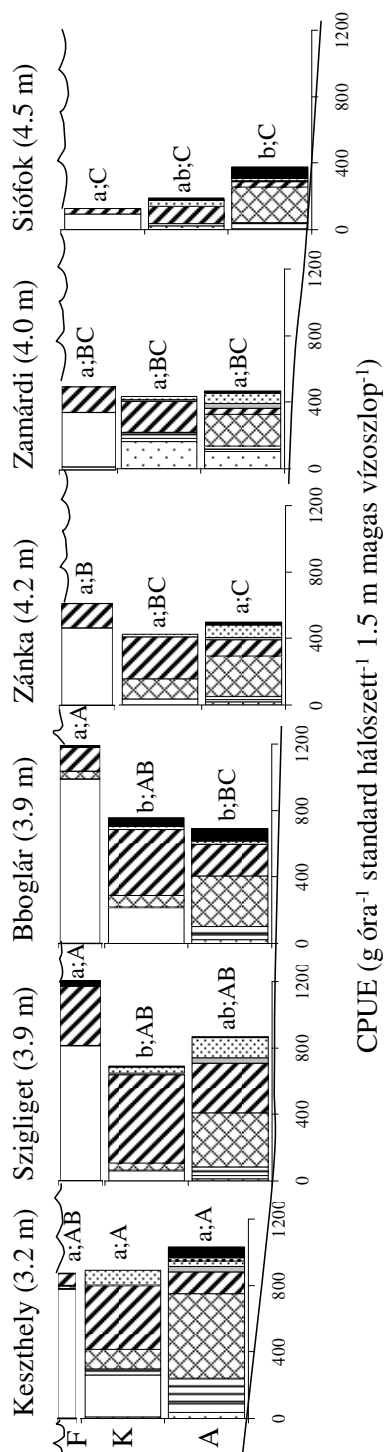
2. ábra

A halállomány sűrűsége (felső ábra) és összetétele (alsó ábra) a Balaton rendszeresebben vizsgált területein. Az ábra a 2005. és 2009. között végzett, a teljes vízoszlopra vonatkoztatható felmérések eredményeit összegzi. A CPUE adatoknál a teljes fogáshoz tartozó szórás értékek is szerepelnek, míg a teljes CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi. A főbb fajokra vonatkozó statisztikai elemzések eredményeit a 3. fejezet vonatkozó ábrai összegzik. □ bodorka, □ kűsz, ▨ karika keszeg, ▤ dévérkeszeg, ▩ garda, ▨ ponty, ▤ fogassüllő, ▥ kőszüllő, ▩ egyéb.

A kopolyúháló eredmények alapján a halállomány sűrűsége jelentősen változik a tavon belül (2. ábra). A legnagyobb átlagos, teljes vízoszlopra vonatkoztatott CPUE értékek a vizsgált területek közül a nádasokban (3112 ± 1955 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹, átlag±szórás), valamint Tihany (3682 ± 881 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹) és Sajkod (3158 ± 904 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹) térségében a part közeli területeken fordultak elő. Ugyanakkor, a déli parthoz közeli, sekély, homokos aljzatú területeken nagyon csekély volt a halállomány sűrűsége (95 ± 61 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹). Ismételt meg kell azonban említeni, hogy adataink a nappali időszakra vonatkoznak. Éjszaka a halállomány eloszlása, főképpen a parti sávban, akár jelentősen is megváltozhat (SPECZIÁR 2001a, VAŠEK et al. 2009). A kopolyúháló minták összetételét ugyanakkor, a halállomány eloszlásán túl, számos más tényező is befolyásolhatja. A kopolyúháló ugyanis egy passzív halászati eszköz, és így teljesítménye erősen függ minden olyan tényezőtől, amely a halak mozgási aktivitását és hálókérülő magatartását befolyásolja (HAMLEY 1975, JACOBSEN et al. 2004, OLIN et al. 2004, 2009). Az eredmények értékelésénél tehát ezen a lehetőségekre szintén tekintettel kell lenni.

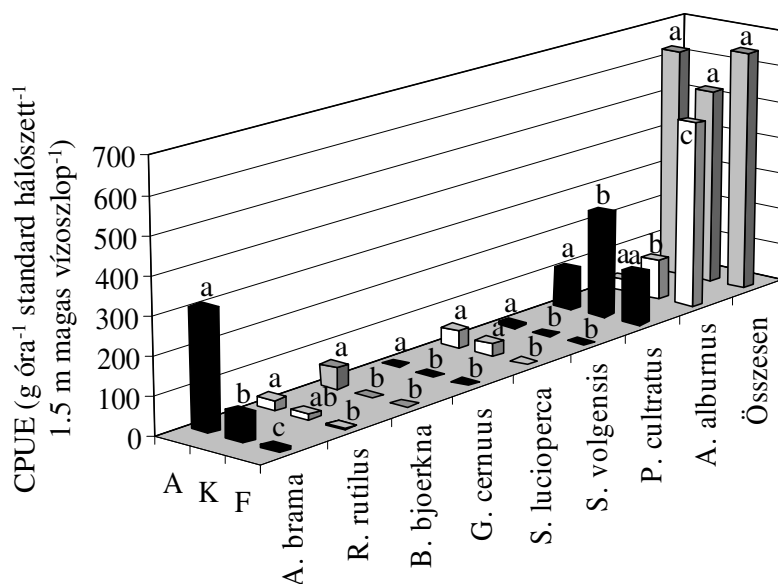
A Balaton területének döntő része nyíltvíz, ahol a halállomány sűrűségét jellemző CPUE átlagos értéke 695 ± 281 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹ (Siófok) és 2287 ± 679 g óra⁻¹ standard hálósztet⁻¹ teljes vízoszlop⁻¹ (Szigliget) tartományban mozgott (2. ábra). A mintákban tömeg tekintetében három halfaj szerepelt meghatározó arányban, a dévérkeszeg (16.1-31.0%), a garda (25.1-49.1%) és a kűsz (18.1-39.2%). A legjelentősebb arányban előforduló ragadozó faj a fogassüllő volt (1.7-7.3%). A nyíltvízen emellett szembeötlő a halállomány vertikális rétegződése. A teljes halsűrűséget tekintve a fenék közeli, a középső és a felszíni vízrétegek között nincs különbség (3. ábra). Ugyanakkor, az egyes halfajok előfordulását illetően már jelentős különbségek mutatkoztak az egyes vízrétegek között. A dévérkeszeg, a bodorka, a karika keszeg (*Blicca bjoerkna*), a vágódurbincs és a kőszüllő előfordulása egyértelműen a fenék közeli mintákra jellemző. A fogassüllő előfordulása az alsó és a középső vízrétegekben hasonló. Ezzel szemben a garda egyértelműen a középső vízrétegekben fordul elő legnagyobb mennyiségben, míg a kűsz felszín közeli hal (4. ábra). Mindezen eredmények jól mutatják, hogy az 1.5 m magas bentikus kopolyúháló használatán alapuló, az EU által javasolt sekélyvízi kopolyúháló protokoll (EN 14757:2005) (3. ábra, "A" vízréteg) sem a halállomány sűrűségét, sem összetételét illetően nem adhat megbízható becslést a Balaton esetében (lásd még SPECZIÁR et al. 2007, 2009b). Ennek megfelelően, a halállomány tavon belüli eloszlásának jellemzése is csak a teljes vízoszlopra vonatkoztatott adatok alapján lehetséges.

A partközeli területek halállománya nem mutatja a nyíltvíz esetében meglévő, elsősorban a fenék közeli régióban kimutatható, Keszthelytől Siófok felé csökkenő trendet (2. ábra). Ezzel szemben nagyon határozott különbség van a tó északi és déli parthoz közel eső területei között, miszerint, az északi part halállománya egyértelműen jelentősebb (2. ábra). A partközeli területekre kevésbé jellemző a garda (0-6.3%), itt a kűsz (19.8-58.3%) és a dévérkeszeg (1.7-38.7%) mellett nagyobb arányt képvisel a bodorka (4.9-16.8%), a karika keszeg (0-24.0%) és a ponty (1.0-18.7%). A nádasokban a kűsz (40.0%) és a bodorka (28.4%) mellett, jelentős még a karika keszeg (13.8%), a dévérkeszeg (4.1%) és a ponty (6.1%) aránya.



3. ábra

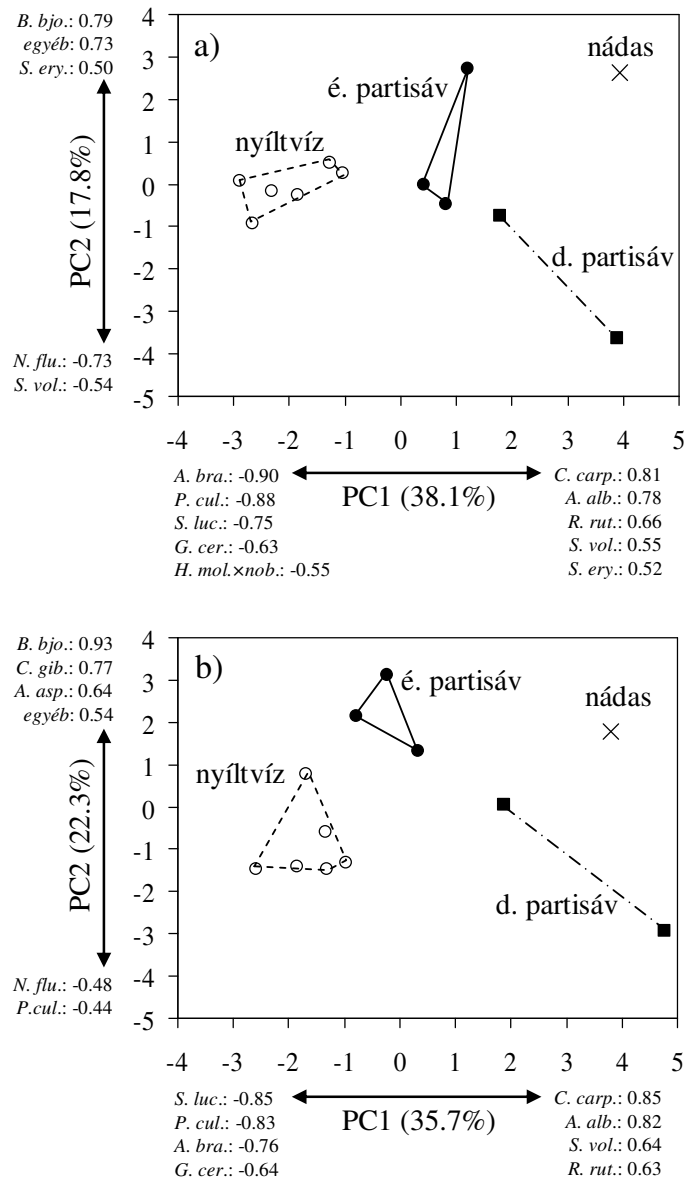
A halállomány vertikális eloszlása a nyíltvízen. Az alsó (A) és a középső (K) rétegek a vízfenéktől mért 0-1.5 m-re, illetve 1.5-3.0 m-re eső vízréteget, míg a felszíni réteg (F) a vízfelszíntől számított 1.5 m-es réteget reprezentálja. A középső rétegre vonatkozó CPUE érték a 3 m magas bentikus háló és az 1.5 m magas bentikus háló CPUE értékének különbsége alapján került kiszámításra. A középső és a felszíni minták 4.5 m-nél kisebb vízmélységnél valójában átfedtek egymással (maguk a hálók azonban nem, hiszen sorban és nem egymás fölé lettek kihelyezve). Az egyes mintavételi területek nevei mögött zárójelben az átlagos vízmélység szerepel. A teljes CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P < 0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi: a kis betűk az egyes vízrétegek homogenitását jelzik egy-egy adott területen belül; míg a nagy betűk a térségi homogenitást mutatják vízrétegenként. ■ bodorka, □ küsz, ■ karika keszeg, ■ dévérkeszeg, ■ garda, ■ ponty, ■ fogassüllő, ■ kőszüllő, ■ egyéb.



4. ábra.

Az egyes gyakoribb halfajok és a halállomány egészének átlagos vertikális eloszlása a nyíltvízen. Az alsó (A) és a középső (K) rétegek a vízfenéktől mért 0-1.5 m-re, illetve 1.5-3.0 m-re eső vízréteget, míg a felszíni réteg (F) a vízfelszíntől számított 1.5 m-es réteget reprezentálja. A középső rétegre vonatkozó CPUE érték a 3 m magas bentikus háló és az 1.5 m magas bentikus háló CPUE értékeinek különbsége. A középső és a felszíni minták 4.5 m-nél kisebb vízmélységnél valójában átfedtek egymással. A vízrétegenkénti CPUE értékek statisztikailag igazolható különbségét ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) az eltérő betűjelzések jelzik fajonként.

A kopoltyúháló felmérések tömeg százalékban kifejezett adatain végzett főkomponens elemzés eredménye azt mutatja, hogy a tóban elkülöníthető főbb élőhely típusok halegyütteseinek összetételükben is jelentősen különböznek egymástól. A halegyüttesek összetétele alapján a vizsgált mintavételi pontok határozott gradiensbe rendeződnek a nyíltvíztől a part menti területek irányában (5. ábra). A legnagyobb varianciát képviselő első főkomponens (PC1) egyértelműen az élőhelyi gradienst jeleníti meg. E tengellyel a parti régiót preferáló halfajok, mint a ponty, a kűsz, a kőszüllő és a bodorka erős pozitív, míg a nyíltvizet preferálók, mint a dévérkeszeg, a garda, a vágódurbincs és a fogasszüllő erős negatív korrelációt mutatnak. Megfigyelhető ugyanakkor, hogy a part menti élőhelyek egymástól is jelentősen különböző halegyüttes szerkezettel rendelkeznek (5. ábra, PC2). A déli part menti, homokos aljzatú területek elsősorban a folyami géb magasabb arányával jellemezhetőek.



5. ábra

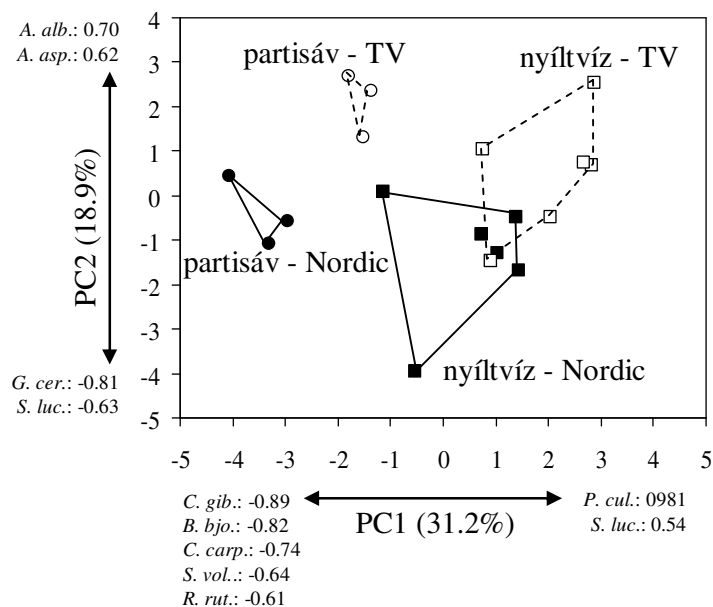
A kopoltyúhálós halállomány-szerkezet adatok főkomponens elemzése. a) Az 1.5 m magas bentikus Nordic háló; b) a teljes vízoszlopra kalkulált adatok alapján az 1. és a 2. főkomponensek (PC) mentén mutatkozó adateloszlás. Az elemzés a tömegszerinti összetétel adatok 2005. és 2009. közötti időszakra vonatkozó átlag értékeinek $\arcsin(x^{0.5})$ transzformáltjain került futtatásra. Az egyes tengelyeknél feltüntetésre kerültek a képviselt variancia hányadok, valamint a legmagasabb korrelációt mutató változók (halfajok). A jobb áttekinthetőség kedvéért az egyes mintavételi pontok nevei nem kerültek feltüntetésre.

A közösségszerkezeti mintázatok vizsgálatánál ismét felmerül a kérdés, hogy az EU szabvány (EN 14757:2005) javaslataira építve, valójában elégséges-e sekély tavakban a teljes vízoszlop vizsgálata helyett csak a bentikus halfajokra koncentrálni? A kopoltyúhálós felmérések alapján kapott élőhely léptékű mintázatok nagyon hasonlóak az alkalmazott kopoltyúhálós módszertől (Nordic háló vagy teljes vízoszlopra reprezentatív minta) függetlenül, ha mind a négy vizsgált élőhely típust figyelembe vesszük (5. ábra). Ennek oka, hogy az egyedi halállományal rendelkező nádas és déli part menti területek halállományát, a kis vízmélység miatt, mindkét adatsoron belül a Nordic hálós adatok képviselik. Ugyanakkor, ha csak azt a két fő élőhely típust (nyíltvíz és északi parti sáv) vizsgáljuk, ahol mind a Nordic hálós, mind a teljes vízoszlopot reprezentáló adatok rendelkezésre állnak, egyértelművé válik a két kopoltyúhálós módszer eredményeinek különbözősége a halegyüttesek összetételének szintjén is (6. ábra). Ez főként olyan esetekben válhat jelentőssé, amikor a vízoszlop felsőbb rétegeit preferáló halfajok, mint például a küsz, a garda és a balin, szerepe meghatározó a halegyütteseken belül. A 6. ábrán a Nordic hálón alapuló adatpontokhoz képest a teljes vízoszlopra reprezentatív minták a PC1 mentén egyértelműen jobbra (erősebb korreláció a garda arányával), míg a PC2 mentén feljebb (erősebb korreláció a küsz és a balin arányával) helyezkednek el. Más vizsgálatok (SPECZIÁR et al. 2009b) azt mutatták, hogy bizonyos robusztus mutatók, mint például a fajgazdagság, esetében a kétféle módszer megfelelő mintavételi intenzitás esetén hasonló eredményt hozhat, ugyanakkor, finomabb mintázatok, mint például hasonló élőhelyen belül a mélységi gradiens mentén mutatózó halegyüttes mintázatok, kimutatására a Nordic háló önmagában már nem mindig elégséges. Jelen eredmények szintén azt mutatják, ha jelentős a gradiens, esetünkben a nádasról a nyíltvízig terjed, akkor a gyengébb reprezentativitású Nordic háló is kielégítő eredményt adhat, első sorban a robusztusabb mutatók (pl. fajgazdagság, karakter fajok, bentikus fajok) tekintetében. Vagyis, nagyléptékű vizsgálatoknál lehetséges a mintavétel egyszerűsítése kompromisszumok árán. Ugyanakkor, amennyiben egy élőhely halállományának összetételét és sűrűségét szeretnénk jellemezni, akkor nem lehet kérdéses, hogy a teljes vízoszlopra kiterjedő mintavétel nem kerülhető meg (vö. LAURIDSEN et al. 2008).

Az egyes halfajok élőhelyi preferenciáját jól mutatja az átlagos állománysűrűségüket jellemző súlyozott CPUE érték (3. táblázat). Ezek alapján határozottan a nádasokhoz kötődik a vörösszárnýú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), a sügér és a naphal. Szintén a nádasokban éri el a legnagyobb állománysűrűségét a bodorka, a küsz és a ponty. Az északi parthoz közeli vizekben tetőzik a balin, a karika keszeg, a dévérkeszeg, az ezüstkárász és a kösüllő állományának sűrűsége. Nyíltvízi preferenciát a fogassüllő, a garda és a busa mutat, ez utóbbi kettő igen erőteljesen. A teljes halállomány sűrűsége a nádasban és az északi parthoz közeleső területeken a legnagyobb.

Az egyes élőhelyek teljes területe és az ott tapasztalható átlagos állománysűrűség alapján meghatározható, hogy az egyes halfajok állományainak összességében mekkora hányada él egy-egy adott élőhely típuson. Ezen adatok jól mutatják, hogy a tó jellegéből adódóan (a nyíltvízi élőhely túlsúlya meghatározó) számos, a parti sáv élőhelyeit preferáló halfaj teljes balatoni állományának nagyobbik része mégis a nyíltvízen él. Például, hiába mutat a bodorka 5-10-szeres

állománysűrűséget a nádasokban és az északi parthoz közeli területeken, a teljes balatoni állományának mégis 54%-a a nyíltvízen oszlik el. Hasonló trend jellemzi a balin, a karika keszeg és a ponty állományát is. A fogassüllőnek pedig a becslések szerint 93%-a él a nyíltvízen. A kopolyúhálóinkkal vizsgálható halállomány 78%-a él a nyíltvízen, míg az északi parthoz közeli területeken a teljes halállomány csak mintegy 17%-a, a nádasokban 4%-a, míg a déli part menti vizekben csupán 1%-a él (3. táblázat).



6. ábra

A két kopolyúhálós módszer (Nordic kopolyúháló – telt szimbólumok, folytonos határolók; teljes vízoszlop mintázása (TV) – üres szimbólumok, szaggatott határolók) adatainak főkomponens elemzése. Az elemzés a tömegszerinti összetétel adatok 2005. és 2009. közötti időszakra vonatkozó átlag értékeinek $\arcsin(x^{0.5})$ transzformáltjain került futtatásra. Az egyes tengelyeknél feltüntetésre kerültek a képviselt variancia hányadok, valamint a legmagasabb korrelációt mutató változók (halfajok). A jobb áttekinthetőség kedvéért az egyes mintavételi pontok nevei nem kerültek feltüntetésre.

A 3. táblázat a tó teljes területére vonatkoztatható és a teljes vízoszlopot reprezentáló kopolyúhálós CPUE értékeket is tartalmazza. Megjegyzendő azonban, hogy pusztán ezen adatok alapján nem számolható ki a tó halállományának tényleges összetétele, hiszen i) a módszer nem alkalmas az angolna és az igazán nagy testű, 5-6 kg feletti, halak (pl. busa) fogására, ii) nem ismerjük az egyes halfajok eltérő mozgási aktivitásából (amely napszakosan és évszakosan is változhat) és morfológiai sajátosságaiból adódó foghatósági

paramétert (feltételezzük pl. hogy a garda nagyobb mozgási aktivitása miatt túlreprezentált a mintákban), iii) illetve a halállomány tényleges tömegét. Ilyesfajta közelítő becslések csak radaros adatokkal történő együttes kiértékeléstől várhatók.

A Balaton teljes halállományának méretét illetően több közvetett becslés is ismert, illetve az utóbbi években radaros vizsgálatok is folynak e kérdéskörben. A témában először ENTZ (1954) folytatott vizsgálatokat, amelyek eredményeképpen a tó halállományának teljes tömegét 6000 tonnára becsülte. ENTZ becsléseit elsősorban a tóból kifogott halmennyiségre és a fogott halak átlagos életkorára alapozta. BÍRÓ (1978, 1997) az 1970-es és 1980-as években több halfaj állomány méretére vonatkozóan is készített becsléseket a halászati fogási statisztikák alapján, a teljes halállományra vonatkozóan azonban ilyen számításokat, joggal, nem közölt. Így például, BÍRÓ a dévérkeszeg állománysűrűségét ezen időszakra 160-180 kg ha⁻¹ értékre becsülte.

MOREAU és BÍRÓ (nem publikált adatok, de a főbb eredmények elérhetőek BÍRÓ 2006. évi közleményében) a táplálékhálózat mentén történő anyag- és energiaáramlási adatok alapján modellezte a Balaton anyagforgalmát a halak szempontjából. A Balaton állati szervezeteinek globális anyagforgalmát az ECOPATH II. többváltozós modellel írták le, amely a tó négy energia-szintjén történő anyagáramlást mutatja. A modell a tóra átlagosan 290 kg ha⁻¹ halbiomasszát becsült az 1980-as évek végére, az 1990-es évek elejére. Ez 17197 tonnás teljes halállomány nagyságot jelentett.

Modern radaros halállomány vizsgálatokat a Balatonon először KUBEČKA és munkatársai (1997) végeztek, akik a tó halállományának sűrűségét a nyíltvízen átlagosan 169±112 kg ha⁻¹ értékre becsülték. Ugyanezen érték TÁTRAI és munkatársai (2005) felmérése alapján 2004-ben 170±130 kg ha⁻¹ értéknek adódott. A becslések jelentős hiba határa is jelzi, hogy a halállomány eloszlása milyen mozaikos a tóban. E mozaikos eloszlás miatt pedig a nagyobb pontosságú állományméret becslések csak nagy rendszerességgel végzett és nagy területek átvilágítását biztosító felmérésekkel lehetne elérhető. Ezt támasztja alá az is, hogy a tó három medencéjében 2003. és 2007. között végzett felmérések az átlag értékek tekintetében is igen jelentős tartományon belül variáltak. Így például a négy vizsgált év folyamán a siófoki medencében 34-114 kg ha⁻¹, a szemesi medencében 73-137 kg ha⁻¹, míg a keszthelyi medencében 113-319 kg ha⁻¹ átlagos halbiomassza értékek adódtak a nyíltvízre vonatkozóan (TÁTRAI et al. 2008). Összességében, sajnos a jelenlegi halállomány vizsgálatok, vonatkozik ez mind a kopolyúhálós, mind a radaros mérésekre, intenzitása nem éri el a Balaton mérete és jelentősége által megkövetelt szintet. E mögött egyértelműen az alulfinanszírozottság áll (a hazai helyzetet vö. SCHMUTZ et al. (2007) 2. táblázatával). A felmérések bővítése nélkül azonban a tóban bekövetkező változások nem észlelhetőek kellő időben és pontossággal.

3. táblázat

Az egyes halfajok és a teljes halállomány tavon belüli megoszlása az állomány sűrűség (CPUE) és az abszolút mennyiség tekintetében. Az átlagos, súlyozott CPUE a teljes vízszalpra vonatkozó fogási adatok mintavételi pontokhoz rendelhető reprezentatív területarányokkal (2. táblázat) súlyozva került kiszámításra. Az állományok százalékos élőhelyi megoszlása a CPUE adatok, a teljes tó terület és az egyes élőhely típusok becslött kiterjedése alapján lett becsülve.

	CPUE (g óra ⁻¹ standard hálózatt ¹)						élőhelyi megoszlás,			
	teljes vízszlop, súlyozott átlag			Balaton, átlag			az adott faj teljes állományának %-ában			
	déli parti sáv	nyíltvíz	északi parti sáv	nádas	északi parti sáv	nyíltvíz	déli parti sáv	nyíltvíz	északi parti sáv	nádas
<i>Rutilus rutilus</i>	30	65	318	883	100	2	54	28	16	
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0	0	1	108	2	0	0	3	97	
<i>Aspius aspius</i>	2	18	130	2	27	1	57	42	0	
<i>Alburnus alburnus</i>	157	427	879	1257	464	2	76	17	5	
<i>Blicca bjoerkna</i>	12	46	422	429	84	1	45	44	10	
<i>Abramis brama</i>	45	307	955	126	342	1	74	24	1	
<i>Pelecus cultratus</i>	4	532	62	0	446	0	99	1	0	
<i>Romanogobio alpinus</i>	0	0	0	0	0	7	76	15	2	
<i>Rodeus sericeus</i>	0	0	0	1	0	0	0	72	28	
<i>Carassius gibelio</i>	2	2	85	0	9	2	14	84	0	
<i>Cyprinus carpio</i>	44	20	95	191	32	9	53	27	11	
<i>*Hypophthalmichthys molitrix</i> ×										
<i>H. nobilis</i>	0	29	0	0	24	0	100	0	0	
<i>Lepomis gibbosus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	100	
<i>Perca fluviatilis</i>	0	0	0	97	2	0	0	0	100	
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	0	4	6	1	4	0	84	15	1	
<i>Sander lucioperca</i>	2	86	57	0	77	0	93	7	0	
<i>Sander volgensis</i>	11	3	102	15	12	6	19	73	2	
<i>Neogobius fluviatilis</i>	0	0	0	0	0	3	84	13	0	
egyéb	0	1	23	0	2	0	23	77	0	
összesen	309	1540	3135	3111	1625	1	78	17	4	

*A busa az alkalmazott hálókkal alig vizsgálható, így e faj a jelen adatokban nagyon alul reprezentált.

2.2.3. Az elektromos halászgéppel végzett felmérések eredményei

A Balaton nádasainak halállományát 1996. óta többé-kevésbé folyamatosan vizsgáltuk (lásd még SPECZIÁR et al. 1997a, ERŐS et al. 2009a). Ezen idő alatt 24 halfaj jelenlétét igazoltuk. A mintákban az egyedszámot tekintve legnagyobb arányban a kűsz, a bodorka és a dévérkeszeg voltak jelen, míg a biomasszát tekintve a ponty és a dévérkeszeg aránya kimagasló. A teljes időszakot tekintve számottevő tömegben találtuk még az angolnát, az amurt és az ezüstkárászt (4. táblázat).

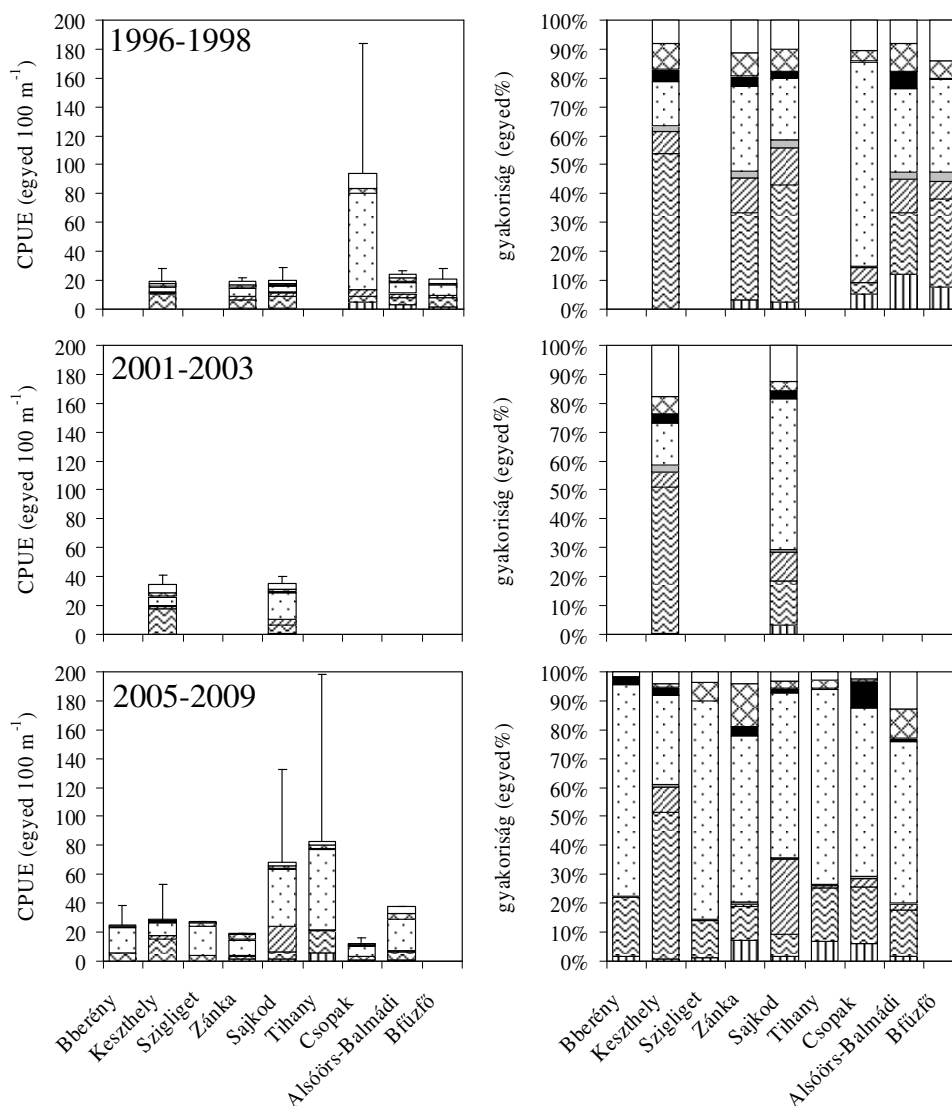
4. táblázat

A nádasokban 1996. és 2009. között végzett elektromos mintavételek főbb adatai.

	N (db)	egyed%	tömeg%
<i>Anguilla anguilla</i>	446	2.8	7.9
<i>Rutilus rutilus</i>	3297	20.4	6.1
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	11	0.1	6.0
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	621	3.8	1.6
<i>Leuciscus idus</i>	1	0.0	0.1
<i>Aspius aspius</i>	97	0.6	1.8
<i>Alburnus alburnus</i>	8221	50.8	2.0
<i>Blicca bjoerkna</i>	460	2.8	2.0
<i>Abramis brama</i>	1617	10.0	22.7
<i>Pelecus cultratus</i>	2	0.0	0.0
<i>Tinca tinca</i>	19	0.1	0.6
<i>Pseudorasbora parva</i>	96	0.6	0.0
<i>Rhodeus sericeus</i>	417	2.6	0.0
<i>Carassius carassius</i>	1	0.0	0.0
<i>Carassius gibelio</i>	174	1.1	6.2
<i>Cyprinus carpio</i>	285	1.8	37.3
<i>Silurus glanis</i>	8	0.0	3.3
<i>Esox lucius</i>	44	0.3	1.4
<i>Lepomis gibbosus</i>	110	0.7	0.1
<i>Perca fluviatilis</i>	99	0.6	0.2
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	8	0.0	0.0
<i>Sander lucioperca</i>	93	0.6	0.7
<i>Sander volgensis</i>	9	0.1	0.0
<i>Neogobius fluviatilis</i>	42	0.3	0.0
Összes egyedszám	16177		
Fajok száma	24		
Mintavételi alkalmak száma	72		
Mintavételi szakaszok teljes hossza	39.5 km		

Részletes elemzések csak az egyedszám tekintetében készíthetők, aminek oka, hogy a halak kémelése érdekében 1998-tól az elektromos mintavételek során halat már nem vettünk ki a vízből (a béli tartalom vizsgálatra szánt mintákon kívül), és így egyedi testtömeg mérések sem készültek. Az adatok három időintervallumon belül kerültek összegzésre (1996-1998, 2001-2003, 2005-2009). Az egyes halfajok 100 m-es mintaszakaszokra vetített átlagos egyedszáma,

illetve a mintán belüli aránya mind térben, mind időben jelentősen változott (7. ábra).



7. ábra

A halállomány sűrűsége (CPUE-ban kifejezve, a teljes CPUE szórásának feltüntetésével) és összetétele a Balaton nádasában elektromos halászgéppel végzett felmérések alapján. A két leggyakrabban vizsgált, sajki és keszthelyi, mintavételi pont időbeni változásainak statisztikai elemzését az 5. táblázat összegzi. A nagy szórás értékek miatt az ANOVA szignifikáns területi hatást nem tudott igazolni. angolna, bodorka, dévérkeszeg, ezüstkárász, kűsz, ponty, vörösszárnú keszeg, egyéb.

A part menti élőhelyek halegyűtéseinek szerkezete és az állománysűrűség szempontjából a vízben élő algák mennyisége, szemben a nyíltvízzel, kevésbé tűnik jelentősnek. Itt feltehetően sokkal jelentősebbek az olyan helyi hatások, mint az élőhely strukturáltsága és zavartsága, a hullámnak való kitettsége, a vízmélység és nem utolsósorban, a tápanyag lerakódás mértéke.

Az időbeni változások a két leggyakrabban vizsgált, sajki és a keszhelyi nádas szakaszok adatai alapján kerültek elemzésre. Szignifikáns időhatás a bodorka, a küsz, a dévérkeszeg, a sügér és a teljes fogás tekintetében mutatkozott (5. táblázat). A küsz és a dévérkeszeg átlagos egyedsűrűsége jelentősen nőtt a nádasokban az elmúlt 10-15 évben. A pontyállomány sűrűsége hosszabb távon stabilitást mutat. A sügérállomány az ezredfordulót követően kezdett egyértelműen növekedni. Ugyanakkor, meglepő módon, ezen élőhelyen nem sikerült igazolni az angolnáállomány sűrűségének csökkenését. A fajgazdagság Sajkodonál az 1996-1998 és a 2005-2009 időszakban jelentősen elmaradt a többi minta fajgazdagságától (8. ábra). Ennek egyik oka lehet, hogy ezen időszakokban, a tó „normális” vízállása mellett az e területen fennálló nagyobb vízmélység (>1 m) miatt egyes halfajok kimutatása már nehezebb elektromos halászgéppel. A másik tény, amelyről sajnos a grafikon egyértelműen tájékoztat minket, az, hogy az alkalmazott mintavételi intenzitás bizony a teljes fajkészlet kimutatásához még nem tekinthető elégségesnek. Minthogy a görbék még nem érték el a telítődést, a mintavételi intenzitás növelése jelentősen javíthatná számos halfaj kimutathatóságát.

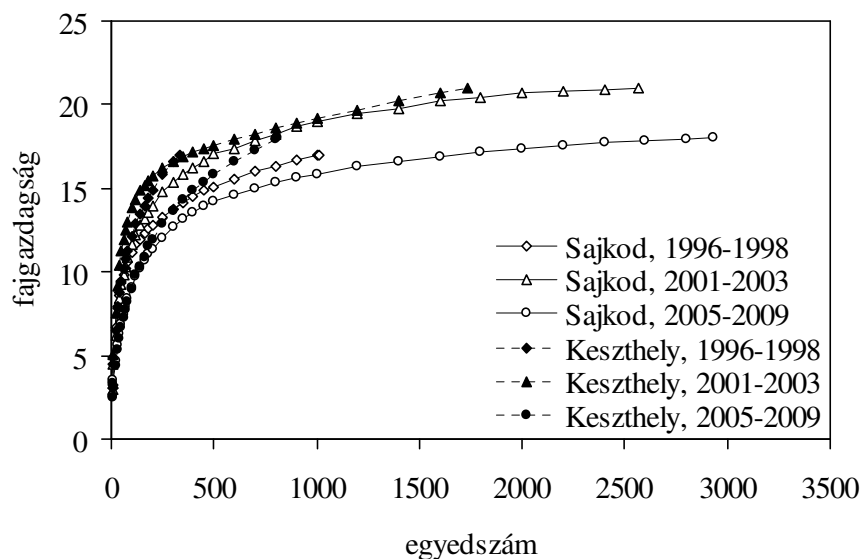
A nádas halállománya évszakosan is jelentősen változik. Tavasszal és nyár elején több halfajnak óriási ívó csapatai jelennek meg itt (SPECZIÁR et al. 1997a). E tekintetben kiemelendő a dévérkeszeg és a küsz, amelynek ívó állományai ebben az időszakban többször is megjelennek. Ezzel szemben a bodorkának és a karika keszegnek például csak rövid időszakban fordulnak elő nagyobb ívó csapatai nádasokban. E jelenségeket a hosszú távú vizsgálatok tervezése és elemzések során figyelembe kell tehát venni.

A Balaton nádasainak halállományát általában elektromos halászgéppel vizsgáljuk. Ennek oka, hogy más gyűjtési módszer e területeken alig használható. Ugyanakkor, az sem lényegtelen, hogy szemben a kopoltyúhálós, az elektromos mintavétel során a halak kevésbé sérülnek. Így viszont nincs lehetőség a tó területének meghatározó részén folytatott kopoltyúhálós adatokkal történő összevetésre, azaz a halállomány tavon belüli megoszlásának vizsgálati lehetősége erősen korlátozódik. A kopoltyúhálós mintavétel a Balaton nádasában csak ritkán alkalmazható. E szűk tér és idő ablakot kihasználva, 2007-ben vizsgáltuk a két mintavételi módszer relatív hatékonyságát. A vizsgálatok szerint a két módszer annyira eltérő eredményre vezet a halállomány összetételét illetően (6. táblázat), hogy azokat összevethetetlennek kell tekintenünk. Állománysűrűség becslésére a kopoltyúháló tűnne megfelelőbbnek (ha használható lenne), míg a fajgazdagság becslésére az elektromos mintavétel bizonyult egyértelműen hatékonyabbnak. Azt, hogy végül is melyik módszerrel becsülhetjük pontosabban a halállomány összetételét, megfelelő referencia nélkül eldönteni nem lehetett (ERŐS et al. 2009a). Meg kell még jegyezni, hogy az elektromos mintavétel standardizálása a gyakorlati végrehajtás szempontjából (egyenes vonalú mozgás, egyenletes mintavételi sáv szélesség) igen nehéz a nádasokban, így feltehetően az eredményt a gyűjtést végző és a csónakot irányító személye is befolyásolhatja.

5. táblázat

Az átlagos CPUE (egyed 100 m^{-1}) alakulása az egyes időszakokban a sajkodi és a kesztelyi nádasokban. *Statistikailag szignifikáns időhatás ($\ln(x+1)$ transzformált fogási adatok, ismétléses ANOVA, $P<0.05$). Szignifikáns időhatás (lh, *) esetén végzett Tukey post-hoc teszt alapján az összehasonlítási csoportokon belül (halfaj/élőhely) szignifikánsan eltérő értékeket az eltérő betűindexek jelzik szintén $P<0.05$ valószínűségi szint mellett.

	Sajkod				Kesztely			
	1996-1998	2001-2003	2005-2009	lh	1996-1998	2001-2003	2005-2009	lh
<i>Anguilla anguilla</i>	0.48	1.11	1.23		0	0.18	0.18	
<i>Rutilus rutilus</i>	8.10 ^a	5.47 ^b	5.18 ^b	*	10.19 ^a	17.62 ^b	14.76 ^{ab}	*
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0.04	0.01	0.11		0.13	0	0.03	
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	1.46	1.05	1.77		1.69	2.05	0.29	
<i>Leuciscus idus</i>	0	0	0		0	0.02	0	
<i>Aspius aspius</i>	0.41	0.33	0		0.61	0.33	0.13	
<i>Alburnus alburnus</i>	4.30 ^a	18.66 ^b	38.79 ^c	*	2.84 ^a	5.06 ^b	9.04 ^c	*
<i>Blicca bjoerkna</i>	1.26	2.66	0.74		0.16	1.12	0.29	
<i>Abramis brama</i>	2.59 ^a	3.62 ^a	17.67 ^b	*	1.45 ^a	1.70 ^a	2.52 ^b	*
<i>Tinca tinca</i>	0.12	0.04	0.02		0	0.04	0	
<i>Pseudorasbora parva</i>	0	0	0		0.27	1.88	0.09	
<i>Rhodeus sericeus</i>	0.19	1.06	0.77		0.26 ^a	3.07 ^b	0.06 ^a	*
<i>Carassius carassius</i>	0	0	0		0.04	0	0	
<i>Carassius gibelio</i>	0.56	0.24	0.4		0.39	0.92	0.23	
<i>Cyprinus carpio</i>	0.49	1	0.94		0.84	1.04	0.82	
<i>Silurus glanis</i>	0	0.03	0.04		0.04	0.02	0	
<i>Esox lucius</i>	0.07	0.05	0.11		0.07	0.36	0.03	
<i>Lepomis gibbosus</i>	0.08	0.22	0.37		0.09 ^a	1.01 ^b	0.06 ^a	*
<i>Perca fluviatilis</i>	0.02 ^a	0.31 ^b	0.30 ^b	*	0.00 ^a	0.53 ^b	0.26 ^b	*
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	0	0.04	0.06		0	0.02	0.06	
<i>Sander lucioperca</i>	0.02	0.52	0.33		0.06	0.57	0.07	
<i>Sander volgensis</i>	0	0.11	0		0	0.02	0	
<i>Neogobius fluviatilis</i>	0.02	0.15	0.08		0.07	0.29	0.18	
Összesen	20.22 ^a	36.67 ^b	68.92 ^c	*	19.21 ^a	37.84 ^b	29.09 ^c	*



8. ábra

A fajgazdagság és a minták egyedszáma közti összefüggés a sajkodi és a keszthelyi nádasokban időszakos bontásban (rarefaction szimuláció, EcoSim 7.72, GOTELLI és ENTSMINGER 2008).

Rendszeresebben két kövezett partszakaszt vizsgáltunk, Tihanynál egy mélyebb és Keszthelynél egy sekélyebb vizűt. A felmérések azonban minkét esetben kizárólag a kövezések felsőbb, mintegy 0.6 m vízmélységig terjedő, rétegeit érintették. A kövezések halállományát egyedszámban egyértelműen a kűsz dominálja. Gyakori halfaj még a bodorka, a folyami géb és a naphal, illetve jellemzően inkább csak Tihanynál, az angolna és a dévérkeszeg (9. ábra). A kimutatott fajok száma Tihanynál 12, Keszthelynél 16 volt (10. ábra). Az egységnyi szakaszra eső egyedszám Keszthelynél több mint kétszerese volt a Tihanynál megfigyeltnek.

A kikötők közül rendszeresen két kisebbet, az MTA BLKI tihanyi kikötőjét és a halászközségi kikötőjét vizsgáltuk. A kimutatott fajszám 16, illetve 18 volt (10. ábra). Az egyedsűrűség itt is Keszthelynél volt a magasabb, átlagosan mintegy háromszorosa a tihanyinak. A legnagyobb egyedszámban ezen az élőhelyen is a kűsz fordult elő, amelyet a naphal és a bodorka követett. Tihanynál számottevő volt még a folyami géb egyedszáma, míg Keszthelynél a dévérkeszeg, az ezüstkárász és a szivárványos ökle előfordulása (9. ábra).

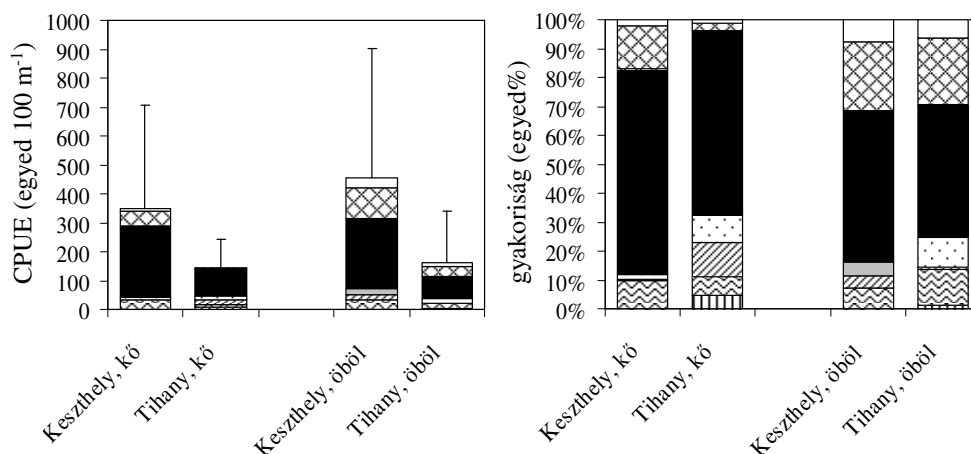
Az elektromos mintavétellel kapott adatok főkomponens (PCA) elemzése alapján a kövezések, a kikötők és a nádasok halegyütteseinek tisztán elkülönülnek egymástól. A kövezések és a kikötők halegyütteseiben a kűsz, a folyami géb, a naphal fontosabb szerephez jut, mint a nádasokban, míg a nádasokban a bodorka, a vörösszárnýú keszeg és az ezüstkárász szerepe nagyobb a halállományon belül, mint a kikötőkben, vagy kövezéseken. A legrészletesebben vizsgált 2005. és 2009.

közötti időszakot tekintve egyértelműen elkülönülnek egymástól a Tihany és a Keszthely környéki területek halegyüttese (11b ábra). Tihany környékén jelentősebb az angolna, a fogassüllő és a karika keszeg részaránya a szóban forgó élőhelyeken, míg a Keszthely környéki vizekben ugyanez a pontyról és a razbóráról mondható el. Ugyanakkor, szembeötlő, hogy az időbeni változások a sajkodi és a keszthelyi nádasokban hasonló trendeket mutatnak. A folyamatok fő jellemzője (lásd 11. ábra, PC1; valamint 5. táblázat) a kűsz részarányának növekedése mindkét élőhelyen.

6. táblázat

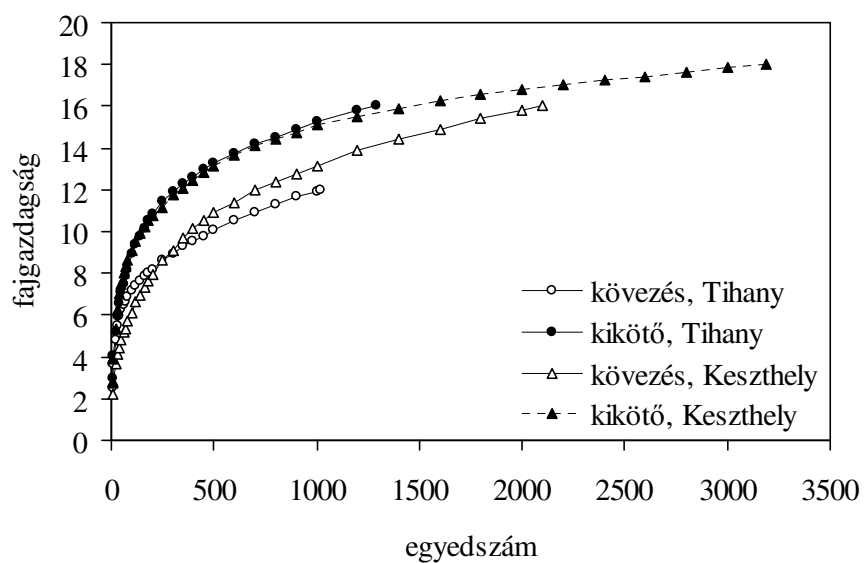
Az elektromos és a kopoltyúhálós minták összetétele azonos időben és helyen végzett nádas vizsgálatok során (ERŐS et al. 2009a nyomán). Öt mintavételi terület, összesen 87 db 35 m-es elektromos mintaszakasz és 25 db 35 m-es kopoltyúháló szett, 9476 gyűjtött egyed. A - egyedszám, B - biomassza.

	Elektromos halászat			Kopoltyúháló		
	CPUE (egyed 35 m ⁻¹)	A%	B%	CPUE (egyed óra ⁻¹ 35 m háló ⁻¹)	A%	B%
<i>Anguilla anguilla</i>	0.6	5.0	30.7	-	-	-
<i>Rutilus rutilus</i>	1.3	11.1	6.5	10.1	4.0	28.4
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	0.0	0.1	5.6	-	-	-
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	1.1	10.5	3.8	0.8	0.3	3.5
<i>Aspius aspius</i>	0.1	0.9	2.7	0.0	0.0	0.1
<i>Alburnus alburnus</i>	6.9	61.0	5.9	228.1	91.2	40.4
<i>Blicca bjoerkna</i>	0.2	1.5	0.8	7.5	3.0	13.8
<i>Abramis brama</i>	0.1	0.6	0.8	0.9	0.4	4.1
<i>Tinca tinca</i>	0.0	0.1	0.2	-	-	-
<i>Romanogobio albipinnatus</i>	-	-	-	0.1	0.0	0.0
<i>Rhodeus sericeus</i>	0.4	3.7	0.3	0.4	0.2	0.0
<i>Carassius gibelio</i>	0.1	0.5	4.6	-	-	-
<i>Cyprinus carpio</i>	0.1	1.0	25.1	0.1	0.0	6.1
<i>Silurus glanis</i>	0.0	0.2	0.5	-	-	-
<i>Esox lucius</i>	0.1	0.6	2.4	-	-	-
<i>Lepomis gibbosus</i>	0.1	1.0	0.1	0.1	0.0	0.0
<i>Perca fluviatilis</i>	0.1	0.8	0.1	1.8	0.7	3.1
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	-	-	-	0.1	0.0	0.0
<i>Sander lucioperca</i>	0.2	1.5	9.9	0.1	0.0	0.0
<i>Sander volgensis</i>	-	-	-	0.1	0.0	0.5
Összes	11.3			250		
fajok száma	17			14		



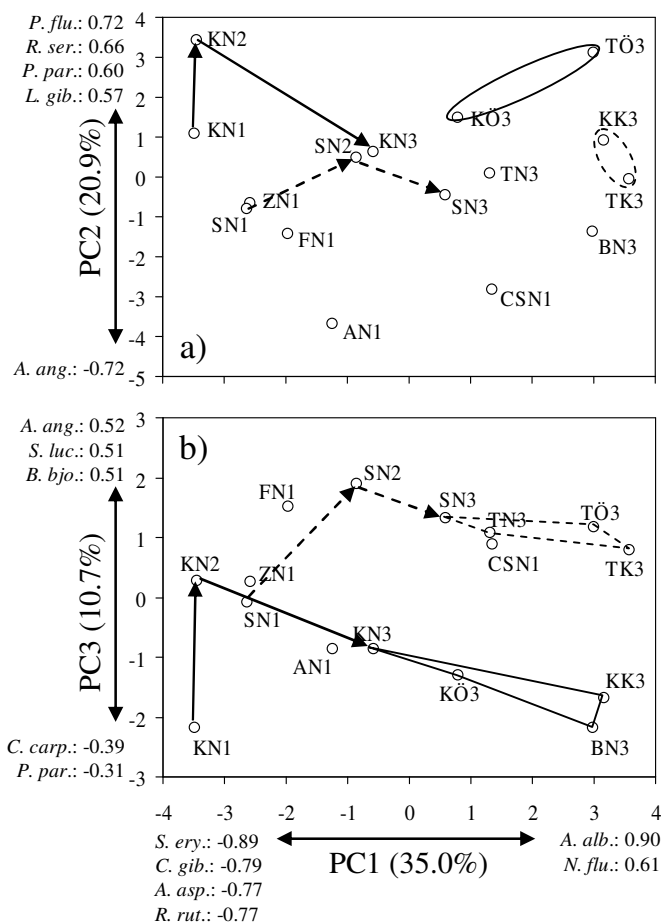
9. ábra

A halállomány sűrűsége (CPUE-ban kifejezve, a teljes CPUE szórás értékének feltüntetésével) és összetétele Keszthelynél és Tihanynál a kövezésen és egy-egy védett kikötő öbölben elektromos halászgéppel végzett felmérések alapján. A nagy szórás értékekre tekintettel, az ANOVA területi különbségeket nem igazolt. napfal, bodorka, dévérkeszeg, ezüstkárász, folyami géb, kősz, angolna, egyéb.



10. ábra

A fajgazdagság és a minták egyedszáma közti összefüggés a tihanyi és a keszthelyi kövezéseken és kikötőkben (rarefaction szimuláció, EcoSim 7.72, GOTELLI és ENTSMINGER 2008).



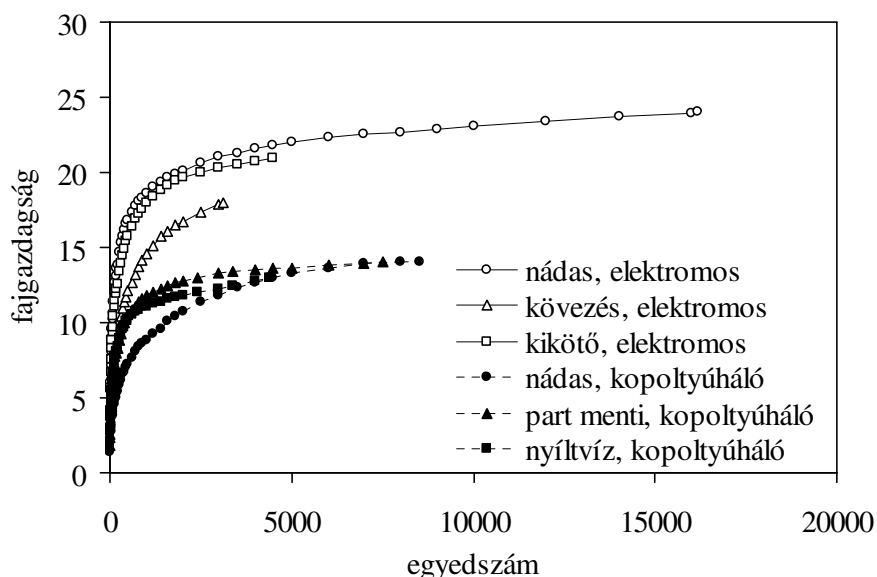
11. ábra

Az elektromos halászgéppel kapott halállomány-szerkezet adatok főkomponens elemzése. a) az 1. és a 2.; b) az 1. és a 3. főkomponensek (PC) mentén mutatkozó adateloszlás. Az elemzés egyedszámon alapuló átlagos százalékos összetétel adatok $\arcsin(x^{0.5})$ transzformáltjain került futtatásra. Az egyes tengelyeknél feltüntetésre kerültek a képviselt variancia hányadok, valamint a legmagasabb korrelációt mutató változók (halfajok). Az adatpontok jelölésében az első betű a helyszínt (K – Keszthely; S – Sajkod; A – Alsóörs; Z – Zánka; F – Fűzfő; CS – Csopak; B – Balatonberény; T – Tihany), a második betű az élőhely típusát (N – nádas; K – kövezés; Ö – kikötő öböl), míg a szám a vizsgálati periódust (1 – 1996-1998; 2 – 2001-2003; 3 – 2005-2009) jelöli. A folyamatos nyilak a keszthelyi, míg a szaggatottak a sajkodai nádas élőhelyen bekövetkezett időbeni változást mutatják. Az a) ábrán a sima határoló a kikötői és a szaggatott határoló a kövezéses élőhelyek elkülönülését szemlélteti; míg a b) ábrán a sima határoló a Keszthely környéki és a szaggatott határoló a Tihany környéki mintavételi pontok elkülönülését szemlélteti a 2005-2009. időszakra vonatkozóan.

2.3. A halállomány vizsgálatok korlátai és fejlesztésük lehetőségei

A tó halállományát, ideális esetben, az egyes halfajok eltérő élőhely igénye, a halállomány évszakos és napszakos helyváltoztatásai és nem utolsósorban, kiszámíthatatlan mozaikos eloszlása miatt egységében kellene vizsgálni. Ez azonban nem lehetséges. Eltérő és sajnos ismeretlen hatékonyságú módszerekkel kell vizsgálnunk a nyíltvízi és parti sávban élő halállományokat, illetve szintén eltérő módszerek alkalmazása szükségeltetne az egyes halfajok eltérő viselkedése miatt.

A különböző módszerekkel végzett mintavételek hatékonyságát, mint arról a nádas élőhely esetében már volt szó, nem igen lehet összevetni. Ezt tovább nehezíti, hogy a Balatonon nagyon kevés az olyan élőhely, ahol mind az elektromos, mind a kopoltyúhálós mintavétel megfelelően elvégezhető lenne. Így, tulajdonképpen ilyen értékelésre mindössze egy objektív módszer látszik jelenleg alkalmasnak, a fajgazdagság görbék összevetése. Ezen eredmények azt mutatják, hogy az elektromos halászgéppel folytatott vizsgálatoktól jóval több halfaj kimutatását remélhetjük, mint a kopoltyúhálós vizsgálatoktól (12. ábra). Ugyanakkor, mivel a tóban zajló anyagforgalmi folyamatokat és a halállomány tömegét érintő változásokat fontos vizsgálni, ezért a tó halállományának döntő részét befogadó, 1 m-nél mélyebb, növényzetmentes élőhelyek vizsgálata kiemelt jelentőségű, ami pedig jelenleg csak kopoltyúhálós módszerrel oldható meg reálisan.



12. ábra

A fajgazdagság és a minták egyedszáma közti összefüggés a különböző élőhelyeken folytatott kopoltyúhálós (teljes vízoszlop) és elektromos mintavételek során (rarefaction szimuláció, EcoSim 7.72, GOTELLI és ENTSMINGER 2008).

Ahhoz, hogy a halállomány összetételéről és változásairól mind pontosabb képet nyerhessünk, az eddigiekben bemutatott adatok kiegészítése szükséges. Főként a busa és az angolna állományának halászati módszerekkel történő becslése lenne fontos, amely azonban a mai lehetőségeinknél komolyabb felszerelést igényelne. Az itt bemutatott eredményeknek nagyon jó kiegészítését jelentik a műszeres mérések, amelyről a halállomány tényleges méretére és méreteloszlására vonatkozóan remélhetünk fontos információkat (TÁTRAI et al. 2008). Sajnos a tó sekélyisége e módszer alkalmazhatóságát jelentősen korlátozza. Vertikális mérések reálisan alig-alig végezhetőek, míg a horizontális méréseket a tó gyakori hullámzása nehezíti. Mindemellett, az ilyen típusú vizsgálatok jelentős fejlesztése indokolt, már csak azért is, mert a nem kifejezetten "halbarát" kopoltyúhálós mintavételek mintaszám szükségletét is csökkenthetik, illetve egyben az adatok felhasználhatóságának körét jelentősen kiszélesíthetik.

A statisztikai elemzések tanulságai egyértelműen mutatják, hogy az adott lehetőségek mellett végzett felmérések intenzitása (mintaszám) nem éri el azt a kívánt szintet, amelynél a halállomány változásai megfelelően nyomon követhetőek lennének. A jelenlegi támogatási keret mellett a Balatonon nagyjából évi 36-72 nyíltvízi és 36-48 kopoltyúhálós minta egység (mintavételi napok száma szorozva az alkalmanként kihelyezett háló szettek számával) megvételére van lehetőség. Ezzel szemben, ha legalább a 20%-os változások (különbségek) kimutathatóságát szeretnénk biztosítani, akkor is, még a legtömegesebb fajoknál is, e mintavételi intenzitásnál jóval többre lenne szükség (a részletes elemzéseket lásd: SPECZIÁR et al. 2009b).

A jövőben célszerű lenne megvizsgálni továbbá, hogy a balatoni halállomány monitoring vizsgálatok hatékonysága növelhető-e, ha a folyó vizek és más tavak esetében már tesztelt, robosztusabb diverzitás és közösség szerkezeti mutatók (pl., ERŐS et al. 2008b, SCHMERA és ERŐS 2008, ERŐS et al. 2009b, SCHMERA et al. 2009a, 2009b, HEINO et al. 2010) alapján kerülnének kiértékelésre az adatok, szemben a jelenleg használt konzervatív fajsám, valamint fajonkénti egyedsűrűség és biotéma dimenziójú elemzésekkel. Szintén szükséges a kopoltyúhálós és elektromos mintavételek CPUE értékei és a halállomány tényleges sűrűsége közti összefüggések mélyrehatóbb vizsgálata. Erre a halradar mellett, olyan alternatív halászati módszerek (pl. alul záródó, nyíltvízi kerítőháló), illetve kísérleti beállítások (lezárt területek, ismert haltömeggel; vagy lezárt területek mintavétel utáni teljes lehalászása) lehetnek megfelelőek, amelyek halállomány tényleges sűrűségének megbízható meghatározását biztosítják.

3. A főbb balatoni halfajok biológiája

Az alábbiakban a Balatonban bizonyítottan önfenn tartó állományokkal rendelkező, illetve néhány nem szaporodó, de jelenleg tömeges halfajra vonatkozó ismereteink kerülnek összegzésre. Az adatok áttekinthetőségét a testhossz-testtömeg viszonyra (7. táblázat, lásd e fejezet végén), a növekedésre (8. táblázat, lásd e fejezet végén), illetve a táplálkozási csoport besorolásra (lásd 4.2. fejezet, 57. ábra) vonatkozó összefoglaló táblázatok hivatottak elősegíteni. Az itt megadott testhossz adatok, amennyiben az külön nincs jelezve, minden esetben standard

testhosszban értendők. Az egyes halfajok előfordulását és egyedsűrűségét illetően a 2.2. fejezet nyújt további ismereteket.

3.1. Angolna, *Anguilla anguilla*

3.1.1. Előfordulás és állománysűrűség

Az angolna helyzete különleges a tóban. Az előfordulás szempontjából az angolna őshonosnak tekinthető. Ugyanakkor, az angolna a Balatonba természetes úton már régebben is csak igen ritkán juthatott el, míg mára ennek esélye gyakorlatilag megszűnt. A telepítés előtti időkben évtizedenként néhány példány fogását jegyezték csak fel. Az angolna első ismert balatoni telepítése 1890-ben volt (VÁSÁRHELYI 1962). E telepítések hatása azonban még nem volt jelentős. Az angolna állománya az 1961. és 1991. között zajlott intenzív telepítések hatására vált jelentőssé a Balaton. Az említett időszak alatt több mint 83 millió darab angolna került betelepítésre, döntően üvegangelna fejlődési stádiumban. Az eddig visszafogott angolna mennyisége meghaladja a 4500 tonnát.

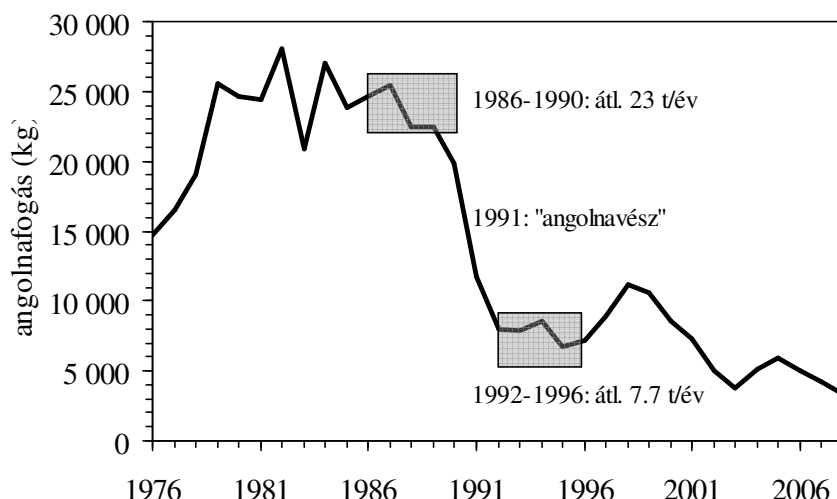
Az angolna mennyiségét illetően az első közvetlen becslés az 1995. évi pusztulás alkalmával készült. Ekkor a siófoki medencében, elektromos hálóval 10.6 kg ha^{-1} , míg a Zánka és Fonyód közötti területen 29.3 kg ha^{-1} angolna volt fogható. A tó teljes területére vonatkoztatva ez 2870000 db, illetve 1300 tonna mennyiséget jelentett (HERODEK et al. 1995). Ezt az értéket azonban csak egy alsó becslésnek tekinthetjük, hiszen i) az adott halászati módszer hatásfoka nem 100% (valamennyi angolna mindig kitér a háló elöl); ii) az akkori angolnaállományban jelentős arányban szerepeltek a 4+ korú halak, amelyek nagyrészt a háló szemein még átfértek; illetve iii) az állomány jelentős része a parti kövek között tanyázott. Összességében úgy becsültük, hogy az 1995. július végi-augusztus eleji döglést követően mintegy 5-6 millió angolna maradhatott a tóban, legfeljebb 2000 tonna tömegben. Vagyis, szemben a GÖNCZY és TAHY (1985) által előzetesen feltételezett 5-10%-al, az angolnák telepítés utáni túlélése a kifogott halak és a még élő egyedek mennyisége alapján, nem lehetett kisebb mint 13-15%.

Az 1995. évi állománybecslés eredményeire és a horgászati fogási adatokra támaszkodva becslés készíthető az angolna maximális balatoni állománysűrűségét illetően is. Feltételezve, hogy a horgászat intenzitása rövidtávon többé-kevésbé állandónak tekinthető, a fogási adatok alapján arra következtethetünk, hogy az 1991. évi nagy angolna döglés akár még az állomány harmadolódását(?) is okozhatta (13. ábra). Ez a fentebb bemutatott felmérések adataival együtt azt jelentheti, hogy a balatoni angolnaállomány mérete az 1980-as évek végén akár az 5000-6000 tonnát is elérhette. Ez a döbbenetes érték egyben azt is jelenti, hogy az említett időszakban a dévérkeszeg után az angolna lehetett a tó második legtömegesebb hala. Ennek tükrében pedig egyértelmű, hogy az angolna hatása a Balaton élővilágára az eddig feltételezettekénél is sokkal jelentősebb lehetett.

A 2000-ben végzett felmérések, amelyek az 1995. évihez hasonló módon történtek, $17-65 \text{ db ha}^{-1}$, illetve $7.2-19.8 \text{ kg ha}^{-1}$ CPUE értéket mutattak a tó négy medencéjének nyíltvízén (TÁTRAI et al. 2001). Ez az 1995-ben alsó becslésként kapott 1300 tonnás állomány nagysággal szemben 800 tonnát jelentett a tó nyíltvízére vonatkoztatva. Ennek alapján az állomány teljes nagysága ekkor

(figyelembe véve a háló hatásfokából és a parti sávban élő állományból adódó hiba lehetőségét is) feltételezhetően már csak 1200 tonna lehetett.

Minthogy, a jelenlegi igen idős angolnák növekedést már alig mutatnak, a 2000. utáni időszakban a fogások az állomány biomasszáját már jó közelítéssel arányosan csökkentik. Így, figyelembe véve az évente tapasztalható kisebb természetes elhullásokat is, 2009 végén a tóban fennmaradt angolnaállomány biomasszája 600-800 tonnára becsülhető. A tó bezárt angolnaállományának „kifutása” azonban más zárt angolnaállományok sorsának példája alapján, a várható igenhosszú élettartamból adódóan akár 50 évnél is tovább tarthat. Erre utal a Velencei-tó példája is, ahol annak ellenére, hogy az utolsó angolnatelepítés 1972-ben volt (GÖNCZY és TAHY 1985), még napjainkban is szép számmal élnek angolnák.



13. ábra

A horgászok által kifogott angolnák mennyisége. Az angolnavész előtti és utána öt év átlagfogásai között mintegy háromszoros különbség tapasztalható.

3.1.2. Állományszerkezet

Az angolnaállomány az 1984. évi felmérés során viszonylag egyenletes koreloszlást mutatott az 1+ és 9+ kortartományon belül, míg 10+ és 11+ korú hal ekkor alig került elő (PAULOVITS és BÍRÓ 1988). 1995-ben az elektromos húzóhálókkal fogott állományrész összetétele a vizsgálatok szerint a következő volt: 4+ - 6.4% (1991. évi telepítés), 8+ - 52.3%, 9+ - 32.1%, 11+ - 8.9% és 12+ - 0.3% (HERODEK et al. 1995). Érdekes módon a 7+ korcsoportnak megfelelő, 1988-as telepítésből származó egyedek nem(?) jelentek meg e mintákban.

A tapasztalatok alapján a hagyományos korbecslési módszerek a jelenlegi előregedett állomány esetében már nem alkalmazhatóak kellő biztonsággal. Talán ennek tudhatóak be a legutóbbi vizsgálatok eredményeiben rejlő hibák és ellentmondások is? Így például, a 2000-ben kifogott 470-820 mm testhosszúságú

egyedek 85%-a az 520-680 mm-es mérettartományba tartozott, a leggyakoribb korcsoport pedig a 9+ (74%?) volt, amely az 1991-es telepítésből származott (TÁTRAI et al. 2001). 2001-ben az 1991-es telepítésből származó egyedek arányát a vizsgálatot végzők 86%-nak, míg 2002-ben 97%-nak "találták" (TÁTRAI et al. 2002, 2003). Ez az azóta már kifogott halak mennyiségének és a tóban még feltételezhetően meglévő állomány ismeretében, valamint tekintettel arra, hogy 1991-ben „mindössze” 580 ezer db angolna került kihelyezésre, teljességgel irreális. Ugyanakkor, az 1988. évi, egyébként tekintélyes 3.7 millió darabos, telepítésből származó egyedek több felmérés során is "hiányoztak" a mintákból. A balatoni angolnák koreloszlását DURIF és munkatársai (2009) is vizsgálták, ám közleményük olyan adatot, amely alapján az 1988-as évjárat sorsára vonatkozóan következtetni lehetne, nem közöltek.

3.1.3. Növekedés

A Balatonba betelepített angolnák átlagos növekedési ütemét PAULOVITS és BÍRÓ (1988) tanulmányozta részletesen. Eredményeik alapján, az 1980-as évek, még rendszeresen telepített balatoni állományának növekedése mind a fertő tavi, mind más európai vizek állományainak növekedéséhez viszonyítva intenzív volt. Ugyanakkor, a mai előregedett, növekedést már alig mutató állományra ezen adatok már nem vonatkoztathatók.

3.1.4. Táplálkozás

BÍRÓ (1974a) 1970. és 1973. között végzett vizsgálatai során az angolna tápláléka a Balatonban élőhelyenként jelentősen eltérőnek mutatkozott. A tó parti sávjában az angolnák főként rákokkal (*Asellus aquaticus*, *Dikerogammarus* spp., *Chelicorophium curvispinum* és *Limnomysis benedeni*), kisebb részt pedig egyéb bevonatlakó gerinctelen szervezetekkel, így árvaszúnyog lárvákkal, puhatestűekkel és tegzesekkel táplálkoztak. Halfogyasztás (vágódurbincs, kűsz és egyéb pontyfélék) elsősorban május és június folyamán fordult elő. A nyíltvízen az angolnák főként árvaszúnyog lárvákkal és kisebb részt halakkal (kűsz, fogassüllő és vágódurbincs) táplálkoztak.

Az 1982-84-ben végzett vizsgálatok az előzőektől jelentősen eltérő eredményt hoztak (PAULOVITS és BÍRÓ 1988). Ekkor a parti sávban gyűjtött angolnák táplálékát 93.5%-ban a kűsz képezte. A nyíltvízen a fő táplálék az árvaszúnyog lárvája volt, amely a táplálék 55.6%-át tette ki. Ugyanakkor, a második legjelentősebb táplálék itt is a kűsz volt 32%-os arányban. Mindkét élőhelyen megfigyelhető volt az ívási időszakban ikra fogyasztása, amelynek aránya a bétartalomban azonban rendszerint 1% alatt maradt. Az eredmények tükrében a kutatók rámutattak, hogy az 1980-es években megnövekedett árvaszúnyog lárvák produkció az angolna táplálékának jelentős változását is okozta, elsősorban a tó nyugati medencéjében és főként a kora tavaszi és őszi időszakban. Szembeötlő volt továbbá a rákok (*Asellus aquaticus*, *Dikerogammarus* spp. és *Chelicorophium curvispinum*) arányának jelentős csökkenése is a táplálékban.

Az 1995. évi angolnapusztulás idején végzett egyszeri (augusztusi) felmérés során a siófoki medencében 99%, míg a középső medencében (Zánka-Fonyód) 29% volt a fogassüllő és kőszüllő ivadék aránya az angolna gyomortartalmában. Árvaszúnyog lárvák jelentősebb mennyiségben (24.7%) ekkor

csak az utóbbi területen volt a gyomortartalomban (HERODEK et al. 1995). Ezen egyszeri felmérésből (50 egyed vizsgálata) természetesen nem általánosíthatunk, de az adott eredmény mégis figyelmeztető jel, hogy az árvaszűnyog lárvák mennyiségének csökkenésével a nyíltvízi angolnák más táplálékforrást kereshetnek, és ezáltal jelentős hatást gyakorolhatnak egyes őshonos halfajok állományaira. Megjegyzendő továbbá, hogy tavaszonként a nádasokban végzett kutatóhalászataink alkalmával többször tapasztaltuk, hogy a kifogott angolnák ikrákkal berakott nádgyökér darabokat hánytak ki (MÜLLER et al. 2005, MÜLLER és SPECZIÁR nem közölt adatok), amely azt bizonyítja, hogy az angolna bizonyos időszakokban és helyeken igen is jelentős mértékben specializálódhat más halfajok ikrájának fogyasztására.

3.1.5. Szaporodás

Az angolna sem a Balatonban sem más édesvízben nem szaporodik, ívás kizárólag a Sargasso-tengerben történik. Mindemellett, az európai angolna mesterséges szaporítása a mai napig sem megoldott (MÜLLER et al. 2003, MÜLLER 2006). Az angolna gazdasági célú nevelése, ideértve a természetes vizekbe kihelyezett állományokat is, kizárólag a tengerből az édesvizekbe vándorló ivadék megfogásán és áthelyezésén alapul. Ugyanakkor, az ivarérett állomány kíméletlen kifogása a további természetes szaporodást lehetetlenítette el. Ezen gazdálkodásmód az angolnát mostanra Európa egyik legveszélyeztetettebb halfajává tette (MÜLLER 2005).

3.1.6. Szerepe a tó életében

A telepítések következtében drasztikusan megnövekedett angolnaállomány jelentős mértékben leköti a tó bentikus táplálékkészletét, ezáltal konkurensé más őshonos halfajoknak, például a dévérkeszegnek, a vágódurbincsnak, a kőszüllőnek, de kisebb részt a pontynak is. Részleges ragadozó volta folytán erőteljesen pusztítja a lassú mozgású halivadékokat, így pl. a fogassüllő, a kőszüllő és a vágódurbincs ivadékát, de jelentős az angolna ikrafogyasztása is. Szerepe lehetett a kecskerák Balatonból történt kipusztulásában, több kistermetű őshonos halfaj állományának jelentős visszaesésében vagy eltűnésében (pl.: csíkok, menyhal), de mindemellett feltehetően jelentős károkat okoz az ívó kűszrajokban is. Az angolna minden bizonnyal jelentős hatással lehet tő a kételtű és gerinctelen faunájára is.

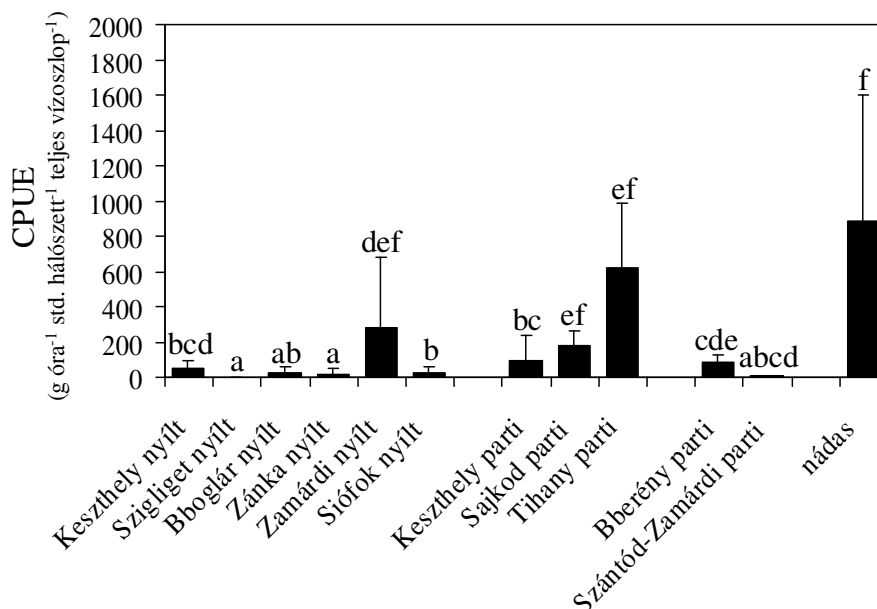
3.1.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Telepítés megszűnése és így az állomány utánpótlásának hiánya.
- Az elvándorlás lehetőségének hiánya.
- Az állomány elöregedettsége.
- Halászat és horgászat.
- Kormorán.

3.2. Bodorka, *Rutilus rutilus*

3.2.1. Előfordulás és állománysűrűség

A bodorka a Balaton északi parti sávjának jelentős pontyféléje, állománysűrűsége a nyíltvíz felé haladva rohamosan csökken (14. ábra, 3. táblázat). A bodorka a nádasok legállandóbb és egyedszámban az egyik leggyakoribb halfaja (7. ábra).



14. ábra

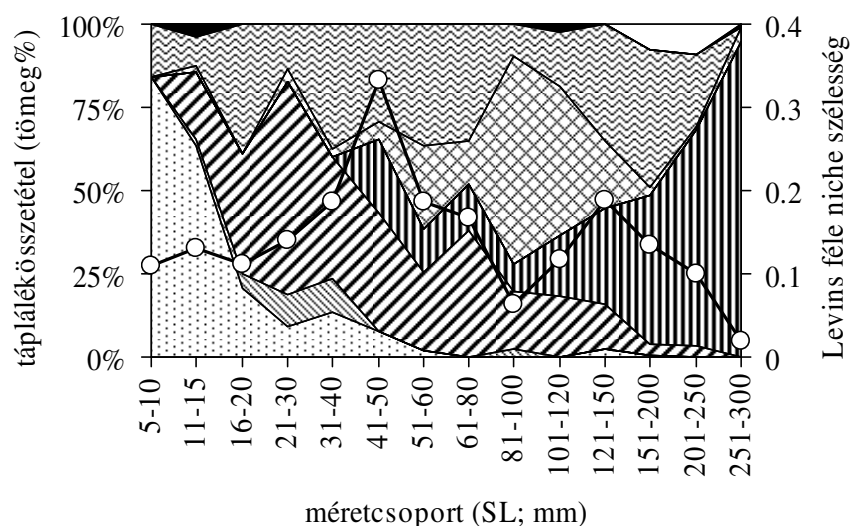
A bodorkaállomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakran vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopokra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.2.2. Növekedés

A balatoni bodorka növekedése az 1995-ben végzett vizsgálatok alapján a 0+-9+ korosztályok tekintetében a következő átlagméretekkel jellemezhető: 47, 83, 117, 151, 178, 203, 223, 236, 242, és 253 mm standard testhossz, illetve 2, 13, 38, 82, 136, 205, 276, 331, 356 és 410 g tömeg (SPECZIÁR et al. 1997c). Más vízterületekkel összevetve (összefoglaló: KASZJANOV et al. 1995), a bodorka növekedése a Balatonban kifejezetten jó. Tavasszal és nyár elején 500-600 g-os egyedekkel is gyakran találkozhatunk a parti sávban, az ennél nagyobb példányok azonban már rendkívül ritkák.

3.2.3. Táplálkozás

A bodorka tápláléka a testmérettel jelentősen változik (15. ábra). Az 5-10 mm-es bodorka ivadék tápláléka a zooplankton, elsősorban az apró Cladocera rákok és a vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) lárvája. A zooplankton aránya a táplálékban ezt követően gyorsan csökken és a 20 mm-nél nagyobb egyedek e táplálékot már alig fogyasztják. A 10-40 mm-es ivadék fontos táplálékai az árvaszúnyog lárvák (31-61%). A bodorka ugyanakkor már táplálkozásának kezdetétől fogyaszt növényi táplálékot is. Ez az ivadékkorban jellemzően kovaalgát jelent, aminek aránya az 5-80 mm-es egyedek táplálékában mérettől függően 13-34% között változik. A bodorka tápláléka a 40-140 mm-es mérettartományban a legváltozatosabb. Ekkor 10-37% részesedéssel szerepelnek az étrenden a különböző bevonatlakó rákok, elsősorban az Amphipoda rákokhoz tartozó *Chelicorophium curvispinum* és *Dikerogammarus* fajok, de e méretnél átmenetileg megnő a detritusz fogyasztás is (6-63%), illetve már megjelennek a táplálékban a puhatestűek, így a csigák és a vándorkagyló. A 140-200 mm-es méret elérésével a bodorka táplálkozása ismét jelentősen megváltozik, a fő táplálékok ettől kezdve a puhatestűek és a bevonatképző fonalas zöldalgák (*Cladophora* sp.) lesznek. A további növekedéssel e két táplálék aránya változik, egyre inkább a puhatestűek, a csigák és a vándorkagyló fogyasztása lesz a meghatározó. 140 mm feletti egyedek táplálékában a horgászok által beszórt etetőanyag is kimutatható (lásd még: SPECZIÁR 2002a, SPECZIÁR és REZSU 2009).



15. ábra

A bodorka táplálékának változása a növekedés során. [dotted] zooplankton, [diagonal lines] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [cross-hatched] „lágyszűz” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [vertical lines] kagylók és csigák, [horizontal lines] vízre hulló ízeltlábúak, [diagonal lines] detritusz, [cross-hatched] alga és hínár, [white] hal, [white] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

A kifejlett bodorkák táplálékának szezonális és élőhely függő változásait illetően szintén folytak kutatások (SPECZIÁR 1999a, 1999b). Áprilisban a kövezésen a bodorka táplálékát nagyrészt a *Chelicorophium curvispinum* (64%) alkotta, míg az év további részében a bevonatalkotó fonalas algák aránya volt magas (25-99%). A táplálékban az alga mellett a vándorkagyló (0-50%) és a csigák (0-14%) részesedése volt még jelentős. Időszakonként megfigyelhető volt továbbá a bodorkánál detritusz (0-11%), hínár (0-11%) és etetőanyag (0-18%) fogyasztása is. A nádasban a bodorka tápláléka hasonló volt a kövezésen megfigyeltékhez. Itt is az alga (9-100%) és a vándorkagyló (0-56%) képezték a táplálék döntő részét. Kisebb mennyiségben fordult elő az étrenden a csiga, a detritusz, a hínár és az etetőanyag. A parttól 200 m-re már a vándorkagyló (7-85%) dominált a táplálékban, de az alga (0-45%) részaránya itt is jelentős volt, főleg a nyár első felében. E területeken számottevő volt a csigák (0-26%), illetve esetenként az etetőanyag (0-24%) szerepe is a táplálékban. A parttól 1500 m-re alga már alig fordult elő a táplálékban, amelyet itt szinte teljes egészében a vándorkagyló (0-74%) és a csigák (23-69%) alkottak.

A kifejlett bodorka táplálkozását tehát az alga és a puhatestűek (főleg vándorkagyló) váltott fogyasztása jellemzi. A bodorka e két táplálék közül egy időben mindig csak az egyiket fogyasztja, nagyon magas alkalmi specializáció mellett, vagyis ekkor más táplálékok előfordulása a bétartalomban szintén elhanyagolható (SPECZIÁR et al. 1997c, SPECZIÁR 1999a). Megfigyelhető esetenként az etetőanyag szintén kizárólagos fogyasztása is. Az egyéb táplálékok fogyasztása viszont ritkább és velük szemben számottevő szelekciót nem mutatkozik a bodorkák részéről.

A bodorka táplálékfelvétele egyébként igen jelentős, éves szinten a felvett táplálék mennyisége (élő súlyban) ivarérett halaknál a saját tömegük 19.2-szerese (SPECZIÁR 2000, 2002b). A kifejlett bodorka esetében táplálkozási versengés a ponttyal és a karika keszeggel szemben léphet fel (SPECZIÁR 1999b, SPECZIÁR és REZSU 2009). Nyáron, a legnagyobb táplálékfelvétel idején, a bodorka jelentős arányban áttér a fonalas alga fogyasztására és ezáltal valamelyest kitér a puhatestűek fogyasztásáért vívandó versengés elől (SPECZIÁR 1999b). A bodorka nagyfokú táplálkozási rugalmassága közismert. PERSSON (1983a) úgy vélte, hogy az általa a 3+-4+ korosztályoknál tapasztalt növényfogyasztás a más korcsoportokkal szembeni, az állati táplálékok fogyasztásáért vívott fajon belüli versengés eredménye lehetett. Ez a magyarázat a Balaton esetében nem tűnik helytállónak, hiszen a bodorka minden vizsgált korosztályánál kimutatható volt az algafogyasztás. Igaz azonban, hogy a nagyméretű, 400-700 g-os bodorkák a nyári időszakban ritkábban fordultak elő a part menti vizekben és így algát is ritkábban fogyasztottak. Mindemellett, a kisebb bodorkák puhatestű fogyasztásának határt szab szájméretük is. A bodorkánál algafogyasztást egyébként számos más populációnál is tapasztalták (pl., HELLAWELL 1972, MANN 1973, GILES et al. 1990).

KASZJANOV és munkatársai (1995) 22 tó, 18 folyó és 14 víztározó bodorka populációját megvizsgálva azt találták, hogy a puhatestűekkel, azon belül főleg a vándorkagylóval táplálkozó bodorkák növekedése sokkal jobb, mint a más (főként növényi) táplálékot fogyasztóké. Hasonló következtetésre jutottak korábban már mások is. Mint azt a balatoni vizsgálatok (SPECZIÁR et al. 1997c) igazolják, a bodorka alga fogyasztása nem egyértelműen külső kényszerből ered és a

puhatestűek és algák vegyes fogyasztása esetén is elérhető kimagasló növekedési ütem. A jó növekedést mindemellett egyértelműen segíti, hogy a Balatonban igen jelentős és kitűnő megújuló képességű vándorkagyló állomány él (MUSKÓ et al. 2003, BALOGH és MUSKÓ 2004, 2006). A bodorka növekedésének kedvező fő táplálékainak szezonális dinamikája is, miszerint e táplálékok mennyisége és produkciója a meleg vizes időszakban tetőzik (MUSKÓ et al. 2004, 2005, 2006, 2007), amikor a halak anyagcseréje is a legintenzívebb. E tekintetben például a dévérkeszeg helyzete sokkal kedvezőtlenebb, hiszen kedvelt táplálékának, az árvaszúnyog lárváknak a mennyisége éppen a nyári időszakban a legalacsonyabb (SPECZIÁR 2008).

Valószínűleg a bodorka legerősebb vetélytársa a Balatonban a karika keszeg, amellyel főleg a vándorkagyló, illetve kisebb részt az algák fogyasztásában osztozik. NAGELKERKE és SIBBING (1996) vizsgálatai alapján a bodorka robosztusabb garatfogának köszönhetően sokkal hatékonyabban tudja megőrizni a vándorkagylót, mint a karika keszeg vagy a dévérkeszeg. A karika keszeg idősebb példányai szintén képesek a kisebb vándorkagylók fogyasztására, míg a dévérkeszeg őrlőereje túl kicsi és így legfeljebb csak az egészen apró kagylókat képes hasznosítani. KASZJANOV és IZJUMOV (1995) megfigyelték továbbá hogy, a vándorkagylót fogyasztó bodorkák garatfoga képes alkalmazkodni a nagyobb igénybevételhez és még inkább megerősödik. Tehát a vándorkagyló fogyasztásában a bodorka mindenképpen előnyösebb helyzetben van, mint vetélytársa a karika keszeg. A karika keszeg kevésbé kedvező életfeltételeit a növekedés vizsgálatok eredményei is igazolják (SPECZIÁR et al. 1997c, SPECZIÁR 1999b).

3.2.4. Szaporodás

A bodorka rendszerint április második felében, május elején, viszonylag szűk időintervallumon belül (egyszer) ívik a nádasokban és a kövezéseken. A bodorka elvi termékenysége a siófoki medencében 205209 (138984-275913) db ikra kg nettó haltömeg⁻¹, míg a keszthelyi medencében 212245 (155014-262213) db ikra kg nettó haltömeg⁻¹ volt 2000-2002-ben.

Az ivadék rendszerint május elején válik láthatóvá. Az ivadék megjelenése szembeütő, hiszen a 6-20 mm-es bodorkák nagy csapatai rendszerint a vízfelszín közelében tartózkodnak, a nádasokban és a módosított partszakaszok part menti mintegy 5 m-es sávjában (jellemzően közéjük keveredik ekkor még a néhány milliméterrel nagyobb balin ivadék is). Az ivadék mérete nyárközepéig nagyon egyöntetű, állományon belüli kisebb szétnövés rendszerint csak később alakul ki. A bodorka ivadék növekedése kezdetben roppant érzékeny a víz hőmérséklet kisebb napenkénti változásaira is (SPECZIÁR 2002a).

3.2.5. Szerepe a tó életében

A parti sávban a bodorkának fontos szerepe van a tavi anyagforgalomban a makrogerinctelen szervezetek és az algák fogyasztása révén. A bodorka kisebb egyedeit a legtöbb ragadozó halfaj fogyasztja, igaz nem nagy arányban.

3.2.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

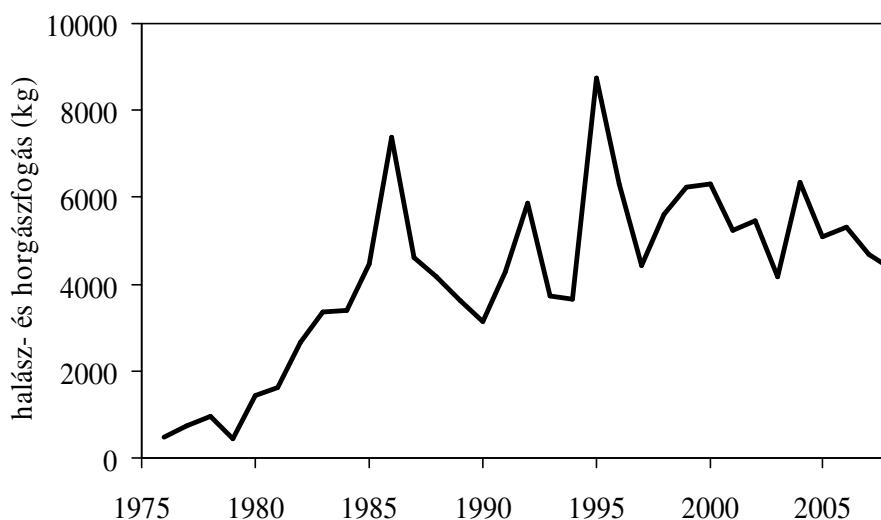
- Az ívóhelyül szolgáló nádasok és növényzettel benőtt természetes partszakaszok állapota.
- A táplálékforrást jelentő makrogerinctelen fauna, főként a vándorkagyló és a csigák mennyisége és termelékenysége.
- A táplálék konkurens ponty telepítésének intenzitása.

3.3. Amur, *Ctenopharyngodon idella*

Szaporodás hiányában az amurállomány utánpótlását a ponty telepítések során olykor véletlenszerűen bekerülő példányok és a tó déli befolyóin üzemelő halastavakból szökő ivadék jelenti (SPECZIÁR et al. 2009c). Annak ellenére, hogy hivatalosan a Balatonba amurt sohasem telepítettek, a busa mellett ez az egyetlen olyan halfaj, amelynek fogása mind a halászati, mind a horgászati statisztikák szerint stabil emelkedő trendet mutatott az elmúlt évtizedek során (16. ábra).

Az amur főként a parti sáv vízi növényzetét fogyasztja. Nagyra nőtt példányai a nád hajtásainak fogyasztásával károsítják az amúgy is gyenge lábon álló balatoni nádasokat. ANTALFI és TÖLG (1968) szerint az amur 1 kg súlygyarapodáshoz 20-70 kg növényt fogyaszthat (nád, sás, hínár, fonalas alga stb.).

Az amurral kapcsolatosan konkrét balatoni vizsgálat nem készült, így bővebb ismerettel a biológiáját és állományszerkezetét illetően nem rendelkezünk.



16. ábra

A Balatonból évente kifogott amur mennyisége.

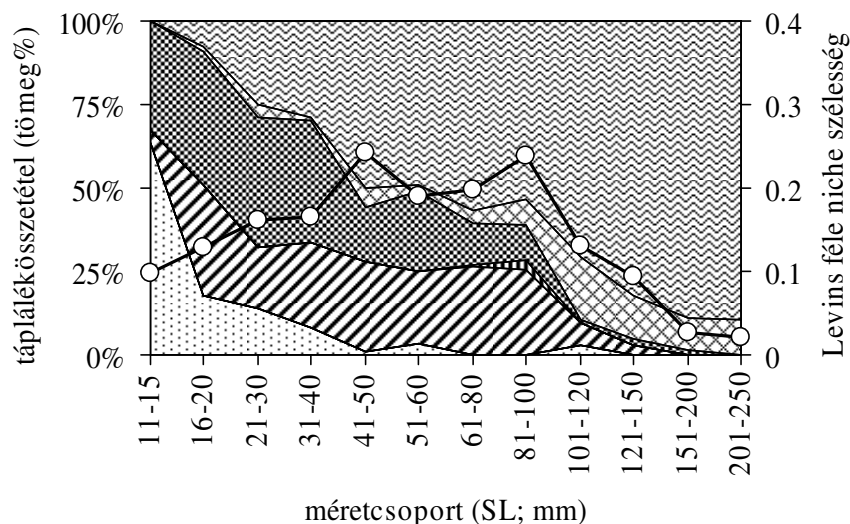
3.4. Vörösszárnýú keszeg, *Scardinius erythrophthalmus*

3.4.1. Előfordulás és állománysűrűség

A vörösszárnýú keszeg számottevő mennyiségben csak a nádasokban és a part mentén meglévő hínárosokban fordul elő (3. táblázat).

3.4.2. Növekedés

A Balatonban, a vörösszárnýú keszeg növekedését életének első nyolc évében a következő átlagos standard testhossz értékek jellemzik: 56, 84, 111, 137, 174, 191, 206 és 213 mm.



17. ábra

A vörösszárnýú keszeg táplálékának változása a növekedés során. zooplankton, üledéklakó árszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, „lágyszűz” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, kagylók és csigák, vízre hulló ízeltlábúak, detritusz, alga és hínár, hal, egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

3.4.3. Táplálkozás

A vörösszárnýú keszeg táplálkozása jelentősen eltér a többi őshonos balatoni halfajétól, főként a nagyobb példányok esetében. A legkisebb (<20 mm) méretcsoportokba tartozó példányok táplálékában a planktonikus rákok (18-64%) mellett jelentős arányban találhatók a vízre hullott apró rovarok (33-40%), főként apró termetű árszúnyog fajok imágói, valamint a magasabb rendű rákok apró példányai (4-33%). Zooplanktont a 20 mm-nél nagyobb halak táplálékában már csak kis arányban (<8%) találni. A vízre hullott rovarok a 20-100 mm-es vörösszárnýú keszegek táplálékának 11-39%-át teszik ki, míg az ennél nagyobb

halaknál e táplálék jelentősége már csekély. Kovaalgák fogyasztása a 20-180 mm-es mérettartományba eső példányoknál tapasztalható 6-32% részesedés mellett. E táplálék főként a 20-60 mm-es példányok esetében jelentős. 40 mm-es méret elérésével válik számottevővé a vízínövények felületén megtelepedő fonalas algák (*Cladophora* sp.) fogyasztása, amelyek a 40-140 mm-es vörösszárnú keszegek táplálékának 7-25%-át adják. 100-120 mm testhossz felett a vörösszárnú keszeg legfontosabb táplálékai a különböző hínárfajok. Gyakori eleme a tápláléknak még az igen szúrós tüskékkel rendelkező *Najas marina* nevű hínár is. A 140-250 mm-es vörösszárnú keszeg táplálékának 66-100%-át képezik a hínár növények (17. ábra).

3.4.4. Szaporodás

A vörösszárnú keszeg a bodorkánál később, rendszerint május végén ívik. Ivadéka a növényzettel legsűrűbben benőtt, hullámozástól védett területeken, a vízfelszín közelében él.

3.4.5. Szerepe a tó életében

A vörösszárnú keszeg az egyetlen olyan őshonos balatoni halfajnak, amely a magasabb rendű vízínövények élő részeit jelentős mértékben fogyasztja, illetve a vörösszárnú keszeg a bodorka mellett a másik olyan őshonos halfaj, amely számottevő részben *Cladophora* algával is táplálkozik.

3.4.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Nádas-hínáros élőhelyek állapota.
- Amurállomány?
- Hattyúállomány?

3.5. Balin, *Aspius aspius*

3.5.1. Előfordulás és állománysűrűség

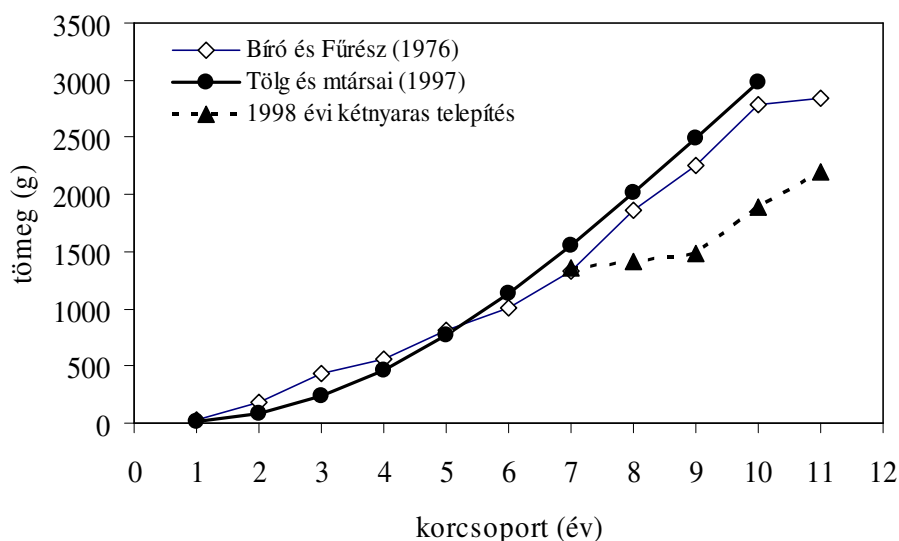
A balin elsősorban vízközt és a vízfelszín közelében él, a fogassüllő mellett a tó második legjelentősebb állománnyal bíró specializált ragadozó hala. A balin fő vadász területei az északi parthoz közeli és a nyíltvízi területek, de olykor találkozhatunk vele a lazább nádasok belsejében is (3. táblázat). A balin előfordulása mindemellett igen mozaikos is. A nyíltvízen Keszthelynél él a legnagyobb mennyiségben, itt állománysűrűsége 2-3 szorosa a siófoki és a szemesi medencéhez képest. Ugyanakkor, a parti sávban Sajkodnál jóval több balin van, mint Keszthelynél.

A balatoni balinállomány méretét BÍRÓ (1978b) kísérte megbecsülni, építve az 1970-es évek stabil halászati stratégiájában rejlő lehetőségekre. A populációdinamikai és halászati fogási adatok alapján a fogható állományrész (50%-os foghatóság értéke ekkor 39 cm-nél volt a hálószelektivitás alapján) akkoriban 21.8 tonna (0.37 kg ha^{-1}) lehetett.

A balin túlélési arányára (ill. mortalitására) vonatkozóan BÍRÓ és FÜRÉSZ (1976), valamint BÍRÓ (1978b) munkái adnak támpontot. Ezek szerint, az 1970-es évek elején, amikor magas, és viszonylag stabil volt a halászati intenzitás (2000-

2700 nagyhálós óra év^{-1}), a 4+-10+, halászott korcsoportok átlagos éves túlélése 51% volt. Tekintettel a halászható állomány kicsinek mondható, 28.6%-os produkciójára, ami mintegy 6.2 tonna termelést jelentett (ez nem tartalmazza azonban az évente fogható méretűvé felövő állományrészt), valamint az évi 10.8 tonna halászfogásra, megállapítható, hogy az 1970-es években nagyon intenzív volt az állomány halászata, amely egyben igen sérülékennyé is tette azt. A horgászok ezen időszakban további 5-6 tonna balint fogtak ki. Vagyis, akkoriban a balin fogható állományrészének több mint fele került évente kifogásra, amelyet a produkció és a fiatal korcsoportok felnövése már alig tudott pótolni. BÍRÓ (1978b) ennek megfelelően javasolta is az alkalmazott hálók szembőségének növelését az állomány védelmének érdekében.

A balinállomány jelenlegi mérete (ideértve a nem fogható állományrészt is) a teljes halállományra vonatkozó radaros mérések és a kopolyúhálós állományszerkezet adatok alapján 120-200 tonnára becsülhető.



18. ábra

A balin növekedése a Balatonban a pikkely vizsgálatok és az 1998. évi haljelölés alapján.

3.5.2. Növekedés

A balin növekedését BÍRÓ és FÜRÉSZ (1976), valamint TÖLG és munkatársai (1997a) tanulmányozták 1974-75-ben, illetve 1997-ben gyűjtött minták alapján. A balin növekedése a két vizsgált időszakban hasonló volt. A 40 cm-es fogható méretet a balinok átlagosan a hatodik évben érik el, amikor is nagyjából 1 kg-osak (8. táblázat). A növekedésben azonban nagy egyedi különbségek mutatkoznak. BÍRÓ (1978b) az 1970-es évek elején a balin maximális életkorát 14+ évnek találta. BÍRÓ és FÜRÉSZ (1976) vizsgálata alapján 1974-75-ben a

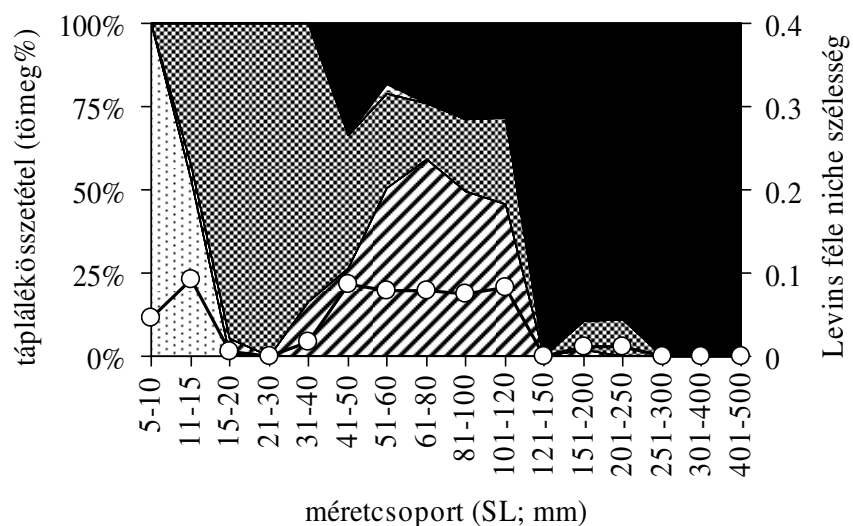
balin Balatonszemesnél és Keszthelynél mutatta a legjobb növekedést, és szintén e területeken fordultak elő a legnagyobb arányban a nagyobb (>2 kg) példányok.

TÖLG és munkatársai (1997a) az ivadék közvetlen vizsgálata alapján azt találták, hogy az egynyaras balin október végére átlagosan 88 mm-es standard testhosszt ért el 1997-ben.

A balin növekedését illetően az 1998 novemberében végzett haljelölések eredményei is szolgáltatnak némi információt. Sajnos az 1999. és 2002. között visszaérkezett jelek adatai elkallódtak. A balin visszafogása elhúzódott és így az 1998-ban kihelyezett állományról még 2003. és 2008. között is kaptunk visszajelzéseket, összesen 23 db halról. Ezen eredmények némiképpen meglepőek. Néhány hal a pikkelyvizsgálatok alapján felállított növekedési görbe mentén fejlődött, míg a visszafogott halak nagyobbik része jóval e görbe alatt maradt, azaz nagyon gyengén növekedett (18. ábra). E fura eredmény okait nehéz megfejtetni, hiszen a horgászok által visszaküldött méret adatok inkább felül, mintsem alul szokták becsülni a valós értékeket (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007). Ugyanakkor, a visszaküldött adatok nagy része precíznek tűnik, mind a testhossz-testtömeg, mind az egy időben beérkező méretadatok összhangja tekintetében.

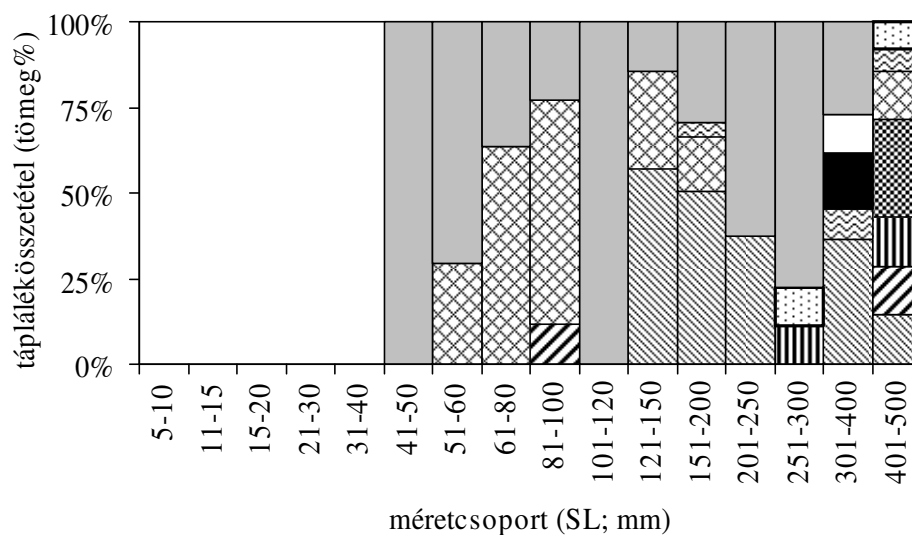
3.5.3. Táplálkozás

A balin 10 mm-es méretig szinte kizárólag apró planktonikus rákokat fogyaszt. 10-20 mm-es méretnél megfigyelhető egy határozott táplálékváltás, amelynek eredményeképpen a 15-40 mm-es egyedek tápláléka döntő részben a vízfelszínre hulló apró árvaszúnyogok és egyéb apró rovarok lesznek, amelyek fogyasztása egészen a halak 250 mm-es méretéig fennmarad, igaz egyre kisebb jelentőséggel. 30 mm-es méret felett jelenik meg a táplálékban a parti sáv növényzettel benőtt részeinek jellegzetes rákja, a *Limnomysis benedeni*, amelynek aránya a táplálékban a balin ivadék növekedésével fokozódik, az 50-100 mm-es halak táplálékában 50-60% körüli jelentőséget ér el, majd a további növekedés során e táplálék jelentősége is rohamosan csökken. Halfogyasztást a balatoni balin esetében először 40-50 mm-es méretnél tapasztalható (19. ábra). Sajnos a balin táplálkozása során, ellentétben más ragadozóhallal, a táplálékot a garatfoga segítségével alaposan megőrli, így a fogyasztott halak pontos meghatározása sok esetben nehézkes, vagy gyakorlatilag kivitelezhetetlen. Így a balin által fogyasztott halak faji meghatározása csak az egészen frissen táplálkozott egyedek esetében volt lehetséges. A halivadék a 40-100 mm-es balin táplálékának 19-34%-át tette ki. A határozást lehetővé tevő megtartású fogyasztott halivadék döntően naphal (akár 25 db is egyedenként!), kisebb részt bodorka volt. Kűsz fogyasztását a balin 100 mm-t meghaladó példányainál sikerült bizonyítani. A 100-150 mm-es, második éves balin táplálékának közel 60%-át, míg a 150 mm feletti balin táplálékának már 90%-át halak képezték. A 120-400 mm-es balinok leggyakrabban kűszt fogyasztottak. Ugyanakkor, a 400-500 mm-es balin táplálékában jelentős arányban szerepeltek a kűsz mellett más halfajok is, így például a vágódurbincs, a folyami géb, a kőszüllő, a fogassüllő, a bodorka, vagy a naphal (20. ábra). Mindez arra utal, hogy a balin gyakran táplálkozhat a vízfenék közelében is. Mindamellett, a 200 mm, de főként a 300 mm feletti balinok bélcsatornája igen magas (>80%) arányban üres volt.



19. ábra

A balin táplálékának változása a növekedés során. □ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, ▤ „lágyszívó” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ▩ kagylók és csigák, ▧ detritusz, ■ hal, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).



20. ábra

A balin által fogyasztott halak faji megoszlásának változása a növekedés során. ▤ kűsz, ▧ bodorka, ▩ vörösszárnýú keszeg, ▨ dévérkeszeg, ▤ naphal, ▧ vágódurbincs, ▤ folyami géb, ■ fogassüllő, □ kőszüllő, ▨ nem meghatározott.

Megállapítható, hogy ivadékkorban a balin táplálkozási feltételei jók a Balatonban. Szemben például a fogassüllő ivadékkal, amely tömegében a nyíltvízen keresi táplálékát, a parti sávhoz kötődő balin ivadék jól képes hasznosítani mind a külső forrásból származó táplálékot (vízre hulló rovarok), mind a parti sávban előforduló halivadékot, amelyen belül kiemelt szerepe van az egész nyáron folyamatosan ívó naphal ivadékának.

3.5.4. Szaporodás

A balin kemény aljzatra ívik, amely a mai Balatonban rendszerint mesterséges kövezést jelent. Ugyanakkor, a balin szaporodása szempontjából nagy jelentősége lenne a nagyobb befolyókon biztosított kemény aljzatú áramló szakaszoknak, illetve, hajdanán feltehetően a balinok jelentős csapatai ívhattak a Zala folyóban is. Az ívás rendszerint április elején, nagyjából a fogassüllő ívás idején történik és 1-2 hétig tart. Nagytömegben ívik a balin a Kis-Balaton bukó nevezetű köves aljzatú, sekély, gyorsan áramló területén is, ám megfigyelések szerint (TÖLG et al., nem publikált adatok) az itt a lerakott ikra a kedvezőtlen feltételek (oxigén szegény lápi víz) miatt egyelőre nem járul hozzá jelentős mértékben az állomány utánpótlásához. Ugyanakkor, ezen ívóhely kitűnő lehetőséget biztosít a mesterséges ivadéknevelés alapját jelentő ikra begyűjtésére.

3.5.5. Szerepe a tó életében

A balin tavi anyagforgalomban betöltött szerepe elsősorban a kűsz fogyasztásához köthető.

3.5.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Természetes szaporodást biztosító kemény aljzatú ívóhelyek.
- Fő táplálékának, a kűsznek az állomány nagysága.
- Horgászat.

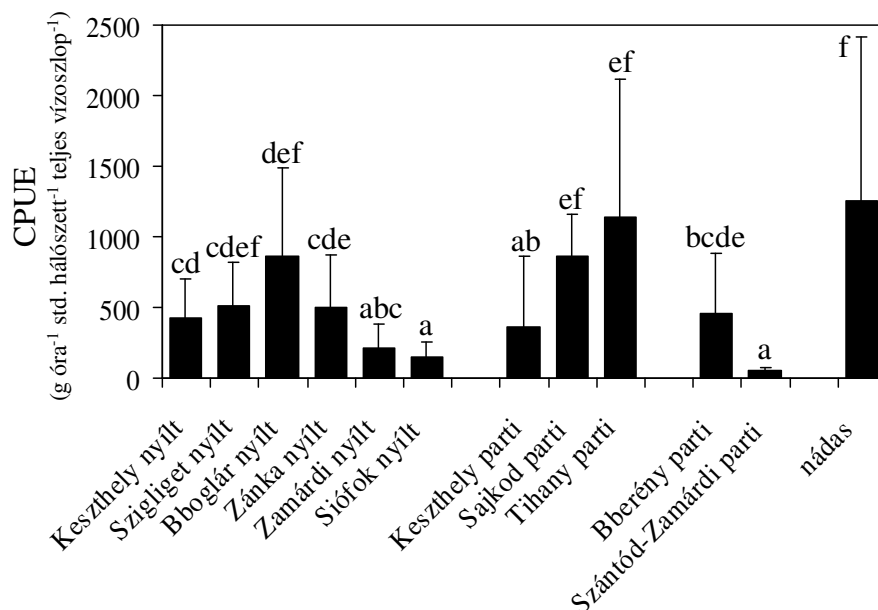
3.6. Kűsz, *Alburnus alburnus*

3.6.1. Előfordulás és állománysűrűség

A kűsz a Balatonban gyakorlatilag mindenhol nagyszámban fordul elő. 2005. és 2009. között folytatott kutatásaink során a kűsz legsűrűbb állományait az északi parthoz közel eső területeken találtuk (3. táblázat). A nyíltvízen a tó középső, Szigliget és Zánka közti területein volt a legnagyobb a kűszállomány sűrűsége (21. ábra).

BÍRÓ (1990) a kűsz mennyiségét a parti sáv általa vizsgált területén 36.7-59.4 kg ha⁻¹, míg produkcióját 17.5-29.5 kg ha⁻¹ értékre becsülte. A kűszállomány P/B aránya 1968-70-ben 71%, 1986-ban 48%, míg az 1991-92-ben végzett felmérések során 35-61% volt a tó különböző területein, ezen belül a legmagasabb érték Balatongyöröknél mutatkozott (BÍRÓ 1975, 1990, BÍRÓ és MUSKÓ 1995).

Az aktuális becslések alapján a Balaton teljes kűszállománya mintegy 2000-3000 tonna lehet.



21. ábra

A kűszállomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízszlupra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$) transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.6.2. Növekedés

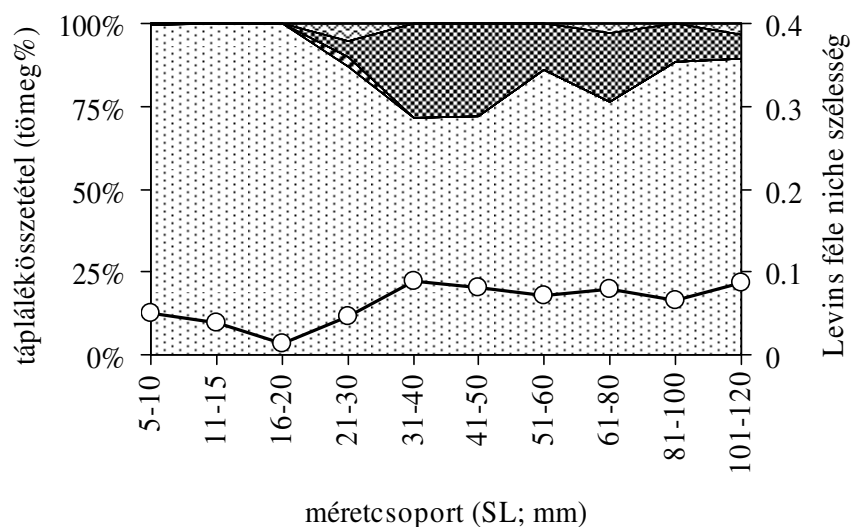
Az 1991-92-ben végzett vizsgálatok szerint a kűsz növekedése határozottan javult a tó trofikus gradiense mentén a siófoki medencétől a keszthelyi medence irányában. 1991-1992-ben, a teljes tóra vonatkoztatva a kűsz átlagos testhosszát a 0+-9+ korcsoportoknál rendre 26, 43, 56, 67, 75, 80, 85, 91, 99 és 105 mm-nek találták (BÍRÓ és MUSKÓ 1995). E növekedési ütem más állományokkal összevetve lassúnak tekinthető. Újabb vizsgálatok a növekedés javulását jelzik (BÍRÓ et al. 2008). Ugyanakkor, a kűsz növekedése az 1960-as évek végén és az 1980-as évek elején gyorsabb volt (BÍRÓ 1975, 1990), mint jelenleg (8. táblázat).

3.6.3. Táplálkozás

BÍRÓ és MUSKÓ (1995) 1991-1992-ben végzett vizsgálatainak során a kűsz táplálékának összetétele a halak méretével nem változott lényegesen a 3-12 cm-es mérettartományon belül. A kűsz fő táplálékai a planktonikus Cladocera rákok voltak. Kisebb arányban szerepeltek a táplálékban a Copepoda rákok, valamint a Paloznaki öbölben és Keszthelynél a táplálék harmadát, illetve hatodát az

árvaszúnyog lárvák, bábok és imágók képezték. Egyéb szervezetek aránya a táplálékban csekély volt.

Újabb vizsgálatok szerint (SPECZIÁR és REZSU 2009) a kűsz táplálékát a Balatonban előforduló minden méretcsoport esetében döntően a zooplankton alkotja, amelynek aránya az 5-120 mm-es kűszök esetében átlagosan 72% és 100% között változik. Az 5-10 mm-es halak táplálékában mintegy 17%-os arányt képviselnek a kerekeshérgék, amelyek szerepe a 10 mm-nél nagyobb kűszök táplálékában már elenyésző. A planktonikus rákok közül jellemzően a Cladocera fajok túlsúlyban vannak a táplálékban a Copepoda rákokkal szemben. A zooplankton mellett számottevő mennyiségben csak a vízre hullott rovarok, elsősorban árvaszúnyogok szerepelnek még a kűsz táplálékában (22. ábra).



22. ábra

A kűsz táplálékának változása a növekedés során. [szürkés pontozás] zooplankton, [sötét csíkos] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [diagonális csíkos] „lágyszűz” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [sötét csíkos] vízre hulló ízeltlábúak, [szürkés csíkos] detritusz, [szürkés csíkos] alga és hínár, [fehér] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

3.6.4. Szaporodás

A kűsz szaporodása gyakran már áprilisban elkezdődik, és egyes években akár augusztusig is eltarthat (lásd még: BIRÓ 1990). E hosszú időszak alatt az ívások egy-két hetente ismétlődnek. A kűsz szinte minden, a vízfelszínhez közeli felületre képes ráívni (akár uszadék fa, kikötő köté), fő ívóhelyei azonban a nádasok. Egy-két évtizeddel ezelőtt igen nagy tömegben ívtak még a kűszök, a döntően az 1960-as, 1970-es és 1980-as években épített, parti kőszórásokon. E területeken mára már jelentősen megcsappant az ívó kűszök száma, amely azonban elsősorban nem a kűszállomány csökkenését jelzi, hanem talán az itteni

ívások sikertelensége miatt válhatott kevésbé kedvelté e szaporodóhely típus („homing viselkedés”?).

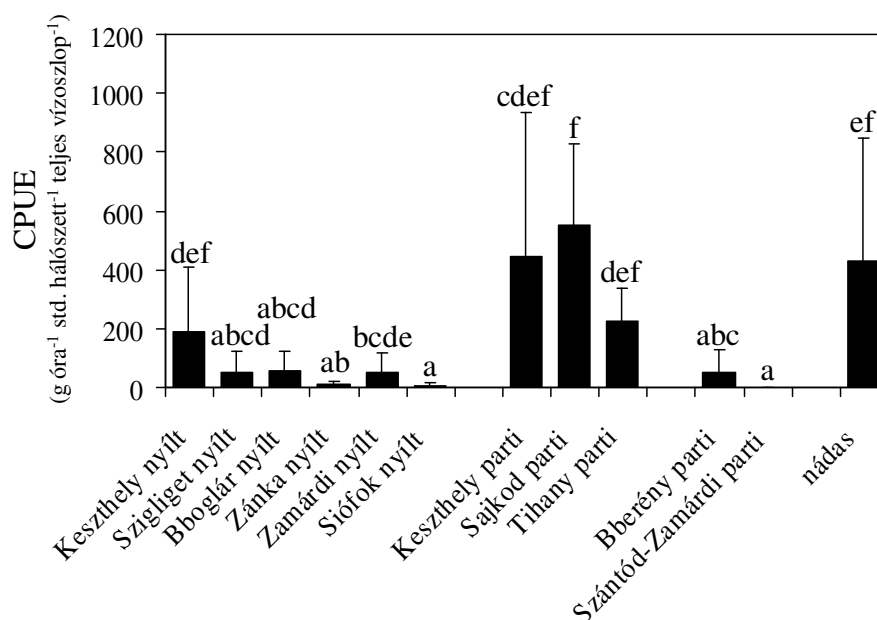
BÍRÓ (1990) 1986-ban végzett vizsgálatait alapján a 60-140 mm-es kűszök 570-5880 ikrát termelnek, ami 180 db ikra g kűsz tömeg⁻¹ értéknek felel meg.

3.6.5. Szerepe a tó életében

A kűsz a Balaton anyagforgalmának jelentős tagja (BÍRÓ 2006). Nagytömegű jelenléte miatt e kicsinyke hal jelentős szerepet játszik a zooplankton fogyasztásában és fontos tápláléka a ragadozó halaknak, a kockás siklónak és számos vízimadár fajnak. BÍRÓ (1973, 1977) számításai szerint például a tó akkori fogassüllő állománya 31-32 kg ha⁻¹ év⁻¹ halat fogyasztott el, aminek a döntőrésze kűsz volt.

3.6.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Természetes ívóhelyek állapota.
- Ragadozó halak állománya.
- Az angolnaállomány.
- Zooplankton.



23. ábra

A karika keszeg állomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.7. Karika keszeg, *Blicca bjoerkna*

3.7.1. Előfordulás és állománysűrűség

A karika keszeg a Balaton parti sávjának jellegzetes pontyféléje, tömeges előfordulása a bodorka és a dévérkeszeg élőhelyének találkozásánál, a parti sávnak a nyíltvíz felé eső átmeneti részén és a nádasokban van, míg a tó középső, nyíltvízi területein és a déli part sekély vizeiben kisebb egyedszámban fordul elő (23. ábra, 3. táblázat).

3.7.2. Növekedés

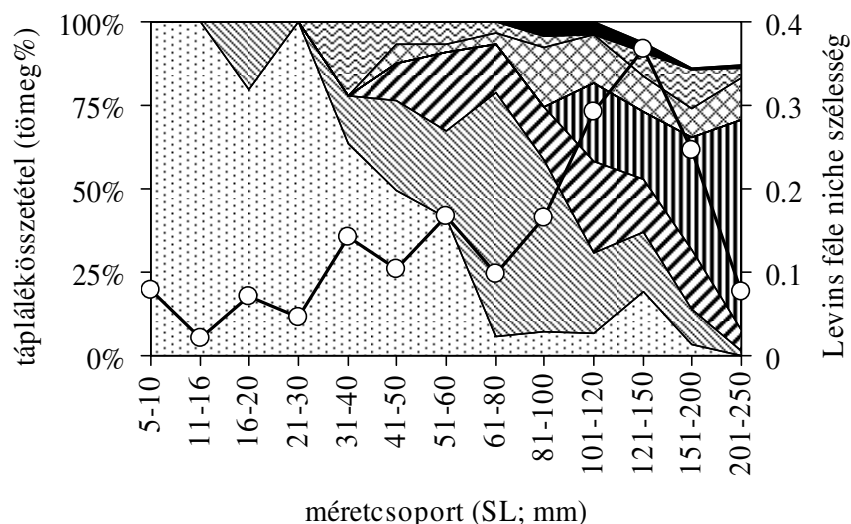
A balatoni karika keszeg növekedését az 1995-1996. évi vizsgálatok szerint a 0+-8+ korosztályokra vonatkozóan rendre az 52, 84, 109, 130, 150, 168, 188, 205 és 220 mm testhossz, illetve 2.7, 12, 28, 51, 80, 117, 166, 220 és 274 g tömeg értékek jellemzik (SPECZIÁR et al. 1997c). A karika keszeg növekedése a Balatonban más vízterületekhez viszonyítva közepesnek mondható.

3.7.3. Táplálkozás

A karika keszeg táplálkozása jellegzetes változásokat mutat a növekedéssel párhuzamosan, az mintegy ötvözete a dévérkeszeg és a bodorka táplálkozási szokásainak. Az 5-100 mm-es mérettartományban a karika keszeg végig megy a dévérkeszegre jellemző táplálékfejlődésen, majd ezt követően áttér a kifejlett bodorkákra jellemző táplálék fogyasztására. A 10 mm alatti karika keszeg ennek megfelelően fele-fele arányban kerekeshérgereket és rákplanktont, főleg Cladocera rákokat fogyaszt, majd a 10-60 mm-es mérettartományban döntően (46-100%) rákplanktonnal táplálkozik, amelyet Amphipoda rákok (0-24%), árvaszúnyog lárvák és bábok (0-27%), kovaalgák (7-22%) és detritusz (0-8%) felvételével egészíti ki. 60-100 mm-es méretnél a karika keszeg legfontosabb táplálékai az árvaszúnyog lárvák (52-73%) lépnek elő, amelyek szerepe a halak növekedésével később ismét csökken. 100 mm-es méret felett lassan fokozódik a puhatestűek, a csigák és főként a vándorkagyló fogyasztása. A 100-150 mm-es karika keszeg táplálékja meglehetősen vegyes képet mutat, benne domináns elem nem lelhető fel. E méretcsoportba tartozó egyedek hasonló arányban fogyasztanak rákplanktont (7-19%), árvaszúnyog lárvákat és bábokat (18-24%), Amphipoda rákokat, elsősorban a *Chelicorophium curvispinum* (16-28%), puhatestűeket (20-24%), bevonatképző zöldalgákat (0-7%) és detrituszt (11-14%), illetve e mérettől már a horgászok által beszórt etetőanyag is megjelenik a táplálékban. A 150 mm-nél nagyobb példányok fő táplálékai már a puhatestűek, elsősorban a vándorkagyló (24. ábra).

Az ivarérett egyedek táplálkozását térben és időben vizsgálva kiderült, hogy a kövezés mentén a karika keszeg meghatározó táplálékja a *Chelicorophium curvispinum* (8-72%) és az alga (0-71%) volt, amelyek fogyasztása eltérő időszakokban történt. Másodlagos táplálék volt a vándorkagyló (0-29%), a detritusz (0-37%) és az etetőanyag (0-23%). A nádasban a táplálékot a vándorkagyló (0-50%), a *Chelicorophium curvispinum* (0-48%), az etetőanyag (0-67%) és az alga (0-28%) képezte, az említett fontossági sorrendben. A parttól 200 m-re a táplálékban az alga (0-33%) és a *Chelicorophium curvispinum* (0-16%) aránya

kisebb, a vándorkagyló aránya (10-100%) nagyobb, míg az etetőanyagé (0-37%) hasonló volt a parti élőhelyeken megfigyeltékhez. Ezen a területen egyes időszakokban jelentős volt a karika keszeg táplálékában az árvaszúnyog bábok (0-58%) szerepe is. A parttól 1500 m-re nagyobb volt a vándorkagyló (20-79%) aránya a táplálékban, de meglepő módon az etetőanyag részaránya (0-33%) is magas volt (SPECZIÁR 1999a).



24. ábra

A karika keszeg táplálékának változása a növekedés során. □ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, ▤ „lágyszűz” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ▧ kagylók és csigák, ▩ vízre hulló ízeltlábúak, ▨ detritusz, ▨ alga és hínár, ■ hal, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

A karika keszeg táplálkozása opportunistá jellemvonásokat mutat. A balatoni karika keszeg egyedfejlődését jellemző táplálékváltások rámutatnak a faj igen széles spektrumú táplálék hasznosító képességére (SPECZIÁR 1999b). E képesség a táplálék szűk időben feltehetően előnyt jelenthet számára, míg táplálékhiány esetén specializáltabb vetélytársai jobb táplálékhasznosításuk révén kedvezőbb növekedést érhetnek el. Érdekes továbbá, hogy vizsgálataink során a karika keszegnél találtuk legnagyobb arányban a táplálékban a horgászok által használt etetőanyagot.

A karika keszeg táplálkozási versengése főként a fiatal egyedeknél lehet kiterjedt, amikor e faj is döntően zooplankton fogyaszt (SPECZIÁR és REZSU 2009). Jelentősebb táplálékátfedést a karika keszegnél felnőtt korban csak a bodorkával szemben tudtunk kimutatni, bár, kisebb táplálékátfedés a ponttyal szemben is fennáll (SPECZIÁR 1999b). A karika keszeg táplálkozási lehetőségeit jelentős mértékben meghatározza garatfogának és kopolyúfésűinek morfológiája.

Mindkét szerv funkcionális lehetőségeit tekintve a bodorka és a dévérkeszeg képességei között helyezkedik el. Azaz, a karika keszeg hatékonyabban tudja szűrni a zooplankton mint a bodorka (HOOGENBOEZEM et al. 1993, VAN DEN BERG et al. 1993, 1994), míg a puhatestűek aprítása terén a dévérkeszeget múlja felül (NAGELKERKE és SIBBING 1996).

3.7.4. Szaporodás

A tapasztalatok alapján a karika keszeg májusban folyamán többször ívik a nádasokban és csak kis arányban a kövezéseken.

3.7.5. Szerepe a tó életében

A parti sávban a karika keszegnek fontos szerepe van a tavi anyagforgalomban, a zooplankton és a makrogerinctelen szervezetek fogyasztásával. Kisebb egyedeit a legtöbb ragadozó halfaj fogyasztja, bár nem nagy arányban.

3.7.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Az ívóhelyül szolgáló nádasok és növényzettel benőtt természetes partszakaszok állapota.
- A táplálékforrást jelentő zooplankton, árvaszúnyog lárvák és vándorkagyló mennyisége és termelékenysége.
- Konkurens fajok állományai, ivadékkorban elsősorban az ezüstkárász, a dévérkeszeg és az angolna, felnőtt korban a bodorka és a ponty.

3.8. Dévérkeszeg, *Abramis brama*

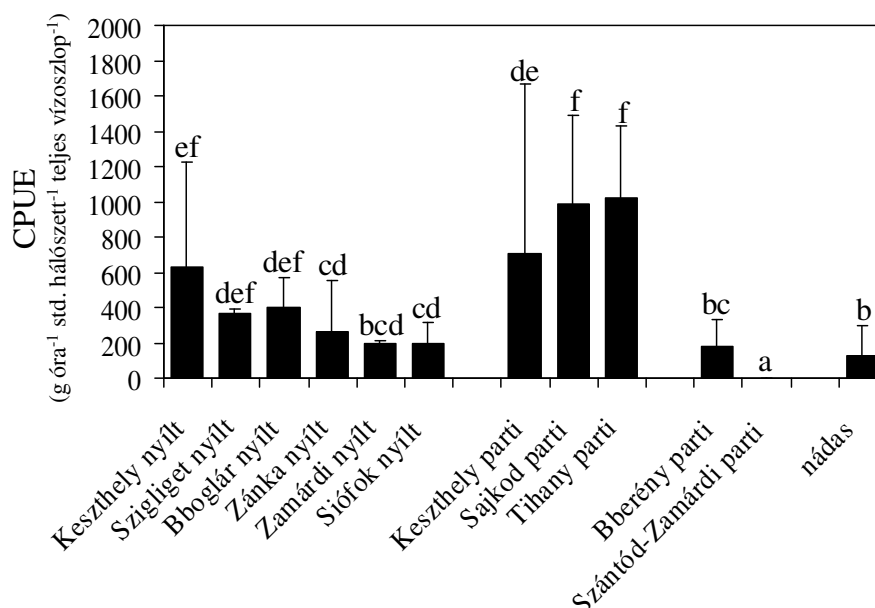
3.8.1. Előfordulás és állománysűrűség

A dévérkeszeg a Balaton jellegzetes őshonos hala, és az angolna és a busa tömegessé válása előtt a dévérkeszeg adta a balatoni halász fogások 70-80 százalékát. A dévérkeszeg minden élőhely típuson előfordul, igaz jelentősen eltérő arányban és sűrűségben (3. táblázat). A dévérkeszeg állományának sűrűsége a nyíltvízen a siófoki medencétől a keszthelyi medence irányában háromszoros növekedést mutat (25. ábra). Hasonló különbség tapasztalható a parti sávban is. Ugyanakkor, az, hogy a parti sávban, vagy a nyíltvízen van-e nagyobb sűrűségben jelen a dévérkeszeg az időszakonként változhat (SPECZIÁR és TAKÁCS 2007).

A dévérkeszeg balatoni állományát BÍRÓ (1978c) az 1970-es évek elején 9578 tonnára (160 kg ha^{-1}) becsülte. Az 1980-as évek elején a halászati intenzitás csökkenésével és a tó eutrofizálódásával párhuzamosan az állomány kisebb növekedést mutatott és mérete ekkor a becslések szerint 10674 tonna (180 kg ha^{-1}) lehetett. Ekkor a keszegfogás $1000 \text{ tonna év}^{-1}$ érték körül mozgott 30-41%-os állomány kihasználás mellett (BÍRÓ 1997).

A Balaton termelékenysége csökkenésével és az idegenhonos halfajok halállományon belüli részarányának növekedésével a dévérkeszeg állomány erőteljes csökkenését valószínűsítettük már az 1990-es évek közepétől (SPECZIÁR és TÖLG 2000). E feltételezéseket igazolják a lejjebb eredmények is,

amelyek tükrében jelenleg a dévérkeszeg teljes balatoni állománya mindössze 2000-3500 tonna lehet.



25. ábra

A dévérkeszeg állomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.8.2. Állományszerkezet

A halászat nagyhálós fogásaiban a dévérkeszeg testhossz eloszlását legutóbb a siófoki brigád zsákmányai alapján vizsgáltuk meg 1999-ben kora tavasszal és késő ősszel (SPECZIÁR és TÖLG 2000). A fogásban a dévérkeszegek 150-370 mm testhossz tartományban szerepeltek. A leggyakoribb méret a 200-290 mm volt, vagyis a fogást döntően az 5+-7+ korú halak alkották. Összevetve az eredményeket a régebbi vizsgálatokkal megállapítható, hogy az 1972-73-as vizsgálatok során (BÍRÓ és GARÁDI 1974), ugyanezen telep fogásaiban a dévérkeszegek jóval kisebbek voltak és főleg a 2+-4+ korcsoportba tartoztak. 1988-90-ben (EBESFALVI 1990) a halászszákmányban a dévérkeszegek testhossz-eloszlása az 1999-es tavaszi képet mutatta, de azt döntően a 3+-6+ korú halak alkották. Az 1996-os vizsgálatok során (HANCZ és BOZZAI 1997) a halászfogásokat az 5+-8+ korú halak képezték. A fogások korösszetételét nagyban befolyásolta a dévérkeszeg növekedésének romlása, aminek következtében megnőtt a fogható méret eléréséhez szükséges kor.

1999 őszén Keszthely-Szigliget térségében vizsgáltuk az elektromos húzóhálóba kerülő dévérkeszegeket. Ez a módszer már 0+ kortól megfogja a dévérkeszegeket és ősszel 1+-2+ kor felett már kellően reprezentatívnak tekinthető. Feltűnő volt, hogy a fogott halak zöme nem a kis, hanem a nagyobb, 180-250 mm mérettartományba esett. Az állományban legnagyobb arányban a 4+ korú, 1995-ös évjáratú egyedek voltak jelen (Keszthelynél ez volt akkor a nagyhálóval fogható első korosztály). Az 5+-6+-7+-8+ korosztályok egyedszáma fokozatosan csökkent és csekély volt. A legfontosabb, ami az eredményekből kiderült, hogy a 0+-3+ korosztályok (1996-99-es évjáratok) részaránya kicsi volt, ami akkor az állomány további csökkenését vetítette még előre (SPECZIÁR és TÖLG 2000).

Az 1996. óta folytatott többpaneles kopoltyúhálós felmérések adatai alapján bővebb információkat kaphatunk az egyes évjáratok "erősségét" illetően. Az 1996. évi adatok alapján az 1994-es évjárat meglehetősen gyenge volt, az 1993. évihez képest. Ez az évjárat a fő jelentős részén nagyhálóval 1999-ben vált foghatóvá (Keszthelynél már 1998-ban). Az 1998-99 évi minták alapján látszott továbbá, hogy az 1995-ös évjárat erősebb volt, mint az azt követő 1996-os és 1997-es. Az 1998-as év pedig különösen gyengének tűnik. Az 1999. évi testhossz-eloszlások alapján az is látható, hogy az adott korú dévérkeszegek valós mérete kissé meghaladta a pikkelyek alapján visszaszámított (az elmúlt évek átlagát mutató) értékeket, amely viszont már a növekedés folyamatban lévő javulását jelezte (SPECZIÁR és TÖLG 2000).

3.8.3. Növekedés

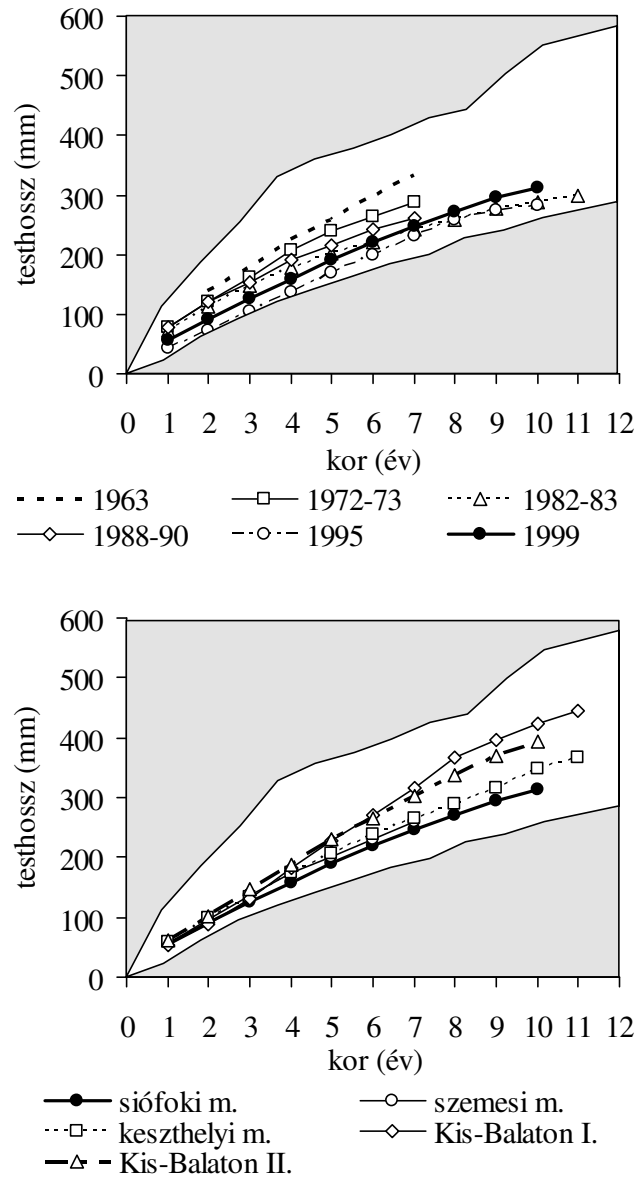
A legutóbbi, 1999-ben végzett felmérések alapján a dévérkeszeg a leggyorsabb növekedést a Kis-Balaton I. ütemén mutatta (SPECZIÁR és TÖLG 2000). Itt a 2+ korú példányok átlagosan 132 mm és 50 g, a 4+ korúak 227 mm és 282 g, a 6+ korúak 316 mm és 804 g, míg a 8+ korúak 395 mm és 1642 g értékeket értek el (tél végi méretek, a 3. téli évgűrű növekedésének lezárulásakor). A 10+ korú halak pedig már megközelítették a 2500 g-os tömeget. A Kis-Balaton II. ütemén a dévérkeszeg növekedése ugyan valamivel lassabb volt az előzőekhez képest, de még mindig messze felülmúlta a Balatonban megfigyelt értékeket. A Kis-Balaton II. ütemén gyűjtött dévérkeszegekről azonban nemigen volt megmondható, hogy azok valójában mióta éltek ott, hiszen közülük sok az I. ütemről vonulhatott le. Ugyanakkor, a Balatonban a dévérkeszeg növekedése nagyon lassú volt. Itt a 2+ korú példányok területtől függően átlagosan 126-136 mm és 40-51 g, a 4+ korúak 191-207 mm és 147-184 g, a 6+ korúak 248-265 mm és 332-398 g, míg a 8+ korúak is mindössze 295-315 mm és 577-664 g értékeket értek el. A tavon belül a növekedés üteme a siófoki medencétől a keszthelyi medence irányában kissé javult. A Balatonban a dévérkeszeg növekedése az ismert irodalmi adatok által behatárolt tartomány alsó felében helyezkedik el, azaz nagyon gyenge. Ezzel szemben a Kis-Balatonban a dévérkeszeg növekedése a 7.-8. évtől már jóval átlagon felüli (26. ábra).

A balatoni dévérkeszeg növekedésének időbeni változásairól a hatvanas évektől 5-10 évente megismételt vizsgálatoknak köszönhetően elég pontos képet alkothatunk (8. táblázat). A siófoki medencében a dévérkeszeg növekedése az 1960-as évektől jelentős változásokat mutatott. PÉNZES (1966) 1963-ban végzett

vizsgálatai alapján a dévérkeszeg még jó növekedést mutatott. Ezt követően az 1972-73-as (BÍRÓ és GARÁDI 1974) és az 1982-83-as (DAUBA és BÍRÓ 1992) vizsgálatok a dévérkeszeg növekedésének jelentős romlásáról tanúskodtak. Az 1988-90-ben végzett felmérések (EBESFALVI 1990) alapján a dévérkeszeg növekedése kisebb átmeneti javulást mutatott. Az 1995. évi felmérés mutatta az eddigi legrosszabb képet (SPECZIÁR et al. 1997c), amikor is a dévérkeszeg növekedése a Balatonban az ismert leggyengébb természetes vízi értékekhez közelített. A legutóbbi vizsgálatok szerint a dévérkeszeg növekedése azóta ismét kissé javult (SPECZIÁR és TÖLG 2000) (26. ábra). A keszthelyi medencéből 1972-73. óta vannak adataink a dévérkeszeg növekedésére vonatkozóan. Itt, szemben az előző területtel, a növekedésben bekövetkezett változások mérsékeltebbek voltak.

Az 1990-es évek közepén a dévérkeszeg növekedésének romlása és állományának jelentős csökkenése egyszerre következett be. Ebben elsősorban a táplálkozási feltételek romlásának volt szerepe, amely viszont a tó javuló vízminőségével (SPECZIÁR és VÖRÖS 2001, SPECZIÁR 2008) és a halállományon belül bekövetkezett jelentős változásokkal, elsősorban a konkurens idegenhonos halfajok arányának növekedésével, állt összefüggésben. Az egyedi növekedés szempontjából a mélypont 1992. és 1995. közötti időszakban volt. Ekkor az állomány kondicionális helyzete is katasztrofális volt. Az 1990-es évek közepén jelentős számban jelentek meg a drasztikusan lesoványodott, „keshátú” dévérkeszegek. 1994-ben nagyobb pusztulásuk is bekövetkezett. A dévérkeszegek bőrében nagyszámban voltak jelen a *Tracheliastes* sp. élősködő rákok. A halak belében táplálék alig, vagy egyáltalán nem volt, azt hurutos váladék töltötte ki. A mai napig is eldöntetlen kérdés, hogy a váladék az éhezés miatt termelődött, vagy más, halegészségügyi problémából ered, aminek talán az étvágytalanság is részben a következménye lehetett. Ésszerű magyarázatnak tűnik, hogy az 1980-as években bekövetkezett halállomány növekedést követően, részben a halászat jelentős visszaszorulása miatt is, a halállományoknak „maguknak” kellett gyorsan alkalmazkodniuk a táplálék készlet jelentős csökkenéséhez. E csökkenés legjobban az árvaszúnyog lárvák produkciójában mutatkozott meg (SPECZIÁR és VÖRÖS 2001), amely viszont legmarkánsabban a dévérkeszeget (és az angolnát) érintette. Az ingadozóvá váló táplálékkészlet mellett a jelentős tömegű dévérkeszeg állomány időszakosan éhezett, és így legyengülve minden egyéb hatással szemben sokkal érzékenyebbé vált. Ezt jelezték az elhullások is. 1996-tól a dévérkeszeg növekedésének újbóli enyhe javulása következett be, amelynek szintén megvan a logikus magyarázata. Egyfelől, a konkurens angolnaállomány sűrűsége időközben jelentősen csökkent, köszönhetően az 1990-es évek jelentős halászati sikereinek és az 1991-ben és 1995-ben bekövetkezett drámai angolnapusztulásoknak. Az így felszabaduló táplálékkészletet - az árvaszúnyog lárvákat - főként a dévérkeszeg hasznosíthatja. Másfelől, időközben a dévérkeszeg állomány mérete is jelentősen lecsökkent, tehát jelentősen enyhült a fajon belüli versengés is. Az 1990-es évek eleje környéki igen kritikus időszakban, a dévérkeszeg állomány önregulációja révén alkalmazkodott a megváltozott életfeltételekhez. E folyamatról az állomány korösszetétele is árulkodott. Az 1990-es évek legvégén nagyon rossz volt az állomány utánpótlása. A fiatal korosztályok kis egyedszáma pedig egyértelműen a

természetes utánpótlás (átmeneti?) romlására hívta fel a figyelmet (SPECZIÁR és TÖLG 2000).

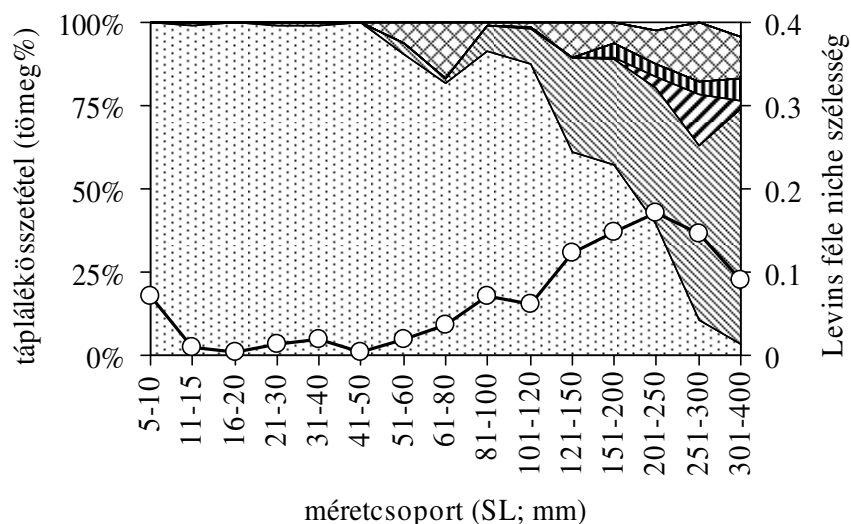


26. ábra

A dévérkeszeg növekedése. A felső ábra a növekedés időbeni, míg az alsó a növekedés térbeli változásait mutatja (SPECZIÁR és TÖLG 2000 nyomán).

3.8.4. Táplálkozás

A dévérkeszeg táplálkozási szokásainak változása a növekedés során egyszerű, de határozott képet mutat a Balatonban (27. ábra) (SPECZIÁR és REZSU 2009). Az 5-10 mm-es dévérkeszeg táplálékát 24%-ban a kerekeshégek 76%-ban pedig planktonikus rákok képezik. A 10-50 mm-es ivadék táplálékában szinte kizárólag planktonikus rákok, döntően Cladocera rákok és csak kis részben Copepoda rákok, fordulnak elő. 50 mm-es méret felett a kis rákok mellett, amelyek között ekkor már fenék közeli életmódot folytató fajok is szerepelnek, a növényi törmelék és az árvaszúnyog lárvák is kezdenek feltűnni (lásd még: SPECZIÁR 2002a). Az árvaszúnyog lárvák táplálékban belüli részesedése a 80 mm-es méret eléréséig azonban nem haladja meg az 5%-ot. 140 mm-es méret felett a rákplankton részesedése már kezd csökkenni a táplálékban, de egészen 220 mm-es méretig még e csoport teszi ki a tápláléknak több mint a felét. 220 mm-es méret felett már az árvaszúnyog lárvák adják a táplálék nagyobbik felét, 42-60%-os részesedés mellett. A rákplankton aránya a legnagyobb dévérkeszegek táplálékában már csekély. E halak táplálékában kisebb arányban szerepelnek még más vízi gerinctelen szervezetek, így puhatestűek, Amphipoda rákok, egyéb rovarlárvák, poloskák, stb. Rendszeres előfordulása, és 13-18%-os részesedéssel a növényi törmelék a bétartalomban, míg a horgászok által beszórt etetőanyag csak ritkán és csekély arányban került elő a táplálékból.



27. ábra

A dévérkeszeg táplálékának változása a növekedés során. zooplankton, üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, „lágyvázú” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, kagylók és csigák, vízre hulló ízeltlábúak, detritusz, alga és hínár, hal, egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

A korábbi, 1996-1998-ban folytatott vizsgálatok eredményei (SPECZIÁR et al. 1997c, SPECZIÁR 1999a) alapvetően megegyeztek a legutóbbi, fentebb ismertetett eredményekkel. A kifejlett dévérkeszeg táplálékában a legnagyobb arányban ekkor is az árvaszúnyog lárvák és a zooplankton szervezetek fordultak elő. A bétartalom jelentős részét képezték továbbá más, egyenként kisebb jelentőségű csoportok (gyűrűsférgek, puhatestűek, *Dikerogammarus* spp., *Chelicorophium curvispinum*, detritusz) is. A táplálék összetételének szezonális változásai nem mutattak határozott trendet, míg az egyes vizsgált élőhelyek tekintetében azonban kisebb-nagyobb különbségek megmutatkoztak (SPECZIÁR 1999a).

Az árvaszúnyog lárvák a parti kövezés mentén szerepeltek legnagyobb arányban (38-89%) a táplálékban, amelyben kisebb arányban ugyan, de rendszeresen jelen voltak még a gyűrűsférgek (1-13%), a zooplankton szervezetek (0-42%) és a detritusz (3-12%) is. A dévérkeszeg a nádasban az árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal (együtt 2-65%) közel azonos arányban fogyasztotta a detrituszt (10-72%). A tápláléknak számottevő részét képezték továbbá a *Dikerogammarus* spp. (0-27%), a *Chelicorophium curvispinum* (0-10%) és *Asellus aquaticus* (0-19%) rákfajok. A parttól 200 m-re ugyan alkalmanként jelentős volt a táplálékban a gyűrűsférgek (0-40%), a vándorkagyló (0-25%), és a detritusz részesedése is (0-15%), de a parttól távolodva e csoportok aránya csökkent és egyre inkább az árvaszúnyog lárvák (12-86%) és a zooplankton szervezetek (15-87%) uralták a táplálékot. A parttól 1500 m-re lényegében már csak e két utóbbi táplálék fordult elő a bétartalomban (SPECZIÁR 1999a).

A táplálékozási stratégia részletesebb elemzése alapján a dévérkeszeg a két fő táplálékát eltérő módon fogyasztotta. A dévérkeszeg a zooplanktont élőhelytől függően eltérő gyakorisággal, de alkalmanként szinte kizárólagos arányban fogyasztotta. Ezzel szemben az árvaszúnyog lárvák fogyasztása rendszeresebb, de alkalmanként jóval kisebb részarányú volt. Az árvaszúnyog lárvák fogyasztása számos más, kisebb jelentőségű táplálék felvételével járt együtt, alkalmanként változó megoszlásban (SPECZIÁR 1999a). Ez egyrészt utalhat az üledékből történő táplálékozás kevésbé szelektív voltára, másrészt a dévérkeszegnek az árvaszúnyogok iránti erős ragaszkodásra, annak kis egyedszáma ellenére is (vö. SPECZIÁR és VÖRÖS 2001). Az etetőanyag fogyasztása a dévérkeszegnél ritka, de alkalmanként magas arányú volt.

A dévérkeszeg táplálékának átfedése más gyakoribb pontyfélék táplálékával legerősebbnek a szabad vízfelületű parti menti élőhelyeken mutatkozott. A dévérkeszeg a ponttyal az árvaszúnyog lárvákon, míg az ezüstkárásszal a zooplanktonon, illetve kisebb mértékben a detrituszon osztozik (SPECZIÁR 1999b). Ugyanakkor, jelenleg a fokozott zooplanktonra utaltság miatt a dévérkeszeg táplálékozási kapcsolataira a konkurencia lehetősége jobban rányomhatja a bélyegét (SPECZIÁR és REZSU 2009).

A dévérkeszeg növekedésének szoros függése az árvaszúnyog lárvák mennyiségétől jól ismert jelenség (CAZEMIER 1975, GOLDSPINK 1978). LAMMENS (1982) igazolta továbbá, hogy ha az árvaszúnyog lárvák mennyisége az üledékben 5 g m^{-2} alatt van (1995. óta rendszerint ez igaz a szemesi és síófoki medencékre), akkor a dévérkeszeg rosszul, míg ha 20 g m^{-2} felett van (elsősorban az 1980-as években volt jellemző, jelenleg legfeljebb a szigligeti és keszthelyi medencékben előforduló érték), akkor kifejezetten jól növekszik. Az üledéklakó

árvaszúnyogok mennyiségét viszont alapvetően az elsődleges termelés határozza meg (SPECZIÁR és VÖRÖS 2001). Nem csoda tehát, hogy a dévérkeszeg növekedésének alakulására jelentős hatással vannak a Balaton trofikus állapotában bekövetkező változások. Az 1980-as évek elején, közepén tetőzött az algák produkciója és nagyon magas volt az árvaszúnyog lárvák mennyisége (SPECZIÁR és VÖRÖS 2001, ISTVÁNOVICS et al. 2007), ami a dévérkeszeg növekedésének javulását okozta. Az 1990-es évek elejétől az elsődleges termelés csökkent, így csökkent az árvaszúnyog lárvák mennyisége is, és ezzel párhuzamosan megfigyelhető volt a dévérkeszeg növekedésének és állománysűrűségének a csökkenése is. Hasonló összefüggések mutatkoznak az egy adott időben vizsgált, eltérő trofitású területek dévérkeszeg állományait illetően is (SPECZIÁR és TÖLG 2000). A fentiekkel jól egybevágnak azon eredmények, miszerint a tó trofikus gradiense mentén (zooplankton: G.-TÓTH et al. 1999, 2000, 2001, 2002, 2003, 2009; árvaszúnyog lárvák: SPECZIÁR és VÖRÖS 2001, SPECZIÁR et al. 2001, 2002, 2003) kimutatható a dévérkeszeg növekedési ütemének (BÍRÓ és GARÁDI 1974, EBESFALVI 1990, DAUBA és BÍRÓ 1992, SPECZIÁR és TÖLG 2000) és hozamának (BÍRÓ 1978c, BÍRÓ és VÖRÖS 1990) hasonló trendje is.

Figyelembe véve az egyes halfajok állományának méretét is, a Balatonban jelenleg a dévérkeszeg mellett csak az angolna árvaszúnyog lárvák fogyasztása tekinthető jelentősnek (BÍRÓ 1974a, PAULOVITS és BÍRÓ 1988). A vágódurbincs a nyíltvízen szintén döntően árvaszúnyog lárvákkal táplálkozik (SPECZIÁR és BÍRÓ 1999, REZSU és SPECZIÁR 2006) ám állományának jelenlegi nagysága mellett nem jelenthet számottevő konkurenciát a dévérkeszeg számára.

Az árvaszúnyog lárvák mellett a dévérkeszeg másik fontos tápláléka a zooplankton. Általános tapasztalat, hogy ha kevés az árvaszúnyog lárvák, akkor a dévérkeszeg a zooplankton fogyasztására tér át (GILES et al. 1990, LAMMENS 1982). A zooplankton fogyasztásában a dévérkeszeg egyértelműen jobb, mint a bodorka, vagy a karika keszeg (VAN DEN BERG et al. 1994). A dévérkeszeg verseny előnye a szűrőapparátusának felépítésében rejlik. Míg a bodorka és a karika keszeg szűrőkészüléke fix "szembőségű" és a rajta a kisebb testű Copepoda, illetve a Cladocera rákok közül még a közepes testűek is (lapos felépítésük miatt átlósan) átmennek, addig a dévérkeszeg képes a szűrőkészülékét jelentősen beszűkíteni, ha azt a rendelkezésre álló táplálék kis mérete megkívánja (HOOGENDOORN et al. 1993, VAN DEN BERG et al. 1994). Jelentős zooplankton fogyasztók még a garda (BÍRÓ 1991a, PERÉNYI és BÍRÓ 1992), a busa, a kűsz (BÍRÓ és MUSKÓ 1995), valamint az ivadék is (SPECZIÁR és REZSU 2009). A zooplankton szintén fogyasztó ezüstkárász élőhelye csak részben esik egybe a dévérkeszegével, így konkurenciája is kisebb jelentőségű.

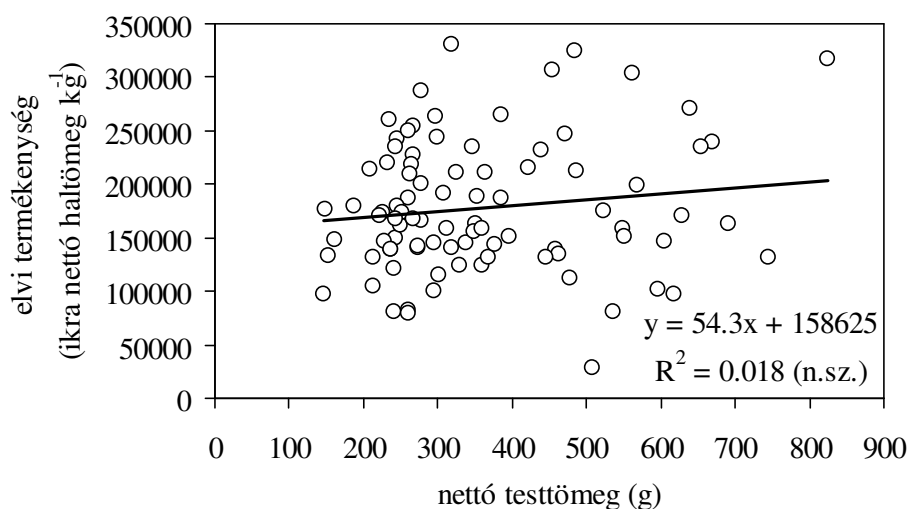
3.8.5. Szaporodás

A dévérkeszeg szaporodása növényzethez kötött. Ívási aljzatot jelent számára a nádas és a parti kövezések algabevonata. A szaporodás rendszerint április végén kezdődik és június végig tart, de „táncoló” halak a kövezések mentén kisebb mennyiségben júliusban is megfigyelhetők. A kövezésekre lerakott ikrák túlélési esélye igen kicsi, hiszen ritka, hogy a kelés időtartama alatt ne lenne komolyabb hullámváz, amely viszont az ikrákat a víz nagy lebegőanyag tartalma

miatt károsítja (SPECZIÁR 2002c, 2003). Az állomány jelenleg még önfenntartó, de a gyenge évjáratok jelzik a szaporodási siker ingadozásait (SPECZIÁR és TÖLG 2000).

A dévérkeszeg relatív elvi termékenysége egyedenként rendkívül változó. A szaporodási időszakot megelőzően, október és március között vett minták alapján az 1 kg nettó haltömegre jutó ikraszám 28628 és 330562 db között változik, átlagosan 178293 db-nak adódott. Ugyanakkor, a relatív elvi termékenység nem mutatott korrelációt a halak méretével (28. ábra). A szaporodási potenciál ilyen mértékű szórása mindenképpen figyelemre méltó.

A hosszantartó, szakaszos ívásnak köszönhetően, az ivadék megjelenése elnyújtott, méreteloszlása pedig nagyon széles tartományban változik. Az ivadék az ikrából történő kikelést követően azonnal a nyíltvíz felé törekszik, a parti sávban egyedsűrűsége így jóval kisebb lesz. E tekintetben jelentősen eltérő a viselkedése a karika keszeztől és még inkább a bodorkáétól. Az ivadék első éves növekedését nagyon jelentős részben a víz hőmérséklet alakulása befolyásolja (SPECZIÁR és BÍRÓ 2004a, SPECZIÁR 2005a, 2005b, 2006).



28. ábra

A dévérkeszeg elvi termékenységének az alakulása a testtömeg függvényében.

3.8.6. Szerepe a tó életében

A dévérkeszeg szerepe a tó ökoszisztémáján belül az állományméretéből adódóan jelentős, és elsősorban a zooplankton és árvaszúnyog lárváinak hasznosításában mutatkozik meg. Ugyanakkor, a dévérkeszeg fontos tápláléka a fogassüllő idős egyedeinek.

3.8.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Elsődleges termelés (az árvaszúnyog lárváinak állományon keresztül).

- Konkurens busa- és angolnaállományok.
- Természetes partszakaszok, mint a fő ívó területek állapota.

3.9. Lapos keszeg, *Ballerus ballerus*

A lapos keszeg a tó nyíltvízének ritka hala. Mivel szinte minden évben előkerül belőle néhány példány és a befolyó vizekben ma már nem fordul elő (SPECZIÁR et al. 2009a, 2009c), feltételezhető, hogy a Balatonban kisebb önfenntartó állománya élhet. Esetenként a siófoki angolnacsapdába jelentősebb mennyiségben esik zsákmányul, ami áramlás érzékenységevel állhat összefüggésben. Feltételezhető, hogy amíg a Duna felől könnyebben felvándorolhatott a Sión keresztül, addig a Balatonban is gyakoribb előfordulású lehetett. Jelenleg ivadéakai a Kis-Balaton 4T elnevezésű műtárgya alatti áramló vízben is olykor megtalálhatóak. Biológiájáról a Balatonban lényegében semmit sem tudunk, így csak más vízterületeken szerzett ismeretekre támaszkodhatunk.

3.10. Garda, *Pelecus cultratus*

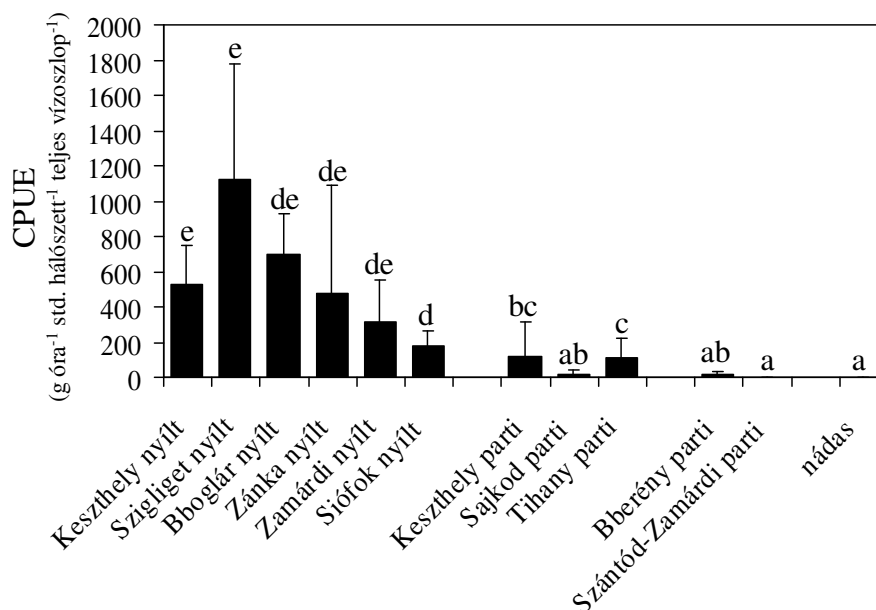
3.10.1. Előfordulás és állománysűrűség

A garda eredetileg vándorló természetű hal és így télire gyakran a tengerekbe vándorolt vissza, ám számos folyórendszerben kialakultak stabil édesvízi állományai is. A Balaton kialakulása idején, a harmadkorban, amikor a tó zárttá vált, hasonlóan a Fertő-tóhoz, itt is zárt, édesvízi gardaállomány alakult ki. A halközösség szintjén pedig, a Balaton egyediségét egyértelműen jelenleg is a jelentős gardaállomány adja. A garda a fogassüllő után a Balaton másik nevezetes hala. Ám míg a fogassüllő különleges gasztronómiai értéke folytán főként a kereskedelem tárgya volt messzire elvive a tó hírét, addig a garda sokkal inkább a helyi közösségek közvetlen megélhetését és táplálékát biztosította. A garda késő őszi halászatának a Tihanyi félsziget csúcsánál elterülő árokban évszázadokra visszanyúló hagyománya van (BÍRÓ 1986, TÖLG és ZÁKONYI 2000). A garda halászata sokáig jelentős része volt a tihanyi emberek életének. A szelektív gardahalászat beszüntetése óta az elmúlt évtizedekben a horgászok fedezték fel e hal téli fogásának lehetőségeit a tihanyi kút mély vizében, és néhány olyan kikötőnél, ahol e hálnak szintén jelentős csapatai jelennek meg.

A garda jellemzően nyíltvízi hal (29. ábra, 3. táblázat), amely ha olykor mégis kilátogat a part menti vizekre rajzó rovarokra és halivadéokra vadászni, akkor is kerüli a növényzettel sűrűn benőtt területeket. A Balatonban a garda az egyetlen olyan őshonos halfaj, amely egyenesen használja ki a teljes vízoszlopot (lásd 4. ábra). Bár legnagyobb állománysűrűségét rendszerint a középső vízrétegben találhatjuk, jelentős mennyiségben fordul elő a fenék közeli és felszín közeli vízrétegekben is.

Más halfajokhoz hasonlóan, a gardaállomány sűrűsége nem egyenletes a tó hossz tengelye mentén. A halászati fogásokon alapuló megfigyelések alapján régebben feltételezték, hogy a garda Tihany térségében, nagyjából Balatonszemesig fordul elő jelentősebb számban (BÍRÓ 1986). PERÉNYI és BÍRÓ (1992) viszont már arról számolt be, hogy Keszthely térségében is jelentős a gardaállomány sűrűsége. 1996-2009. folyamán végzett megfigyeléseink szerint a gardaállomány sűrűsége, legalábbis a tavasztól ősziig terjedő időszakban,

határozottan követi a tó hossz tengelye mentén fennálló trofikus gradienst (lásd még: SPECZIÁR et al. 2000, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007). A nyíltvízre vonatkozóan, a siófoki medencében az állománysűrűség kevesebb mint fele volt a keszhelyi medencében megfigyeltnek, míg a középső, szemesi medencében az állománysűrűség is köztes volt. 2006-2009 folyamán végzett nyár végi felméréseink során a legtöbb gardát a szigligeti medencében találtuk, míg a hagyományosan „gardás” területnek tartott, Tihany közeli vizekben volt az állománysűrűség a legkisebb (29. ábra). A garda eloszlása táplálékának, a zooplanktonnak az eloszlásával (G-TÓTH et al. 2004, 2005, 2009a, 2009b) mutat összhangot. Télen a gardaállomány egy része koncentráltan a tihanyi kút környékén gyűlekezik, de az állomány nagyobbik része ekkor is a tó más területein tartózkodik.



29. ábra

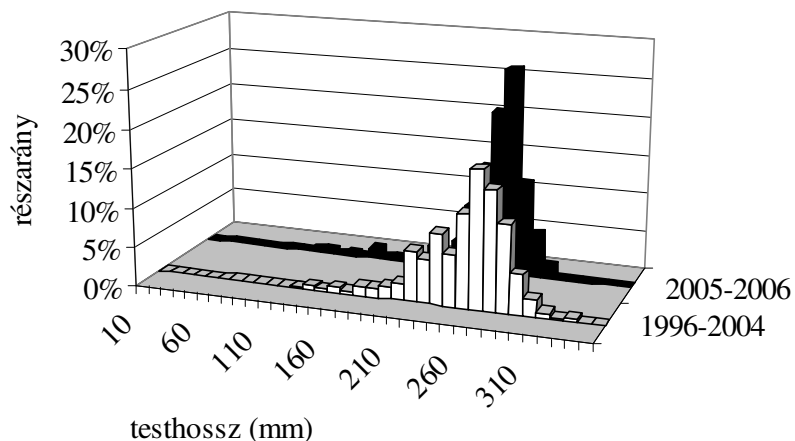
A gardaállomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajokénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P < 0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

Az 1970-es évek közepén a gardafogások drasztikusan csökkentek, amellyel összefüggésben az állomány összeomlásáról beszéltek. Az 1978-ban végzett vizsgálatok eredmények rámutattak, hogy a fogásérett gardaállomány "termelékenysége", azaz a biomaszához viszonyított produkciója mindössze 23-27% (BÍRÓ 1982), amely jelentősen elmarad más halfajok produkciójától. Például a dévérkeszeg és a fogassüllő esetében a fogásérett állományrészének

produkciója elérheti a biomassa 70-75%-át is (BÍRÓ 1981). Alacsony termelékenysége miatt viszont a gardaállomány az intenzív halászat mellett nagyon érzékenyvé vált az utánpótlás ingadozásaira. Az akkoriban használt gardahálók zsákja 25 mm-es szembőségű volt. BÍRÓ (1982) becslése szerint a hálók 50%-os visszatartó képessége a gardánál nagyjából 26.5 cm-es testhossznál volt, vagyis az ennél kisebb egyedek döntőrésze a hálón átment, így azok a fogásban csak valós arányuknál jóval kisebb szerepet kaptak. BÍRÓ (1986) a garda fogások hanyatlásával kapcsolatban felhívta a figyelmet arra, hogy kisebb termelőképességű halfajok, mint pl. a garda és a balin esetében, a kisebb mérvű állomány-kihasználás is jelentős hatással lehet az állomány szerkezetére és az állomány instabilitását okozhatja. A garda fogások jelentős visszaesését PERÉNYI és BÍRÓ (1991) azzal magyarázták, hogy az állományt hosszú időn keresztül az optimálisnál intenzívebben halászták. Az 1980-as évek végen végzett felmérések viszont már ismét jelentős gardaállományt találtak (PERÉNYI és BÍRÓ 1991). Ez a halászat nagyhálós fogásaiban azonban az alkalmazott hálók szembősége miatt már nem mutakozhatott meg. Az 1980-as évek végén, a nagyhálóval fogható gardaállomány méretét már mintegy 500 tonnára, míg a teljes állományt több mint 4000 tonnára (70 kg ha^{-1} ?) becsülték (PERÉNYI és BÍRÓ 1991, 1992). E becslés azonban csupán a fogható méretű állományrész paramétereinek a fiatalabb korcsoportokra történő extrapolációján alapult, amely jelentős hiba lehetőségét rejt magában. Becslések szerint az akkoriban alkalmazott 30-40 mm-es zsák szembőségű nagyhálók szelektivitása miatt mindössze az állomány 12%-a esett a fogható mérettartományba, így hasonló állományméret mellett is alig negyed akkora zsákmány volt elérhető mint pl. az 1960-as évek garda hálóival. Az 1980-as évek gardaállományából azonos halászati intenzitás mellett a szembőség csekély csökkentésével (egy évvel csökkentve a fogható kort) 100 tonnával lett volna növelhető a hozam. Tehát, az 1980-as években, nem azért volt kisebb a gardafogás mert kevés volt a garda, hanem mert már nem gardahálót használtak. A gardahálóval és a hagyományos nagyhálóval fogott gardák átlagmérete mintegy 30 mm eltérést mutatott az utóbbi javára ($SL=295\pm24 \text{ mm}$) (PERÉNYI és BÍRÓ 1992). Kopoltyúhálós vizsgálatok alapján 30 mm-nél nagyobb szembőségű hálóval csak kis mennyiségben fogható garda. A legtöbb egyed a 24 mm-es szembőségű hálóba nyaklik bele, így kerítő vagy húzóháló esetén a 20 mm-es zsák szembőség lett volna hatékony a garda fogásához. Arra vonatkozóan, hogy mi történhetett az 1970-es évek közepén a balatoni gardaállománnyal, ma már aligha nyerhető pontos válasz. Minthogy, akkoriban kis szelektivitású kutatóhalászatok nem történtek, nem tudhatjuk, hogy ténylegesen mennyire csökkent le az állomány. Mint az a régebbi idők halászati adatsoraiból jól látszik (BÍRÓ 1997), a gardafogás mindig is nagyon ingadozó volt, amely ingadozás elsősorban az alkalmazott fogási módszer speciális feltételeiből eredt (jég viszonyok). A fentiek jól példázzák, hogy változó halászati feltételek esetén, a halászati adatok önmagukban nem használhatóak megbízhatóan még a tömeges halfajok állományváltozásainak értékelésére sem. A halállománnyal kapcsolatos jelenlegi koncepciók alapján, jelentősebb mértékű gardahalászat a jövőben már nem lesz a Balatonon. A gardaállomány mai mérete a halradaros és kopoltyúhálós felmérések együttes értékelése alapján 1500-2500 tonnára becsülhető.

3.10.2. Állományszerkezet

Gondolhatnánk, hogy a tó egyik legtömegesebb halának az állományát könnyű tanulmányozni és így annak szerkezetére vonatkozóan bőséges ismereteink vannak. A helyzet sajnos nem ez. ENTZ és LUKACSOVICS (1957) téli halrajokat vizsgáltak és nekik így sikerült néhány 1+ és 2+ korú gardát is gyűjteniük, ám mintáikban zömében a 200-280 mm-es példányok fordultak elő. Ugyanakkor, 0+ korcsoportba tartozó egyedet nem találtak. BÍRÓ (1986), illetve PERÉNYI és BÍRÓ (1992) vizsgálataikhoz a halászok zsákmányából származó mintákat használtak, így esetükben nem meglepő, hogy 200 mm alatti egyedeket alig találtak. Az elmúlt 15 évben kis szelektivitású (~4 cm feletti halak fogására alkalmas) paneles kopoltyúhálókkal végzett vizsgálataink során a halászfogásokban megfigyeltékhez nagyban hasonló méretelosztást tapasztaltunk, azaz a 240-260 mm körüli egyedekből fogtuk a legtöbbet, míg 200 mm alatti egyedeket csak meglepően kis arányban találtunk (30. ábra). Felvetődik tehát a kérdés, hol vannak az egy- és kétnyaras gardák? Minthogy a gardaállomány ezen idő alatt stabil volt, sőt talán növekedett is, feltehető tehát, hogy nagy számban vannak ilyen korú egyedek a tóban. A garda ivadék felkutatására évekig végeztünk a felszín közelében, vízközt és fenék közelében vontatott 1-2 mm-es szembőségű ivadékhálókkal mintavételeket, de ivadékot számottevő mennyiségben mégsem találtunk. Ez annak tükrében, hogy más őshonos balatoni halfajok ivadékának gyűjtése állomány méretükkel arányos mennyiségben lehetséges, érdekes tapasztalat. Minthogy, a Fertő-tóban, ugyanezen módszerekkel 5-6 cm-es gardákat is nagyszámban sikerült gyűjtenünk, az alkalmazott halászati módszerek elvben alkalmasak a fiatal gardák megfogására is. E példa is jól mutatja, hogy egy Balaton méretű tó esetében milyen nehéz lehet bizonyos kérdéseket megbízhatóan megválaszolni (vö. busa kérdéskör).



30. ábra

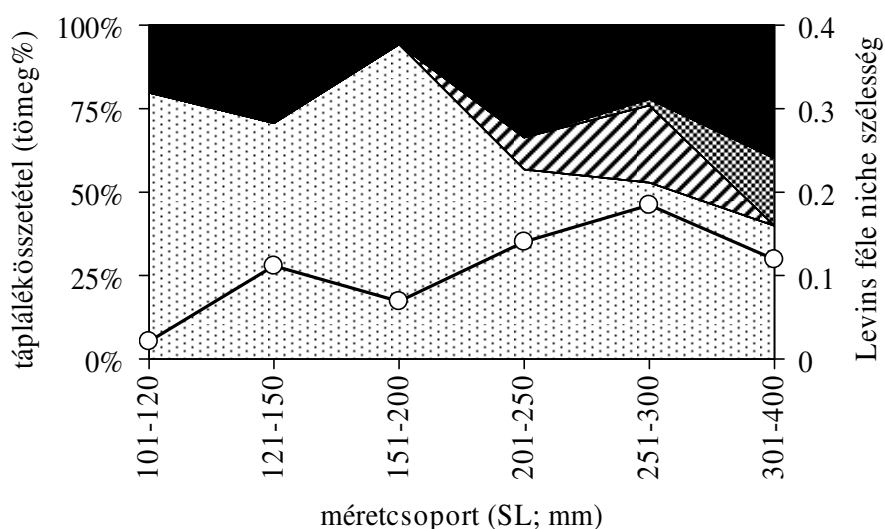
A garda méretszerinti megoszlása paneles kopoltyúhálókból (12 panel, 5-55 mm szembőség). Merre lehetnek a kis gardák?

3.10.3. Növekedés

ENTZ és LUKACSOVICS (1957) 1951. és 1956. között gyűjtött gardák növekedését vizsgálva megállapította, hogy az ivarérettséget követően a nőstény gardák növekedése felül múlja a hímekét, illetve, hogy a hímek rövidebb ideig élnek. Az 1970-es években BÍRÓ (1982), az 1980-as években PERÉNYI és BÍRÓ (1992), míg a 2000-es évek elején SPECZIÁR (jelen dolgozat) és STASZNY és PAULOVITS (2007) vizsgálták a garda növekedését. Az egymást követő, hat évtizedet felölelő vizsgálatok eredményei szerint a garda növekedése csak kissé változott (8. táblázat). A 2003-2004-ből származó minták szerint a garda 0+-9+ korban rendre a következő átlag méreteket éri el: 98, 144, 184, 216, 242, 261, 276, 290, 301 és 309 mm. A 320 mm (300 g) feletti példányok pedig már igen ritkák a Balatonban.

3.10.4. Táplálkozás

ENTZ és LUKACSOVICS (1957) téli félévben végzett vizsgálatai alapján a gardák főként zooplankton, nagy részben *Leptodora kindtii*-t fogyasztottak, ám egyes alkalmakkal nagyon jelentőssé vált a vízre hulló rovarok fogyasztása is. Halivadékkal (jellemzően kűsz és garda) csak a nagyobb (>240 mm) gardák táplálkoztak. Megfigyelték továbbá, hogy a garda bélrendszerén a Copepoda rákok petéi sok esetben sértetlenül jutottak keresztül és azok kikeltetése is sikeres volt. Vagyis, a garda táplálkozása a zooplankton megújulását kevésbé befolyásolja.



31. ábra

A garda táplálékának változása a növekedés során. ■ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsféreg, ▤ „lágyszövet” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ▩ vízre hulló ízeltlábúak, ■ hal, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

PERÉNYI és BÍRÓ (1992) a halászok által fogott idős gardák (295 ± 24 mm) táplálékát vizsgálták. Eredményeik szerint a garda táplálékát főként rovarimágók, *Leptodora kindtii* (jellemzően nyáron), *Limnomysis benedeni* (jellemzően nyárvégén és ősszel) és halivadék képezte. A halivadék fogyasztása elég magas arányt képviselt (átlagosan 32-83%) és a garda méretével növekedett.

A 2004-2006 folyamán végzett vizsgálatok során a gardák táplálékát elsősorban zooplankton szervezetek alkották, amelyek részesedése a táplálékon belül a testmérettel csökkent, a 100 és 200 mm közé eső méretcsoportok esetében 71-94% volt, míg a 250 és 350 mm közé eső méretcsoportoknál már csak 40-53% volt (31. ábra) (lásd még: SPECZIÁR és REZSU 2009). A planktonikus rákok közül a legkisebb vizsgált halak (100-120 mm) esetében Copepoda rákok, míg az ennél nagyobb halak esetében a Cladocera rákok mennyisége volt nagyobb a táplálékban. A gardák igen jelentős mértékben fogyasztották a nagytestű *Leptodora kindtii* rákot. Alkalmi előfordulású, de akkor jelentős mértékű volt az árvaszúnyog bábok és imágók fogyasztása. Halfogyasztás nem csak a nagyobb, de már a 100-120 mm-es példányoknál is gyakori volt. A 200 mm feletti egyedek főként kűszt fogyasztottak, de két példány belében fogassüllő ivadékokat is találtunk. A kisebb gardák által fogyasztott halivadék határozása azok kis mérete és nagyon erős roncsolódása – a garda a balinhoz hasonlóan szinte teljesen bedarálja a fogyasztott halat – miatt nem volt kivitelezhető.

3.10.5. Szaporodás

A garda ívása őshonos halaink között egyedinek számít. A garda ikrája ugyanis megduzzadva a vízben lebeg (hasonlóan a busáéhoz). A garda testtömegre számított ikraszáma a Balatonban mintegy 200 ezer darab, amely más vizekkel összevetve soknak tekinthető (ENTZ és LUKACSOVICS 1957). A garda szaporodás-biológiájáról a Balatonban azonban ennél többet nem tudunk. TÖLG és ZÁKONYI (1999) feltételezte, hogy a garda a tihanyi kútban, illetve Szántód és Balatonföldvár között, a mederesésnél ívik. Ezt azóta nem sikerült kielégítően igazolni. Sőt, májusban a tó nyíltvizén bárhol gyűjthetőek "folyós" hím gardák. Ugyanakkor, "folyós" nőstényekkel nagyon ritkán találkoztunk eddig, és ezen esetek sem voltak egy-egy szűk területhez köthetőek. Mindemellett, párszor sikerült kisebb mennyiségben lebegő ikrájából gyűjtenünk Zamárdi környékén, ám korai ivadékokat, a rendszeres vizsgálatok ellenére is alig találni. Mindezek ellenére, a szaporodás sikeres, hiszen az állomány stabil.

3.10.6. Szerepe a tó életében

A garda halállományon belül mutatott magas részarányából adódóan jelentős szereppel bír a Balaton ökoszisztémáján belül. A garda fő táplálékát a zooplankton (jelentős részben a *Leptodora kindtii*) képezi, így állományának változásai az egész halfaunára kihatással lehetnek, hiszen minden balatoni halfaj ivadéka fogyaszt hosszabb rövidebb ideig zooplanktont, illetve több halfaj táplálékában kifejlett korban is jelentős szerepe van e táplálékforrásnak. A fogassüllő ivadéknak például szintén fő tápláléka a *Leptodora kindtii*. Másfelől, a ragadozó *Leptodora kindtii* gyérítésével, a garda a zooplankton állomány stabilitását is fokozhatja (HERZIG 1995). Jelentős lehet továbbá a garda halivadék

fogyasztása is. Minthogy a garda táplálékának átlagban 20-30%-át teszi ki a halivadék, feltételezhető, hogy a jelentős méretű gardaállomány nagy nyomást jelenthet az ivadéokra, elsősorban a küsz ivadéokra nézve. Ugyanakkor, a nagytermetű fogassüllőknek a garda fontos tápláléka.

3.10.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Zooplankton.
- Busaállomány(?)
- Szemben a legtöbb balatoni halfajjal, jelenleg a gardaállomány halászati és horgászati terheltsége csekély, szinte elhanyagolható. Ez, párosulva a faj parti sávtól független szaporodási stratégiájával, a gardát jelenleg a többi halfajjal szemben előnyhöz juttatja.

3.11. Compó, *Tinca tinca*

A compó kedvelt tartózkodási helyei a növényzettel dúsan benőtt csendes vizek. Az erős algásodás a legtöbb pontyfélével szemben a compónak nem kedvez. Nehezen viseli ugyanis más pontyfélék tömeges jelenlétét, a táplálékért folytatott versengésben velük szemben rendszerint alulmarad. Állományai a ponty telepítések és főként az elmúlt évtizedek során felfeződött ezüstkárász hatására természetes vizeinkben jelentősen lecsökkentek. A konkurens halfajokkal szemben a compó fejlődésének első két évében különösen érzékeny lehet, minthogy azoknál később ívik és ivadéka lassabban nő. A Balatonban a compó léte a tó szabályozása miatt jelentősen lecsökkent. Napjainkban életfeltételeit az északi part kiterjedtebb nádasaiban, valamint néhány zártabb, vízinövényekkel benőtt kikötőben találja meg.

A Balaton compóállományának fennmaradását segítő, 1996. óta rendszeressé vált az egy- és kétnyaras compó ivadék telepítése, amely első sorban Bodó Iván érdeme. A telepített compók a Balatonból és a Kis-Balatonból kifogott szülők szaporításából erednek. Az anyahalak kiválasztása során irányított szelekció nem történik, így a tó compó populációjának génállományát jól őrzi a kihelyezett állomány is.

A balatoni compóállomány szerkezetét, a compó táplálkozását és szaporodását még nem vizsgálták. E fajra vonatkozó balatoni ismereteink nagyrészt egy kis mintaszámmal visszajelzett haljelölés adataira épül csupán (BODÓ és SPECZIÁR 2006). 1998. április 15.-én a Balatoni Halászati Zrt. (BH Zrt.) és az MTA BLKI együttműködésében 1500 db egyedileg megjelölt 50-150 g tömegű kétnyaras compó került kihelyezésre a Sajkodi-öbölbe. Összesen 15 db jelölt hal adatait kaptuk vissza. A legtöbb halat, 12 db-ot, horgászok fogták vissza, két jelölt hal a halászok kerítőhálós zsákmányából, míg egy hal a siófoki angolnacsapdából került elő. A visszafogások időbeni megoszlását tekintve a telepítés évében három, 1999-ben hét, 2000-ben kettő, míg 2001-ben, 2002-ben és 2007-ben egy-egy jelölt compó került visszafogásra (bejelentésre). A legidősebb visszafogott példány így 11 évet élt, amelyből 9-et a Balatonban. A visszafogott halak mérete 197 és 1560 g között változott, ami a telepítésnél mért mérethez képest 72-1420 g tömeggyarapodást jelent. A jelölt compók növekedése szoros összefüggést mutatott a telepítéstől eltelt napok számával. A visszafogás adatai

alapján a compó növekedésének a Bertalanffy-féle modellel történő leírására is lehetőség nyílt. Ezek alapján, a kihelyezett kétnyaras compók egy év multával átlagosan 360 g, két év multával 650 g, három év multával 1000 g, négy év multával 1400 g, míg öt év multával 1800 g tömegűre fejlődhetnek a Balatonban. Ennek megfelelően a növekedés erőteljesnek nevezhető, olyannyira, hogy az messze meghaladja a legtöbb természetes víznél megfigyelt növekedési ütemet. Mindez kedvező táplálkozási feltételekre utal, legalábbis a kihelyezéskori mérettől. Nem feledkezhetünk meg azonban arról, hogy az eredmények viszonylag kisszámú, döntően a horgászok által visszafogott hal adatain alapulnak. Nem zárható ki, hogy a jobb növekedésű és megmaradású egyedek nagyobb arányban kerültek visszafogásra. A vizsgálatok jellegéből adódóan fennállhat tehát annak az esélye, hogy az átlagos növekedést adataink felülbecslik.

Téli gyűjtéseink alapján, a Balatonban a természetes szaporulatból származó egynyaras compó igen kicsi, mindössze 2.6-3.2 cm standard testhosszban mérve. Ez azt jelenti, hogy a compó jóval kisebb mérettel vág neki a télnek, mint a legtöbb balatoni halfaj. Kis kezdő mérete folytán még második életéve során is lényegében az első éves ivadékokat érintő nehézségekkel, kiemelt érzékenység a környezeti feltételek iránt, kell szembenéznie. A balatoni egynyaras compó mérete alapján nagyjából a tógazdaságban előállított előnevelt korcsoportnak felel meg. A tógazdasági egynyaras méretet (50-60 mm, 8-12 g) a Balatonban a compó feltételezhetően így csak a második, míg a tógazdasági kétnyaras méretét csak a harmadik vagy negyedik év során érheti el. A további növekedés a már ismertetett görbe mentén zajlik, természetesen a továbbiakban is időbeni késéssel.

A haljelölésektől a növekedési adatokon túl fontos információkat nyertünk a compó mozgását és élőhely használatát illetően is. A visszafogott jelölt compók közül 12 (80%) a Tihany (Sajkod) és Zánka közötti területről került elő, tehát a compók jelentős része még évek múlva is a telepítés környékén tartózkodott. Három példány a déli partra átvándorolva Balatonföldvár, Balatonszéplak és Siófok közelében került elő. A jelölések eredményei szerint a compó a számára kedvező élőhelyhez ragaszkodik, és szemben például a ponttyal (TÖLG et al. 1997b, SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007), nagyobb vándorlásra a Balatonba csak ritkán szánja el magát. A visszafogási adatok egyben alátámasztják, hogy a kétnyaras és idősebb compók számára a Sajkod és Balatonakali közt elterülő nádas jó élőhelyet jelent.

3.11.1. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Part menti növényzettel benőtt élőhelyek állapota.
- Ezüstkárász- és pontyállomány.
- Compótelepítések.

3.12. Halványfoltú küllő, *Romanogobio albipinnatus*

A halványfoltú küllő múltját homály fedi a Balatonban. 1990-ig csak a fenékjáró küllő előfordulását jelezték a tóból (lásd 1. táblázat). A faj első balatoni említése SZÉKELY (1995) 1991. és 1995. között végzett parazitológia célú gyűjtéseihez köthető. Az említett vizsgálat során fenékjáró küllő már nem is került

elő. Hasonló eredményt hoztak az elmúlt 15 év felmérései, miszerint 1995. óta magából a tóból egyetlen fenékjáró küllőt sem sikerült kimutatnunk, ezen időszakban fogott küllők mindegyike halványfoltú küllő volt. Mindemelllett, néhány ez idő alatt publikált fajlistában (pl. BÍRÓ 1997, BÍRÓ et al. 2001, 2003) a fenékjáró küllő, a régebbi előfordulási adatokra támaszkodva, még szerepel. Olyan gyűjtésről, amely során a két faj együtt került volna elő a Balatonból, nincs tudomásom. Felmerül tehát a kérdés, hogy vajon egy rendkívül gyors fajváltás, avagy, legalább részben, téves fajazonosítás állhat e különös jelenség hátterében?

A halványfoltú küllő a Balaton homokos aljzatú területein fordul elő legnagyobb sűrűségben, de kisebb egyedszámban a nyíltvíz iszapos területeiről is rendszeresen előkerül. A faj ökológiáját a Balatonban még nem vizsgálták.

3.12.1. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Feltehetően fő ragadozói az angolna és a kősüllő.
- Feltehetően fő konkurensa a folyami géb.

3.13. Razbóra, *Pseudorasbora parva*

A razbórát Ázsiából, a növényevő halfajokkal együtt hurcolták be hazánkba és így a Balatonba is (BÍRÓ 1972a). A razbóra a tó egyes területein (pl. Keszthely térsége, déli parti kikötők) a parti sáv növényzettel benőtt szakaszain rendszeres előfordulását. Annak ellenére, hogy a halastavak felől a tóba jelenleg is számottevő mennyiségben érkezik (SPECZIÁR et al. 2009c), a Balatonban mégsem vált különösebben tömegessé (szemben például egyes befolyókkal!). Pontos hatását a halfaunára és az őshonos élővilágra nézve nem ismerjük, de egyelőre csekély állománynagysága folytán nem jelentős, és várhatóan már nem is lesz az.

3.14. Szivárványos ökle, *Rhodeus sericeus*

A szivárványos ökle fő élőhelyei a Balatonban a védett öblök (kikötők) és a nádasok, ahol helyenként igen nagy tömegben is található. Minthogy e hal ikráját a nagytestű kagylók (*Unio* és *Anodonta* spp.) kopoltyúüregébe rakja, állománya jelentős mértékben függ e kagylók jelenlététől és sűrűségétől. A szivárványos ökle növekedését, táplálkozását és általában az ökológiáját a Balatonban még nem vizsgálták.

3.15. Ezüstkárász, *Carassius gibelio*

3.15.1. Előfordulás és állománysűrűség

Az ezüstkárász állomány jelentős felfutása a Balatonban az 1980-as évek végén kezdődött (BÍRÓ és PAULOVIK 1994) és az állománysűrűsége az 1990-es évek közepére érte el a csúcspontját. Az ezüstkárász hirtelen előretörésében jelentős szerepe volt a befolyókon át, elsősorban a Kis-Balatonból érkező ivadéktömegnek. Ezen, a Kis-Balaton újra elárasztását követően született korcsoportok nagyjából 2000-ig meghatározták a balatoni állományt is, amely az 1990-es években a növekvő átlagtömeg formájában is megmutatkozott (SPECZIÁR 1999b). Az ezredforduló környékén, amikor átmenetileg kissé több

hínár volt, megfigyelhetőek voltak a védettebb hínáros öblökben szórványos ezüstkárász ivadék rajok. Az állomány azóta azonban jelentősen lecsökkent.

Az ezüstkárász fő tartózkodási területe a parti sáv, állományának sűrűsége a nyíltvízen ehhez képest alig ötöde-hatoda (3. táblázat) (lásd még: SPECZIÁR et al. 2000, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007). Az ezüstkárász élőhely használata a növekedéssel párhuzamosan változik. Egy-két nyaras ivadékkal csak a növényzettel sűrűn benőtt kikötőkben, befolyókban és a leghínárosabb nádasokban találkozhatunk. A ritkásabb nádasokban, a parti sáv szabad vízfelületű részein, valamint a nyíltvízen jellemzően csak háromnyaras, vagy idősebb példányok fordulnak elő. Az idősebb példányok ugyanakkor az ivadék élőhelyein is előfordulnak.

3.15.2. Növekedés

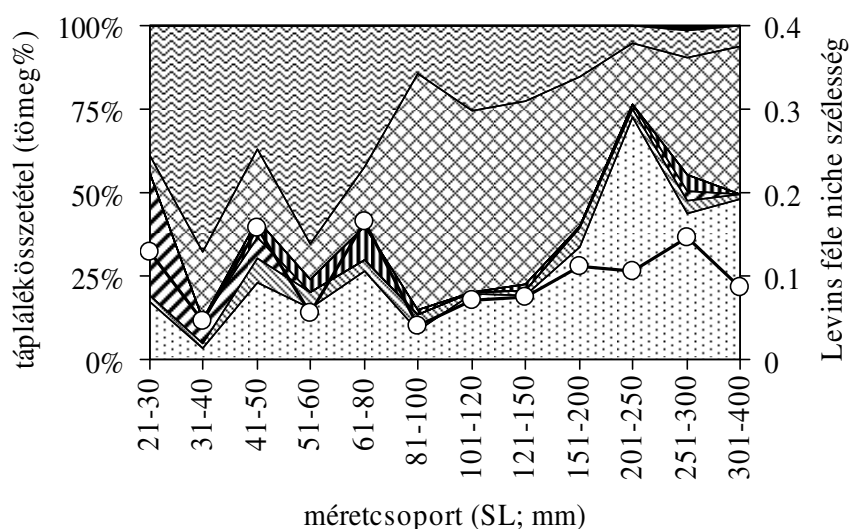
A balatoni ezüstkárász növekedését a 0+-6+ korcsoportokra vonatkozóan az 64, 106, 157, 201, 237, 267 és 287 mm átlagos testhossz, illetve 7, 35, 120, 258, 431, 632 és 788 g tömeg értékek jellemzik (SPECZIÁR et al. 1997c).

3.15.3. Táplálkozás

Az ezüstkárász 20-80 mm-es példányai szinte kizárólag a sűrű, védett hínárosokban fordulnak elő és itt első sorban a hínáron megtelepedő kovaalgákat fogyasztják (37-65%). Az ivadék tápláléka rákplanktonnal (4-26%), apró vízi gerinctelen szervezetekkel, elsősorban poloskákkal, és detritusszal (6-21%) egészül ki. A 80-200 mm-es ezüstkárászok táplálékában legnagyobb arányban a detrituszt (45-71%) találni, amely rákplankton (9-34%) és kovaalga (14-26%) fogyasztásával társul. A 200-350 mm-es ezüstkárászoknál fokozódik a rákplankton fogyasztása (44-73%), de a detritusz (18-44%) aránya még e méretcsoportba tartozó halak táplálékában is jelentős (32. ábra) (lásd még Specziár és Rezsű 2009).

Az ivarérett egyedek táplálékának szezonális és élőhelyi változásait a zooplankton és a növényi részek (kovaalga, hínár, és döntően detritusz) egymáshoz viszonyított arányának különbségei mutatták (SPECZIÁR 1999a). Meglepő volt az üledékfauna alacsony részesedése a táplálékban. Az árvaszünyog lárvák részaránya csak júliusban a nádasban haladta meg a 10%-ot, általában azonban 1-2% körül mozgott. A parti kövezés mentén az ezüstkárász táplálékában a detritusz (45-58%) volt túlsúlyban a zooplankton szervezetekkel (35-41%) szemben, amelyek közül az üvegrák (*Leptodora kindtii*) magas aránya emelhető ki. A nádasban egyes hónapokban a detritusz (1-65%) mellett jelentős volt a friss növényi eredetű táplálék, az alga (0-99%) és a hínár (0-43%) fogyasztása is. A zooplankton (0-60%) szerepe a táplálékban itt másodrendű volt. A parttól távolodva jól megfigyelhető volt, hogy a zooplankton jelentősége a táplálékban növekedett (200 m: 37-100%; 1500 m: 56-100%), míg a detrituszé csökkent (200 m: 0-46%; 1500 m: 0-24%). A parttól 1500 m-re gyűjtött egyedek béltartalmában júniusban számottevő volt a halivadék (18%, döntően fogassüllő ivadék) aránya is! Az ezüstkárász táplálkozása a part menti élőhelyeken vegyes volt, a nyíltvíz felé haladva azonban egységessé vált és a zooplankton szervezetek rendszeres és magas részarányú fogyasztása jellemezte. A nyíltvízi területeken a detritusz fogyasztását a halaknak mintegy felénél lehetett megfigyelni, alkalmanként

átlagosan 30-60% arányban. A part menti területeken viszont a detritusz fogyasztásának gyakorisága és alkalmankénti mennyisége is meghaladta a zooplanktonét. A két tápláléktípus egyaránt magas előfordulási aránya (50-90%) azonban jól jelzi, hogy azok az esetek jelentős részében keverten kerültek fogyasztásra, vagyis irántuk az ezüstkárász nem mutatott erős szelekciót. Erős specializáció ezeken a területeken csak az élő növényi táplálék (alga, makrofita) iránt volt megfigyelhető, igaz nem túl gyakran. Az eredmények alapján arra következtethetünk, hogy az ezüstkárász a Balatonban a táplálékát a fenék közelében szűrőgetve szerzi és nem az üledék túsásával. A fenék közeli táplálkozást jól jelzik a táplálékban rendszeresen előforduló üledéklakó rákocskák (*Ostracoda*, *Cladocera* - *Alona* spp.). Az ezüstkárász táplálkozása ezen túl úgy tűnik, hogy nem szelektív, a táplálékot a zooplankton és a finom növényi detritusz többé-kevésbé az adott élőhelyre jellemző arányban képezheti.



32. ábra

Az ezüstkárász táplálékának változása a növekedés során. [dotted] zooplankton, [cross-hatched] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [diagonal lines] „lágyszűrő” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [vertical lines] kagylók és csigák, [horizontal lines] vízre hulló ízeltlábúak, [cross-hatched] detritusz, [diagonal lines] alga és hínár, [solid black] hal, [white] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

Az ezüstkárász vizsgálataink szerint a pontyfélék kifejlett példányai közül a dévérkeszeggel szemben mutat kisebb konkurenciát a parti sávban a zooplankton szervezetekért. Táplálkozási konkurenciája számottevő lehet viszont a parti sávban a halivadékkal szemben (SPECZIÁR 1999b, SPECZIÁR és REZSU 2009).

3.15.4. Szaporodás

Az ezüstkárász kétféle módon szaporodhat. A hagyományos ivaros szaporodás, amikor a faj nőtényei a saját hímeikkel ívnak, jellemzően a már megállapodott, régebb óta fennálló állományokra jellemző. Az invazív, térfoglaló állományok, döntően nőtény egyedekből állnak és így más pontyfélék hímjeivel szaporodnak. Ez utóbbi esetben az idegen hímeiktől származó ivarsejtek csak az ikra fejlődésének beindítását végzik, genetikai állományuk azonban az utódokban nem jelenik meg. Az 1990-es évek végéig a Balatonban hím ezüstkárász csak mutatóban fordult elő. Az 1995-1999. között megvizsgált több mint ezer egyed közül csak egy volt hím. Ezt követően azonban fordulat állt be és a 2000-es évek elején felnövő új generációk már mintegy fele arányban hímekből álltak.

3.15.5. Szerepe a tó életében

Az ezüstkárász a táplálkozási konkurenciája mellett jelentős szaporodási konkurens is számos pontyfélének, hiszen a szaporodáshoz nőtényei részben más pontyfélék hímjeit "hívják" partnerül. Feltételezhető továbbá, hogy nagy tömegű jelenléte (a túltelepített ponttyal egyetemben) a növényzettel sűrűn benőtt élőhelyeken a compó és az aranykárász kiszorulásában is szerepet játszhatott.

3.15.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- A befolyókból és a Kis-Balatonból érkező ivadék tömeg.

3.16. Ponty, *Cyprinus carpio*

3.16.1. Előfordulás és állománysűrűség

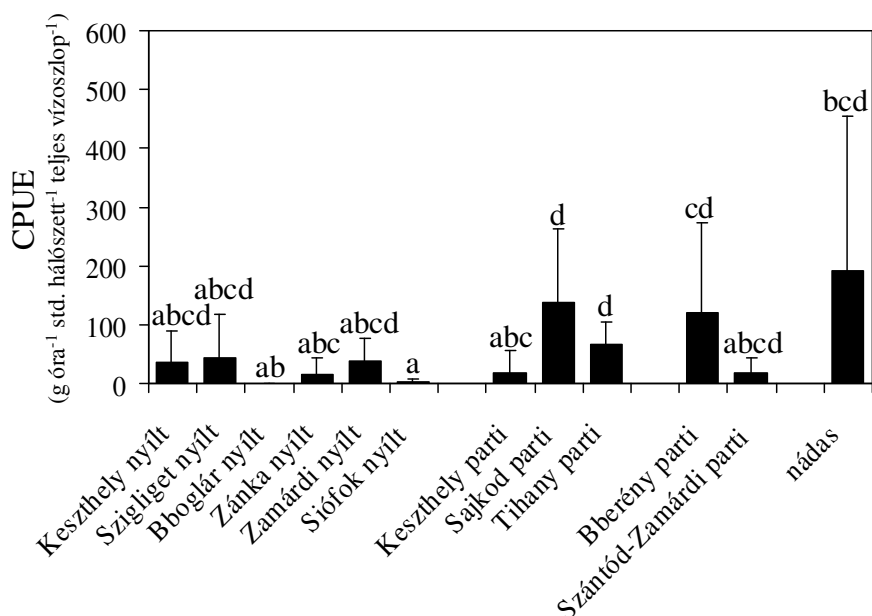
A ponty főként a tó parti sávjában gyakori, különösen kedvelt élőhelyei a nádasok (3. táblázat). A Balatonban a legsűrűbb pontyállományt a keszthelyi medence parti zónájában, míg a legritkábbat a siófoki medence nyíltvízében találjuk. Jól jelzi a ponty határozott élőhely választását, hogy e két szélsőérték között a pontyállomány sűrűsége 140-szeres eltérést mutat (33. ábra) (lásd még: SPECZIÁR et al. 2000, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007).

A horgászat fő hala a ponty, amely a Balatonban csak nagyon csekély természetes szaporulattal rendelkezik, így állományának nagysága alapvetően a telepítésektől függ. A pontytelepítések az 1900-as évek elején kezdődtek a Balatonban. Viszonylag hamar kiderült azonban, hogy a halászat szempontjából a pontytelepítések gazdaságtalanok (TÖLG 1995). E kezdeti időszakban az évente kihelyezett egy-kétnyaras ponty mennyisége még csak 10-20 tonna volt. Mára a helyzet jelentősen megváltozott, jelenleg elsősorban a horgászati célból folynak a pontytelepítések, amelyek során évente 350 tonna ponty kerül kihelyezésre a tóba. Kedvező fordulat ugyanakkor, hogy mind nagyobb arányban kerülnek kihelyezésre a "vad jellegű" pontyok.

3.16.2. Állományszerkezet

A balatoni pontyállomány méreteloszlása kis szelektivitású kutatóhalászatok eredményei alapján 2005-2006-ban, nyáron a következő volt: a

20 cm alatti egyedek előfordulása 5% alatt volt, az állomány 70%-át a 25-35 cm-es példányok tették ki, míg a 40 cm feletti egyedek aránya kevesebb mint 9%-volt. Ugyanakkor, a nádasokban ettől eltérő volt a pontyok méreteloszlása, itt a nyári időszakban a pontyok több mint 45%-a 45 cm feletti volt. A pontyállomány mindenkori méreteloszlását nagyon jelentős mértékben a telepítések ideje és szerkezete határozza meg.



33. ábra

A pontyállomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízszlpra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.16.3. Növekedés

A Balatonban a ponty növekedését TÖLG és munkatársai (1997b) vizsgálták meg először a kifogott halak pikkelye alapján. Ekkor a 2+ korú (háromnyaras) ponty átlagosan 0.78 kg, a 3+ 1.8 kg, a 4+ 3.2 kg, az 5+ 5.0 kg, a 6+ 7.0 kg, a 7+ 9.2 kg, a 8+ 11.6 kg míg a 9+ korú 14.2 kg méretű volt. E növekedési ütem az akkoriban a tó állományának döntő részét adó „nemes” pontyokra volt érvényes, lévén, abban az időszakban „vad” jellegű pontyot alig lehetett találni a Balatonban. Más természetes vizekkel összevetve, a ponty növekedése a Balatonban kifejezetten jónak mutatkozott. Ma az állományon belül növekvőben van a „nyurgaponty”, amely növekedése a tömeg tekintetében lassabb. TÖLG és munkatársai (1997b) 1996-ban jelöléses kísérleteket is végeztek

a telepített nyurga- és tőpontyok növekedési képességének felmérésére. Az áprilisban Fonyódnál kihelyezett 868 g átlagtömegű pontyok az első szezon végére (1996. október 31.), a szerzők által közölt összefüggés alapján, átlagosan 2467 g tömeget érhettek el, amely igen kedvező növekedést és így egyben kiváló életfeltételeket jelzett e pontyformák számára.

A ponty növekedését illetően a 2004. óta zajló jelöléses vizsgálatok nyújtanak frissebb információkat (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009). E kutatások világosan kimutatták, hogy a telepített pontyok növekedése jelentősen változik évről-évre, elsősorban a hőmérsékleti és táplálék ellátottsági viszonyoknak megfelelően. A vonatkozó eredményeket részleteiben az 5.4. fejezet tárgyalja.

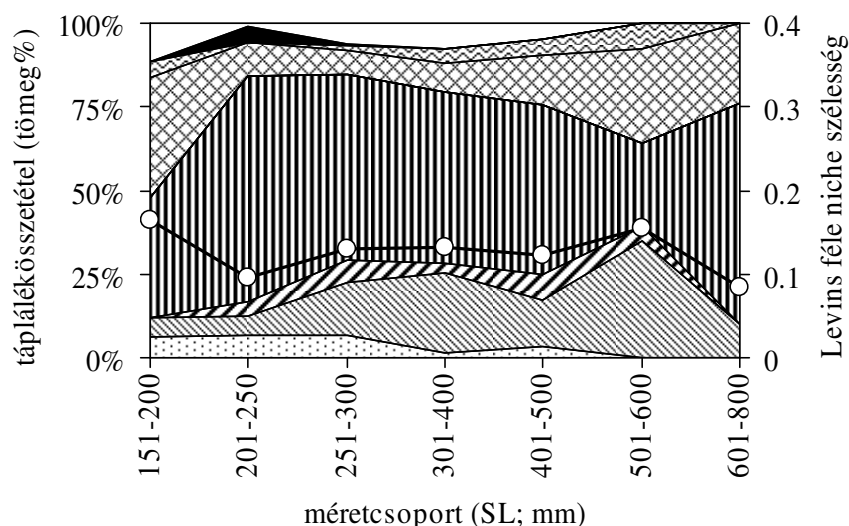
3.16.4. Táplálkozás

A Balatonban a ponty fő tápláléka a vándorkagyló, kiegészítő táplálékai pedig az árvaszúnyog lárvák, valamint az élő és holt növényi részek. A táplálék összetétele azonban élőhelyenként, évszakosan és a halak méretétől függően is mutat bizonyos változatosságot.

1996. és 1998. között vizsgálatokat folytattunk a balatoni pontyok táplálkozását jellemző élőhelyi és évszakos mintázatok megismerésére (SPECZIÁR 1999a). Az eredmények szerint a parti kövezés mentén a vándorkagyló részesedése a táplálékban éven belül 0-88%, míg az árvaszúnyog lárváké 1-71% tartományban változott. A táplálékban számos más, egyenként kis részesedésű elem is jelen volt, így például a gyűrűsférgek (0-16%), a *Pisidium* kagyló fajok (0-17%), a detritusz (0-13%) és az etetőanyag (0-27%). A nádasokban a táplálék összetétele hasonló volt az előző élőhelynél tapasztaltakhoz. A fő táplálék itt is a vándorkagyló (47-64%) volt. A kiegészítő táplálékok közül a detritusz (3-15%), az árvaszúnyog lárvák (1-10%), a *Chelicorophium curvispinum* rák (3-8%) és az etetőanyag voltak jelentősebbek. A parttól 200 m-re gyűjtött egyedeknél jól megfigyelhető volt a táplálék összetételének szezonális változása. Ezek szerint, kora tavasszal a táplálékban magas volt az árvaszúnyog lárvák részaránya (39-67%), míg a vándorkagyló (0-3%) lényegében hiányzott belőle. A táplálékváltás áprilisban következett be, amikor az árvaszúnyog lárvák vezető helyét nyárra a vándorkagyló (19-72%) vette át. Októberben ismét az árvaszúnyog lárvák (84-91%) váltak meghatározóvá a táplálékban. Mivel azonban a ponty a legtöbb táplálékot a meleg vizes időszakban fogyasztotta, ezért az árvaszúnyog lárvák részaránya az éves táplálékban mégsem volt magas (12%). A detritusz részesedése itt 1-24%, míg az etetőanyagé 0-8% volt. A Balaton nyíltvízi területein a pontyállomány sűrűsége ugyan csekély, ennek ellenére a tó pontyállományának mintegy fele mégis itt él (3. táblázat). A nyíltvízen a táplálékban a vándorkagyló (3-45%) és a detritusz (0-77%) mellett jelentős volt a halivadék (0-55%) részaránya is. Júniusban a vándorkagyló (42%) mellett a csigák (15%), az etetőanyag (13%) és a halivadék (17% - jelentős részben fogassüllő!) alkotta a táplálék döntő részét. Októberben viszont már a detritusz (77%) uralta a táplálékot.

2004-2006. folyamán végzett kutatások során a ponty táplálék összetételének alakulása a halak méretének függvényében került leírásra (34. ábra). A természetes szaporulatból származó 50-80 mm-es példány táplálékát 92%-ban apró csigák képezték. A 151-200 mm-es halak táplálékát főként vándorkagyló (22%), csigák (14%), detritusz (36%) és etetőanyag (11%) képezte.

201 mm-es mérettől a ponty tápláléka már csak kisebb változásokat mutatott. E halak fő tápláléka már egyértelműen a vándorkagyló volt (21-52%), amely mellett kisebb arányban csigák (3-15%), üledéklakó árvaszúnyog lárvák (5-35%), csökkenő arányban detritusz, míg növekvő arányban növényi magvak (7-29%) szerepeltek. A növekedéssel párhuzamosan ugyanakkor csökkent a fogyasztott etetőanyag jelentősége is, mutatva ezzel a tóban tartósabban túlélő halak eltérő táplálkozási szokásait.



34. ábra

A ponty táplálékának változása a növekedés során. □ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, ▤ „lágyvázú” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ▩ kagylók és csigák, ▨ vízre hulló ízeltlábúak, ▨ detritusz, ▨ alga és hínár, ▨ hal, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

A Balatont jellemző, erősen ponty centrikus halgazdálkodás egyben azt is jelenti, hogy a tóban élő vándorkagyló állomány (jelenleg már két faj, a *Dreissena polymorpha* és a *D. bugensis* él a tóban; MUSKÓ et al. 2009) haltáplálkozási szerepe is jelentősen felértékelődik. Ugyanakkor, mint azt a legújabb kutatások kimutatták, a vándorkagyló állomány méretére nagyon jelentős hatással van a tó vízjárása (BALOGH et al. 2007, 2008a, 2008b), amelyet a halgazdálkodás tervezése során is célszerű tekintetbe venni. A vándorkagylót jelentősebb mértékben három halfaj, a ponty, a bodorka és a karika keszeg fogyasztja. E halak állományméretének és éves táplálékfogyasztásának (SPECZIÁR 1999b, SPECZIÁR 2000, 2002b) ismeretében az általuk évente elfogyasztott vándorkagyló mennyisége mintegy 8000 tonnára (ponty: ~1900 t; bodorka ~3200 t; karika keszeg: ~2900 t) becsülhető élő súlyban (héjjal együtt értve). Emellett, a vándorkagyló lárváját több halfaj ivadéka is fogyasztja életének első egy-két

hetében, illetve része a busa táplálékának is (TÁTRAI et al. 2006, 2009). Az, hogy a nagyfokú táplálékátfedés ellenére mind a ponty, mind a bodorka egyelőre nagyon jól növekszik a Balatonban, az mindenképpen azt bizonyíthatja, hogy a vándorkagyló produkciója egyelőre képes fedezni a halak táplálék igényét (SPECZIAR 1999b).

A balatoni pontyok októbertől márciusig főleg az üledékfaunát, azon belül is legnagyobb arányban az árvaszúnyog lárvákat fogyasztották. ENTZ és LUKACSOVICS (1957) szintén megfigyelte, hogy a téli félévben jelentős a balatoni pontyok táplálékában az árvaszúnyog lárvák részaránya. A bőséges üledékfauna főleg a frissen telepített pontyok számára lenne fontos. Az árvaszúnyog lárvák fogyasztásában a pontynak erős vetélytársa a dévérkeszeg és az angolna, különösképpen a jelenlegi alacsonyabb árvaszúnyog produkció mellett. Az árvaszúnyog lárvák szerepét a rendelkezésre vonatkozó táplálékosztási adatok alapján könnyen alulbecsülhetnénk, hiszen e táplálék jelenleg csak kis arányban fordul elő a pontyok béltartalmában. Ugyanakkor, elgondolkodtató, hogy míg az 1980-as évek árvaszúnyog bő időszakában a 200-300 g-os pontyok telepítése is rendszerint sikeres volt, addig az elmúlt időszakban ez mindössze a 2008. és 2009. tavaszi telepítések alkalmával volt így (lásd 5. fejezet), amikor átmenetileg megint magasabb volt az árvaszúnyog lárvák sűrűsége.

3.16.5. Szaporodás

A ponty ívása – főként a természet közelibb nyurgaponty formáé – a Balaton nádasában, rendszerint május második felében zajlik. Nagy szaporodási sikerről azonban sajnos még sem beszélhetünk. Régóta ismert tény, hogy a ponty természetes utón alig képes utánpótlást létre hozni a Balatonban. Azt, hogy a termékenyüléssel, az ikra vagy a lárvá megmaradásával lehet a probléma még nem tisztázott, igaz, ezt a kérdést alaposabban még nem is vizsgálták. Természetes szaporulatból származónak tekinthető ponty ivadékot (<10 cm) alig találni. Jellemzően az azonos helyen ívó és a tóban jóval ritkább csuka (*Esox lucius*) vagy harcsa, de még a meglehetősen ritkább compó ivadékát is jelentősebb számban találhatjuk meg a Balatonban, mint a pontyét.

3.16.6. Szerepe a tó életében

A ponty jelenleg a természetes állapotokhoz képest erősen megnövelt állománnyal és módosított (szelektált) genetikai készlettel (és viselkedés mintázattal?) van jelen a Balatonban. A mostani állománysűrűség mellett a ponty jelentősen befolyásolhatja a tó puhatestű faunáját, illetve hatással lehet más őshonos fajok állományaira. Ezért a telepítések fokozása a jelenlegi 350 tonna év⁻¹ színtről alaposabb kutatások nélkül nem támogatható.

3.16.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Horgászat.
- A természetes utánpótlás csekély volta.
- A telepítés mértéke és módja.
- A kihelyezett kétnyaras állomány védelme az első szezonban (méretessé válás).

- Az ivarérett állomány védelme (védelmének hiánya) a szaporodási időszakban.
- A vándorkagyló állomány alakulása.

3.17. Busa, *Hypophthalmichthys molitrix* × *H. nobilis*

3.17.1. Állományméret

A Balaton esetében 1968-ban merült fel a növényevő halak telepítésének gondolata részben hínárirtás (amur), részben hozamfokozás céljából. A busa végül is az 1972. és 1983. között zajlott fehér(?) busa telepítések során került nagy mennyiségben a Balatonba. A busa probléma „összetettségét” jelzi, hogy még a hivatalos busa telepítések időszakára és mennyiségére vonatkozóan is többféle adat forog! Kérdés, hogy hogyan folytatható felelős gazdálkodás, ha még az elvben ismert tények is többféle változatban kerülnek kibocsátásra/közlésre (vö. VIRÁG 1998, GÖNCZY 1998, TÁTRAI et al. 2005, és a jelen dolgozatban szereplő adatokat)? Jelen tanulmányban a BH Zrt. archívumából 2007 márciusában kapott adatok szerepelnek.

1972-1983. között (1974-75-ben nem volt telepítés – ez legalább minden ismert adatsorban közös) összesen 1764580 db és 350098 kg kétnyaras busa került a tóba. 1984-től hivatalosan további busa telepítés nem történt. A visszafogás nem megfelelő hatékonysága miatt a busaállomány kezelhetetlenné vált, és magas biomasszát ért el. A busa mennyiségére és állományszerkezetére vonatkozóan konkrét vizsgálati alapokat nélkülöző „számháború” indult a médiában és a különböző szakmai és álszakmai fórumokon. Jelentősen eltérő érveléseket hallhatunk a busa hasznosságát, illetve kártékonyságát és esetleges veszélyeit illetően is. A vitában több önjelölt, képzettséggel nem rendelkező, magát "balatonszakértőnek" nevező ember is beszállt (véleményeiket, állításaikat természetesen nem tárgyalom), akik agilitásuk folytán sokszor a valódi szakembereket messze túlszárnyaló média nyilvánosságához jutnak. Ez igen sokat árt a mind a halas szakmának, mind a Balatonnak. Sajnálatos módon a kérdésekre választ adni képes kutatások sokáig egyáltalán nem, majd később is csak részkérdések megválaszolását lehetővé tevő csekély mértékű támogatáshoz jutottak. Az elmúlt néhány év során, a probléma nagyságához mérten csekély támogatással, az MTA BLKI és a HAKI munkatársai közösen igyekeztek néhány kérdést tisztázni a „busa problémában”. E vizsgálatok meglepő eredményeket hoztak.

A busaállomány halfaunán belüli arányára vonatkozó közvetlen adatunk a mai napig sincs. Marad tehát a közvetett megközelítési mód. VIRÁG (1995) elvi megfontolások alapján a balatoni busaállomány biomasszáját 10200 tonnára becsülte. Virág számításait számos hibás feltételezésre alapozta (mind az életkort, a túlélést és a telepítést követő utánpótlás vonatkozásában), így e becslés eredménye minden realitást nélkülözött. GÖNCZY (1998) közlése szerint „*Több - egymástól független – szakértői becslés szerint a tóban élő busa biomasszája 5000-9000 tonnára tehető.*” (az 1990-es évek közepére vonatkozóan). TÁTRAI és munkatársai (2001) 2000-ben a balatoni busaállomány biomasszáját, szintén közvetett információk alapján, 5100 tonnára becsülték. A busaállomány biomasszáját illetően az első konkrét méréseket TÁTRAI és munkatársai

(2003, 2004, 2005, 2006, 2009) végezték. Sajnos a lehetőségek szűkössége miatt a méréseket a tónak csak kis területén tudták elvégezni. A tó legjobb busa fogásokat adó területein az 56 cm feletti halak, a szerzők feltételezése szerint e halak döntő részben busák lehettek(?), biomasszáját 2002. és 2006. között Balatonfüzfő és Balatonvilágos között (vizsgált terület 8-22.5 ha) $194-298 \text{ kg ha}^{-1}$, míg a keszthelyi és szigligeti medence vizsgált területein (23-33.2 ha) $211-285 \text{ kg ha}^{-1}$ értékre becsülték. Nem vizsgálták azonban, hogy a méretük alapján busának számított halak valójában milyen arányban voltak ténylegesen azok. A fentebb leírt módszerrel TÁTRAI és munkatársai (2009) a halászattal hasznosítható busák mennyiségét 2008-ra vonatkozóan 4000-5000 tonnára becsülték.

A BH Zrt. 2000. és 2008. között éves átlagban 289 tonna busát fogott ki. A halászható méretű busák produkcióját a biomasszához viszonyítva a különböző korcsoportoknál TÁTRAI és munkatársai (2005) átlagosan $25 \pm 8\%$ -nak találták. Ezek alapján, minimálisan 1150 tonna busa kell, hogy éljen a tóban. Minthogy a halászati hozamok a jelenlegi halászati intenzitás mellett nem csökkennek, a busaállomány méretére vonatkozóan ezen értéket tekinthetjük abszolút alsó korlátnak. A busaállomány méretét felülről egyelőre csak a teljes halállomány méretéből kiinduló becslések alapján tudjuk behatárolni. A teljes halállomány méretére vonatkozóan legújabb becslések a radaros mérések alapján készültek (KUBEČKA et al. 1997, TÁTRAI et al. 2005, 2008). Ezek alapján a tó teljes halállománya legfeljebb 10000-12000 tonna lehet. A radaros mérések alapján kapott méreteloszlások és a kopoltyúhálós halászatok eredményei alapján, a busaállomány semmiképpen sem haladhatja meg a teljes halállomány méretének harmadát. Összegezve, a busaállomány mérete napjainkban 1200 és 4000 tonna tartományon belül lehet, de ennél pontosabb becslés jelenleg nem adható.

3.17.2. Állományszerkezet

A balatoni busák korát és növekedését először 1982-84-ben vizsgálták az MTA BLKI, a HAKI és a KATE munkatársai egy közös kutatás keretében. A vizsgált balatoni busák 2-9 évesek voltak (idéző: VIRÁG 1995), amely akkor még összhangban volt a telepítések idejével. A halászok által 1994-ben fogott 280 db 3.7-28.9 kg-os busa korát 4-11 évnek találtuk (SPECZIÁR és TÖLG nem közölt adatok), amely szerint már az akkori állomány döntő része is a telepítéseket követő időkben született. A halászok által kifogott busák kor- és méreteloszlását, valamint növekedését az MTA BLKI munkatársai 2000-től már folyamatosan vizsgálják (TÁTRAI et al. 2001, 2002, 2003, 2004, 2005, 2006, 2007, 2009). 2000-ben döntően 7-13(17) éves, 2001-ben 8-10 éves, 2002-ben 8-12 éves, 2003-ban 8-13 éves, míg 2005-ben 5-11 éves busákat találtak a megvizsgált halászfogásokban. Ugyanakkor, a halászfogásokban kis arányban 3-4 éves halak is előfordultak (TÁTRAI et al. 2005). Mindemellett, saját kutatóhalászataink során néhány 2-3 éves példány is előkerült. Ugyanakkor, 1972-83. között telepített egyedek ezen időszak során már nem kerültek elő. A hivatalos telepítésekből származó busáknak jelenleg (2010) 28+-39+ korúaknak kellene lenniük, már amennyiben még élnének ilyenek.

Természetesen felmerül a kérdés, hogy mi történhetett a Balatonba 1972-83. között betelepített és ki nem fogott busákkal. Minden bizonnyal természetes módon elpusztultak. A természetes mortalitás tényét mindenki ismeri. A

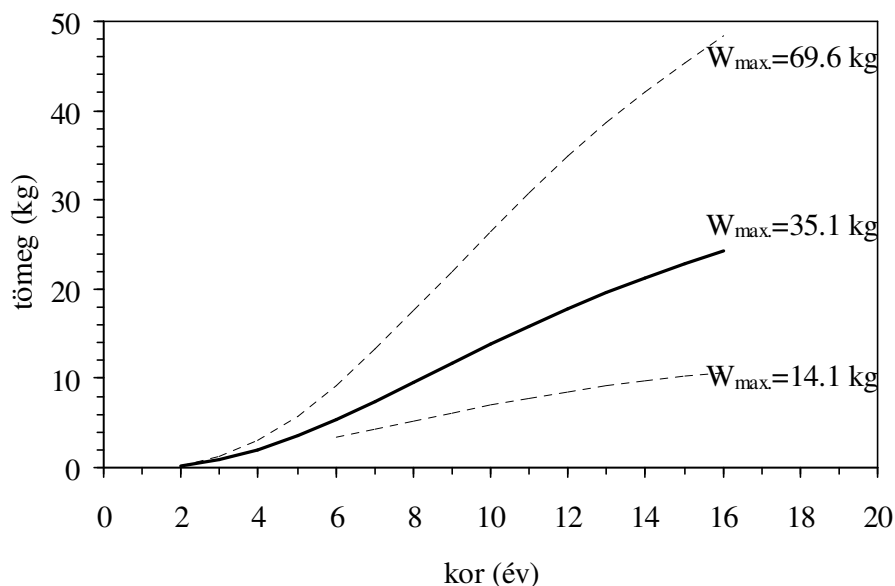
természetes halpusztulás nem jár feltétlenül a vízfelszínén tömegesen megjelenő dögökkel. A kisebb halak egy része a ragadózók zsákmánya lesz, míg a fennmaradó rész elpusztul. E halak döntő része az aljzatra süllyedve, „észrevétlen” enyésznek el. A halfajaink egyedei ritkán élnek 10-15 évnél tovább (ellen példa erre az angolna), ami azt jelenti, hogy amennyiben semmiféle halászat vagy horgászat sem lenne, akkor a teljes halállomány mintegy 10%-a évente elpusztulna (ez a Balatonban évi több mint 1000 tonna hal lenne!). Ugyanakkor, a halbő, védett, nem halászott-horgászott, jó vízminőségű vizeket rendszerint mégsem borítják haldögök. A természetes pusztulás rendszerint alig észrevehető.

A busaállomány kezelése szempontjából fontos tanulság, hogy a jelenlegi feltételek mellett, a ma alkalmazott halászati intenzitás az állomány méretét nem képes csökkenteni, legfeljebb annak szinten tartásához elegendő. Ezt bizonyítják az évek óta stabil halászati hozamok. A busaállomány korösszetételének változásai alapján feltételezhető ugyanakkor, hogy amennyiben az állomány utánpótlásának lehetőségét meg tudjuk szüntetni, akkor természetes szaporulat hiányában a busa 20-25 év alatt kikophat a tóból. E folyamatot a szelektív halászat jelentősen gyorsíthatja. Ellenkező esetben, ha a halastavak felől továbbra is érkezhetsz busa a Balatonba, a szelektív halászáttól látványos eredményt nem remélhetünk. A probléma megoldása azonban sürgős cselekvést igényel. Észak-amerikai példák alapján ugyanis, számítani lehet arra, hogy előbb-utóbb kiszelektálódhat egy olyan állomány, amely a balatoni körülmények között is szaporodóképes lesz (MANDRAK és CUDMORE 2004, KOLAR et al. 2005). Onnan pedig visszaút már aligha lesz.

3.17.3. Növekedés

A balatoni busa növekedését először 1982-84. közötti időszakban vizsgálták (idéző: VIRÁG 1995), de ezen eredmények részletei nem kerültek publikálásra. Ezt követően 1994-ben (SPECZIÁR és TÖLG nem közölt adatok), majd 2000-től rendszeresen készültek növekedés vizsgálatok (TÁTRAI et al. 2001, 2004, 2006, 2007, 2009). A busa növekedésének vizsgálata számos problémát vetett fel, amely elsősorban a pikkelyen megjelenő évgűrűk azonosításának nehézségeiből erednek. Az első évgűrű pontos pozíciója vagy nem volt egyértelmű (SPECZIÁR és TÖLG nem publikált eredmények), vagy több esetben tévesen, feltehetően csak a második, illetve harmadik évgűrűt azonosították első évgűrűként (8. táblázat).

A vizsgálatok eredményei nagyon jelentős szórást mutatnak, mind az egyes mintákon belül, mind a különböző vizsgálatok során kapott átlag értékek tekintetében (8. táblázat). Az 1994-ben végzett vizsgálatok szerint például a 10+ korú busák átlagosan 15.9 kg tömegűek, ám a 90%-os konfidencia tartomány (a 10+ korú egyedeknek 90%-át magába foglaló tartomány) 7.7-30.7 kg-nak adódott. Az elméleti maximális tömeg pedig már 14 és 70 kg között szóródott, 35.5 kg-os középérték mellett és 30 éves kor felett, ugyanezen valószínűségi szint mellett (35. ábra). Ez egyben azt is jelenti, hogy az egyedek nagy részének ha „örökké” élne, akkor sem lenne esélye elérni a sajtóban emlegetett 40-50-60 kg-os tömeget. Ilyen nagy tömeg elérésére esélye a Balatonban csak egyes kivételes adottságú egyednek van.



35. ábra

A busa növekedése a Balatonban, az 1993-1994-es gyűjtések alapján (SPECZIÁR és TÖLG nem publikált eredmények). Az átlag értékekhez tartozó 90%-os konfidencia határolókat szaggatott vonalak jelzik.

3.17.4. Táplálkozás

VÖRÖS és OLDAL (1991) vizsgálatai rámutattak, hogy a fehér busa nem kizárólagosan algafogyasztó, hanem automatikusan szűri a vízben lebegő 10 μm -nél nagyobb részecskéket, vagyis algákat, zooplankton, holt szerves részecskéket, sőt szervesetlen szemcséket is. A két kutató vizsgálataik tükrében megállapította, hogy busa telepítésével nem lehet számottevően csökkenteni egy víz algásodását. A busa a kiszűrt algáknak ugyanis csak egy részét emészti meg, a többi, döntően zöld algák, pedig emésztetlenül megy át a bélcsatornáján. Ezen emésztetlen algák a busa belében tápanyaggal töltődnek fel és újra a vízbe jutva még aktívabban működhetnek. Ugyanakkor, a sűrű busaállomány képes a zooplankton sűrűségét annyira lecsökkenteni, hogy az algák ezen fő természetes fogyasztói már nem képesek feladatukat ellátni a vízi anyagforgalomban. Vagyis a busák számára túl apró, vagy emészthetetlen algák szaporodhatnak fel. Hasonló eredményeket hozott a legtöbb nemzetközi kutatás is (összefoglaló: KOLAR et al. 2005). HERODEK és munkatársai (1989) már az 1980-as évek végén felhívták a figyelmet, hogy a busa biomasszája és produkciója olyan magas a Balatonban, hogy az már jelentősen befolyásolhatja a tó planktonikus anyagforgalmát. Ugyanakkor, minthogy az algák biomasszája azóta jelentősen csökkent, így valószínűleg a busáknak még több vizet kell átszűrniük a táplálék után, tehát még inkább nőhet a zooplankton fogyasztás jelentősége. A 2005-ben megvizsgált balatoni busák táplálékának átlagosan 61%-át (6-100%) tették ki az algák, míg a

zooplankton, főként kerekessérgek és vándorkagyló lárvá, a nyugati medencében táplálék átlag 12%-át, a keleti medencében pedig 6%-át adták (TÁTRAI et al. 2006, 2007, 2009). HERODEK és munkatársai (1989) vizsgálatai alapján a fehér busa ivadéka (1.1 g átlag tömeg) maximális szűrési teljesítménye 0.65-0.83 l g testtömeg⁻¹ órá⁻¹. Ezen adat azonban csak az igen intenzív anyagcseréjű az ivadékokra jellemző és így nagyobb egyedekre nem terjeszthető ki. Az idősebb halak táplálékfelvétele testtömegre vonatkoztatva akár nagyságrenddel is kisebb lehet!

3.17.5. Szaporodás, utánpótlás

A Balatonból nyárvégén-ősszel kifogott nőstény busáknál megfigyelhetők az ikra felszívódásának jelei. Természetesen a nagyon magas potenciális termékenység miatt az állomány kis részének sikeres szaporodása is eredményezhet jelentős utánpótlást. Néhány esetben kiürült petefészkek egyedeket is találtak már. Ugyanakkor, az üres petefészkek önmagában még nem jelent sikeres szaporodást. A vizsgálatok tapasztalatai egyelőre a busa balatoni szaporodása ellen szólnak (összefoglaló: TÁTRAI et al. 2009). TÁTRAI és munkatársai (2005) feltételezései szerint a jelenlegi balatoni busaállomány eredete a vízeresztések alkalmával a déli befolyókon keresztül a halastavakból bejutó állomány lehet. Ezen feltételezés realitását a befolyókon végzett vizsgálatok is alátámasztották (SPECZIÁR et al. 2009c). E témakörben azonban még sok a kérdőjel.

3.17.6. Szerepe a tó életében

A busa igen jelentős hatással van a Balaton anyagforgalmára. A halállomány szempontjából a busa zooplankton fogyasztása a legártalmasabb hatás, hiszen a nagy rajokban táplálkozó busa jelentős hatással lehet az adott térség zooplanktonjára, amely elsősorban az ott élő ivadékokat sújtja, másfelől a zooplanktontól jelentős mértékben függő dévérkeszeg, garda- és küszállományokra is kedvezőtlen hatással lehet.

3.17.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- A halastavakból szökő ivadék mennyisége.
- A természetes szaporulat hiánya(?).
- Szelektív halászat.

3.18. Fekete törpeharcsa, *Ameiurus melas*

A törpeharcsák (fekete és előtte a barna?) már évtizedek óta jelentős mennyiségben élnek a tó vízrendszerében, elsősorban a halastavakban és a hozzájuk kapcsolódó csatornarendszerekben. Az elmúlt években azonban már mind gyakrabban tűnik fel a fekete törpeharcsa a Balaton egyes területein, legnagyobb mennyiségben a keszthelyi medencében. Jelenléte egyelőre meglehetősen mozaikos, elterjedése sem általánosnak, sem tömegesnek nem nevezhető a tó egészére vonatkoztatva. A balatoni állomány fő forrását egyértelműen a befolyókon érkező halak jelentik (SPECZIÁR et al. 2009c), bár kétségtelenül számottevő belső szaporulat is van.

3.18.1. Táplálkozás

A fekete törpeharcsa táplálkozását illetően mindössze egy elővizsgálat készült. 2004 és 2006 őszén Keszthelynél fogott 40 db, 52-230 mm-es példány gyomortartalmát elemeztük. A kisebb, 50-70 mm-es példányok döntően rákplanktonnal, azon belül jelentős arányban *Leptodora kindtii*-vel, illetve kisebb részt árvaszúnyog lárvákkal táplálkoztak. A 70-100 mm-es fekete törpeharcsák táplálékában már számos egyéb makroszkopikus gerinctelen is szerepelt, főként rákok, mint például *Dikerogammarus* spp., *Chelicorophium curvispinum*, *Limnomysis benedeni*, *Asellus aquaticus*, *Jaera istri*, illetve növényi törmelék is. A legfontosabb táplálék azonban mind ezen, mind a nagyobb egyedek esetében az árvaszúnyog lárvák voltak. A legnagyobb példányok csigákat is fogyasztottak.

3.18.2. Szerepe a tó életében

Jelentősebb állománysűrűség kialakulása esetén konkurens lehet számos őshonos halfajnak, illetve akár ivadék fogyasztása is számottevővé válhat. Az állomány jövőbeni alakulását illetően nincsenek támpontjaink.

3.18.3. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- A halastavak és csatornáik felől folyamatosan újabb állományok érkeznek a Balatonba.

3.19. Harcsa, *Silurus glanis*

A harcsa a Balatonban szinte mindenhol előfordulhat, de fő tartózkodási területei a nyíltvíz mélyebb területei és a nádasok. Nyári felméréseink szerint a harcsa nem különösebben tömeges hal a Balatonban (pl. a Fertő-tóhoz viszonyítva). A harcsa a nádasokban ívik, így előfordulása e területeken tavasszal jelentősebb. Az ívást követően az ívó pontyfélék jelentette táplálékbőséges a nyár első felében még itt tarthatja a harcsaállomány egy részét. Sajnos a harcsa néhány ívó- és vermelőhelyét az orvhalászok is ismerik. E területek védelme (nádasok, nagyobb déli befolyók), illetve a balatoni általános tilalom visszaállítása a harcsa természetes szaporodását jelentősen segíthetné.

Harcsával kapcsolatos kutatás a Balatonban még nem volt, így a hal biológiájának balatoni sajátosságai részleteiben még feltáratlanok.

3.19.1. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Növényzettel borított természetes ívóhelyek állapota.
- Horgászat.
- Ívó és vermelő állományok lerablása.

3.20. Csuka, *Esox lucius*

A csuka fő tartózkodási területe a növényzettel benőtt parti sáv, ahonnan csak ősszel húzódik ki a parti sáv nyíltabb vizeire is. Felméréseink alapján a csuka nem különösebben gyakori hal a Balatonban. Az északi part vizsgált nádasai közül Balatonfűzfőnél találtuk legnagyobb állományát, amely az átlaghoz képest

kétszeres sűrűségű volt (SPECZIÁR et al. 1997a, 2000). Ugyanakkor a parti sáv növényzetmentes részein a halállományon belüli aránya a 0.1%-ot sem éri el.

Csukával kapcsolatos kutatás a Balatonon még nem volt, így a hal biológiájának balatoni sajátosságait illetően részletesebb ismereteink nincsenek.

3.20.1. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Növényzettel borított természetes élőhelyek állapota.
- Vízállás és időjárás az ívási időszakban.
- Horgászat.
- Telepítés.

3.21. Naphal, *Lepomis gibbosus*

3.21.1. Előfordulás és állománysűrűség

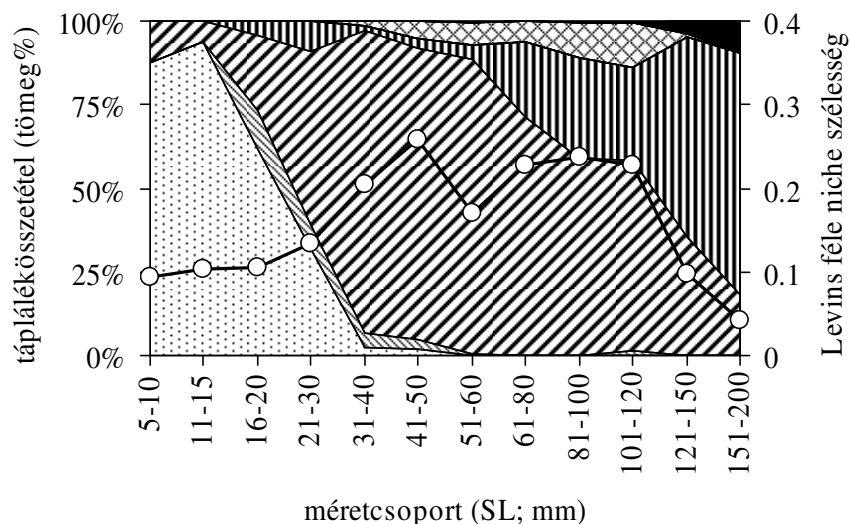
A Balatonban a naphal a parti sávban, a növényzet között és a kövezések mentén fordul elő, elsősorban a hullámozástól védett helyeken. Ugyanakkor ivadéka mintegy 15 mm-es méretig a nyíltvízen is jelentős számban van jelen a nyári időszakban. Állománysűrűsége Keszthelynél jóval nagyobb, mint Tihanynál (9. ábra).

3.21.2. Növekedés

A naphal növekedését Tihanynál a 0+-11+ korcsoportok tekintetében rendre a 33, 47, 61, 74, 87, 100, 113, 125, 137, 149, 161 és 173 mm standard testhossz értékek jellemzik. Ugyanakkor, minthogy a naphal ívása igen hosszan tart, az egyes korcsoportok mérettartományai jelentősen átfedhetnek egymással.

3.21.3. Táplálkozás

A naphal táplálkozását a fejlődésének korai szakában egy markáns élőhely váltás is befolyásolja. 15 mm méretig a naphal a nyíltvízen él és planktonikus kistrákokkal, főként Cladocera rákokkal táplálkozik. Ez követően a naphal kihúzódik a parti sávba, ahol élete hátralevő részét tölti. Itt kezdetben árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal, illetve Amphipoda rákokkal (*Dikerogammarus* spp. és *Chelicorophium curvispinum*) táplálkozik. A következő táplálékváltás a 60 mm-es méret elérésével következik be, amikor is jelentőssé válnak a táplálékban a puhatestűek, főként a csigák. A legnagyobb példányok (>120 mm) kis arányban halivadékot is fogyasztanak (36. ábra). Habár a táplálék fejlődése a növekedés során a tó keszthelyi és siófoki medencéjében hasonló mintázatott követ, a táplálék összetétele részleteiben mégis számos jelentős különbséget mutat. A keszthelyi medencében a 40-120 mm méretcsoport táplálékának jelentős részét tették ki a vízi és szárazföldi eredetű növényi részek. Itt szintén számottevő volt a szárazföldi eredetű gerinctelenek jelenléte is a táplálékban. Ugyanakkor, Tihanynál a naphal sokkal jelentősebb arányban fogyasztott Amphipoda rákokat (REZSU és SPECZIÁR 2006). Ikrát a naphal táplálékában csak elenyésző arányban találtunk, igaz az ikrafogyasztás szezonális esemény, így annak dokumentálása célzottabb vizsgálatokat igényelne.



36. ábra

A naphal táplálékának változása a növekedés során. [dotted] zooplankton, [diagonal lines] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [horizontal lines] „lágyszívó” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [vertical lines] kagylók és csigák, [cross-hatched] vízre hulló ízeltlábúak, [diagonal lines] detritusz, [cross-hatched] alga és hínár, [solid black] hal, [white] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

3.21.4. Szaporodás

A naphal szaporodása május és augusztus között folyamatos, igaz erősen csökkenő intenzitás mellett, és ez az ivadék megjelenésének elnyújtottságában is megmutatkozik. A naphal a szaporodási időszakban territoriális viselkedést mutat.

3.21.5. Szerepe a tó életében

A naphal a parti sáv védett területein fordul elő, ahol egyfelől táplálkozási vetélytársa a sügérnek, kisebb részt a fogassüllő ivadéknak, másfelől pedig territoriális viselkedése révén más, kisebb testű halfajokat szoríthat ki élőhelyükről (pl. szivárványos ökle?). A naphalnál ikra- és ivadékfogyasztás is előfordul, ám ennek hatása az őshonos faunára nézve nem ismert pontosan. Ugyanakkor, több ragadozó halfaj fiatalabb korosztályai (fogassüllő, balin) számára az egész nyáron szaporodó naphal ivadéka fontos táplálékká is vált.

3.21.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

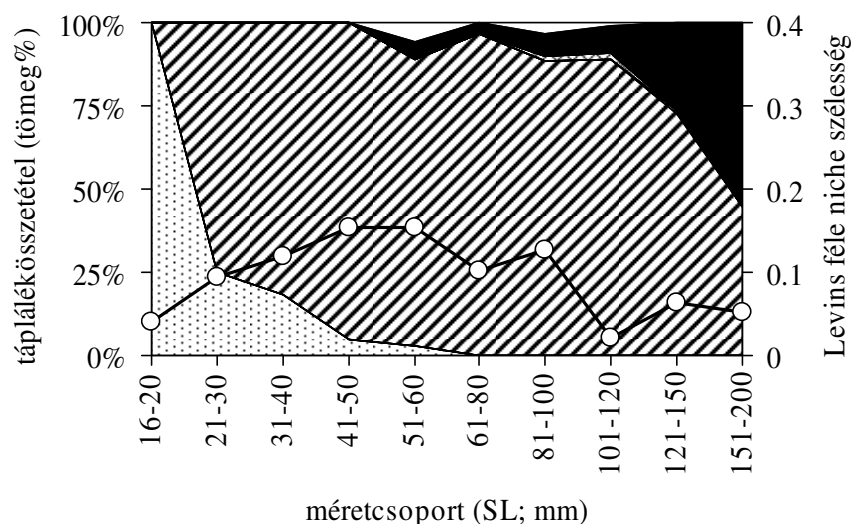
- Az angolnaállomány gyérülése kedvezhet a naphalnak.
- Újabb kikötők létesítése további élőhelyet teremt számára.
- A halastavak és csatornáik felől folyamatosan újabb naphal állományok érkeznek a Balatonba.

3.22. Sügér, *Perca fluviatilis*

3.22.1. Előfordulás és állománysűrűség

A sügér a parti sáv jellegzetes kis ragadozója, fő élőhelyei a növényzettel borított területek és főként azok szegélyei. A sügér aránya a teljes halfaunán belül jelenleg csekély, 0.1% alatti. Ugyanakkor, ivadékával a hínáros területeken az elmúlt években mind gyakrabban találkozhatunk, így a sügérállomány határozottan felfejlődőben van (lásd még 5. táblázat).

A sügér visszaszorulását a Balatonban többen pusztán az angolna terhére írták. Ez logikus és feltehetően az angolna valójában jelentős szerepet játszhatott a sügérállomány csökkenésében is. Emellett azonban a sügérállomány 1970-80-as években bekövetkezett csökkenésében a Balaton eutrofizálódásának is szerepe lehetett. Kimutatták ugyanis, hogy a sügér zsákmányszerzése során elsősorban a látására támaszkodik, így az algásodást kísérő romló látási viszonyok között nehezebben boldogul. Ennek következtében eutróf vizekben gyakorisága rendszerint csekély (BERGMAN 1991, SCHLEUTER 2007). A javuló és az angolnaállomány csökkenése viszont jelenleg egyszerre kedvez a sügér újbóli előretörésének a Balatonban.



37. ábra

A sügér táplálékának változása a növekedés során. [dotted] zooplankton, [diagonal lines] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [cross-hatched] „lágymázú” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [vertical lines] kagylók és csigák, [checkered] vízre hulló ízeltlábúak, [solid black] hal, [white square] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

3.22.2. Táplálkozás

A sügér 20 mm-es méret eléréséig döntően planktonikus Copepoda és Cladocera rákokat fogyaszt. E méret elérésével következik be az első

ontogenetikus táplálékváltás, és a 20-40 mm-es egyedek már főként bevonatlakó árvaszúnyog lárvákkal és bábokkal táplálkoznak. A további növekedéssel az árvaszúnyog lárvák mennyisége csökkent, míg az Amphipoda rákok (kezdetben főként *Chelicorophium curvispinum*, majd a nagyobb egyedeknél már szinte kizárólag *Dikerogammarus* fajok) és a *Limnomysis benedeni* aránya növekszik a táplálékban. A 100-160 mm-es sügerek táplálékában szinte kizárólag ilyen rákokat találtunk, míg e méret felett a sügerek táplálékának már jelentős részét képezi a halivadék (37. ábra) (REZSU és SPECZIÁR 2006).

3.22.3. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- vízminőség és a látási viszonyok.
- Az angolnaállomány csökkenése.
- A parti sáv növényborítottsága.
- Konkurens naphalállomány.

3.23. Vágódurbincs, *Gymnocephalus cernuus*

3.23.1. Előfordulás és állománysűrűség

A vágódurbincs mindenhol előfordul a Balatonban, ahol azt az oxigénviszonyok lehetővé teszik. Előfordulása a sűrű nádasokban ennek megfelelően rendszerint kisebb.

3.23.2. Növekedés

A vágódurbincs növekedése BÍRÓ (1971b) vizsgálatai szerint az alábbiak szerint alakul: 0+ - 46 mm, 1+ - 65 mm, 2+ - 84 mm, 3+ - 96 mm, 4+ - 105 mm és 5+ - 110 mm.

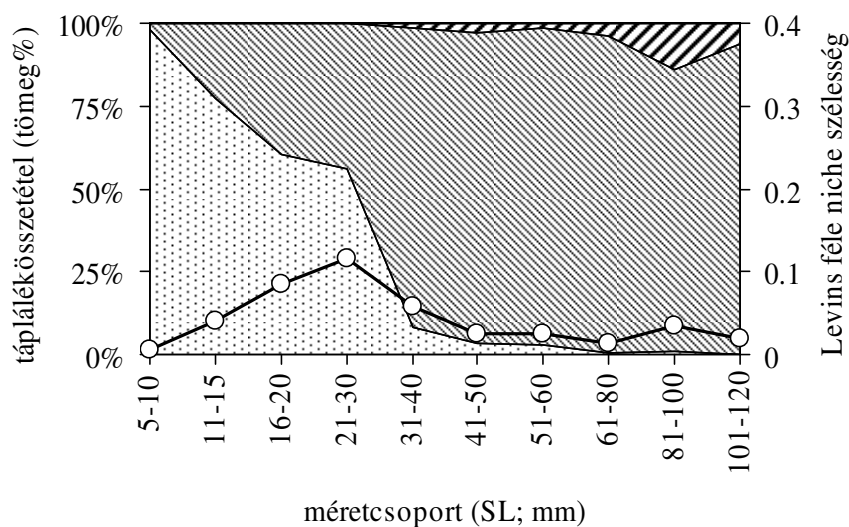
3.23.3. Táplálkozás

A vágódurbincs táplálkozását REZSU és SPECZIÁR (2006) vizsgálta a testméret függvényében (38. ábra). Ezek szerint a vágódurbincs 5 mm-es testmérettől 30 mm-es méretig elsősorban planktonikus és bentikus kiskisrákokat (főként Copepoda és Ostracoda rákokat) fogyaszt. Ezt követően következik be a táplálkozásban egy határozott váltás, amelynek eredményeképpen a 30 mm-nél nagyobb egyedek táplálkozását már az üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok igen magas arányú fogyasztása jellemzi. A keszthelyi és a siófoki medencéből származó egyedek táplálékának összetételében különbséget csak a fogyasztott árvaszúnyog lárvák faji megoszlásában találtunk, miszerint az előbbi területen a Chironominae, míg az utóbbin a Tanypodinae fajok voltak a jelentősebbek. Az eredmények jó egyezést mutatnak TÖLG (1960) öt évtizeddel korábban végzett megfigyeléseivel.

3.23.4. Szerepe a tó életében

A vágódurbincs jelenlegi állománysűrűsége mellett a tó haltáplálék készletét gyakorlatilag alig terheli. Ugyanakkor, ha nem is olyan mértékben, mint

az 1950-es és 1960-as években, de ma is fontos tápláléka a 2-7 nyaras fogassüllőnek és a kőszüllőnek.



38. ábra

A vágódurbincs táplálékának változása a növekedés során. ■ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, ▩ „lágyszívó” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

3.23.5. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Árvaszúnyog lárvák állománysűrűsége.
- Ragadozó halak állománya.
- Dévérkeszeg állománya.
- Angolnaállomány.

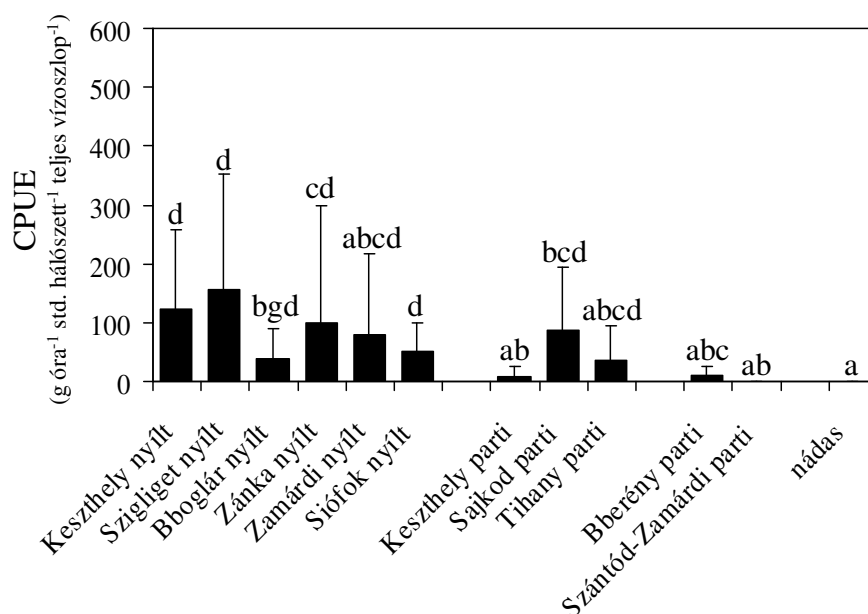
3.24. Fogassüllő, *Sander lucioperca*

3.24.1. Előfordulás és állománysűrűség

A fogassüllő a Balatonban szinte minden élőhelyen jelen van, kivételt csak a nádasok legbelső zugai jelentenek. A fogassüllő legnagyobb állománysűrűségben a szigligeti és keszthelyi medencékben van jelen, ehhez viszonyítva a siófoki medencében az állomány sűrűsége alig harmada (39. ábra). Az 1998-1999-es időszakhoz képest a teljes tóra vonatkoztatva az átlagos állománysűrűség kisebb növekedése mutatható ki (SPECZIÁR et al. 2000, SPECZIÁR és TAKÁCS 2007).

A fogassüllő állomány mérete jelentős változásokat mutatott az 1970-es és 1980-as évek folyamán. BÍRÓ (1983) becslései alapján 1969-70-ben a fogható

állományrész biomaszája 578 tonna lehetett, 15 db ha⁻¹ egyedsűrűség mellett. Ugyanakkor, 1984-ben a becsült fogható biomasza már csak 95.4-292 tonna míg az állomány sűrűség 2.4-7.5 db ha⁻¹ volt (BÍRÓ 1997). Jelenleg a teljes állomány mérete mintegy 350-500 tonna lehet.



39. ábra

A fogassüllő állomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakran vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

3.24.2. Állományszerkezet

A balatoni fogassüllő állomány struktúrájára vonatkozóan az 1970-es évekből vannak adataink. Ezek szerint az 1970-es években, amikor a halászat még jelentős intenzitással folyt, akkor a siófoki medencében a 300-420 mm méretű egyedek adták a halászfogásokat, a középső medencében a 310-450 mm-es, míg a keszthelyi medencében a 320-660 mm-es példányok. A tó keleti végétől a nyugati vége felé tehát növekedett az idősebb (nagyobb) egyedek aránya az állományon belül (BÍRÓ 1985). Újabb vizsgálatok e tekintetben nem készültek, hiszen a vizsgálatokhoz szükséges mintaméret a megváltozott halászati prioritások miatt ma már nem áll rendelkezésre.

A paneles kopoltyúhálókkal végzett felmérések alapján, 2005-2006. nyarán az állomány összetételét a következőnek találtuk. A fogott halak 86%-a 300 mm alatti mérettartományba esett, még úgyis, hogy 60-100 mm-es méretig a

kopoltyúháló nagyon kis hatékonyságú, tehát erősen alulbecsül. A 300 mm-nél nagyobb, fogható állományrész megoszlása a következő volt: 300-350 mm – 47%, 350-400 mm – 31%, 400-500 mm – 10%, 500-600 mm – 6% és 600 mm felett szintén 6%. Az állomány nagyon szabályos méret (és kor) struktúrát mutatott, azaz a fogás és az utánpótlás jelenleg harmóniában van. Az állomány fiatalosnak, rendszeresen megújulónak mutatkozott. Ez ugyan a magas terheltséget (horgászat, orvhalászat) is jelzi, ám jelenleg még fennáll a törékeny egyensúly. A biomasszát tekintve a teljes állományon belül a 300 mm alatti egyedek mindössze 22%-ot képviselnek. A fogható (horgászható) állományrész a teljes biomassza 78%-a, amelyen belül a 300-400 mm-es halak 42%-ot, a 400-600 mm-es halak 25%-ot, míg az ennél is nagyobbak 33%-ot képviselnek.

3.24.3. Növekedés

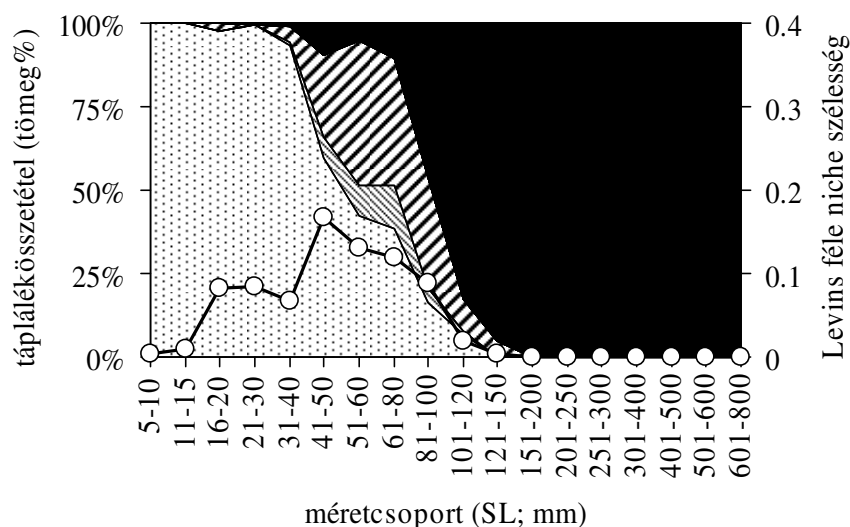
A balatoni fogassüllő növekedése BÍRÓ (BÍRÓ 1970, 1985, BÍRÓ et al. 1998) rendszeres vizsgálatainak köszönhetően több évtizedre visszamenően ismert. Az eredmények alapján a fogható méretet (300 mm) a fogassüllő rendszerint a 4.-5. évben éri el, míg az 1 kg körüli méret eléréséhez 6-7 év szükséges (8. táblázat). A klimatikus viszonyokat és a tó trofikus állapotát figyelembe véve a balatoni fogassüllő növekedése az 1-1.5 kg-os méretig gyengének tekinthető, utána viszont felgyorsul. A fogassüllő növekedését illetően további adatok találhatóak az 5.4. fejezetben, illetve a haljelölések eredményeit bemutató közleményekben (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009).

3.24.4. Táplálkozás

A fogassüllő egyedfejlődése során rendszerint két határozott táplálékváltás van (40. ábra). Az ivadék kezdetben zooplankton, majd nagyobb rákokat, végül halat fogyaszt (SPECZIÁR 2005c). A Balatonban a fogassüllő a 16-30 mm méret elérésekor esik át az első táplálékváltáson és tér át a *Leptodora kindtii* és a *Limnomysis benedeni* fogyasztására. A halfogyasztásra történő áttérés az első év során csak kis részben történik meg. Egyes években, az ivadék 0.2-1%-a nyár elején, a 16-30 mm-es méret elérése után közvetlenül áttérhet a halfogyasztásra (TÖLG 1959a, TÁTRAI és PONYI 1976, SPECZIÁR 2002d, 2005c, 2007). E korai halfogyasztás azonban rendszerint kannibalizmust takar (41. ábra). Nyár közepétől ezen egyedek egy részének aztán ismét le kell mondania a halfogyasztásról, hiszen ekkorra már fajtársaik között sem találnak fogyasztható ivadékot (SPECZIÁR 2002d, SPECZIÁR és BÍRÓ 2004b). A parti sávba a fogassüllő ivadék csak az első táplálékváltás után húzódik ki. Ez az élőhely váltás csak az ivadékalomány kisebb részét érinti. A parti sávban a táplálékot döntő részben a *Limnomysis benedeni* képezi, alkalmi halfogyasztás (kezdetben bodorka, később naphal ivadék) mellett. Az első évben a halfogyasztásra történő áttérés fő akadálya a megfelelő préda hiánya. A halfogyasztásra történő átállás a balatoni fogassüllőnél végül is 120-150 mm-es méretnél következik be.

A táplálékváltások az egyedfejlődés kritikus szakaszai. A táplálék alakulása elsősorban a rendelkezésre álló táplálékbázis függvénye. Mint azt számos halfajnál kimutatták, ha a rendelkezésre álló táplálék mennyisége nem megfelelő, akkor az egyedfejlődésben soron következő táplálékváltás időben eltolódhat, ami viszont a növekedés megtorpanásához és a mortalitás

növekedéséhez vezethet (JUANES 1994, HOUDE 1997, MITTELBAACH és PERSSON 1998, LAPPALAINEN et al. 2000). Mivel a táplálékváltás lehetősége a táplálék szervezetek éves ciklusa miatt időben behatárolt, sikere pedig erősen függ a halak pillanatnyi méretétől (szájnyílás), a kisebb méretbeli különbségek a táplálékváltás eltérő sikere folytán felerősödhetnek, illetve a mortalitás méret szelektívvé válhat. A Balatonban a fogassüllőnél a megfelelő méretű táplálék hiányában a halfogyasztásra történő átállás az egyedek többségénél késik (TÖLG 1959a, TÁTRAI és PONYI 1976, SPECZIÁR 2002d, 2005c), ami az ivadék gyenge növekedéséhez és egyes években az állomány méretszerinti kettéválásához vezet (BÍRÓ 1972b). A fogassüllőnél hasonló jelenséget más vízterületeknél is leírtak (NAGIEC 1977, VAN DENSEN 1985).

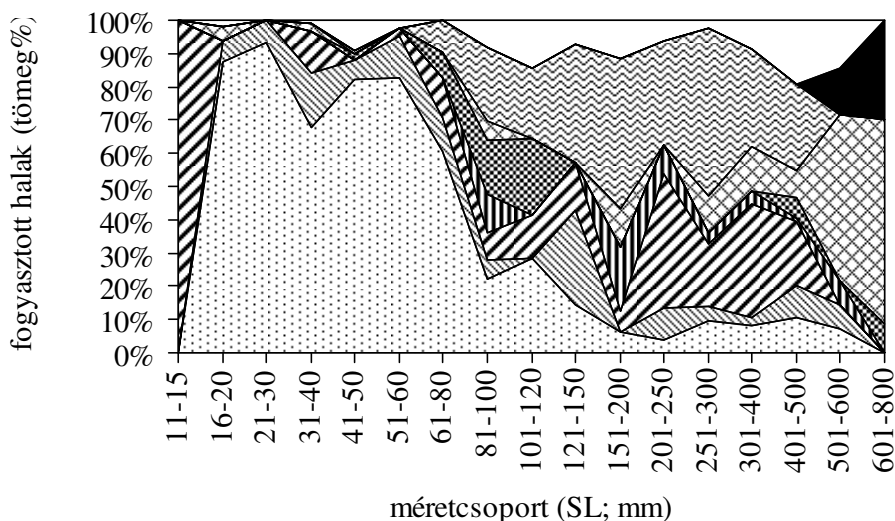


40. ábra

A fogassüllő táplálékának változása a növekedés során. [dotted] zooplankton, [diagonal lines] üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, valamint gyűrűsférgek, [diagonal lines] „lágyszűz” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, [solid black] hal, [white] egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

A halfogyasztásra áttért fogassüllő mintegy 500 mm-es méretig döntően kűsz és vágódurbincst fogyaszt (lásd még: LUKÁCS 1932b, ENTZ és LUKACSOVICS 1957, WOYNÁROVICH 1959, BÍRÓ és ELEK 1969, BÍRÓ 1973). Az 500 mm feletti fogassüllőknél azonban már a nagytestű dévérkeszeg (15-25 cm) és a garda (20-30 cm) fogyasztása kerül előtérbe (41. ábra). Ugyanakkor, az eddigi vizsgálatok mindegyike arra is felhívta a figyelmet, hogy a fogassüllő táplálékában igen jelentős szerep jut a fajtársaknak. Az összes elfogyasztott táplálék halon belül a fajtársak aránya az egyes vizsgált években 24.4%, 10.7%, 7.8%, 39.1%, 11.7%, 15.3%, 17.0% és 15.3% volt (LUKÁCS 1932b, ENTZ és LUKACSOVICS 1957, WOYNÁROVICH 1959, BÍRÓ és ELEK 1969, BÍRÓ 1973).

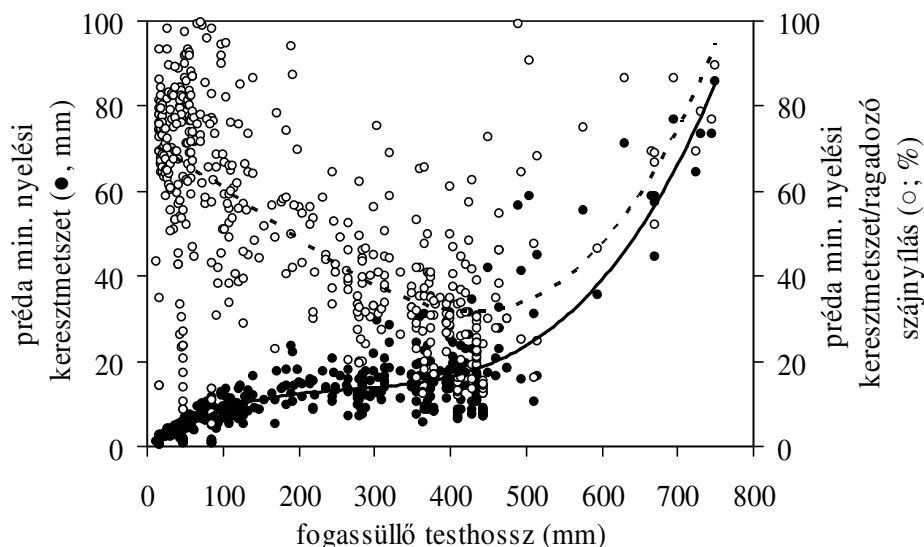
A kannibalizmus jelenleg is számottevő és már a 15-18 mm-es ivadékkortól megfigyelhető (SPECZIÁR és BÍRÓ 2004b, SPECZIÁR 2005c). A magas arányú kannibalizmus mindenképpen az elégtelen táplálék ellátottságot jelzi. Ezt támasztja alá az is, hogy minden eddig elvégzett balatoni vizsgálat során igen magas arányban fordultak elő az üres gyomrú ("éhező") egyedek. Ugyanakkor, a kannibalizmus ilyen magas szintje jelentősen korlátozhatja az állomány utánpótlását is.



41. ábra

A fogassüllő által fogyasztott halak faji megoszlásának változása a növekedés során. ■ fogassüllő, ▨ kőszüllő, ▤ vágódurbincs, ▧ folyami géb, ▩ naphal, ▪ dévérkeszeg, ▫ küsz, ■ garda, □ egyéb hal.

Mint már volt róla szó, a fogassüllő táplálkozásában kiemelt jelentőségük van a méretfüggő folyamatoknak. Különösen igaz ez a halfogyasztás fázisában. A balatoni fogassüllő és a fogyasztott halak méretviszonya meglehetősen érdekes mintázatot mutat. A fogassüllő növekedésével nő a fogyasztott halak mérete, ám ez a növekedés nem egyenes arány mentén zajlik. Az ivadékkorban intenzíven nő a fogyasztott táplálék mérete, majd a fogassüllő mintegy 150-400 mm-es mérettartományában ez a növekedés nagyon lelassul, szinte megáll, majd nagyjából 450 mm feletti fogassüllők esetében ismét felgyorsul. Funkcionális oldalról vizsgálva a jelenséget, látható, hogy az ivadékkorban halat fogyasztó fogassüllő zsákmányának kritikus keresztmetszete (nyelési keresztmetszet) nagyon közel esik a ragadozók elvi maximális nyelési képességéhez. Ez az aránya a növekedés során aztán jelentősen csökken, vagyis a fogyasztott táplálék mérete a szájnyláshoz képest kisebb lesz. Ezen arány minimuma 420 mm körüli fogassüllőknél van. Az ennél nagyobb fogassüllők esetében a szájnylás adta lehetőségek ismét jobban kihasználásra kerülnek (42. ábra).



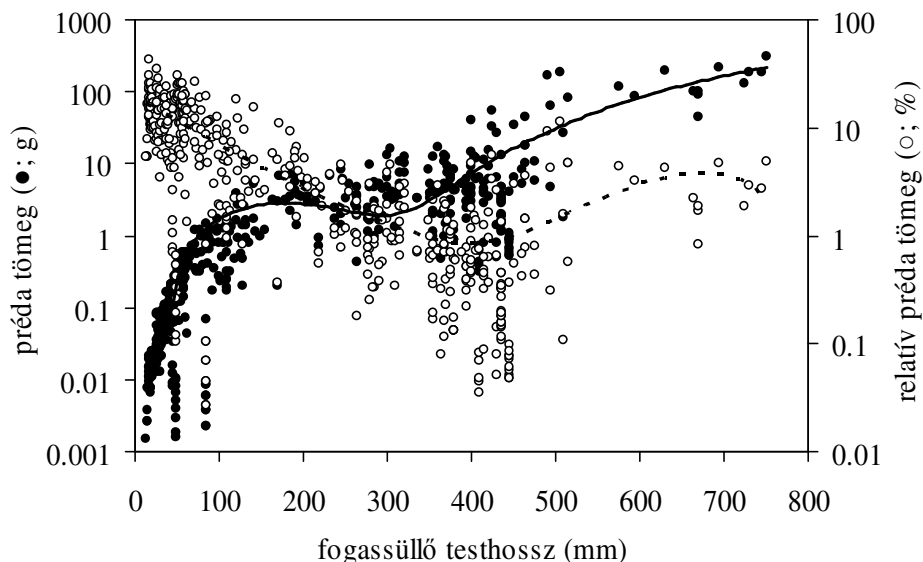
42. ábra

A fogassüllő által fogyasztott halak legkisebb vetületű keresztmetszete (M ; mm) és annak viszonya ragadozó szájnynyílásához ($M_{rel.}$; %), a ragadozók méretének (standard testhossz; L_R ; mm) függvényében.

$M = 5.8 \cdot 10^{-7} \cdot L_R^3 - 4.6 \cdot 10^{-4} \cdot L_R^2 + 0.13 \cdot L_R - 0.69$; $R^2 = 0.78$; inflexiós pont $L_R = 266$ mm-nél
 $M_{rel.} = 5.2 \cdot 10^{-7} \cdot L_R^3 - 2.3 \cdot 10^{-4} \cdot L_R^2 - 0.09 \cdot L_R + 71.5$; $R^2 = 0.43$; a függvény minimuma $L_R = 421$ mm-nél.

Profitabilitási szempontból fontos az egyes zsákmányok és a ragadozó tömegének aránya, azaz, hogy egy-egy sikeres zsákmányszerzési akció mennyiben járulhat hozzá a ragadozó energiaszükségleteihez. Ez az arány szintén valamivel 400 mm felett éri el a minimumát (43. ábra). Felmerül a kérdés, hogy mi állhat e mintázat hátterébe, illetve, hogy ez mit jelenthet a fogassüllő életfeltételeinek alakulása szempontjából? Az ivadékkori események mindenképpen kritikus viszonyokról tanúskodnak. Az eredmények alapján a táplálék méret választást ebben a korban ugyanis alapvetően a táplálék kedvezőtlen méreteloszlása korlátozza (JUANES 1994, CAMPBELL 1998, MEHNER et al. 1998, BRABRAND 2001, PELHALM et al. 2001). Az, hogy a fogyasztott préda mérete a ragadozó képességeinek határait súrolja, egyértelműen azt jelzi, hogy a ragadozók között meglévő akár csekélyke méretkülönbségeknek is igen jelentős táplálkozásbiológiai következményei lehetnek ebben az életszakaszban. A kicsit nagyobb fogassüllő ivadék (pl., egy-két héttel korábban született) képes lehet halat fogyasztani, míg a többiek nem. Más, táplálékban bővebb vizekhez képest, a fogassüllő a Balatonban gyenge növekedést mutat (BÍRÓ 1970, 1997) és egyedei rendszerint "soványak". Ez mintegy 500 mm felett megváltozik, az ilyen méretű egyedek növekedése kissé kedvezőbb lesz, kondíciójuk javul. Az elemzések azt mutatják, hogy amikor e méret elérésével a

fogassüllő számára megnyílik a garda és a dévérkeszeg jelentette bőségebb táplálékforrás fogyasztásának elvi lehetősége (szájnyílás korlát megszűnése), akkor a fogassüllők nyomban élnek is ezzel a lehetőséggel és táplálékot váltanak. Ez és a kezdeti gyengébb növekedés azt jelzi, hogy a relatíve kisméretű vágódurbincs és küsz nem fedezi a Balatonban a fogassüllő optimális gyarapodásához szükséges táplálkozási feltételeket.



43. ábra

A fogassüllő által fogyasztott halak abszolút (W_p ; g) és relatív ($W_{prel.}$; %) tömegének alakulása a ragadozó méretének (standard testhossz; L_R ; mm) függvényében. Az y tengelyek logaritmusos skálázásúak.

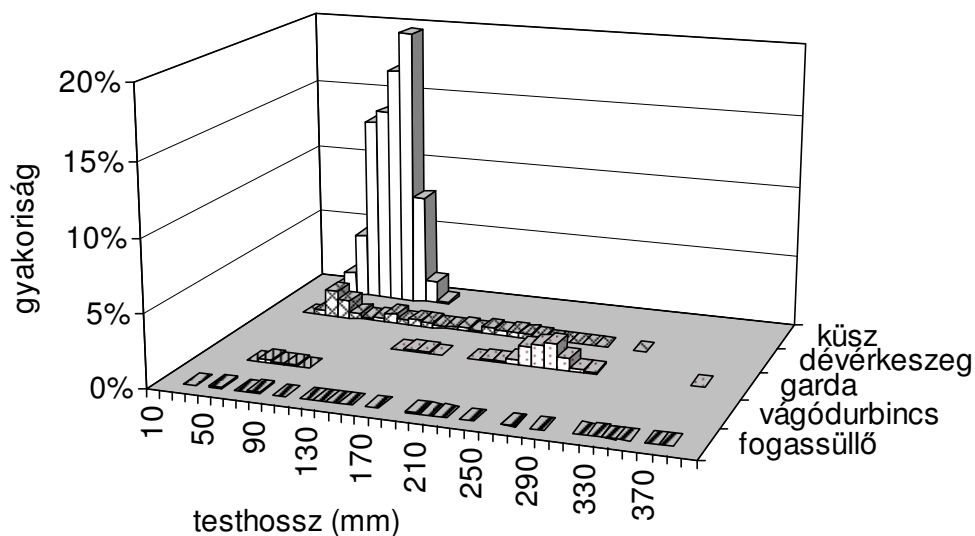
$$W_p = -4.7 \cdot 10^{-12} \cdot L_R^5 + 8.5 \cdot 10^{-9} \cdot L_R^4 - 4.1 \cdot 10^{-6} \cdot L_R^3 + 6.6 \cdot 10^{-4} \cdot L_R^2 - 0.012 \cdot L_R - 0.33; R^2 = 0.74$$

$$W_{prel.} = -1.5 \cdot 10^{-12} \cdot L_R^5 + 3.0 \cdot 10^{-9} \cdot L_R^4 - 2.3 \cdot 10^{-6} \cdot L_R^3 + 9.1 \cdot 10^{-4} \cdot L_R^2 - 0.19 \cdot L_R + 19.2; R^2 = 0.55;$$

a függvény minimuma $L_R = 403$ mm-nél.

A vágódurbincs állománya jelenleg nagyon csekély ($CPUE = 4$ g órá⁻¹ std. hálószett⁻¹, nyíltvízi átlag a teljes vízoszlopra vonatkoztatva; 3. táblázat) ahhoz, hogy a fogassüllő számára bőséges táplálékforrást jelenthessen. Ugyanakkor, e faj aránya mégis magas a 150-400 mm-es fogassüllő táplálékában, különösen a hasonló mérettartományban előforduló és a tó egyik legtömegesebb potenciális táplálékhalához, a küszhöz ($CPUE = 427$ g órá⁻¹ std. hálószett⁻¹, nyíltvízi átlag a teljes vízoszlopra vonatkoztatva; 3. táblázat) képest (lásd még 44. ábra). Mindez egyértelműen bizonyítja, hogy a Balatonban a küsz nem tekinthető egy jól elérhető táplálékforrásnak a fogassüllő számára. Ugyanakkor, a dévérkeszeg komoly biomasszájú táplálékforrássá csak 150-200 mm-es méret elérésével válik (45. ábra), amely hasznosítására azonban csak a legnagyobb fogassüllők képesek. Feltehetően, a fogassüllő számára az lenne a kedvezőbb, ha a fenék közeli

régióban a lassabb mozgású 3-15 cm-es prédahalak állománya jelentősebb lenne. Az angolnaállomány további gyérülésével a vágódurbincs állományának kisebb javulása várható, amely így a fogassüllő fiatalabb korcsoportjainak táplálkozási feltételeit is javíthatja.



44. ábra

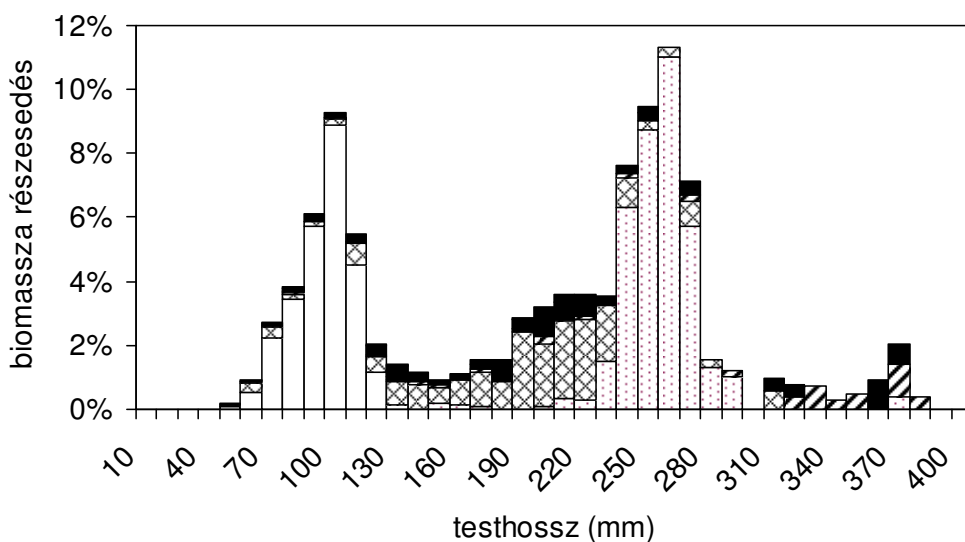
A fogassüllő és legfontosabb táplálékhalainak relatív gyakorisága a halállományon belül, a nyíltvízen, méretcsoportonként (12 db, 5-55 mm szembőségű kopolyúháló panel, teljes vízoszlop).

3.24.5. Szaporodás

A Balatonban nőstény fogassüllők évente átlagosan 222 ezer ikrát termelnek 1 kg nettó (ikra nélküli) testtömegre vonatkoztatva. Az elvi termékenység egyedenként 115 és 341 ezer ikra kg nettó haltömeg⁻¹ közötti tartományban mozog, függetlenül a halak méretétől. A fogassüllő nettó testtömegre vonatkoztatott ikra termelése Keszthelynél és Tihanynál nem különbözik. A fogassüllő átlagos elvi termékenysége vízterületenként igen változó, általában a 100-250 ezer ikra kg nettó haltömeg⁻¹ tartományban van. A Balatonban a fogassüllő elvi termékenysége tehát jelenleg az átlagnál magasabb.

A fogassüllő ivadék mennyiségi viszonyait és növekedését 1999. és 2008. között részletesen vizsgáltuk (SPECZIÁR 2001b, 2002c, 2003, 2004a, 2005a, 2005b, 2005c, 2006). Az eredmények alapján a már önálló mozgást végző 6.5-7.5 mm-es fogassüllő lárvák megjelenése viszonylag egyszerre történik a Balatonban. A vizsgált 10 éves perióduson belül a legkorábbi kelés 2000-ben volt, amikor április 26.-án már tudtunk táplálkozó lárvát gyűjteni, míg a többi évben május 3. és május 8. között jelentek meg a fogassüllő lárvák. Az ivadék mennyisége évente jelentősen változott (46. ábra). Az alkalmanként 13-14 mintavételi ponton végzett

szánkós ivadékhalás felmérések adatai alapján a teljes tóra számolt átlagos CPUE érték igen nagy mennyiségű természetes szaporulatból származó ivadék jelenlétét mutatják. 2005-ben például a május közepén megfigyelt maximális CPUE egyedszám 1394 ± 978 millió db fogassüllő ivadéknak felelt meg, ami azt jelenti, hogy a természetes szaporulat mennyisége biztosan ezen érték felett (de ennek akár többszöröse is!) lehetett. (A fogási adatok értékelése során szem előtt kell tartani, hogy azok a tóban jelenlevő valós mennyiségnek csak egy alsó becslését adják, hiszen a háló elől valamennyi ivadék mindig kitérhet, illetve a háló által lefedett, közvetlen fenék közeli vízréteg felett is jelentős mennyiségben fordulhat elő ivadék. Tehát a valóságban az itt közölteknél bizonyosan jóval nagyobb az egységnyi területre jutó egyedszám.) Ezen alsó becsléshez viszonyítva a tóba május végén kihelyezésre kerülő 1-1.5 millió darab előnevelt fogassüllő ivadék jelentősége eltörpül. Mindezen az sem változtat lényegesen, hogy a telepített előnevelt ivadék várható túlélése, köszönhetően méretbeli előnyének, jobb, mint a természetes szaporulatból származó társaié (SPECZIÁR 2004a). Vagyis, az előnevelt ivadék kihelyezése érdemben nem járulhat hozzá a tó fogassüllő állományának utánpótlásához.

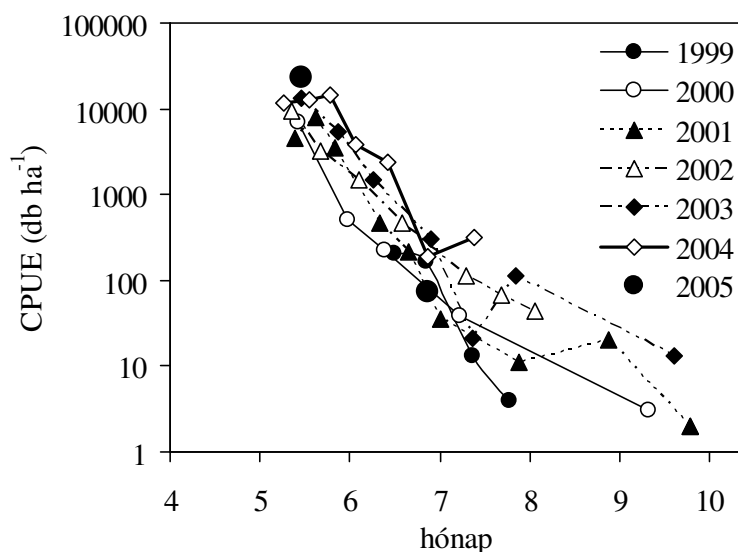


45. ábra

A nyíltvízi halállomány biomasszájának megoszlása a 400 mm-nél kisebb halak tekintetében, fajonként és méretcsoportonként (12 db, 5-55 mm szembőségű kopolyúháló panel, teljes vízoszlop). □ küsz, ... garda, ▨ dévérkeszeg, ▤ vágódurbincs, ▧ fogassüllő, ■ egyéb hal.

A Balatonban a természetes szaporulatból származó fogassüllő ivadék mennyisége növekvő trendet mutatott 1999. és 2005. között (SPECZIÁR 2005a, 2005b, 2006). A május közepi időszakot alapul véve, 2003-04-ben mintegy kétszer, míg 2005-ben már háromszor annyi ivadék volt a tóban, mint 2000-01-ben. Ezt

követően az ivadék mennyisége 2006-07-ben átmenetileg visszaesett, majd 2008-ban ismét a 2005-ös évhez hasonló nagyon magas szintet ért el. Az elemzések alapján az ivadék kezdeti mennyiségére a hőmérsékleti összeg évek közötti változásainak nincs közvetlen szignifikáns hatása (SPECZIÁR 2005a, 2005b, 2006). Az ivadék mennyiségében mutatkozó növekedés hátterében számtalan más tényező szerepe sejthető. Így például, az említett időszak során drasztikusan csökkent az angolna állománya. A nyíltvízi angolna táplálékában gyakran szerepelnek a fogassüllő ivadéakai. Szintén jelentős tényezőnek tekinthető, hogy 2000-től beszüntették az angolna halászatához használt elektromos húzóháló alkalmazását a Balatonon. E hálók márpedig igen jelentős mértékben lehetnek felelősek a fogassüllő és kőszüllő ivadék pusztulásában. Erre példa, hogy Hollandiában, az IJssel tavon (1200 km², átlagos mélység 4 m) az elektromos húzóháló betiltását követően a fogassüllő állománya néhány év alatt a duplájára nőtt, egyértelműen az ivadék jobb túlélésének köszönhetően (WILLEMSEN 1977).

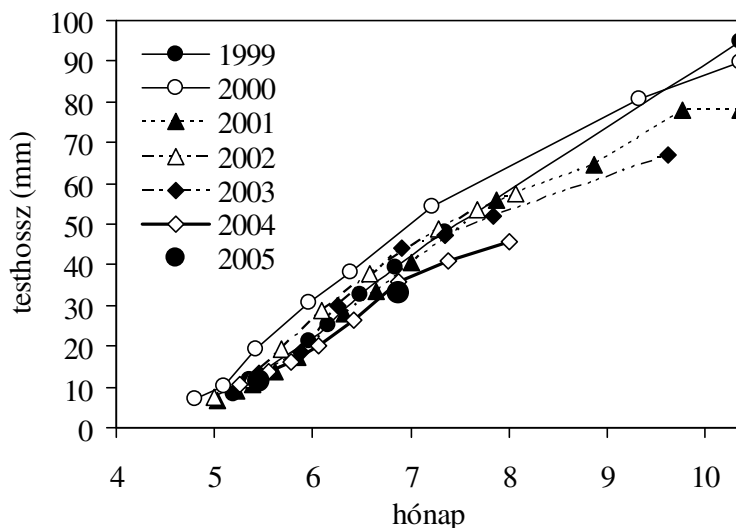


46. ábra

A fogassüllő ivadék mennyiségének szezonális változásai a Balatonban, 1999. és 2005. között. Az y tengely logaritmikusan skálázott.

A fogassüllő ivadék növekedése a nyíltvízen, az 1999-2005. időszakot figyelembe véve, 2000-ben volt a legjobb (SPECZIÁR 2005a 2005b, 2006). Ekkor mintegy 5-10 mm-el volt nagyobb az ivadék átlagos testhossza, mint más években (47. ábra). Az 1950-es és 1960-as években a fogassüllő egynyaras korára átlagosan mindössze 60-70 mm-esre nőtt a Balatonban (WOYNÁROVICH 1960, BÍRÓ 1972b). Ezen méretnél 1999-2005. folyamán még a legkisebb példányok is nagyobbra nőttek (SPECZIÁR 2006). Az ivadék a tó nyíltvízi területein egy hónapos korára átlagosan 25-30 mm-es, két hónapos korára (július eleje) 40-50 mm-es, míg év végére 60-100 mm-es testhosszt ér el. Az eredmények alapján a

vízhőmérséklet alapvetően meghatározza az egyes évek között megfigyelt növekedésbeli különbségeket. A legszorosabb korreláció a növekedés és az adott időszak hőmérsékleti összege között májusban a $T_{kritikus}=11-13\text{ }^{\circ}\text{C}$, míg júniusban a $T_{kritikus}=12-15\text{ }^{\circ}\text{C}$ feltétel esetén nyerhető. Ez azt jelenti, hogy az ivadékok növekedését, az egyéb tényezők kedvező állapota esetén, a napi átlagos vízhőmérséklet értékek e kritikus hőmérséklet értékeket meghaladó részeinek összege határozza meg (SPECZIÁR 2005a, 2005b, 2006).



47. ábra

A fogassüllő ivadék növekedése a Balatonban, 1999. és 2005. között.

Azt, hogy az adott évi szaporulat végül is milyen mértékben járul hozzá az állomány utánpótlásához, az nagyban függ az ivadék túlélésétől is. Az ivadék versenyképessége, ragadozó elkerülése és a kedvezőtlen környezeti tényezőkkel szemben mutatott ellenálló képessége szoros összefüggésben van a testmérettel (HOUDE 1997, SOGARD 1997, LAPPALAINEN et al. 2000, de vö. RUUHIJARVI et al. 1996). A növekedés a vízhőmérséklet (MOOIJ et al. 1994, KJELLMAN et al. 2001, SPECZIÁR 2005a, 2005b, 2006) és a táplálkozási körülmények függvénye (KECKIES és SCHIEMER 1992, KUCHARCZYK et al. 1998). Az ivadék kis méretéből adódóan csak csekély energia tartalékokkal rendelkezik, így különösen érzékeny az éhezésre (JONAS és WAHL 1998). Az első éve során az ivadék tömege három-öt nagyságrenddel növekszik. A növekedéssel változó táplálék igényéhez a hal a fejlődése során fellépő táplálékváltásokkal alkalmazkodik. A fejlődés meghatározott szakaszaiban bekövetkező táplálékváltások az optimális táplálkozási stratégia részét képezik (WERNER 1986). A nagyobb egyedeknek, hogy növekedési ütemüket fenntarthassák, nagyobb és elegendő mennyiségben hozzáférhető táplálékot kell fogyasztaniuk. A sikeres táplálékváltást gyakran a növekedés javulása is jelzi (JUANES 1994, MITTELBACH és PERSSON 1998,

SPECZIÁR és BÍRÓ 2002). Az ivadék túlélését jelentősen befolyásolja az időjárás is, azon belül különösen a hőmérséklet (LAPPALAINEN és LEHTONEN 1995, LAPPALAINEN et al. 1996), de sekély tavaknál jelentős lehet a szél szerepe is (CLADY 1976, LAPPALAINEN és LEHTONEN 1995).

Bár az ivadék valós mennyiségét megbecsülni nem tudjuk, a mortalitás mértékére a CPUE változásából mégis következtethetünk. A fogassüllő ivadék pillanatnyi mortalitása (az állomány csökkenésének napi mértéke százalékban) a Balatonban nagyon magas, június végéig napi 5-15%, ami csak mintegy 50 mm-es átlagméret elérése után csökken 5% alá. A mortalitásért felelős számos faktor közül az ivadékkori kannibalizmus hatását becsülhetjük legmegbízhatóbban. Például, 2001-ben e jelenség önmagában az ivadék 15.2%-ának, 2002-ben 5.8%-ának, míg 2003-ban 17.8%-ának pusztulását okozhatta (SPECZIÁR 2002d, SPECZIÁR és BÍRÓ 2004b). Az idősebb korcsoportok kannibalizmusa ennél sokkal nagyobb jelentőséggel bírhat, hiszen például a 300-500 g-os egyedek táplálékának 8-39% fogassüllő ivadék (LUKÁCS 1932b, ENTZ és LUKACSOVICS 1957, WOYNÁROVICH 1959, BÍRÓ és ELEK 1969, BÍRÓ 1973). Mindemellett, jelentős arányban találtunk fogassüllő ivadékokat az angolna (HERODEK et al. 1995), a kőszüllő (SPECZIÁR és BÍRÓ 2003), illetve számos esetben még a ponty, az ezüstkárász és a dévérkeszeg táplálékában is.

Összességében tehát a fogassüllő ivadék első évi túlélési esélye a Balatonban rendkívül rossz. Összehasonlításképpen, amíg tógazdaságban ikrából 5-10%, míg zsengeivadékból 15-30% megmaradással számolnak előnevelt ivadék korig (30-60 mm, 4-6 hetes), illetve a tógazdasági átlagos túlélés ikrából egynyaras korig 1-5%, illetve előneveltből egynyarasig 10-30%-os (TAMÁS et al. 1982). A Balatonban e tógazdasági értékekhez képest az előnevelt (4-6 hetes) kor feletti fogassüllő ivadékok megmaradási aránya igen csekély, és a tógazdasági 1-5% egynyaras/ikra aránnyal szemben a Balatonban alig ezredével, 0.001-0.005%-os aránnyal számolhatunk (SPECZIÁR 2003).

3.24.6. Szerepe a tó életében

Mint a tó csúcsragadozójának, a fogassüllőnek jelentős hatása van az anyagforgalmi folyamatokra, elsősorban a plankton és üledékfauna fogyasztó halak állományának szabályozása révén. A megfelelő méretű és szerkezetű fogassüllő állomány léte tehát meghatározó a Balaton életközösségének harmonikus egyensúlya szempontjából.

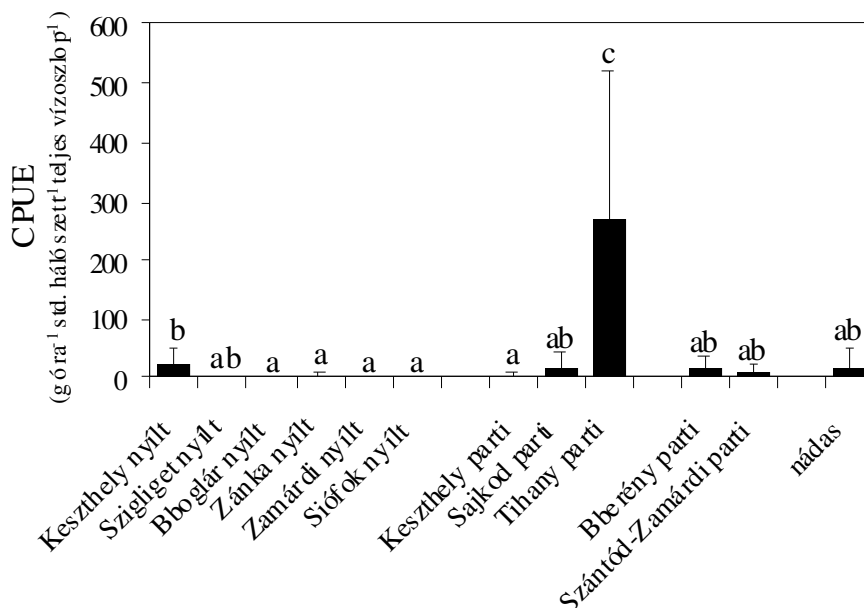
3.24.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Az ívási időszak alatti időjárási viszonyok.
- A táplálékot jelentő halivadék szűke.
- Az előbbiből eredő kannibalizmus (ez azonban védekező mechanizmus is egyben, amely végső soron az állomány túlélését szolgálja).
- Más halfajok fogassüllő ivadék fogyasztása (az angolnaállomány csökkenésével e tényező szerepe jelentősen csökkenhet).
- Horgászat.
- Illegális halfogás.
- Egynyaras ivadék kihelyezés.

3.25. Kősüllő, *Sander volgensis*

3.25.1. Előfordulás és állománysűrűség

A kősüllő jellemző élőhelyei a Balatonban a parti sáv növényzetmentes területei (48. ábra, 3. táblázat), a mélyebb vizű kövezések és kikötők. A nyíltvízen a kősüllő gyakorisága jóval kisebb, itt inkább csak a 0+-1+ korú példányok fordulnak elő nagyobb mennyiségben. A nádasokban pedig csak kivételesen találkozhatunk e halfajjal. Kiemelt élőhelynek tekinthető a keszhelyi medence, ahol a nyíltvízen is nagyobb mennyiségben él a kősüllő. A kifejlett egyedek tipikus élőhelyének a kemény aljzatú, 1.5 m-nél mélyebb vizű területek tekinthetők, amelyek egyben ívóhelyül is szolgálnak számára.

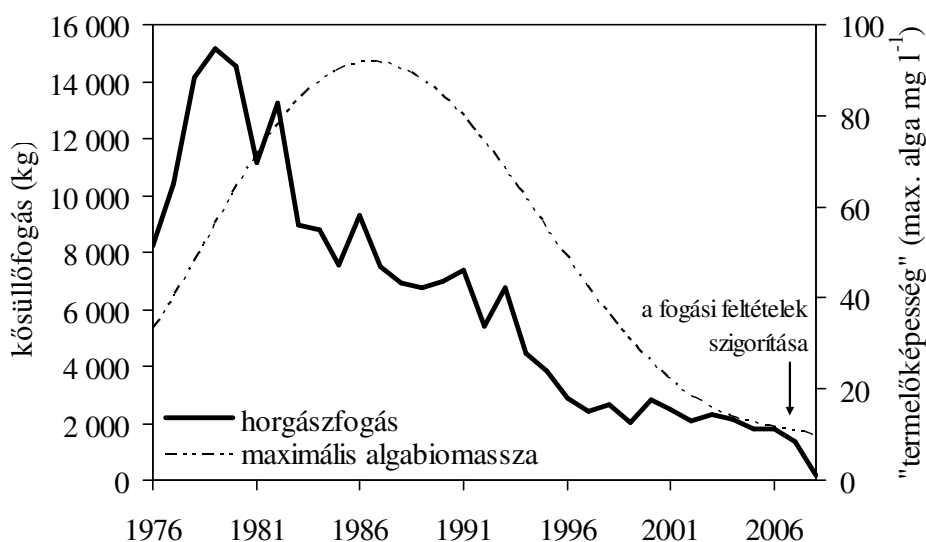


48. ábra

A kősüllőállomány sűrűsége (CPUE) a Balaton gyakrabban vizsgált területein 2005-2009-ben, a teljes vízoszlopra vonatkoztatva. A CPUE adatok szórás értékeit is feltüntettük, illetve a fajonkénti CPUE statisztikailag igazolható ($\ln(\text{CPUE}+1)$ transzformáció, ANOVA, Tukey post-hoc teszt, $P<0.05$) eltéréseit az egyes adatokhoz rendelt betűkódok átfedésének teljes hiánya jelzi.

A balatoni kősüllőállományra vonatkozó információinkat TÖLG (1959b) tekintette át az 1950-es évekig bezárólag. Ezek szerint a század forduló környékén a kősüllő ritka volt, majd az 1910-20-as évek alatt kezdett el az állomány növekedni. Az 1978. és 1983. között végzett felmérések alapján a keszhelyi medencében, az egy rúgatónak megfelelő vízterületre számolva, a fogható méretű (lényegében a $\geq 4+$ korú) kősüllők egyedszáma 213 db, biomasszája pedig 51.5 kg

volt. Ugyanezen értékek az egész tónál egy rúgatóra vonatkoztatva 58 db és 17 kg voltak (SZIPOLA 1986). Egy rúgató területe a GPS-es vizsgálatok alapján 50-60 ha lehet (TURCSÁNYI BÉLA szóbeli közlés), így a keszthelyi medence fogható kősüllő állománya $\sim 1 \text{ kg ha}^{-1}$, míg a teljes tóra vonatkoztatott fogható állomány sűrűség $\sim 0.3 \text{ kg ha}^{-1}$ lehetett akkoriban. Az 1990-es évek elejére a kősüllő állományának jelentős visszaesése már nyilvánvalóvá vált (TAHY 1996). Az 1990-es évek végén végzett felmérések során a keszthelyi és szigligeti medencék területére a kősüllőállomány teljes egyedszámát késő ősszel 34 db ha^{-1} , míg biomasszáját 1.04 kg ha^{-1} értékre becsültük. Ebből a fogható állomány (>4+) biomasszája 0.36 kg ha^{-1} volt, ami az 1978-1983-as időszak állományának mindössze harmada. A horgászfogások ugyanakkor ezen időszak alatt egy hatodára estek vissza (49. ábra). A teljes nettó produkció az 1990-es évek végén $0.76 \text{ kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$ volt, 0.73 P/B arány mellett. A teljes biomassa 68%-át az 1+-4+ korcsoportok tették ki, míg a produkció az 1+ és 3+ korcsoportoknál volt a legmagasabb, $0.24 \text{ kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$, illetve $0.19 \text{ kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$. A halászat-horgászat által fogható 4+ és idősebb korcsoportok nettó produkciója mindössze $0.17 \text{ kg ha}^{-1} \text{ év}^{-1}$ volt (SPECZIÁR és BÍRÓ 2003). A tó többi területén a kősüllő egységnyi területre vetített mennyisége ennél jóval kisebb, míg eloszlása mozaikosabb (koncentráltabb).



49. ábra

A horgászok kősüllő fogásának alakulása az elmúlt évtizedekben. Az 1970-es évek végétől a fogás mintegy nyolcadára csökkent a 2000-es évek elejére. Az elmúlt években szükségessé vált a fogási feltételek szigorítása (a 3 kg megengedett napi mennyiség 3 db-ra lett csökkentve, míg a tilalmi idő jelentősen meg lett hosszabbítva), amely természetesen további fogás csökkenést okozott.

A jelentős kannibalizmus és más halak ragadozása (pl., fogassüllő és angolna) minden bizonnyal nagymértékben közrejátszik a kőszüllő ivadék magas mortalitásában és következésképpen a felnőtt egyedek alacsony egyedsűrűségének kialakulásában. Tekintettel azonban a kőszüllő rendkívül magas elvi termékenységre, a felnőtt egyedek táplálkozási feltételeinek és az ivadék túlélésének esetleges javulása az állomány újbóli gyors felfutását eredményezheti.

3.25.2. Állományszerkezet

Az 1990-es évek végén készült felmérések alapján az állományt összefőként a 0+ (59%) és 1+ (18%) korcsoportok alkották, míg a 6+ korú és idősebb egyedek aránya nem érte el az 1%-ot. A túlélési ráta az 1+-8+ korcsoportoknál 15% és 75% között mozgott. A túlélés az 1+, 3+, 4+ és 8+ korcsoportoknál volt különösen alacsony. Az első éves túlélést nem tudtuk pontosan meghatározni, de a májusi 85-5922 db ha⁻¹ és a szeptemberi 0-20 db ha⁻¹ CPUE értékek ismeretében ez jóval 1% alatt lehet (SPECZIÁR 2004a, 2005b).

3.25.3. Növekedés

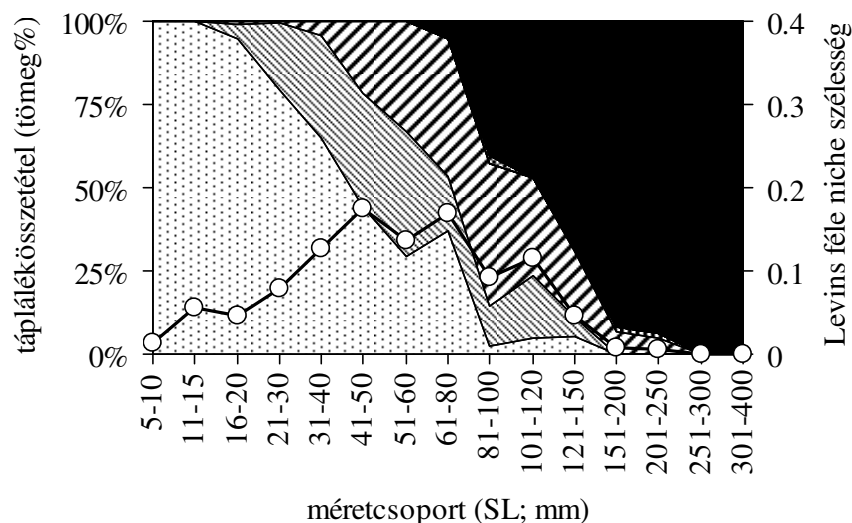
Az 1990-es évek végén végzett vizsgálatok szerint a 0+-9+ korcsoportok átlagos mérete rendre 67, 123, 144, 196, 233, 256, 283, 316, 350 és 369 mm-nek, illetve 5, 29, 47, 116, 194, 257, 345, 479, 648 és 758 g-nak adódott. A 0+ korcsoportnál (a növekedést a kikelt lárvától számítva, SL=6.2 mm és W=0.003 g) a növekedési ráta 8.86 volt. Ez az 1+ és 8+ kor között 1.81 értékről 0.30-ra csökkent. A pillanatnyi növekedési ráta, a tömeget tekintve, 2+ korban lényegesen alacsonyabb volt, mint 1+ vagy 3+-4+ korban, jelezve, hogy a Balatonban a 120-160 mm méretű (halfogyasztásra történő áttérés ideje) kőszüllők számára a növekedés feltételei különösen kedvezőtlenek (SPECZIÁR és BÍRÓ 2002).

3.25.4. Táplálkozás

A táplálék összetétele alapján a kőszüllő egyedfejlődése során három fő szakaszt különíthetünk el. Ivadékkorban, mintegy 50 mm-es méretig a zooplankton fogyasztása jellemző. 50-150 mm méretnél a táplálék vegyessé válik és a zooplankton mellett fokozatosan a bentikus gerinctelen szervezetek fogyasztása lesz meghatározó. A harmadik szakasz a halfogyasztás, amely 150 mm-es méret felett lesz jellemző (50. ábra). A táplálékban az évszakos és területi eltérések kisebbek voltak (SPECZIÁR és BÍRÓ 2002, SPECZIÁR 2005c).

Az 5-10 mm-es kőszüllő a Balatonban elsősorban Copepoda rákokat (*Eudiaptomus gracilis*) fogyaszt. 10 mm-es méret felett már nő a Cladocera rákok (*Diaphanosoma* sp. – 31%) fogyasztása is, de a legfontosabb táplálékok még ekkor is a Copepoda rákok (56%). A Copepoda és Cladocera rákok részesedése a táplálékban ettől kezdve erősen csökken és 100 mm feletti példányok táplálékából már hiányoznak. 20 mm-es testmérettől jelennek meg a táplálékban jelentősebb arányban az árvaszúnyog lárvák és bábok. E táplálékcsoport legnagyobb jelentőségét (31-37%) a 30-60 mm-es példányoknál éri el, de kisebb mértékű fogyasztásuk a kőszüllő 150 mm-es méretéig fennmarad. A fogassüllővel szemben, a kőszüllőnél a *Leptodora kindtii* fogyasztása nem jelentős. Magas ellenben a *Limnomyia benedeni* fogyasztása, amely a 30-250 mm-es méret tartományba eső

kősüllő egyedeknél volt megfigyelhető, legnagyobb (17-57%) részarányban a 40-150 mm-es kősüllőknél. Egyéb gerinctelen szervezetek aránya a táplálékban kicsi.

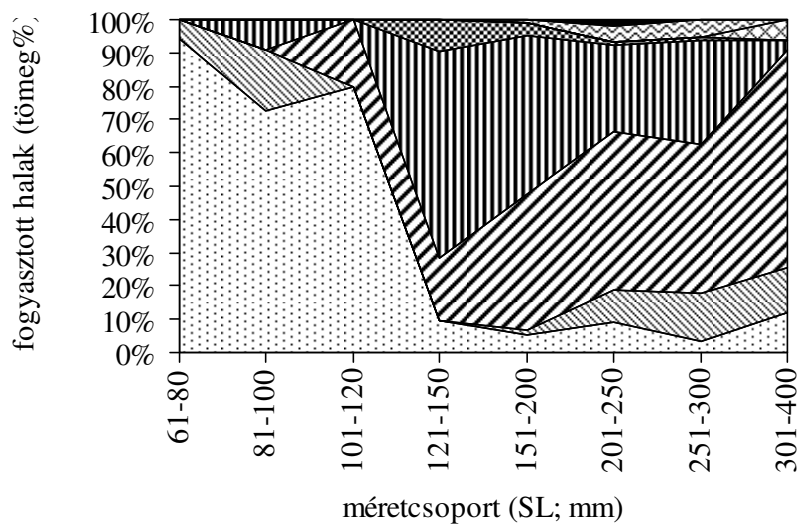


50. ábra

A kősüllő táplálékának változása a növekedés során. □ zooplankton, ▨ üledéklakó árvaszúnyog lárvák és bábok, ▤ gyűrűsférgek, ▩ „lágyvázú” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ■ hal, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

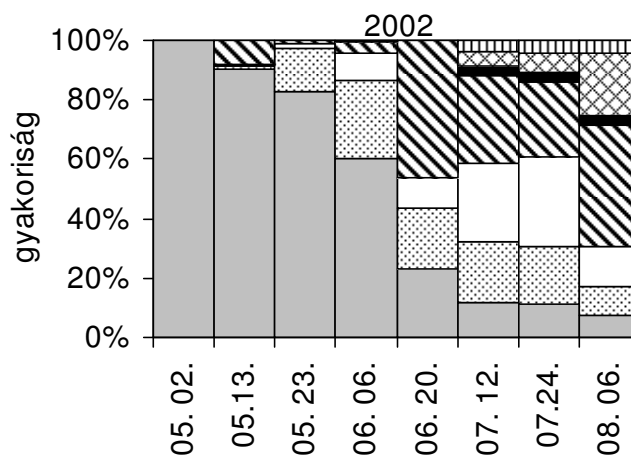
A fogassüllővel szemben, a kősüllőnél halfogyasztás az első évben egyáltalán nem volt megfigyelhető. Az első ragadozások a második életév kezdetén, 60-80 mm-es méretnél figyelhetők meg, amikor szórványos (<2%) fogassüllő és kősüllő ivadék fogyasztás fordulhat elő (51. ábra). A vágódurbincs ivadék relatív mennyisége túl kevés ahhoz, hogy fontos táplálékká válhasson (52. ábra). A kősüllőnél a ragadozó életmódra történő áttérés elnyújtott folyamat. Rendszeres (16%) halfogyasztás a 80-100 mm-es kősüllőnél is előfordul ugyan, de 50% feletti részesedést a halivadék a táplálékban csak a 120-150 mm méret csoport esetében éri el. A fogyasztott halak megoszlása részben eltér a fogassüllőnél megfigyeltektől. Mindemellett, a kősüllő egyik fő táplálékhal szintén a vágódurbincs. Fontos táplálékhal a kősüllőnek még a folyami géb, illetve, a kősüllő is előszeretettel fogyasztja saját és a fogassüllő ivadékát is. Kűsz fogyasztását ellenben alig tapasztaltunk (51. ábra).

A testméretéhez viszonyítva a kősüllő jóval kisebb táplálékot fogyaszt, mint a fogassüllő. Amíg például a fogassüllő a szájníílása által megengedett legnagyobb méretű táplálékot is fogyaszt, addig a kősüllőnél nem észleltük a szájníílás 70%-át meghaladó méretű táplálék felvételét (53. ábra) (lásd még: SPECZIÁR és BÍRÓ 2003, SPECZIÁR 2005c). A kősüllő által fogyasztott halak abszolút mérete nőtt, míg relatív mérete csökkent a ragadozó méretével (54. ábra).



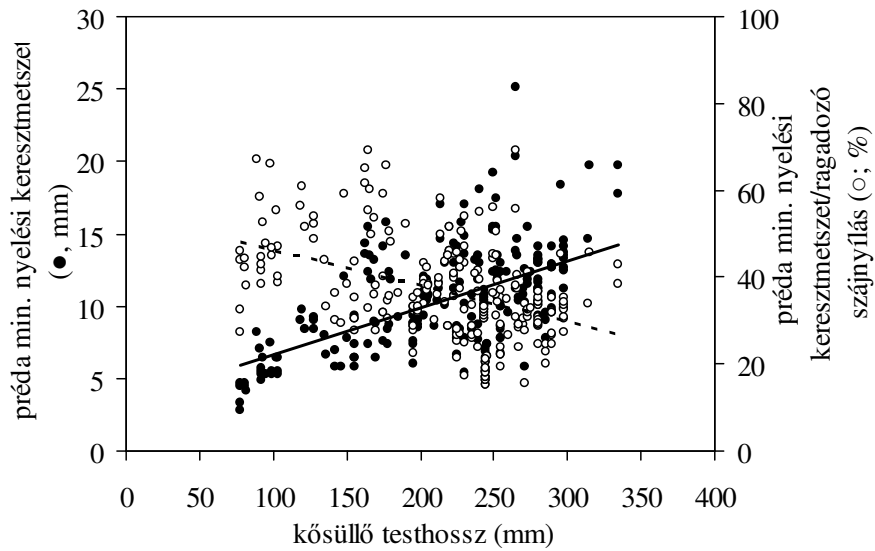
51. ábra

A kőszüllő által fogyasztott halak faji megoszlásának változása a növekedés során.
 fogassüllő, kőszüllő, vágódurbincs, folyami géb, naphal, dévérkeszeg, küsz, bodorka.



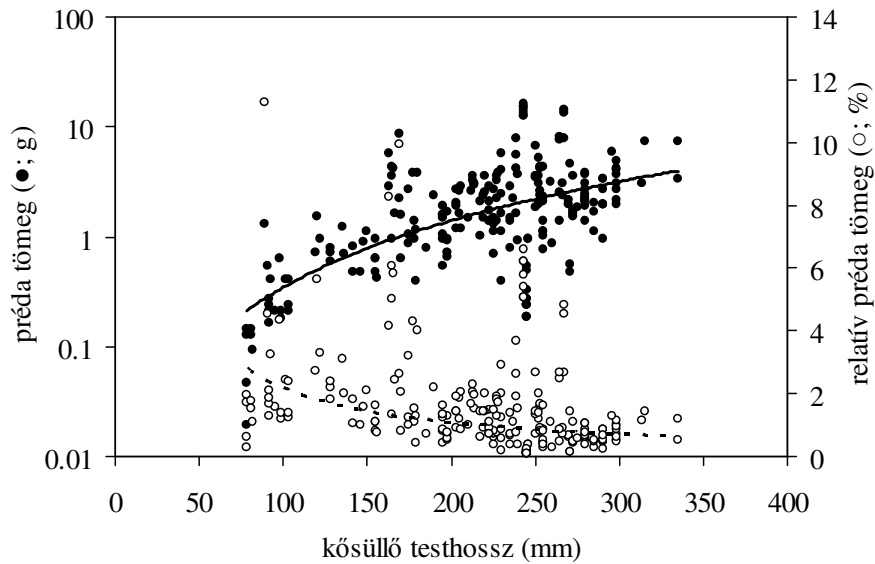
52. ábra

A fenékrégióban élő halivadék megoszlása 2002-ben (szánkós ivadékháló, szembőség 2 mm). fogassüllő, kőszüllő, vágódurbincs, dévérkeszeg, naphal, halványfoltú küllő, egyéb hal.



53. ábra

A kőszüllő által fogyasztott halak keresztmetszete (M ; mm) és annak aránya a ragadozó szájnyílásához ($M_{rel.}$; %), a ragadozók testhosszának (L_R ; mm) függvényében. $M=0.033 \cdot L_R+3.34$ ($R^2=0.31$); $M_{rel.}=-0.082 \cdot L_R+54.4$ ($R^2=0.20$)



54. ábra

A kőszüllő által fogyasztott halak abszolút (W_P ; g) és relatív ($W_{Prel.}$; %) tömegének alakulása a ragadozó testhosszának (L_R ; mm) függvényében. Az elsődleges y tengely logaritmikus skálázású. $W_P=3.2 \cdot 10^{-5} \cdot L_R^{2.02}$ ($R^2=0.39$); $W_{Prel.}=224 \cdot L_R^{-1.01}$ ($R^2=0.14$)

3.25.5. Szaporodás

A kőszüllő elvi termékenysége a Balatonban élő halak közül messze a legmagasabb. Tihanynál a 243-702 g tömegű nőstények egyedenként 164-698 ezer db ikrát termelnek, ami átlagosan 1008 ± 196 (694-1287) ezer db ikrának felel meg 1 kg nettó testtömegre számolva. Keszthelynél a 164-300 g tömegű nőstények egyedenként 112-255 ezer, illetve 1 kg nettó testtömegre vonatkoztatva 721 ± 181 (496-877) ezer db ikrát termelnek. Az ikrák érése a szakaszos ívásnak megfelelően tavasszal lépcsőzetes. Májusban a nőstények által hordozott ikra tömege gyakran a nettó testtömeg 20-25%-át is kiteheti (SPECZIÁR és BÍRÓ 2002).

A Balatonban a kőszüllő szaporodása elhúzódó, a nőstények az ikrát rendszerint több részletben rakják le. 1999-ben először május 19.-én, míg 2000-ben május 15.-én találtunk kőszüllő ivadékot (SL=6.2-7.2 mm). Az ivadék szakaszos megjelenése és a nőstények által még hordott ikra mennyisége alapján az ívás április végétől június elejéig tarthat. A hímek a szaporodási időszakban fekete nászruhát öltenek, ami territoriális viselkedést jelezhet (fészekőrzés). Maga az ívás pedig homokos, apró köves területeken zajlik (SPECZIÁR és BÍRÓ 2002). A Balatoni megfigyeléseket a legújabb, jelenleg folyó laboratóriumi kísérletek is igazolják (MÜLLER szóbeli közlése). Az eddigi megfigyelések alapján feltételezhető tehát, hogy a kőszüllőt a korábbi szerzők (összefoglaló: BALON et al. 1977) nem megfelelő szaporodási gildben sorolták.

3.25.6. Szerepe a tó életében

A kőszüllő a jelenlegi csekély állománya mellett nem játszik túlzottan fontos szerepet a tó anyagforgalmában. Jelentősége elsősorban a fenékrégió kistestű halainak, a vágódurbincsnak és a folyami gébnek a fogyasztásában rejlik, illetve a kőszüllő ivadéka táplálékot jelent más ragadozók fajok számára.

3.25.7. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Táplálékának a vágódurbincsnak és a folyami gébnek az állománya.
- A konkurensének és ragadozójának, az angolnának az állománya.
- A fogassüllő állomány(?).
- Horgászat.

3.26. Folyami géb, *Neogobius fluviatilis*

3.26.1. Előfordulás és állománysűrűség

A folyami gébet 1970-ben találták meg először a Balatonban, amely, amint az a tüzetesebb vizsgálatok során kiderült, akkor azonban már elterjedt volt a tóban (BÍRÓ 1971a, 1972c). A betelepülés pontos idejét így nem ismerjük. A folyami géb ponto-káspikus eredetű és a Balatonban vándorlással települt be a Fekete tenger partvidékéről a Duna-Sió útvonalon, több ponto-káspikus jövevény gerinctelen fajjal (pl. vándorkagyló, *Chelicerophium curvispinum*) együtt.

A folyami géb a kemény aljzatú, köves vagy homokos élőhelyeket szereti. Ennek megfelelően az északi part nádasaiban, a parti sáv iszapos területein és a

nyíltvízen csak kis mennyiségben találkozhatunk vele. Ugyanakkor, például a kövezéseken és a táplálékban dúsabb homokpadokon tömeges.

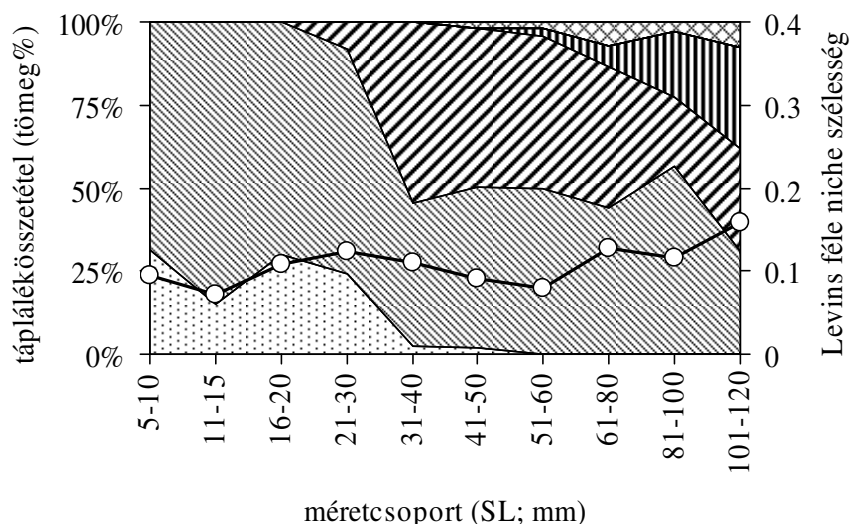
3.26.2. Növekedés

A balatoni folyami géb növekedését BÍRÓ (1974b, 1995) tanulmányozta. Ezek szerint az 1970-72-ben gyűjtött példányok az első évben átlagosan 42, a második évben 74, a harmadikban 96, míg a negyedik évben 119 mm standard testhosszt értek el. A negyedik éves példányok átlagos tömege 30 g körüli volt.

Az 1992-93-ban gyűjtött példányok növekedése kissé lassabb volt, ezek átlagos testhossza a 0+-6+ korban rendre 34, 59, 80, 96, 109, 120, 129 mm volt. Más élőhelyekkel összevetve a folyami géb növekedése a Balatonban jó. Életideje rövid, csak ritkán él 6 évnél tovább.

3.26.3. Táplálkozás

A folyami géb táplálkozását BÍRÓ (1995) vizsgálta 1970-72-ben és 1992-93-ban gyűjtött példányoknál, majd SPECZIÁR és REZSU (2009) 2004-2006 között gyűjtött halaknál. A három időszakban a halak azonos táplálékszervezeteket fogyasztottak, de némileg eltérő arányban.



55. ábra

A folyami géb táplálékának változása a növekedés során. □ zooplankton, ▨ üledéklakó árvászúnyog lárvák és bábók, valamint gyűrűsférgek, ▤ „lágyszálú” bevonathoz kötődő makrogerinctelenek, ▧ kagylók és csigák, ▩ detritusz, ■ hal, □ egyéb, —○— Levins féle niche szélesség index (KREBS 1989).

Az 1970-72-es vizsgálatok során a táplálékban egyedszámban a kiskagylók (Cladocera, Copepoda és Ostracoda) és a vízi rovarok, elsősorban az

árvaszúnyog lárvák domináltak, 36%, illetve 37%-ban. Az Amphipoda rákok és a *Limnomysis benedeni* aránya ekkor átlagosan 19%, míg a puhatestűeké 7% volt.

Az 1992-93-ban végzett vizsgálatok során a vízi rovarok, döntően árvaszúnyog lárvák, aránya 44%-ra növekedett. Szintén növekedett az Amphipoda rákok (főként *Chelicorophium curvispinum*) és a *Limnomysis benedeni* fogyasztása (28%-ra), a puhatestűek (főleg vándorkagyló) fogyasztása 5-7% maradt, míg a kisztrák aránya 19-21%-ra csökkent. A 6 cm-nél nagyobb példányok olykor halivadékot (küsz és folyami géb) és ikrát is fogyasztottak.

A legutóbbi, 2004-2006 között végzett, vizsgálatok szerint zooplankton a folyami géb táplálékában egyetlen méretcsoport esetében sem játszik igazán fontos szerepet. A korai ivadékkorban a fenéken élő apró Chydoridae rákok adják a táplálék döntő részét, majd 20 mm felett a folyami géb már áttér az árvaszúnyog lárvák fogyasztására, de a további növekedéssel nő az Amphipoda rákok aránya is az étrendben, míg a legnagyobb példányok táplálékában már feltűnnek a csigák és a vándorkagyló kisebb példányai is (55. ábra).

3.26.4. Szaporodás

A folyami géb ívása április-júniusban történik jellemzően a köves, kövezett partszakaszokon. A nőstények az ikráikat a kövek üregeibe és mélyedéseibe rakják, amelyeket aztán a hímek a néhány papig őriznek.

3.26.5. Szerepe a tó életében

Azt, hogy a folyami géb megjelenése a tóban milyen ökológiai következményekkel járt, csak részben ismerjük. A folyami géb több ragadozó hal számára vált fontos táplálékká, így például a kőszüllő és az angolna is előszeretettel fogyasztja, de olykor feltűnik a fogassüllő és a balin táplálékában is. Táplálkozási vetélkedése elsősorban a vágódurbinccsal és a halványfoltú küllővel szemben jöhet szóba (e téma vizsgálata jelenleg folyik). Mindemellett, a folyami gébnek fontos szerepe van az angolna úszóhólyagjában élősködő fonálféreg (*Anguillicola crassus*) életciklusában, mint köztes gazda (MOLNÁR et al. 1992).

3.26.6. Az állományt befolyásoló legfontosabb tényezők

- Az angolnaállomány csökkenése kedvezően hat.
- A kőszüllőállomány változásai.
- Fennáll a lehetősége újabb gébfajok betelepülésének, amely hatással lehet a folyami géb állományra is.

7. táblázat

A gyakoribb balatoni halfajok átlagos standard testhossz (SL) - testtömeg (W) összefüggései a $W=a \cdot SL^b$ modellnek megfelelően, 1995-2009 között végzett gyűjtések alapján.

	minta jellemzők					regresszió		
	SL _{min.} (mm)	SL _{max.} (mm)	W _{min.} (g)	W _{max.} (g)	N	a	b	R ²
<i>Anguilla anguilla</i>	373	780	100	1085	259	0.0000183	3.013	0.924
<i>Rutilus rutilus</i>	6.4	282	0.0020	651	4283	0.00000928	3.185	0.996
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	5.0	240	0.0009	366	521	0.00000642	3.274	0.997
<i>Aspius aspius</i>	20	535	0.10	2366	239	0.00001434	3.013	0.998
<i>Alburnus alburnus</i>	8.3	144	0.0020	40	2456	0.00000809	3.102	0.993
<i>Blicca bjoerkna</i>	13	329	0.02	911	2732	0.00000958	3.192	0.993
<i>Abramis brama</i>	6.0	397	0.0012	1516	6241	0.00000995	3.144	0.997
<i>Pelecus cultratus</i>	9.5	392	0.0050	675	1896	0.00000740	3.041	0.960
<i>Romanogobio alpinus</i>	8.5	51	0.0032	1.7	113	0.00000729	3.217	0.987
<i>Rodeus sericeus</i>	7.5	57	0.0025	4.6	268	0.00000398	3.519	0.993
<i>Carassius gibelio</i>	30	348	1.0	1441	556	0.00004505	2.948	0.998
<i>Cyprinus carpio</i>	69	695	13	9950	354	0.00009328	2.823	0.956
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> ×								
<i>H. nobilis</i>	320	1120	788	28000	288	0.00007511	2.788	0.846
<i>Lepomis gibbosus</i>	6.5	172	0.0040	238	514	0.00001022	3.305	0.997
<i>Perca fluviatilis</i>	16	249	0.073	435	252	0.00001285	3.138	0.995
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	4.0	115	0.0020	32	1189	0.00002460	2.964	0.997
<i>Sander lucioperca</i>	8.0	820	0.0055	8930	1088	0.00001077	3.040	0.997
<i>Sander volgensis</i>	6.2	369	0.0026	741	1486	0.00001433	3.015	0.997
<i>Neogobius fluviatilis</i>	6.0	127	0.0022	40	448	0.00001149	3.077	0.993

8. táblázat
A Balaton halainak növekedés adatai. SL - standard testhossz; TL - teljes testhossz; W - tömeg.

vizsgált év	terület	forrás	kor (év)														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Rutilus rutilus</i>																	
1995	Balaton	SPECZIÁR et al. (1997c)	SL (mm) 47	83	117	151	178	203	223	236	242	253					
			W (g) 2.2	13	38	82	136	205	276	331	356	410					
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>																	
2004	Balaton	jelen tanulmány	SL (mm) 56	84	111	137	174	191	206	213							
			W (g) 3.6	14	32	64	137	185	237	261							
<i>Aspius aspius</i>																	
1974-	Balaton	BÍRÓ és FÜRÉSZ (1976)	SL (mm) 96	206	290	348	392	434	474	504	529	565	602				
1975			W (g) ¹ 24	173	421	676	921	1200	1509	1770	2007	2382	2809				
1996	Balaton	TÖLG et al. (1997a)	SL (mm) 102	181	253	317	375	427	474	517	555	590					
			W (g) ¹ 16	88	236	465	769	1136	1554	2009	2490	2983					
<i>Alburnus alburnus</i>																	
1968-	Balaton	BÍRÓ (1975)	SL (mm) 43	60	71	81	98	106									
1970			W (g) 1	2.8	4.7	7.1	13	17									
1986	Tihany	BÍRÓ (1990)	SL (mm) 51	62	69	84	97	107	127								
			W (g) 1.6	3.1	4.9	8.0	12	16	27								
1991-	Palóznak	BÍRÓ és MUSKÓ (1995)	SL (mm) 25	40	53	63	71	78	83	88							
1992			W (g) 0.6	1.3	1.8	3.1	4.5	6.0	7.2	8.6							
1991-	Sajkód	BÍRÓ és MUSKÓ (1995)	SL (mm) 19	42	55	67	76	85									
1992			W (g) 0.2	1.2	2.0	3.9	5.8	8.4									
1991-	Szigliget	BÍRÓ és MUSKÓ (1995)	SL (mm) 27	40	50	60	69	77	84	90	86	101					
1992			W (g) 0.4	1.3	1.6	2.8	4.3	6.0	7.9	9.8	13	16					
1991-	Bgyörök	BÍRÓ és MUSKÓ (1995)	SL (mm) 32	54	70	82	90										
1992			W (g) 0.3	1.9	4.3	7.1	9.5										
1991-	Keszthely	BÍRÓ és MUSKÓ (1995)	SL (mm) 27	40	51	61	71	80	88	96	103	109					
1992			W (g) 0.4	1.1	1.8	3.1	4.9	7.0	9.3	12.0	14.8	17.5					
2006	siófoki medence	BÍRÓ et al. (2008)	SL (mm) 26	46	62	75	86	99									
			W (g) 0.2	1.3	3.2	5.7	8.5	13									
2006	szemesi medence	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm) 24	42	60	77	86	96									
			W (g) 0.2	0.9	2.6	5.6	7.7	11									
2006	keszthelyi medence	BÍRÓ et al. (2008)	SL (mm) 22	40	59	73	87	99	107	115							
			W (g) 0.1	0.8	2.7	5.2	8.8	13	16	20							

8. táblázat (folytatás)

vizsgált év	terület	forrás	kor (év)													
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
<i>Alburnus alburnus</i>																
2008	siófoki medence	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm)	28	42	55	67	79	95	103						
			W (g) ²	0.2	0.9	2.1	3.8	6.3	11	14						
2008	szemesi medence	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm)	26	40	53	65	76	94							
			W (g) ²	0.2	0.8	1.9	3.4	5.5	11							
2008	szigligeti medence	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm)	26	41	54	66	78	98	101						
			W (g) ²	0.2	0.8	1.9	3.6	6.1	12	14						
2008	keszthelyi medence	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm)	25	40	53	64	76	95	109	119					
			W (g) ²	0.2	0.7	1.8	3.3	5.6	11	17	22					
<i>Blücca bjoerkna</i>																
1995	Balaton	SPECZIÁR et al. (1997c)	SL (mm)	52	84	109	130	150	168	188	205	220			329 ³	
			W (g)	2.7	12	28	51	80	117	166	220	274			911 ³	
<i>Abramis brama</i>																
1972-1973	Siófok	BÍRÓ és GARÁDI (1974)	SL (mm)	77	121	161	207	239	264	288						
			W (g) ¹	6.6	29	76	174	279	388	518						
1972-1973	Tihany	BÍRÓ és GARÁDI (1974)	SL (mm)	82	138	155	212	231	259							
			W (g) ¹	8.1	45	67	188	250	365							
1972-1973	Bszemes	BÍRÓ és GARÁDI (1974)	SL (mm)	85	130	164	211									
			W (g) ¹	9.1	37	80	185									
1972-1973	Fonyód	BÍRÓ és GARÁDI (1974)	SL (mm)	83	135	183	212	245	270	297						
			W (g) ¹	8.4	42	115	188	303	418	574						
1972-1973	Keszthely	BÍRÓ és GARÁDI (1974)	SL (mm)	78	126	163	201	237	251							
			W (g) ¹	6.9	34	79	158	272	329							
1982-1983	siófoki medence	DAUBA és BÍRÓ (1992)	SL (mm)	72	114	149	178	201	221	242	259	276	288	300	313	
			W (g)	9.2	35	76	125	178	235	305	371	445	504	563	639	
1982-1983	keszthelyi medence	DAUBA és BÍRÓ (1992)	SL (mm)	75	120	158	190	219	244	268	291	315	329			
			W (g)	11	42	92	157	238	323	424	536	676	764			
1988-1990	Siófok	EBESFALVI (1990)	SL (mm)	79	120	154	191	216	241	261						
			W (g) ¹	8.5	32	71	141	208	295	380						
1988-1990	Bszemes	EBESFALVI (1990)	SL (mm)	81	119	155	190	216	242	269						
			W (g) ¹	10	34	76	143	213	302	418						

8. táblázat (folytatás)

vizsgált év	terület	forrás	kor (év)														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Abramis brama</i>																	
1988- 1990	Fonyód	EBESFALVI (1990)	SL (mm)	78	119	155	191	222	250	276							
			W (g) ¹	9,9	35	79	149	234	336	453							
1988- 1990	Keszthely	EBESFALVI (1990)	SL (mm)	79	120	158	195	225	251	274	295						
			W (g) ¹	7,9	31	75	148	236	337	448	570						
1995	siófoki medence	SPECZIÁR et al. (1997c)	SL (mm)	42	72	104	137	169	200	232	258	275	282				
			W (g)	1,5	8,4	26	59	109	181	270	359	431	461				
1999	siófoki medence	SPECZIÁR és TÖLG (2000)	SL (mm)	56	92	126	158	191	221	248	271	295	312				
			W (g)	3	15	40	83	147	232	332	442	577	685				
1999	szemesi medence	SPECZIÁR és TÖLG (2000)	SL (mm)	58	96	136	173	201	229	259							
			W (g)	3	17	51	111	178	270	398							
1999	keszthelyi medence	SPECZIÁR és TÖLG (2000)	SL (mm)	58	98	135	173	207	238	265	290	315	349	367			
			W (g)	4	19	49	106	184	281	391	513	664	914	1062			
1999	Kis-Bal. II. ütem	SPECZIÁR és TÖLG (2000)	SL (mm)	61	102	148	187	230	265	302	336	371	395				
			W (g)	4	22	68	142	272	421	629	885	1199	1459				
1999	Kis-Bal. I. ütem	SPECZIÁR és TÖLG (2000)	SL (mm)	52	88	132	181	227	271	316	367	395	425	445			
			W (g)	3	14	50	137	282	494	804	1293	1642	2058	2390			
<i>Pelecus cultratus</i>																	
1951- 1956	Balaton	ENTZ ÉS LUKACSOVICS (1957)	SL (mm)	60	111	193	242	267	288	-	307						
			W (g)	3,0	10	63	128	184	278	-	389						
1978	siófoki medence	BÍRÓ (1982)	SL (mm)	89 ⁴	134	176	215	250	278	302	329	351					
			W (g)	8,9 ⁴	50	89	132	179	222	263	312	361					
1978	szemesi medence	BÍRÓ (1982)	SL (mm)	101 ⁴	151	196	230	260	285	305	320	335					
			W (g)	13 ⁴	46	90	143	208	260	318	369	417					
1987- 1989	Balaton	PERÉNYI és BÍRÓ (1992)	SL (mm)	98	151	197	237	271	301	327	350						
			W (g) ²	8	31	70	123	186	256	330	404						
2003- 2004	Balaton	jelen tanulmány	SL (mm)	98	144	184	216	242	261	276	290	301	309				
			W (g)	8,5	28	57	91	126	161	194	223	249	271				
2006	Balaton	STASZNY és PAULOVITS (2007)	SL (mm)	89	146	190	224	251	271	287	300	310	317				
			W (g) ²	6	28	63	104	146	186	222	252	278	299				
<i>Carassius gibelio</i>																	
1995	Balaton	SPECZIÁR et al. (1997c)	SL (mm)	64	106	157	201	237	267	287							
			W (g)	7,0	35	120	258	431	632	788							

8. táblázat (folytatás)

vizsgált év	terület	forrás	kor (év)														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Cyprinus carpio</i>																	
1996	Balaton	TÖLG et al. (nem publikált)	85	191	289	377	457	531	597	658	713	763					
		TÖLG et al. (1997b)	17	218	786	1814	3232	4964	6986	9237	11657	14189					
<i>Hypophthalmichthys molitrix</i> × <i>H. nobilis</i>																	
1993-1994	Balaton	SPECZIÁR és TÖLG (nem publikált)	?5	210	344	461	563	652	729	797	855	907	951	990	1024	1053	1079
1994		(nem publikált)	?5	206	855	1982	3519	5361	7402	9545	11711	13841	15890	17829	19639	21311	22840
2000	síófoki	TÁTRAI et al.	102	240	416	541	638	717	784	842	893	939	980	1018	1053	1085	1115
	medence	(2001)	22	236	1096	2280	3611	5004	6418	7831	9231	10610	11967	13298	14603	15882	17135
2000	szemesi	TÁTRAI et al.	137	343	513	633	727	803	868	924	973	1017	1057	1093	1127	1158	1187
	medence	(2001)	50	642	1968	3544	5201	6871	8523	10144	11727	13270	14773	16237	17663	19053	20408
2000	szőlőigeti	TÁTRAI et al.	129	291	447	557	643	713	772	823	868	909	945	978	1009		
	medence	(2001)	42	407	1340	2479	3692	4924	6149	7355	8536	9690	10817	11916	12987		
2003	"keleti"	TÁTRAI et al.	165	304	464	577	664	736	797	849	896	937	974	1009	1040	1069	1096
	medence ⁷	(2004)	83	458	1485	2729	4050	5389	6719	8027	9308	10558	11778	12968	14127	15259	16362
2003	"nyugati"	TÁTRAI et al.	163	323	462	561	638	700	753	799	839	876	908	938	966		
	medence ⁸	(2004)	81	542	1473	2527	3611	4688	5744	6772	7771	8741	9683	10597	11485		
2005	"keleti"	TÁTRAI et al.	?9	281 ⁹	421	534	631	719	800	875	946	1014	1078	1140	1199		
	medence ⁷	(2006)	?9	368 ⁹	1137	2199	3514	5053	6799	8739	10861	13157	15619	18241	21018		
2005	"nyugati"	TÁTRAI et al.	?9	254 ⁹	394	510	613	706	792	874	951	1025					
	medence ⁸	(2006)	?9	277 ⁹	946	1940	3229	4793	6619	8696	11015	13568					
2005-2006	Balaton	TÁTRAI et al.	?9	266 ⁹	407	522	623	714	799	878	953	1025	1094				
		(2007)	?9	314 ⁹	1030	2064	3380	4954	6770	8817	11083	13562	16245				
2008	"keleti"	TÁTRAI et al.	?10	367 ¹⁰	540	676	793	898	994	1083	1166	1245	1320	1392			
	medence ⁷	(2009)	?10	776 ¹⁰	2271	4255	6643	9384	12446	15801	19430	23318	27450	31815			
2008	"nyugati"	TÁTRAI et al.	?9	248 ⁹	383	495	593	683	766	844	918	989	1057	1122			
	medence ⁸	(2009)	?9	258 ⁹	873	1780	2951	4367	6016	7888	9973	12266	14761	17451			
<i>Lepomis gibbosus</i>																	
2000	Tihany	jelen tanulmány	33	47	61	74	87	100	113	125	137	149	161	173			
			1.1	3.4	7.9	15	26	42	62	87	119	157	202	255			

8. táblázat (folytatás)

vizsgált év	terület	forrás	kor (év)														
			1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Gymnocephalus cernuus</i>																	
1969- 1970	Balaton	BÍRÓ (1971b)	SL (mm)	46	65	84	96	105	110								
			W (g) ¹	1.7	4.9	11	16	22	25								
<i>Sander lucioperca</i>																	
1968	Balaton	BÍRÓ (1970)	SL (mm)	89 ⁴	175	251	314	367	423	469	506	535					
			W (g)	8.4 ⁴	63	196	397	645	1020	1414	1798	2145					
1978	siófoki medence	BÍRÓ (1985)	SL (mm)	116	204	292	360	417	476	529	589	634	690	724	766	786	
			W (g)	16	99	317	627	1011	1555	2193	3111	3954	5205	6087	7315	7954	
1978	szemesi medence	BÍRÓ (1985)	SL (mm)	108	189	272	350	410	474	526	578	625	667				
			W (g)	14	85	274	614	1021	1625	2268	3069	3943	4858				
1978	"nyugati" medence ⁸	BÍRÓ (1985)	SL (mm)	116	213	287	365	432	495	548	597						
			W (g)	22	134	321	651	1070	1596	2154	2771						
1995- 1996	Balaton	BÍRÓ et al. (nem publikált)	SL (mm)	69	134	213	282	340	395	455	530	582	629	682	686	715	782
			W (g)	4.1	30	125	294	520	821	1263	2008	2665	3374	4312	4383	4988	5554
<i>Sander volgensis</i>																	
1996- 2001	Balaton	SPECZIÁR és BÍRÓ (2002)	SL (mm)	67	123	144	196	233	256	283	316	350	369				
			W (g)	4.9	29	47	116	194	257	345	479	648	758				
<i>Neogobius fluviatilis</i>																	
1992- 1994	Balaton	BÍRÓ (1995)	SL (mm)	34	59	80	96	109	120	129							
			W (g) ¹	0.5	3.2	8.8	16	25	34	43							

¹A szerzők tömeg adatokat nem közöltek, így ezek utólag lettek kalkulálva az eredeti közleményben leírt testhossz-tesztömeg összefüggés alapján.²A szerzők sem tömeg adatokat, sem eredeti testhossz-tesztömeg összefüggést nem közöltek, így a tömeg értékek a 7. táblázat szerint lettek becsülve.³Egyetlen, idős példány alapján.⁴A Bertalanffy modell 1 feletti b értéke, illetve más vizsgálatok eredményei alapján feltételezhető, hogy az első évgyűrű kimaradt (nem volt észlelhető?) az adott adatsorból. A közölt visszszámolt testhossz értékek így egy évvel el lettek csúsztatva, míg az első éves növekedés a közölt Bertalanffy modell alapján lett becsülve.⁵Az első évgyűrű pozíciója nem volt egyértelmű.⁶A szerzők teljes testhossz adatokat közöltek, ezek az SL=TL/1.12 összefüggés alapján lettek standard testhossz értékekké konvertálva.⁷A siófoki medence és a Tihanytól Balatonszemesig terjedő vízterület egyben volt vizsgálva.⁸A keszthelyi és a szilvási medence együtt volt vizsgálva.⁹A Balaton környéki fogazdaságokban a busa az első év végére 20-100 g, míg a második év végére 250-700 g tömeget érhet el (BODÓ IVÁN szóbeli közlése, illetve vő. TÁTRAI et al. 2001, 2004). Biztosra vehető tehát, hogy a kormeghatározás során a kor egy évvel alul lett becsülve, ez itt korrigálva lett.

4. A halállományon belüli táplálkozási csoportok és táplálkozási kapcsolatrendszerek

4.1. Táplálkozási gildek

A táplálékbázis optimális kihasználására és az egymás közötti versengés mérsékelt szinten tartása érdekében a közösségen belül az egyes halfajok táplálkozási szokásai úgy rendeződnek, hogy azok egymástól kellő mértékben különbözzenek. E szerveződésben igen jelentős szerepet kapnak a méretfüggő folyamatok. A testméret egyike azon tényezőknél, amelyek jelentős mértékben befolyásolják egy állati közösség szerveződését. A méretfüggő folyamatoknak főként azon szervezeteknél van kiemelt szerepük, amelyek fejlődésük során nagyságrendekkel növelik testméretüket, mint például a halak (COHEN et al. 1993, HOUDE 1997, PERSSON 1988). A növekedés változásokat okoz az egyedek morfológiában, fiziológiában és viselkedésében (ALI et al. 1977, MITTELBACH 1981, HUCKINS 1997, LUNDVALL et al. 1999, DIAL et al. 2008). A nagyarányú növekedés miatt a halaknak rendszerint táplálékváltásokra van szükségük ahhoz, hogy biztosítani tudják a fejlődésüket optimálisan szolgáló táplálékfelvételt (WERNER és GILLIAM 1984). A növekedés során fellépő táplálékváltások (ontogenetikus táplálékváltások) jelentősen érintik mind a fajon belüli, mind a fajok közötti trofikus kapcsolatrendszert (SPECZIÁR 2004b, 2005c, REZSU és SPECZIÁR 2006, SPECZIÁR és REZSU 2008). A táplálékváltást követően megváltoznak a hal versengési kapcsolatrendszerén belüli hangsúlyok.

Mindezek szemelőt tartásával, a Balaton halfaunáján belül 15 halfajra kiterjedően az alábbi táplálkozási csoportok különíthetők el (SPECZIÁR és REZSU 2009) (56. ábra).

Gild I ("zooplankton fogyasztók"): 12 halfaj zooplankton fogyasztó életszakaszait foglalja magába, így ide sorolódnak a balin, a sügér, a fogassüllő, a bodorka, a karika keszeg, a vörösszárnú keszeg, a kőszüllő és a vágódurbincs legkisebb méretcsoportjai, a garda 200 mm és a dévérkeszeg 120 mm alatti egyedei, valamint a kűsz teljes élete során.

Gild II (I-V és I-III gildek közötti átmenetet mutató csoport): a 61-100 mm-es karika keszeget és a 16-40 mm-es bodorkát foglalja magában, amelyek fő tápláléka az árvaszúnyog báb, kiegészülve a Cladocera rákokkal, üledéklakó árvaszúnyog lárvákkal, egyéb vízi gerinctelenekkel, illetve a bodorkánál kovaalgákkal.

Gild III ("detritusz és kovaalga fogyasztók"): a döntően detrituszt és kovaalgát fogyasztó, 20 mm-nél nagyobb ezüstkárászt és a 41-120 mm-es bodorkát tartalmazza.

Gild IV ("makrofita és bevonatképző fonalas alga fogyasztók"): a döntően élő növényi részekkel, főként fonalas algákkal és makrofítákkal, táplálkozó, 20 mm-nél nagyobb vörösszárnú keszeg tartozik e csoportba.

Gild V ("puhatestű fogyasztók"): a puhatestűekkel táplálkozó halakat foglalja magában, mint a 150 mm-nél nagyobb ponty, a 120 mm feletti bodorka és a 100 mm feletti karika keszeg.

Gild VI ("üledéklakó árvaszúnyog lárvá fogyasztók"): az üledéklakó árvaszúnyog lárvákat fogyasztó folyami gébet, a 120 mm-nél nagyobb dévérkeszeget és a 30 mm-nél nagyobb vágódurbincset tartalmazza.

Gild VII ("fakultatív ragadozók"): a halfogyasztásra áttérő félben lévő ragadozó halakat, mint a 200 mm feletti gardát, a 41-100 mm-es fogassüllőt és a 41-120 mm-es balint tartalmazza.

Gild VIII ("obligát ragadozók"): a döntően halat fogyasztó 120 mm feletti balin, a 100 mm feletti fogassüllő és a 80 mm feletti kőszüllő csoportja.

Gild IX ("kisebb testű lágyvázú bevonatlató szervezeteket fogyasztók"): a 21-80 mm-es sügért és a 31-120 mm-es naphalat tartalmazza, amelyek közös tápláléka a növényzethez kötődő árvaszúnyog lárvák, a *Limnomysis benedeni*, valamint kisebb jelentőséggel az Amphipoda és Isopoda rákok.

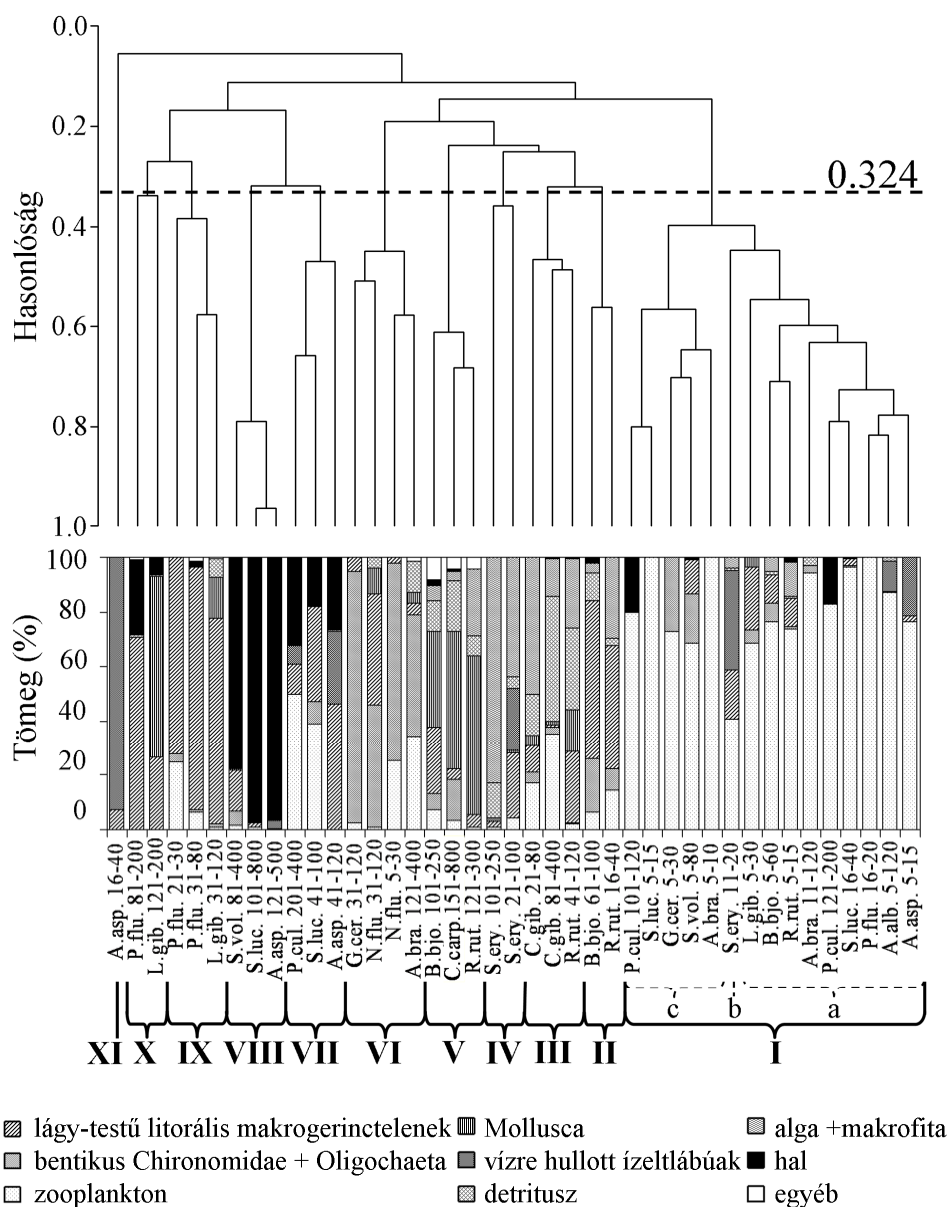
Gild X ("nagyobb testű lágyvázú bevonatlató szervezeteket fogyasztók"): a 80 mm feletti sügér és a 120 mm feletti naphal alkotja e csoportot, amelyek legfontosabb közös táplálékai a *Dikerogammarus* fajok.

Gild XI ("árvaszúnyog imágókat fogyasztók"): mindössze a 16-40 mm-es balin sorolódott e csoportba, amely jelentős árvaszúnyog imágó fogyasztásával tűnik ki a halközösségből. E gild léte időszakos, minden év május-júniusára korlátozódik.

A diszkriminancia elemzés alapján, az egyes táplálkozási gildek elkülönülésében leginkább szerepet játszó tápláléktípusok fontossági sorrendben a vándorkagyló, a kovaalgák, a detritusz, a hal, a *Dikerogammarus* spp., az üledéklakó árvaszúnyog lárvák, az árvaszúnyog bábok, a hínár, a *Limnomysis benedeni* és a vízre hulló rovarok voltak. Ez azt jelenti, hogy ezek azok a táplálékforrások, amelyek leginkább köthetők egy adott gildhez. Ugyanakkor, például a zooplankton, amely ugyan fő táplálékforrása a gild I-be tartozó halaknak, más gildekben is fontos kiegészítő táplálék, így elkülönítő ereje kisebb (SPECZIÁR és REZSU 2009). Ellenben, ha az egyes tápláléktípusok tényleges jelentőségét kívánjuk értékelni a halállomány egésze szempontjából, akkor természetesen a zooplankton jelentősége messze felülmúlja minden egyéb táplálékforrásét, hiszen ez az a táplálék, amelytől szinte minden halfaj léte függ, legalább ivadékkorban (a vizsgált fajok közül talán a folyami géb tekinthető kivételnek).

Felmerül a kérdés, hogy a fentebb vázolt táplálkozási gild struktúrába beleilleszthető-e a többi, e tekintetben eddig még nem vizsgált halfaj, avagy azok figyelembevételre újabb gildek kijelölését jelentené? A rendelkezésre álló tapasztalatok alapján feltételezhető, hogy a nem vizsgált fajok méretcsoportjainak jelentős része a fenti struktúrában illeszkedik. Mindemellett, a busa táplálkozásának egyedisége miatt egy, a fenti 11 gildtől elkülönülő, planktonikus algák fogyasztásán alapuló gild (gild XII) is kijelölhető, amelyben jelentős szerepe van a kiegészítő zooplankton tápláléknak is. A Balaton halközösségének táplálékbázis felosztására vonatkozó minél teljesebb kép megalkotásához azonban még további vizsgálatok szükségesek.

A szakirodalomban nagyon elterjedt, hogy az egyes halfajokat, jellemzően méretüktől függetlenül, általános "értvényű" táplálkozási gildekbe sorolják be. A leggyakoribb ilyen gildek például a "benthivor", "insectivore", "planktivore", "herbivore". Mint az eredmények alapján is nyilvánvaló, ilyen, a méret és élőhely függő folyamatokat figyelmen kívül hagyó besorolások nagyon félrevezetők lehetnek, így azok alkalmazása esetén különös körültekintés indokolt.



56. ábra

15 halfaj táplálkozási gildekbe rendeződése a Balatonban, a JAKSIĆ és MEDEL (1990) által kidolgozott objektív klaszterelemzés (UPGMA, százalékos hasonlósági index) alapján (SPECZIÁR és REZSU 2009 nyomán). A 0.324 értéknél nagyobb hasonlóság véletlenszerű előfordulásának esélye kisebb mint 5%, vagyis, az ennél nagyobb hasonlóság mellett képződő csoportok statisztikailag szignifikánsnak tekinthetők. Az egyes klasztergyökekhez tartozó táplálék összetételt külön jeleztük. Az elkülönített gildeket romai számok jelzik.

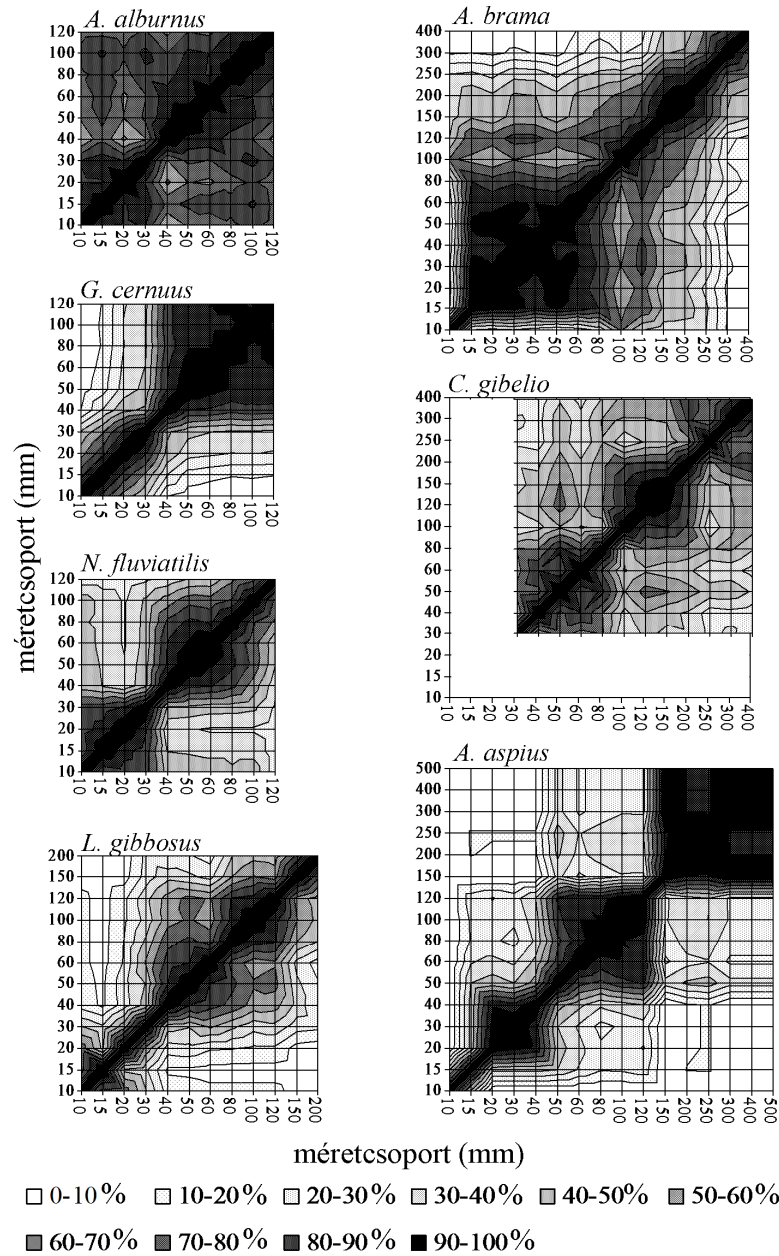
4.2. A fajon belüli táplálékmegosztás

A méretfüggő folyamatok lehetőséget biztosítanak a halak számára, hogy a táplálékbázis felosztása ne csak halfajok, hanem egy adott faj különböző méret-, illetve korcsoportjai között is megvalósulhasson (MUNOZ és OJEDA 1998, PIET et al. 1999, REZSU és SPECZIÁR 2006, WARD et al. 2006). Ennek elsősorban az állomány utánpótlását jelentő ivadék táplálkozási feltételeinek alakulása szempontjából van nagy jelentősége. Ha egy népesebb populációban az ivadék és a kifejlett egyedek tápláléka jelentősebb mértékben átfed, akkor az ivadék felnövéseének esélye erősen korlátozott mindaddig, amíg a felnőtt egyedek mennyisége nem csökken számottevően (PERSSON 1983b).

Az ontogenetikus táplálékváltások fajonként eltérő módon mennek végbe. Azon fajoknál, amelyeknél jelentősebb méretfüggő táplálékváltás nem figyelhető meg, lényegében az állomány minden egyede versenghet bármely társával. Ezt láthatjuk a Balatonban a kűsznél (57. ábra). Ezzel szemben, nagyon határozott váltás(ok) jellemzi(k) például a vágódurbincs, a folyami géb, a fogassüllő vagy a balin táplálkozását. E fajoknál a váltások ideje (testméret) jól behatárolt, míg a váltások által elkülönített életszakaszokon belül a táplálék alig változik (57. és 58. ábrák). A táplálékmentnek egy további jellemző típusa, amikor éles váltások helyett, a növekedéssel gyorsabban, vagy lassabban, de folyamatosan változik a táplálék összetétele. Ilyenkor csak nagyon szűk mérettartományokon belül figyelhető meg táplálékátfedés az egyes halak között. Ez figyelhető meg például a bodorkánál és a karika keszegnél (58. ábra). A többi halfajnál általában összetettebb a kép. A kőszüllőnél például a halfogyasztásra történő áttérésig a táplálék lassan változik, a halfogyasztás elérésével élesebb a váltás, majd ezt követően már alig tapasztalható változás e téren (58. ábra).

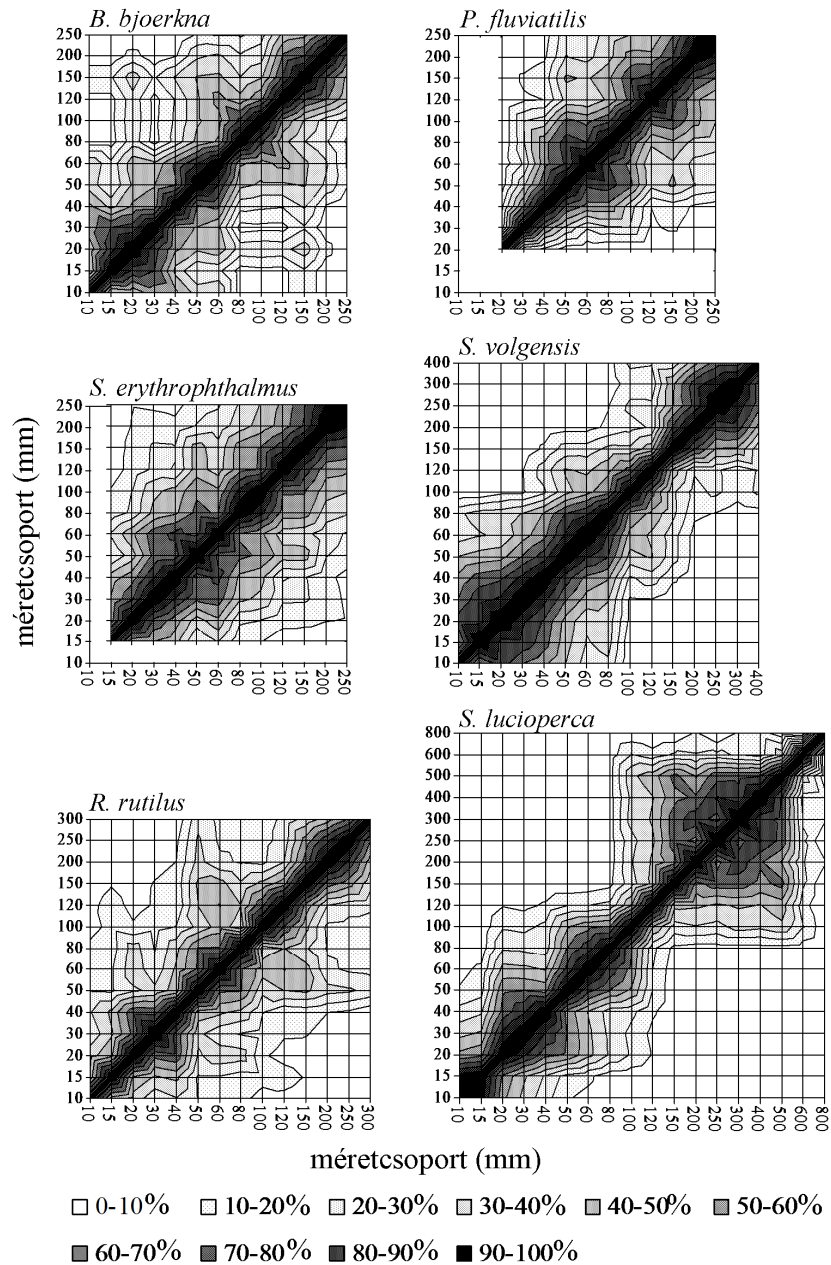
A Balatonban a táplálékváltás terén komoly nehézségei vannak a dévérkeszegnek. Az árvaszúnyog lárváinak biomassza csekély átlagos sűrűsége és erősen ingadozó mennyisége azt eredményezi, hogy a dévérkeszeg szokatlanul idős korig kénytelen jelentős mértékben a zooplanktonra, mint táplálékforrásra támaszkodni (részletesebben lásd még a 3.8. fejezetben). Ennek következménye, a gyenge növekedés (26. ábra) és a viszonylag erős táplálékátfedés az ivarérett és ivadék korcsoportok között (57. ábra), illetve a más halfajokkal szembeni versenyhelyzet kialakulásának magas esélye.

Nem szabad ugyanakkor megfeledkezni arról, hogy egy adott időpillanatban az azonos méretű fajtársak tápláléka is különbözhet az alkalmi, gilden belüli, táplálékváltások és időszakos specializációk folytán (bővebben lásd SPECZIÁR 1999a).



57. ábra

Példák az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások fajon belüli táplálékfelosztásra (százalékos táplálék átfedési index; KREBS 1989) gyakorolt hatására. Az ezüstkárász 20 mm alatti egyedeit nem vizsgáltuk.



58. ábra

Példák az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások fajon belüli táplálékfelosztásra (százalékos táplálék átfedési index; KREBS 1989) gyakorolt hatására. 10 mm alatti vörösszárnyú keszeget és 15 mm alatti sügeret nem vizsgáltunk.

4.3. A halfajok egymásközi táplálkozási kapcsolatrendszere

Az egyes halfajok növekedésük során tehát több táplálkozási gildben is megfordulnak (59. ábra). Mindez egyben azzal is együtt jár, hogy a hal életének lesznek olyan kritikus szakaszai, amikor az adott hal nálánál sokkal specializáltabb vetélytársakkal is szembe találja magát a táplálékért vívott versenyharcban. Hiszen, a hal morfológiai adottságai határt szabnak alkalmazkodási képességének, így az nem lehet egyformán sikeres a táplálékért folyó versengésben egyedfejlődésének minden szakaszában (WERNER és GILLIAM 1984, OLSON et al. 1995, HJELM et al. 2000). Minél többször kell táplálékbázist váltania egy halfajnak, annál több tényező befolyásolja fejlődését, illetve annál nagyobb az esélye arra, hogy növekedése során valamikor kedvezőtlen körülményekkel találhatja szembe magát. Erre a fejlődés korai szakaszában legnagyobb az esély, hiszen a halak adottságai rendszerint az életük nagyobbik részét lefedő "felnőtt" kor feladataihoz alkalmazkodtak (WERNER és GILLIAM 1984, PERSSON 1988). Ugyanakkor, ha a soron következő táplálékváltás nem jön időben létre - például, mert a konkurencia viszonyok nem teszik lehetővé a megfelelő ütemű fejlődést -, akkor a hal növekedése megtorpan és mortalitása megnőhet. A táplálékváltásra ítélt halak számára a táplálékváltás időszaka tehát egyedfejlődésük igen kritikus szakasza (JUANES 1994, HOUDE 1997, MITTELBACH és PERSSON 1998). A fajok közötti táplálék megosztás méretfüggését illetően a 60. ábra mutat be néhány balatoni példát.

A fogassüllő például a táplálkozás terén viszonylag csekély plaszticitásra képes, így számára az időben történő táplálékváltás létkérdés. A tapasztalatok szerint, a fogassüllőnek legkésőbb 8-10 cm-es korában fel kell hagynia a zooplankton fogyasztással és legkésőbb 12-15 cm-es méretnél át kell állnia a halfogyasztásra, aminek elérésére legfeljebb másfél év áll rendelkezésére (POPOVA és SYTINA 1977, WILLEMSSEN 1977, BUIJSE és HOUTHUIJZEN 1992, VAN DENSEN et al. 1996). Mindennek komoly szerepe van a halak közötti kölcsönhatás alakulása szempontjából is. A balatoni fogassüllőnél a legkritikusabb szakasz a fejlődés első két éve, amikor a megfelelő méretű táplálék hiánya miatt megrekedhet a plankton és makrogerinctelen szervezeteket fogyasztó életszakaszokban, ahol ráadásul vetélytársai a későbbi táplálékát képező kűsz, vágódurbincs, dévérkeszeg és garda is (56 és 60b ábra) (lásd még: SPECZIÁR 2007). E jól ismert jelenség ("juvenile competitive bottleneck effect") lehetőséget nyújt a "felnőtt kori" prédának arra, hogy ragadozóját versengés útján visszaszorítsa (PERSSON és GREENBERG 1990, OLSON et al. 1995, BYSTRÖM et al. 1998). Ugyanakkor, ezzel ellentétes folyamat, hogy a kifejlett ragadozó táplálkozásával végső soron saját ivadékának vetélytársait is csökkenti (PERSSON 1988). Mindemellett, a fogassüllő és legközelebbi rokona a kőszüllő egymás közti táplálékbázis megosztása jó, erősebb átfedés a táplálékban fejlődésüknek csak rövid időszakazaiban figyelhető meg (60a ábra).

Nem ragadozó fajok esetében is találhatunk példákat asszimétrikus táplálékátfedési mintázatokra. Így, a Balatonban részben azonos élőhelyen élő dévérkeszeg és a karika keszeg között fennálló táplálékátfedés a dévérkeszeg teljes mérettartományát jelentősen érinti, szemben a karika keszeggel, amelynél ez csak a 12 cm-nél kisebb példányokra (első két korcsoport) terjed ki (60d ábra). A dévérkeszeg szintén lényegében egész életében hasonló táplálékot fogyaszt, mint

a 20-25 cm-es ezüstkárársz. Más méretcsoportba tartozó ezüstkárárszok tápláléka ugyanakkor szinte teljesen eltér a dévérkeszeg táplálékától (60e ábra).

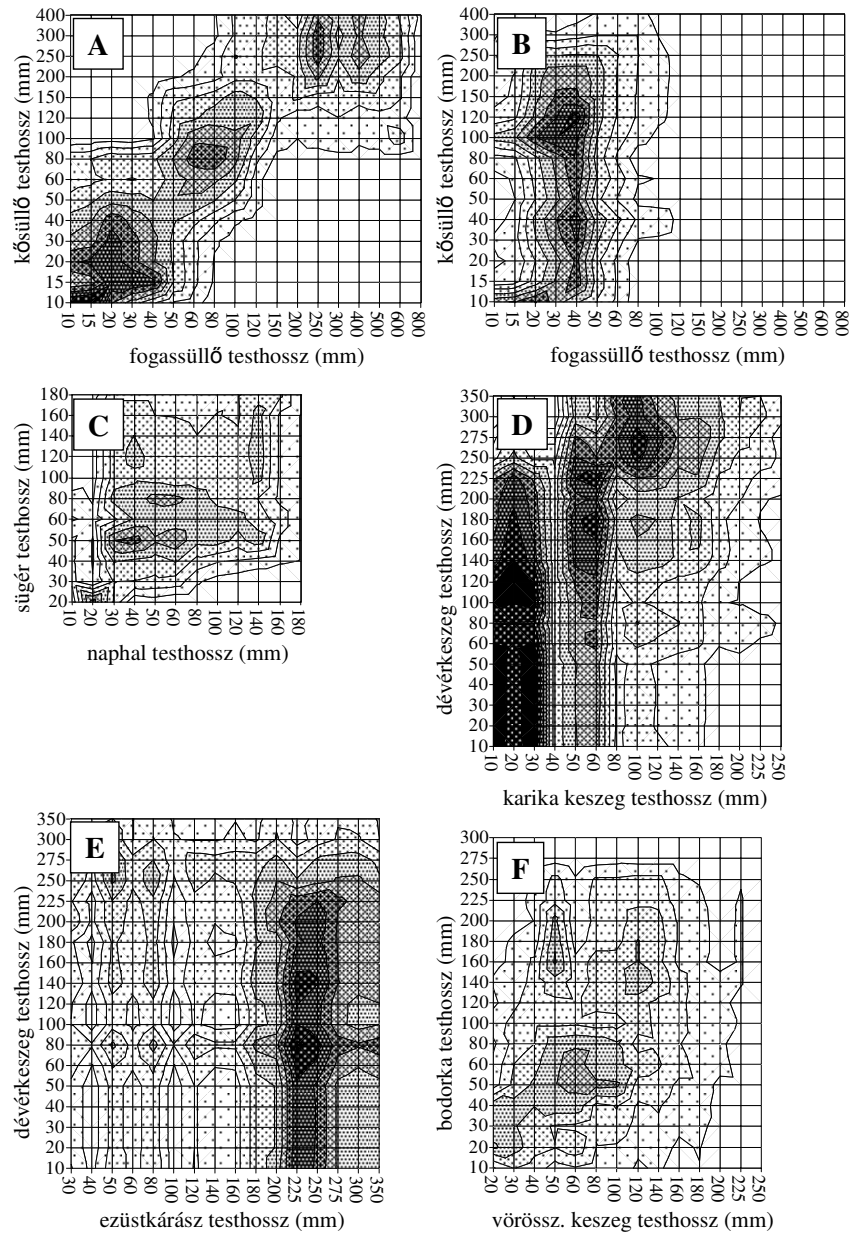
A fajok közötti konkurenciát sok halfaj képes táplálkozási rugalmasságát kihasználva enyhíteni. E tekintetben a bodorka az egyik legsikeresebb halfaj (SPECZIÁR 1999a, BERGMAN és GREENBERG 1994). Vannak azonban a ragadozó halfajok között is rugalmasabb táplálkozási stratégiával rendelkezők - például a sügér, vagy a kőszüllő - amelyeknél az ontogenetikus táplálékváltások időzítése változhat, illetve e fajok a növekedésük lassításával is jobban képesek alkalmazkodni a kedvezőtlen táplálkozási körülményekhez (BERGMAN és GREENBERG 1994, HJELM et al. 2000, SPECZIÁR és BÍRÓ 2003).

A táplálkozási gildék között általában csekély a táplálékátfedés, jelentősebb versengés főként az egy adott gildbe tartozó halak között várható. Ugyanakkor, e tekintetben egyedi a gild I tagjainak helyzete. E gildbe, a jellemzően zooplankton fogyasztó halfajok mellett (kűsz, valamint részben a garda és a dévérkeszeg), szinte majd minden halfaj legalább ivadékkorban érintett. Mindemellett, a gild fő táplálék forrását, a zooplankton, más gildekben tartozó halfajok is fogyasztják kiegészítő táplálékként. Ezek közül kiemelendők a gild VI-ba tartozó nagyobb dévérkeszegek, a gild VII-be tartozó gardák, a gild III-ba tartozó ezüstkárárszok, és nem utolsósorban, a tóban jelentős állománnyal rendelkező busák. A gild I-be tartozó halak, kiemelten a halivadék számára, a táplálkozási versengés veszélyeit tovább növeli, hogy szemben néhány más gild tagjaival (vö. pl. a gild V-be tartozó felnőtt bodorkával; SPECZIÁR 1999a), számukra táplálkozási alternatíva nem áll fenn (már a felvehető táplálék mérete is erősen limitált). Az ivadékok egymás közötti táplálkozási kapcsolatai, a táplálkozási szokásaik fejlődésük során mutatott gyors változásai miatt, azonban nem értékelhetők pusztán átlagos táplálék összetételük alapján. Az ivadékkorban ugyanis kiemelt szerepe van az időrendiségnek, miszerint az egyes halfajok ivadécai időben eltolódva fejlődnek, vagyis még ha hasonló táplálékot is fogyasztanak, akkor is ez irányú igényük más időintervallumra eshet, illetve, ivadékkorban talán még élesebb az élőhelyi szétválás bizonyos halfajok között, mint "felnőtt" korban.

	kor (év)								
	0	1	2	3	4	5	6	7	8 és felette
<i>Rutilus rutilus</i>	I	II	III			V			
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	I				IV				
<i>Aspius aspius</i>	I	XI	VII			VIII			
<i>Alburnus alburnus</i>					I				
<i>Blicca bjoerkna</i>	I		II			V			
<i>Abramis brama</i>			I				VI		
<i>Pelecus cultratus</i>			I				VII		
<i>Carassius gibelio</i>	?				III				
<i>Cyprinus carpio</i>	? ? ? ? ? ?				V				
<i>Lepomis gibbosus</i>	I				IX			X	
<i>Perca fluviatilis</i>	I	IX				X			
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	I				VI				
<i>Sander lucioperca</i>	I	VII				VIII			
<i>Sander volgensis</i>		I				VIII			
<i>Neogobius fluviatilis</i>					VI				

59. ábra

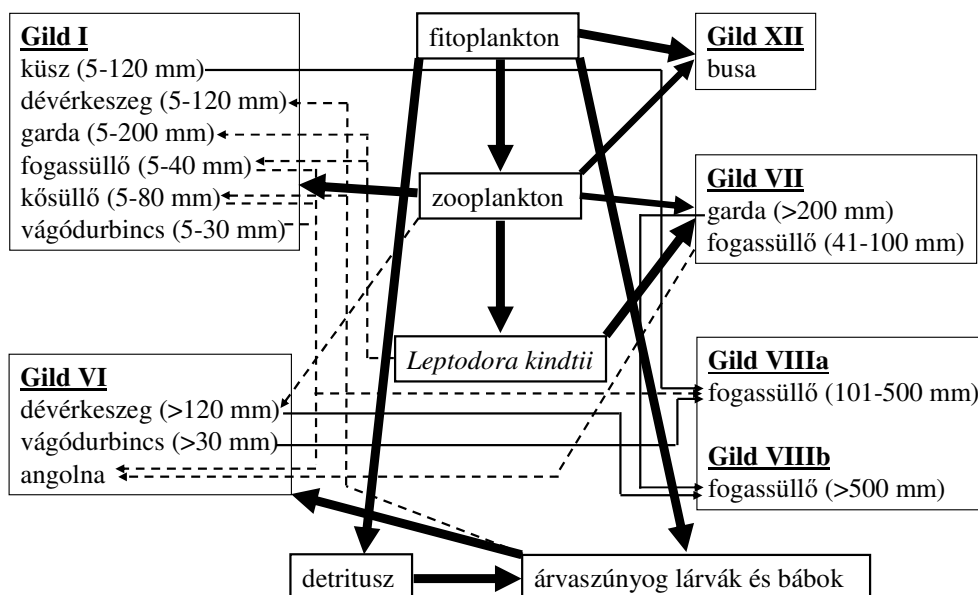
15 halfaj táplálkozási gild tagságának változása a korról. I. - zooplankton fogyasztók; II. - az I-III és I-V közötti átmenetet mutató csoport; III - detritusz és kovaalga fogyasztók; IV - makrofita és bevonatképző fonalas algákat fogyasztók; V - puhatestűeket fogyasztók; VI - üledéklakó árvasszúnyog lárvákat fogyasztók; VII - fakultatív ragadozók; VIII - obligát ragadozók; IX - "kisebb testű" lágyvázú bevonatlakó szervezeteket fogyasztók; X - nagyobb testű lágyvázú bevonatlakó szervezeteket, elsősorban *Dikero gammarus*-t fogyasztók; XI - árvasszúnyog imágókat fogyasztók. ? - nem vizsgált korcsoportok.



60. ábra

Példák az egyedfejlődés során fellépő táplálékváltások fajok közötti táplálékfelosztásra (százalékos táplálék átfedés) gyakorolt hatására. A – fogassüllő/kőüllő; B – fogassüllő/dévérkeszeg; C – süger/naphal; D – dévérkeszeg/karika keszeg; E – dévérkeszeg/ezüstkárász; F – bodorka/vörösszárnyú keszeg. Jelmagyarázatot lásd az 57. ábránál.

A méretfüggő folyamatokra vonatkozó újabb ismeretek birtokában át kell értékelni a Balaton anyagforgalmi kapcsolatrendszerének halakat érintő részét is (lásd BÍRÓ 1997, 2006). Egy ilyen modell a nyíltvízi kapcsolatrendszer esetében viszonylag könnyen felvázolható (61. ábra). Ugyanakkor, a parti sávra jellemző kapcsolatrendszer sokkal összetettebb és dinamikusabb annál, semhogy a jelenlegi ismereteink alapján azok megbízhatóan leírhatóak lennének. E téren további ismeretek megszerzése szükséges.



61. ábra

A nyíltvízi halközösség egyszerűsített anyagforgalmi kapcsolatrendszere a méretfüggő folyamatok figyelembe vételével. A gild VIII-ba tartozó, 100 mm-nél nagyobb fogassüllők, a faj táplálkozására vonatkozó részletesebb ismeretek (lásd 41. ábra) alapján lett kettéválasztva, 500 mm-nél kisebb és nagyobb méretcsoportokra. A vastag nyíllak a táplálékbázis és a halak táplálkozási gildjei közti anyagáramlás fő irányait; a vékony folytonos nyíllak a ragadozásra már áttért fogassüllők fő táplálék felvételét; míg a vékony szaggatott nyíllak az egyes halcsoportok legfontosabb kiegészítő táplálék felvételét jelzik.

5. A haltelepítések hatása

A horgászat során kifogott halállományrész csak részben képes természetes módon megújulni, így az elvárásoknak megfelelő halállomány fenntartása jelentős haltelepítéseket igényel. Az egyes halfajok állományának terheltsége nagyon változó, amit a halászat háttérbe szorulásával napjainkban már döntően a horgászati szokások befolyásolnak. Ugyanakkor, nagyon eltérő a különböző halfajok szaporodási sikere (lehetősége) is a Balatonban. Elsősorban a

parti sávban, vagy régebben a befolyókban ívó halfajok szaporodási feltételei sérültek az ember környezetbe történő beavatkozásainak, a partszabályozásoknak, a befolyó vizek elapasztásának és szabályozásának, valamint a tóhoz kapcsolódó vizes élőhelyek leválasztásának következtében (TÖLG 1961).

A természetes vízi haltelepítéseknek alapvetően három célja lehet:

1. A horgászat által terhelt őshonos halfajok állományainak utánpótlása, növelése.
2. Veszélyeztetett őshonos halfajok állományainak fenntartása és visszatelepítése.
3. Halászati, közvetlen gazdasági célú haltelepítések, ideértve az idegenhonos fajok telepítését is.

Szerencsére idegenhonos halfajokat a Balatonba tervszerűen már nem telepítenek. Igaz, ilyen halfajok „véletlenül” még manapság is jelentős mennyiségben jutnak a tóba a halastavakból. Ugyanakkor, a természetvédelmi szempontokat teljesen figyelmen kívül hagyó, a halállományban és a tó ökoszisztémájában bekövetkező változásokkal nem számoló egykori telepítések hatását ma is nyögi a tó és halállománya. Az elmúlt évszázad során mintegy 22 (a pontos számot nem biztos, hogy ismerjük) idegenhonos halfaj került behurcolásra a Balatonban és vízgyűjtőjére (BÍRÓ 1997, ERŐS et al. 2008a, BÍRÓ et al. 2009). Ezek közül a tó élővilágában minden bizonnyal az angolna és a busa okozták a legnagyobb károkat. Ugyanakkor, a várt tartós gazdasági hasznot egyetlen idegenhonos halfaj telepítése sem hozta meg. Sőt, őshonos halfajok tűntek el a tóból, gazdasági szempontból is fontos őshonos halfajok állományai sérültek, míg az angolna és busa tetemei a mai napokig jelentős károkat okoznak a turizmusban, de jelentős forrásokat emészt fel e fajok állományainak visszaszorítása is. Mindezen problémák igazolják, hogy milyen fontos a haltelepítések várható hatását és végrehajtásának célszerű módját előzetesen és folyamatában is alaposan megvizsgálni.

Arra vonatkozóan, hogy a Balatonba ma mely halfajok telepítése szükséges, illetve megengedhető, szerencsére a kutatók, a természetvédők és a horgászturizmusban érdekeltek között is viszonylag nagy egyetértés alakult ki (9. táblázat). Talán eddig még csak egyes, az elmúlt évtizedekben a tóból kiszorult őshonos halfajok (pl. aranykárász, menyhal) visszatelepítésének gondolata nem nyert kellően nagy nyilvánosságot.

A horgászat fő hala a ponty, amely a Balatonban csak nagyon csekély természetes szaporulattal rendelkezik (SPECZIÁR 2001b), így állományának nagysága alapvetően a telepítésektől függ. A pontytelepítések döntően 200-600 g-os kétnyaras, kisebb részt 800-1500 g-os háromnyaras halakkal, nagyobb részt ősszel, kisebb részt tavasszal történik. A halgazdálkodási tervben előírt telepítendő mennyiség 2002-ig 250 tonna volt, amely 2003-tól 300 tonnára, majd 2004-től 350 tonnára emelkedett.

A balatoni horgász kultúrában a fogassüllő szintén megkülönböztetett szereppel bír. A fogassüllő ívása a Balatonban még napjainkban is kimagaslóan jó, amelyet a természetes szaporulatból származó korai (1-4 cm-es) ivadék óriási mennyisége is jelez májusonként. Ugyanakkor, a nem kielégítő táplálkozási

feltételek és a magas kifalás (kannibalizmus, angolna, pontyfélék, stb.) miatt az ivadék túlélési esélye június közepétől már nagyon gyenge. Végeredményben, a természetes szaporulatból származó fogassüllő ivadék első éves túlélése alig 0.01-0.10%, amelyet még a második év során is további jelentős pusztulás követ (SPECZIÁR 2002c, 2004a, 2006). A fogassüllő állomány szinten tartását a Balaton halászati kezelője így fészkek kihelyezésekkel, évi 1-1.5 millió előnevelt és 12300-91700 darab egynyaras ivadék kihelyezésével igyekszik elősegíteni.

9. táblázat

Jelenleg a Balatonba telepíteni indokolt halfajok.

Horgászat érdekében	A természetes halfauna visszaállítása érdekében
ponty	compó
fogassüllő	aranykárász
balin	menyhal*
csuka	régi csík*

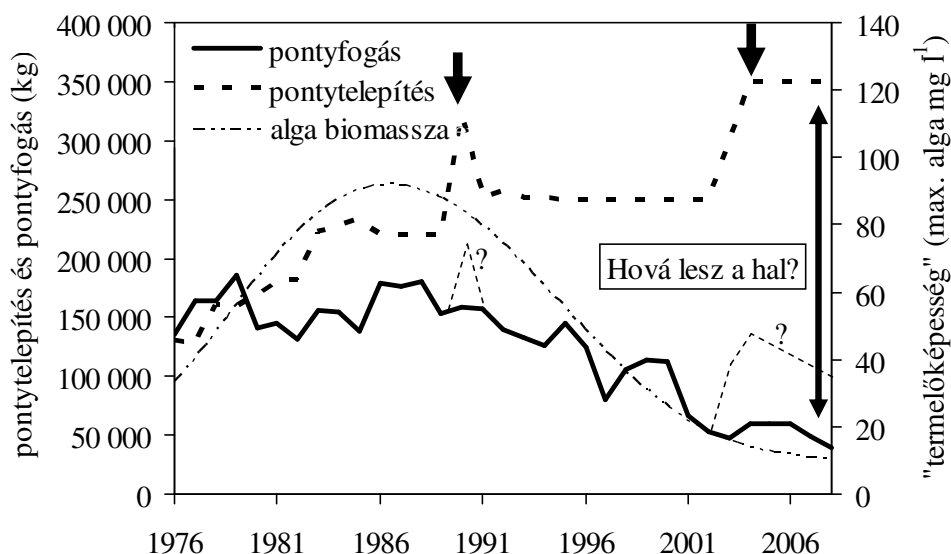
*Amennyiben az angolna állományának csökkenése eléri azt a szintet, ahol ennek sikeressége realitássá válhat.

A horgászati feltételek javítása érdekében rendszeresen telepítenek még évi 250 ezer darab előnevelt csukaivadékot. Az 1990-es évek közepétől folyik compóivadék kihelyezése (BODÓ és SPECZIÁR 2006), de történt már kísérlet balin telepítésére is, sőt a tóból mára kiszorult aranykárász visszatelepítésére is (MÜLLER 2009). A megfelelő tudományos háttér birtokában ma már olyan ritka halfajok, mint például az aranykárász és a régi csík nagyobb arányú telepítése is megoldható lenne (MÜLLER et al. 2007, DEMÉNY et al. 2009a, 2009b).

Tekintettel a tó méretére és a halállomány terheltségére, a Balatoni haltelepítések igen nagy mennyiségű hal kihelyezését jelentik, amelynek így a költsége is tetemes. Természetesen, ha egy halfaj állományának fejlesztését szorgalmazzuk, akkor fontos, hogy ismerjük a beavatkozások sikerességét. Tudni szeretnénk, hogy milyen a telepített halak megmaradása és növekedése a kihelyezés idejének és a kihelyezett halak méretének függvényében; a telepítések összességében milyen befolyással vannak az adott halfaj állományára és a horgászati eredményekre; arányban állnak-e telepítésre fordított források az elért haszonnal; illetve, hogy a telepítések határfoka javítható-e?

A fogási statisztikák elemzése számos halászott/horgászott vízterület esetében megfelelő lehetőséget nyújthat a telepítések hatásának értékeléséhez. Igen ám, de a balatoni fogási statisztikák és a telepítési adatok összevetése a ponty és a fogassüllő esetében az elmúlt évtizedet tekintve azt mutatják, hogy jelentősen növekvő telepítések ellenére a pontyfogás folyamatosan és jelentősen csökken, és így a kihelyezett mennyiségnek csak egyre kisebb része kerül visszafogásra (bejelentésre?). Ennél is komolyabb probléma, hogy a fogási statisztikákban például még a pontytelepítésekben időről-időre bekövetkezett ugrásszerű változások hatása sem érzékelhető hasonló arányban (pl. 1990-ben a telepítés +45%, ezt követően a fogás -1%; 2003- 2004-ben a telepítés összesen +40%, ezt követően a fogás +19%) (62. ábra). Összességében tehát a telepítések a fogási adatok között semmiféle (magyarázható) összefüggés nem mutatkozik,

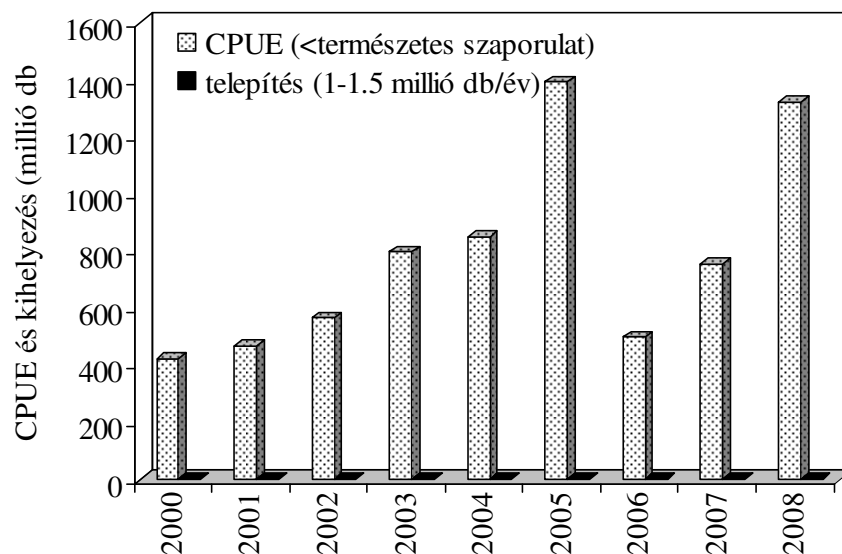
illetve, felmerül a gyanú e statisztikák megbízhatóságát illetően. Így tehát kérdéseink megválaszolásához más vizsgálati módszert kell választanunk.



62. ábra

A balatoni ponty telepítések és a ponty fogások alakulása a Balatonban. Jelenleg a kihelyezett ponty mennyiségének alig egy hetede jelenik csak meg a horgászati fogási statisztikákban. Ugyanakkor, még az egyik évről a másikra évre (pl. 1990-ben, 2003-ban és 2004-ben) jelentősen megemelt telepítések hatása sem érhető arányosan tetten a fogási statisztikákban (lásd nyilak; a fogások elvárt alakulását a megnövelt telepítésekre a kérdőjellel jelzett szaggatott görbék jelzik). Megállapítható, hogy a pontyra vonatkozó statisztikák valamelyike, vagy mindegyike csekély megbízhatóságú. Az ábrán a tó termelőképességét jelző, feltüntetésre került még a planktonikus algák mennyiségének trendje (ISTVÁNOVICS et al. 2007 alapján).

Természetesen adódik a lehetőség, hogy az egyes halfajok állományait közvetlen módon vizsgáljuk meg, ezáltal biztosítva a telepítések tervezéséhez és értékeléséhez szükséges információkat. Ilyen kutatásokat az MTA BLKI is végez és számos igen fontos olyan eredményt sikerült már elérni, amely a halgazdálkodás gyakorlatában közvetlen módon is hasznosítható (lenne). Így például, részletesen tanulmányoztuk a fogassüllő természetes szaporulatát, amely kutatások alapján egyértelművé vált, hogy a Balatonba előnevelt ivadék telepítése (legalábbis jelenleg) teljességgel értelmetlen (63. ábra) (SPECZIÁR 2004a, 2006). Ugyanakkor, az ilyen jellegű kutatások nagy anyagi és munkaerő ráfordítást igényelnek, illetve egyes ritkább halfajokat (pl. csuka, harcsa) érintő kérdéseknél a túlzott mintavételi igény miatt gyakorlatilag megvalósíthatatlanok.



63. ábra

Május közepén a tóban lévő természetes szaporulat mennyiségére adott alsó becslés (szánkós ivadékháló CPUE; lásd még 46. ábra) és a telepített előnevelt ivadék mennyiségének viszonya.

Az eddig említett vizsgálati módszerek jó és költséghatékony alternatívája, kiegészítője a haljelölés. Egyedi haljelek alkalmazásával nem csak a jelölt halak megmaradása, hanem növekedésük, élőhely használatuk és vándorlásuk is nyomon követhető. Haljelölést a Balatonon először a 20. század elején végeztek, amikor a telepített pontyok egy részét az Unger Emil féle alumínium jellel jelölték meg. Később a halászok és a horgászok a jelek 9%-át küldték vissza jutalom ellenében (MAYER 1990). Az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet (MTA BLKI) és a BH Zrt. közötti együttműködés keretében 1996-ban kezdődtek meg az ilyen jellegű vizsgálatok (TÖLG et al. 1997b), amelyek 2003. óta rendszeressé is váltak. Számos alkalommal történtek ponty, fogassüllő, balin, compó és aranykárász jelölések (TÖLG et al. 1997b, BODÓ és SPECZIÁR 2006, SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, MÜLLER 2009, SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2009) (10. táblázat). Az alkalmazott Floy-Tag gyártmányú fonaljelek vége a halak hátúszó merevítő csontjai közé kerülnek rögzítésre jelölőpisztollyal. A jeleknek a halból kiálló, adathordozó része egy 1.9 mm átmérőjű és 37 mm hosszú, narancssárga vagy sárga színű műanyag csövecske, amelyen az MTA BLKI vagy a BH Zrt. postacíme és egy, az egyedi azonosítást biztosító sorszám van. A jelölt halak visszafogását és az ahhoz kapcsolódó adatok visszajelzését elsősorban a horgászoktól vártuk. A jelen összefoglaló a 2009. szeptember 30.-ig beérkezett adatokat öleli fel a fentebb hivatkozott közleményekre támaszkodva.

10. táblázat

Az 1998. és 2009. között végzett egyedi azonosítást biztosító haljelölések adatai (2009. szeptember 30.-i állapot szerint).

ponty	kihelyezés ideje	kihelyezés helye	N _{ki} (db)	W _{ki} (g) átl. (min.-max.)	N _{viszsa} (db)	N _{viszsa} /N _{ki} (%)	utolsó ismert visszafofogás	max. igazolt élettartam (nap)	"féléletidő" (nap)	lezárult igen/nem*
	2003.11.25	Siófok	500	267 (71-895)	4	0.8	2004.09.08	288	150	igen
	2004.05.28	Siófok	14	432 (297-714)	0	0.0	-			igen
	2004.07.23	Balatonföldvár	105	360 (230-656)	5	4.8	2005.05.20	301	49	igen
	2004.11.03	Balatonszemes	504	457 (101-1850)	48	9.5	2006.09.24	690	245	igen
	2006.04.19	Balatonszemes	500	458 (189-918)	67	13.4	2008.11.05	931	82	igen
	2006.07.28	Csopak	5	1070 (802-1385)	1	20.0	2007.09.12	411		igen
	2006.10.17	Keszthely	500	912 (529-1620)	142	28.4	2008.11.17	762	167	igen
	2008.03.14	Siófok	490	360 (127-1070)	71	14.5	2009.07.22			nem
	2008.03.17	Tihany	10	1298 (1020-2200)	4	40.0	2008.06.08			nem
	2008.12.05	Keszthely	300	487 (222-805)	8	2.7	2009.08.16			nem
	2009.03.13	Tihany	10	799 (550-1245)	2	20.0	2009.08.21			nem
	2009.03.19	Keszthely	290	482 (202-910)	19	6.6	2009.08.09			nem
fogassüllő	2004.03.31	Fonyód	500	208 (91-1365)	35	7.0	2008.11.19	1694	425	igen
	2004.11.25	Siófok	500	271 (120-830)	58	11.6	2009.05.03	1620	317	igen
	2005.11.16	Keszthely	500	128 (61-476)	10	2.0	2007.11.07	721	286	igen
	2006.12.06	Keszthely	500	169 (84-730)	23	4.6	2008.11.22			nem
	2008.03.27	Siófok	300	170 (81-434)	33	11.0	2009.08.08			nem
	2009.04.01	Fonyód	300	223 (74-468)	7	2.3	2009.08.20			nem
aranykárász	2008.11.04	Szigliget-Bederics	499	190 (95-273)	4	0.8	2009.08.21			nem
compó	1998.04.15	Tihany (Sajkod)	500	~50-150 g	15	3.0	2007.03.08	3249	584	igen
balin	1998.11.30	Balatonfüred	1000	kémnyaras**	7 ₊ 23**	>2.3%**	2008.11.09	3632	??	igen

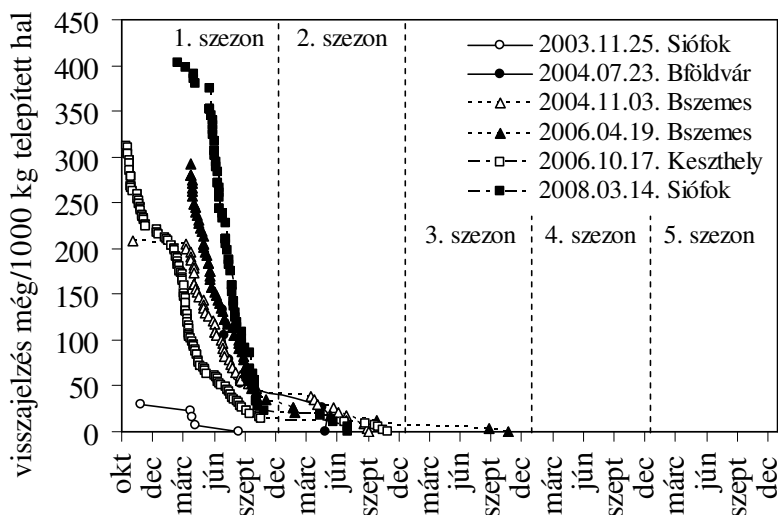
*További visszafogások várhatóak még.

**A kihelyezés és az 1998. és 2003. közötti visszafogások adatai nem állnak rendelkezésre.

5.1. A visszafogások időbeni dinamikája

5.1.1. A halak túlélése és az állományok terheltsége

A visszafogások időbeni dinamikája jól jelzi az állományok terheltségét. A ponty esetében a visszafogások átlagosan 90.9%-a a telepítést követő egy éven belülre esik. A második évre már csak a visszafogások 8.5%-a, míg a harmadikra mindössze 0.6%-a marad (lásd még 64. ábra). Ez az állomány rendkívül gyenge túlélését mutatja. Ennek feltehetően a legmeghatározóbb oka a magas horgászati terheltség. Így a telepítéseknek tulajdonképpen csak rövidtávú, éven belüli hatása van a horgászat sikerére. Alapvető tehát a telepítések folyamatosságának fenntartása.



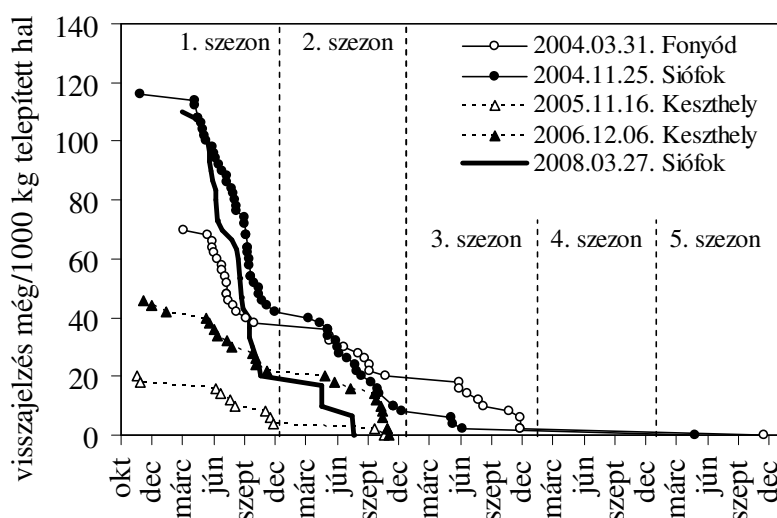
64. ábra

Az egyes ponty telepítések hatásának lecsengése a visszajelzések időbeni megoszlása alapján. Például, a 2003 őszén jelölt állományból visszajelzés alig volt; a 2006. őszi telepítés fogható állományrészét döntően már 2007 tavaszáig kifogták; míg a 2008. és 2006. tavaszi telepítések az első szezonban egyenletes fogást biztosítottak a horgászok számára. A telepítést követő második szezonban már egyik esetben sem volt lényegi visszafogás.

A visszafogások száma a fogassüllőnél szintén az első évben a legmagasabb, a teljes visszafogás 59.2%-a esik erre az időre. A második évre a visszafogások 27.2%, míg a harmadik évre 11.7%-a jut (lásd még 65. ábra). Ezek alapján, a telepített fogassüllő időbeni túlélése ugyan jobb, mint a pontyé, ám még így is alacsonynak tekinthető. A gyenge túlélést itt is elsősorban a magas horgászati terheltség határozhatja meg. A fogassüllő állomány jelenlegi kihasználtságára kapott becslés jóval magasabb, mint az 1960-as és 1970-es évek még intenzív halászata mellett megfigyelt szint, amely akkor 40-45%-os

kihasználtságot jelzett (BÍRÓ 1985). BÍRÓ (1991b) számításai alapján, a balatoni fogassüllő állomány 39%-os állomány kihasználtság esetén képes a maximális fogás értéket biztosítani, míg az állomány stabilitását veszélyeztető határérték 58.5%-os kihasználtságnál található. Nagyon fontos figyelmeztetés, hogy a haljelölésekből levonható becslések alapján jelenleg az állomány kihasználtsága éppen e veszélyes határértéknél van. A döntően a természetes szaporulatra utalt fogassüllő állomány terheltsége tovább tehát már nem fokozható! Vagyis, a fogassüllő állomány stabilitásának hosszabb távú biztosításához vagy a fogásokat kell csökkenteni, vagy a telepítéseket kell fokozni.

Összehasonlításképpen, a compó és a balin esetében a jelölt halak visszafogása a telepítést követő tíz(!) szezonon át tartott (BODÓ és SPECZIÁR 2006, SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007) (10. táblázat). Vagyis, e halak a telepítést követően igen jelentős kort érhetnek meg a Balatonba, amely elsősorban annak tudható be, hogy jóval kevesebben horgásznak rájuk. E fajoknál tehát kevésbé rendszeres, vagy kisebb mennyiséggel végrehajtott telepítések is biztosíthatják az állományok szinten tartását.



65. ábra

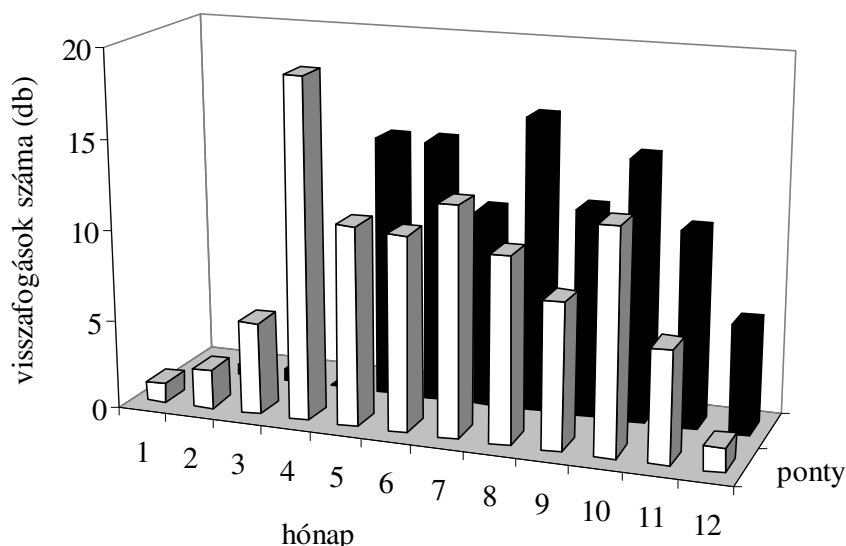
Az egyes fogassüllő telepítések hatásának lecsengése a visszajelzések időbeni megoszlása alapján. (A 2006. és 2008. évi telepítésekből még várhatóak visszafogások, így azok nem tekinthetők lezártak).

A telepített állományok túlélési esélyét jó jelzi a telepítéstől a visszafogásig eltelt idők mediánja, amelyet fél életidőnek is hívhatunk (10. táblázat). Ez a pontynál a már lezárt vizsgálatok esetében 49-245 nap, a fogassüllőnél 286-425 nap, míg a compó esetében 584 nap volt. Ennyi idő alatt fogták vissza a horgászok a kifogható állományrész felét az említett fajokból.

5.1.2. A horgászati terheltség szezonális alakulása

A legtöbb pontyfogás áprilisra esett, de a fogások száma magas szinten van októberig (66. ábra). Elsősorban a 2006/2007-es enyhe télnek köszönhetően, a téli hónapokra vonatkozóan is kaptunk visszajelzéseket. Mint azt a 64. ábra is mutatja, a 2006. októberi pontytelepítésnek a 2007. évi nyári szezonra már alig volt hatása. E halak döntő részét már 2006 októbere és 2007 áprilisa között kifogták. A többi vizsgált téli szezonban jelölt ponty fogásáról nincs tudomásunk.

A fogassüllő fogása a tilalmat követően májusban indul meg és decemberig tart (66. ábra). Az év első két, tilalommal még nem védett hónapjában, a (legális) fogassüllő fogások elenyészők.



66. ábra

A ponty és fogassüllő fogások éven belüli megoszlása (2003-2009).

5.2. A visszafogások térbeli megoszlása

5.2.1. A halak elterjedése a telepítést követően

A 2004. november 3.-án Balatonszemesnél kihelyezett pontyok visszafogása 2005 tavaszán kezdődött meg és a fogások gyakorlatilag a tó teljes partvonala mentén egyenletesen oszlottak el (67. ábra). A fogási adatok alapján, a halak szétterjedése még a télen, az első tavaszi fogások előtt megtörtént. A halak egyenletes eloszlását a khi-négyzet teszt is igazolta (11. táblázat). A 2003. és 2008. őszi jelölésekből nagyon kevés visszajelzést kaptunk, így e halak szétterjedését nem ismerjük. A 2006 októberében kihelyezett halak szétterjedése nagyon gyors volt. A telepítést követő első héten fogott hét példányból három a keszthelyi öbölben, míg négy Révfülöpnél(!) került horogra. Egy-másfél hónap

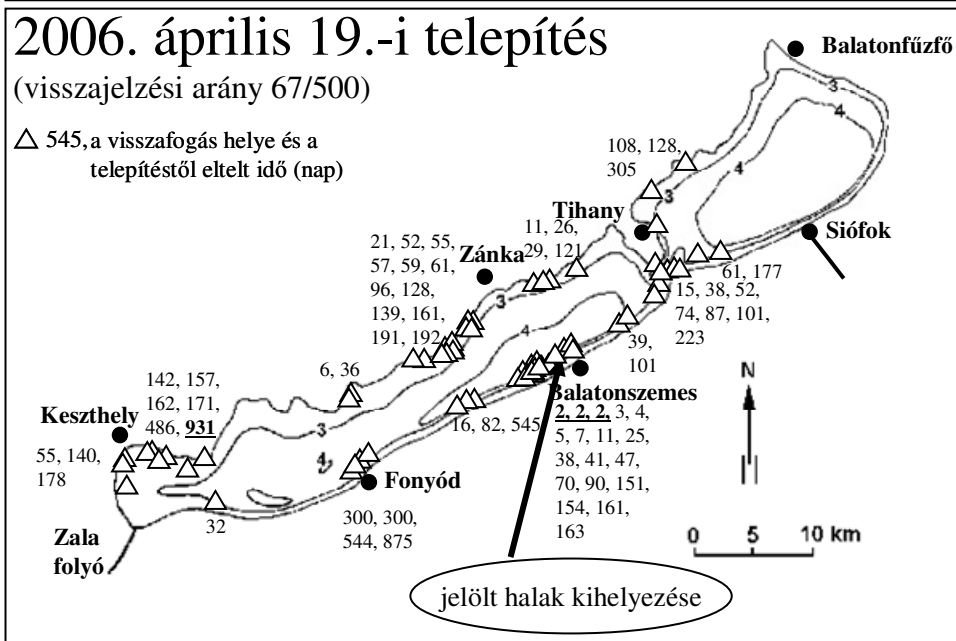
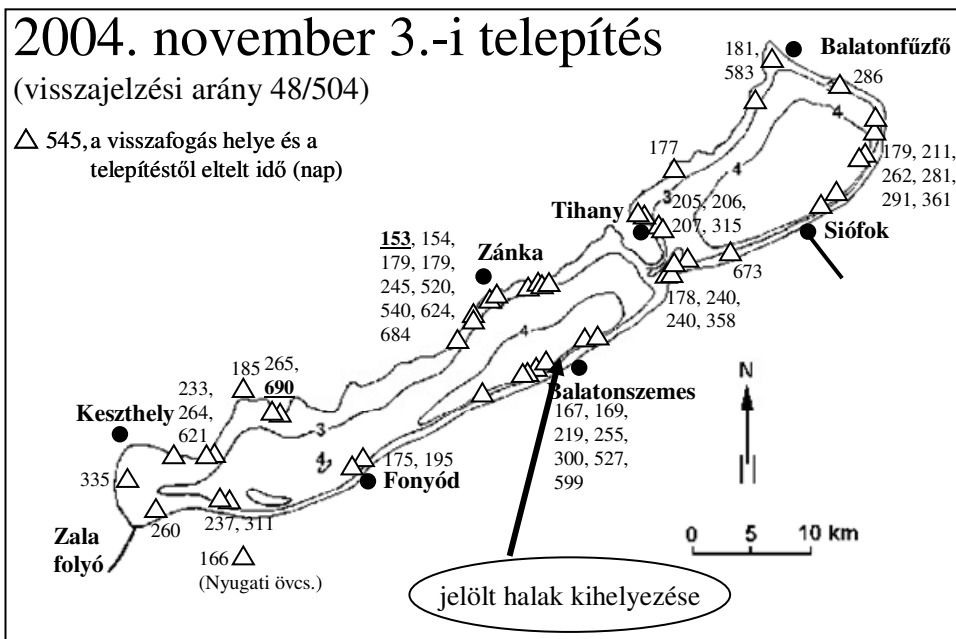
múlva a legtöbb halat már Balatonakali térségében fogták, míg februárban már a tihanyi szorosban. A leggyorsabban vándorló hal egy, a telepítést követő kilencedik napon Balatonakarattyán(!) kifogott ponty volt. Bár kétségtelenül a legtöbb halat végül is a telepítési hely közelében fogták vissza, az állomány elég jól szétterjedt a tó teljes területén. Ugyanakkor, statisztikai értelemben, az elsőként tárgyalt 2004. őszi telepítést leszámítva, a visszafogások tó medencénkénti megoszlása minden esetben eltért a véletlenszerű mintázattól (11. táblázat).

A tavasszal telepített pontyok szétterjedése jóval korlátozottabb volt. A 2006. április 19.-én Balatonszemesnél kihelyezett halak visszafogása már a telepítést követő második napon megkezdődött a kihelyezés helyének közelében. Az északi partról (Badacsonylábdí) az első visszajelzést hat nap múlva kaptuk. A Tihanyi szorosban 15 nap, míg Balatonmáriafürdőnél 32 nap elteltével fogtak először jelölt pontyot. A halak a telepítés után egy hónappal a tihanyi szorostól nyugatra eső területeken már egyenletesen oszlottak szét, míg attól keletre, a siófoki medencéből a második szезон végéig is csak öt visszajelzést kaptunk (67. ábra). A 2008 tavaszán Siófoknál kihelyezett pontyok hasonlóan korlátozott szétterjedést mutattak. Az azóta eltelt két szезon során a kifogott halaknak mindössze 10%-a jutott át a tihanyi szoroson. A siófoki medencén belül azonban az elterjedés gyors és egyenletes volt. Szintén gyenge szétterjedést mutattak a 2009 tavaszán Keszthelynél telepített pontyok, amelyek döntő része az első szезon folyamán a keszthelyi és a szigligeti medencéből került elő, és eddig egyetlen példányt fogtak Tihanynál, a telepítést követő 142. napon.

Az eredmények alapján, szokásos időjárási viszonyok mellett a késő őszi telepítésektől várható a legegyszerűsebben eloszló horgászati eredmény. Ugyanakkor, mivel nyárra már jelentősen csökken a tóból kifogható pontyok száma, javasolható, hogy a tavaszvégi-nyári időszakban is legyenek kisebb telepítések méretes halakkal az egyenletesebb fogási lehetőségek biztosítása érdekében. Mivel e telepítések hatása az azonnal meginduló visszafogások miatt csak szűkebb területeken jelentkezik, ezért a tavaszi és nyári telepítéseket több helyen, esetlegesen a kevésbé horgászott területeken érdemes végezni.

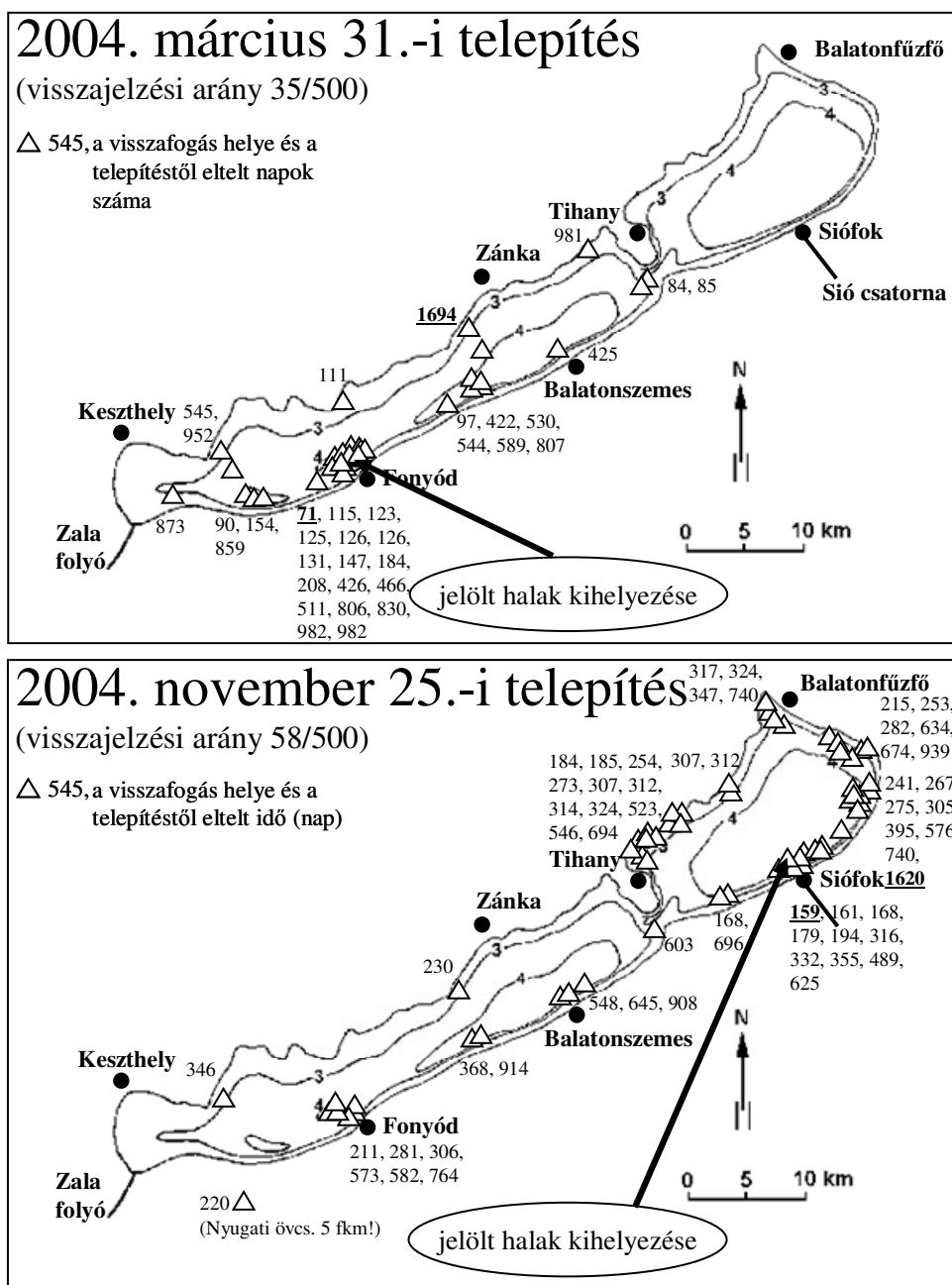
A 2004. március 31.-én Fonyódnál kihelyezett 500 fogassüllőből visszajelzést csak a tó Tihanytól nyugatra eső részéről érkezett (68. ábra). A telepítés helyétől legtávolabbról, Balatonföldváról (84. és 85. nap), illetve Balatonudvariból (981. nap) kaptunk visszajelzést. A halak visszafogása döntően a déli part mentén történt, míg az északi part mentén csak három példány került kifogásra. A szétvándorlás korlátozott voltát mutatja, az is, hogy az összes visszajelzés fele a fonyódi akadókról származott.

A 2004. november 25.-én Siófoknál kihelyezett 500 fogassüllőt főként a siófoki medencében fogták vissza, míg a visszafogott egyedek negyede a tó középső, illetve nyugati medencéjéből került elő. A legtávolabbra vándorolt egyed a Nyugati övcsatorna 5. folyamkilométerénél került elő a kihelyezéstől számított 220. napon. A Tihanyi félszigettől nyugatra eső területeken a visszafogás ez esetben is főként a déli part mentén következett be. A telepítés helyétől való nagy távolság ellenére a Fonyód közeli akadókon e csoportból is relatíve sok példány került elő. A siófoki medencében fogott példányok eloszlása viszont a medence teljes partvonal mentén egyenletes volt (68. ábra). Teljesen azonos eredményeket kaptunk a 2008 tavaszán végzett siófoki telepítések során is.



67. ábra

A 2004 őszi (felül) és 2006 tavaszi (alul) ponty telepítések során kihelyezett jelölt halak visszafogási helyei (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009 nyomán, kiegészítve).



68. ábra

A 2004 tavaszi (felül) és 2004 őszi (alul) fogassüllő telepítések során kihelyezett jelölt halak visszafogási helyei (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009 nyomán, kiegészítve).

11. táblázat

Khi-négyzet próba eredménye a halak tó medencénkénti eloszlására vonatkozóan. Az egyenletes eloszlást reprezentáló várt fogási arányok az összes visszajelzés és az egyes medencék területének függvényében lettek meghatározva. Az egyenletestől szignifikánsan eltérő eloszlást aláhúzás jelzi.

telepítés ideje	helye	keszthelyi medence		szigligeti medence		szemesi medence		siófoki medence		χ^2	P
		fogás	elvárt	fogás	elvárt	fogás	elvárt	fogás	elvárt		
ponty											
2004.11.03	Balatonszemes	3	4	10	8	18	16	17	19	1.1	0.783
2006.04.19	Balatonszemes	8	6	6	12	43	23	10	27	31.6	<u><0.001</u>
2006.10.17	Keszthely	40	12	29	24	36	49	37	57	74.2	<u><0.001</u>
2008.03.14	Siófok	2	6	0	12	5	24	64	28	75	<u><0.001</u>
fogassüllő											
2004.03.31	Fonyód	1	3	22	6	12	12	0	14	57.7	<u><0.001</u>
2004.11.25	Siófok	0	5	8	10	6	20	44	23	33.7	<u><0.001</u>
2005.11.16	Keszthely	4	1	4	2	2	3	0	4	19.1	<u><0.001</u>
2006.12.06	Keszthely	7	2	8	4	8	8	0	9	26.1	<u><0.001</u>
2008.03.27	Siófok	0	3	1	6	7	11	25	13	18.9	<u><0.001</u>

A 2005. november 16.-án Keszthelynél végzett fogassüllő telepítésből csak a Tihanytól nyugatra eső tórészről származott visszajelzés. Kicsit több visszajelzés mellett, de teljesen azonos eredményt mutatott a 2006. őszi keszthelyi telepítés is.

Különösen erős élőhelyi kötődés mutatkozott a compónál, amely a telepítést követően több év elteltével is alig mutatott jelentősebb elvándorlást a kihelyezési helyről (BODÓ és SPECZIÁR 2006).

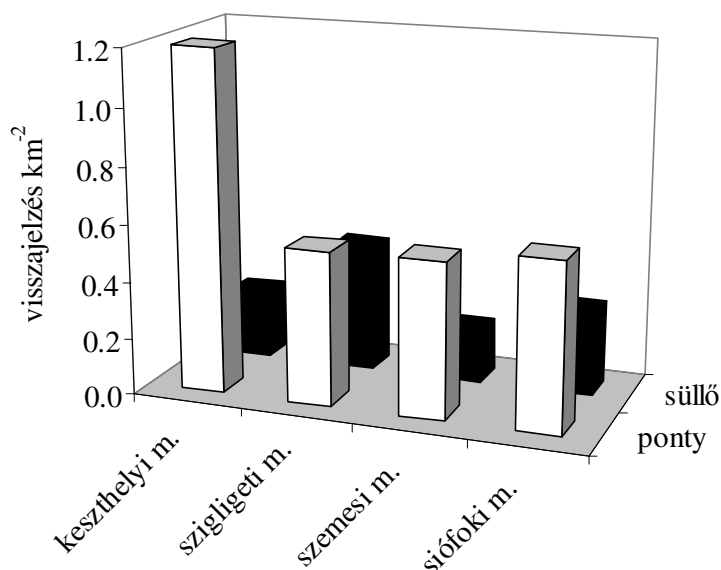
Összegezve, a fogassüllő vándorlása lassabbnak és korlátozottabbnak tűnik a pontyhoz képest. A Fonyódnál és Keszthelynél végzett telepítésekben a Tihanyi szorostól keletre ez idáig még egyetlen példány sem került elő. Ugyanakkor, a Siófoknál telepítettek közül is csak viszonylag kevés, a halak negyede, vándorolt át a Tihanyi szoroson.

5.2.2. A fogások területi megoszlása

A ponty és a fogassüllő visszafogási gyakorisága ellentétesen változott a tó keresztmetszetét tekintve. Pontyból többet fogtak vissza az északi part mentén (59.3%), mint a déli part mentén (40.7%) (khi-négyzet próba, $P < 0.001$). Ezen eredmények nagyon jól egybeesnek a ponty eloszlására vonatkozó közvetlen kutatási felmérések eredményeivel (3. ábra). Fogassüllőből ellenben a déli part közelében (értsd, a déli partról kihajózó horgászok zsákmánya; 61.4%) esett több zsákmányul (khi-négyzet próba, $P = 0.005$). Mindkét faj esetében kerültek elő példányok a nagyobb befolyókból is, elsősorban a Nyugati övcsatornából.

A tó hossz tengelye mentén szintén jelentős eltérések figyelhetők meg a fogási esélyt illetően. A relatív, területarányos, fogási adatokat illetően pontyból a keszthelyi, míg fogassüllőből a szigligeti medencében (ennek határát Fonyód keleti oldalán meghúzva) került a legtöbb horogra (69. ábra, 11. táblázat). E fogási eredmények szintén nagyon jó párhuzamot mutatnak e fajok állományainak tényleges eloszlásával a tavon belül. Annak tesztelésére, hogy a fogások

megoszlásában milyen része lehetett a halak élőhelyi preferenciájának és a horgászati aktivitás eltéréseinek, e vizsgálat adatai azonban nem adtak lehetőséget. A halállomány eloszlására vonatkozóan a 2.2. fejezetben találhatóak adatok.



69. ábra.

A ponty és fogássüllő fogások sűrűsége a tó négy medencéjében.

5.3. A visszafogási arány és a kihelyezési tömeg kapcsolata

A visszafogott halak kihelyezéskori átlag tömege minden esetben nagyobb volt, mint a teljes kihelyezett állomány átlagtömege. E különbségek mintegy fele arányban szignifikánsnak bizonyultak (12. táblázat). Ez azt jelenti, hogy mind a ponty, de főként a fogássüllő esetében, a nagyobb tömeggel kihelyezett halakat fogták inkább vissza a horgászok.

5.3.1. Visszajelzési arány

A visszajelzési arányt számos tényező befolyásolja, amelyek közül három emelhető ki. Sajnos minden jelölésnél számítani kell arra, hogy a halak egy része elveszti a jelet. A elvesztés aránya az általunk használt jelek esetében 0%-tól egészen 10-25%-ig is terjedhet az első év során (EBENER és COPES 1982, MUONEKE 1992). Ennek mértékét a Balatonban azonban nem ismerjük. Másik tényező a halakat kifogó személyek aktivitása. Ezt szintén nem ismerhetjük, de feltételezzük, hogy a jel beküldését alapvetően a horgász ez irányú együttműködési hajlama – ezt jutalmazással igyekeztünk növelni -, és nem a

kifogott hal mérete, vagy kifogásának helye és ideje befolyásolja. E tényezőt tehát konstansnak vettük. Harmadszor pedig, a visszajelzések száma függ a jelölt halak horogra kerülési valószínűségétől, amit pedig alapvetően a halak telepítést követő túlélési esélye befolyásol. Az elemzések alapfeltevése volt, hogy a visszajelzési arányban megfigyelhető variancia elsősorban a túlélésben fennálló varianciára vezethető vissza.

12. táblázat

Az egyes jelölések során kihelyezett halak átlag tömege (W_{ki}) és a visszafogott halak kihelyezéskori átlag tömege ($W_{ki-vissza}$). A szignifikáns különbségeket aláhúzás is jelzi.

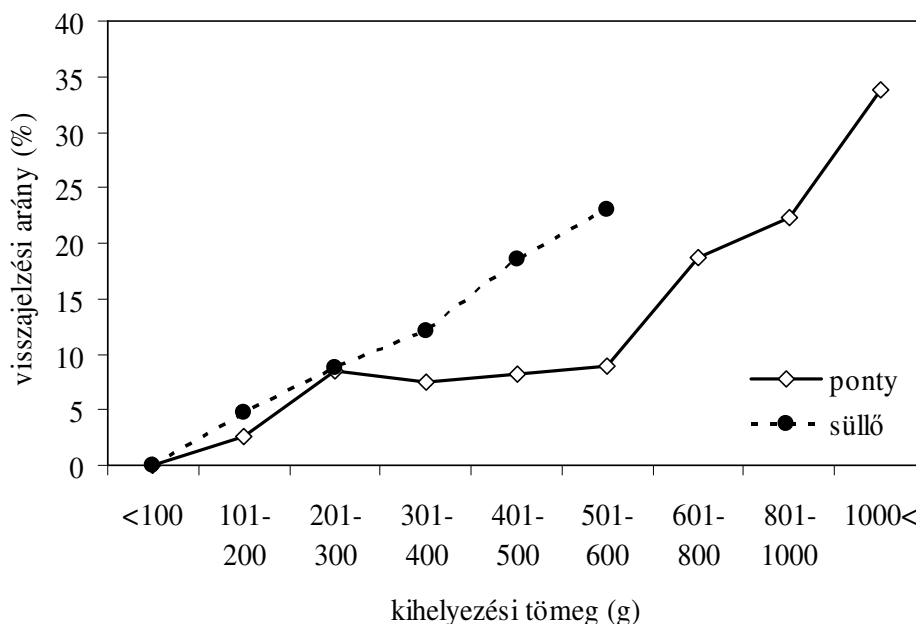
telepítés ideje	helye	W _{ki} (g)		W _{ki-vissza} (g)		t	df	P
		átlag	szórás	átlag	szórás			
ponty								
2004.11.03	Balatonszemes	457	168	478	121	-0.86	550	0.392
2006.04.19	Balatonszemes	459	144	484	164	-1.33	565	0.185
2006.10.17	Keszthely	912	170	919	171	-0.46	640	0.646
2008.03.14	Siófok	245	58	423	264	-11.88	459	<u><0.001</u>
fogassüllő								
2004.03.31	Fonyód	208	171	337	362	-3.91	533	<u><0.001</u>
2004.11.25	Siófok	271	140	320	165	-2.46	556	<u>0.014</u>
2005.11.16	Keszthely	128	38	210	117	-6.24	508	<u><0.001</u>
2006.12.06	Keszthely	169	57	190	51	-1.78	521	0.075
2008.03.27	Siófok	170	63	201	86	-2.63	331	<u>0.009</u>

A visszajelzési arány jelentősen függött a halak kihelyezési méretétől. 200 g alatti tömeggel kihelyezett pontyoknál ez összességében 3% alatt maradt. A 200 és 600 g tömeggel kihelyezett pontyoknál 7.5-8.9% között változott, majd 600 g felett meredeken javult a visszafogás (visszajelzés) aránya és 1 kg feletti tömeggel telepített halak esetében közelítette a 34 %-ot (70. ábra).

A fogassüllőnél 100 g alatti tömeggel kihelyezett példányról visszajelzést nem érkezett. 100 g felett a visszajelzési arány egyenes arányban nőtt a kihelyezési tömeggel és az 500 g feletti tömeggel telepített halaknál meghaladta a 23%-ot (70. ábra).

5.3.2. Telepítési hatékonyság

Egynyaras és idősebb korcsoportoknál a telepítések árat rendszerint a teljes kihelyezési tömeg határozza meg, de a halgazdálkodási tervek is rendszerint telepítendő tömeget határoznak meg e korcsoportoknál. Ennek megfelelően, egy telepítés hatékonyságát legjobban akkor tudjuk becsülni, ha megvizsgáljuk, hogy egységnyi telepítési tömegre (jelen esetben 1000 kg telepített tömeget véve alapul) vonatkoztatva mennyi visszafogás érhető el. Az alábbiakban tehát azt elemezzük, hogy az egységnyi telepítési tömeg által képviselt darabszám (ez a testtömeggel lineárisan csökken) és az adott méretcsoport visszajelzési arányának (ez viszont rendszerint a kihelyezési tömeggel párhuzamosan nő, vö. 70. ábra) a szorzata miként alakul a kihelyezési tömeg függvényében.



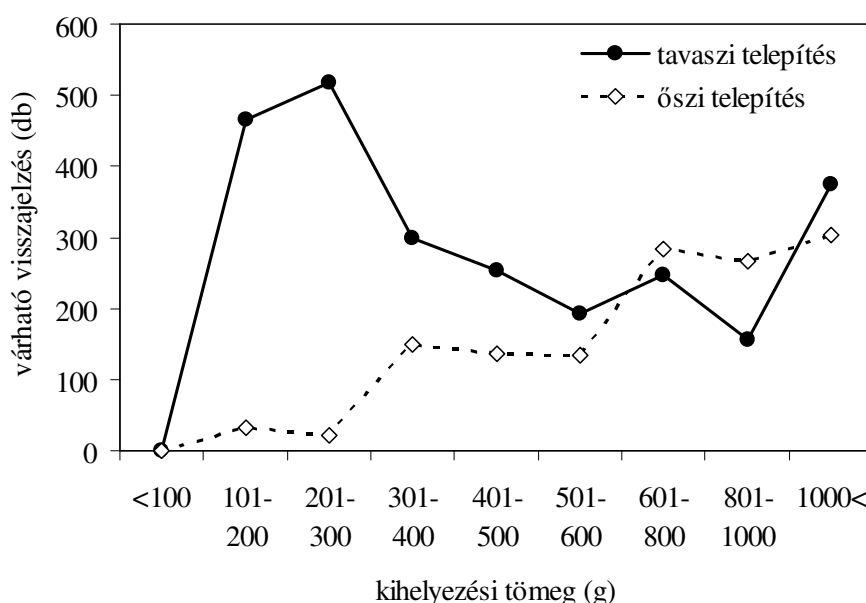
70. ábra

A visszajelzési arány változása a pontynál és a fogassüllőnél a kihelyezési tömeg függvényében (összevont adatok).

A pontynál jelentős eltérés van a tavaszi és az őszi telepítések hasznosulását kifejező görbékben (71. ábra). Az őszi telepítések költsége rendszerint kisebb, hiszen a halat nem kell tavaszig gondozni és a téli elhullás és tömegvesztés sem növeli a tógazdasági önköltséget. Az eddigi eredmények szerint az őszi telepítés során a 600 g-nál kisebb egyedi tömegű ponty kihelyezése gyenge hatékonyságú, míg a 300 g alatti tömeggel kihelyezett példányok alig jelennek meg a horgászszákmányban. A Balatonban rendszerint az őszi kihelyezések képviselik a nagyobb hányadot.

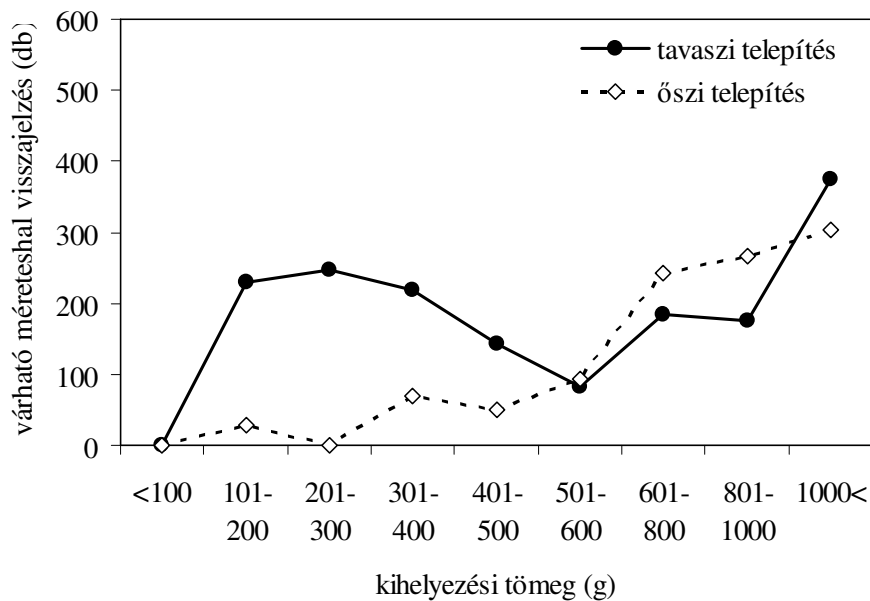
Tavaszi telepítéseknél a kisebb, főként a 300 g feletti tömeggel kihelyezett pontyok visszafogási esélye sokkal nagyobb, mint az őszi telepítések esetén. Ugyanakkor, az 500-600 g feletti pontyok telepítése hasonló hatékonyságúnak tűnik ősszel és tavasszal. Ezek alapján, a teletetési költségeket is figyelembe véve, ezen utóbbi méretcsoportok telepítése egyértelműen ősszel gazdaságosabb. Ugyanakkor, úgy tűnik, hogy tavasszal a teljes telepítési tömegre vetítve, esetenként nagyon jó visszafogási arány érhető el 100-300 g-os ponty kihelyezése esetén is, amely mintegy másfélszerese is lehet a 600-1000 g-os tömeggel kihelyezett példányokhoz képest. Ez az első ránézésre kedvező eredmény azonban több tekintetben is csalóka lehet. Ezeknek a kicsinyke pontyoknak nagy része a telepítést követő néhány héten belül kerül horogra, amikor még nem méretes, azaz a horgász elégedettségét alig javítja. Mint azt az őszi telepítés bizonyítja, e halak túlélése, legalábbis télen, sokkal gyengébb, mint a nagyobb

társaiké, tehát a méretessé válásig eltelő hosszabb időt viszont már kevesük érheti meg. Ezért külön megvizsgáltuk azt is, hogy az egyes méretcsoportoktól milyen visszafogás várható a méretes halak tekintetében. Ezen eredmények továbbra is azt mutatják, hogy tavaszi telepítésnél lehet arra számítani, hogy a kistermetű halak (200-400 g) telepítése eseténként lehet közel olyan eredményes, mint a 600 g feletti egyedeké (72. ábra). Meg kell azonban jegyezni, hogy e méretcsoport tekintetében elsősorban a 2008. és 2009. évi tavaszi telepítések hoztak jó eredményt, amikor is az árvaszúnyog lárvák mennyisége a megelőző időszakokhoz képest átmenetileg jóval magasabb volt. Hasonló volt a helyzet az 1980-as években is, amikor a tóban még jobb volt a pontyfogás (62. ábra). Abban az időben az ilyen kisméretű kétnyaras halakból telepítettek sokat, amelyek az akkori táplálékbőséget kihasználva jól felnőhettek. A tó jelenlegi kisebb termelésű állapotában azonban e méretcsoport telepítése kockázatos, és csak folyamatos környezeti monitoringra alapozva szabad tervezni vele. Vagyis, ha egy őszi árvaszúnyog lárvá felmérés pozitív eredményt hoz, akkor a telepítési kvóta egy részének tavaszra történő kitolása és kisebb termetű egyedek nagyobb számban történő tavaszi kihelyezése kedvezőbb hasznosulást eredményezhet. Mindenképpen sok azonban még a nyitott kérdés, amelyek tisztázása csak további, nagyobb egyedszámú jelölésekkel lehetséges.



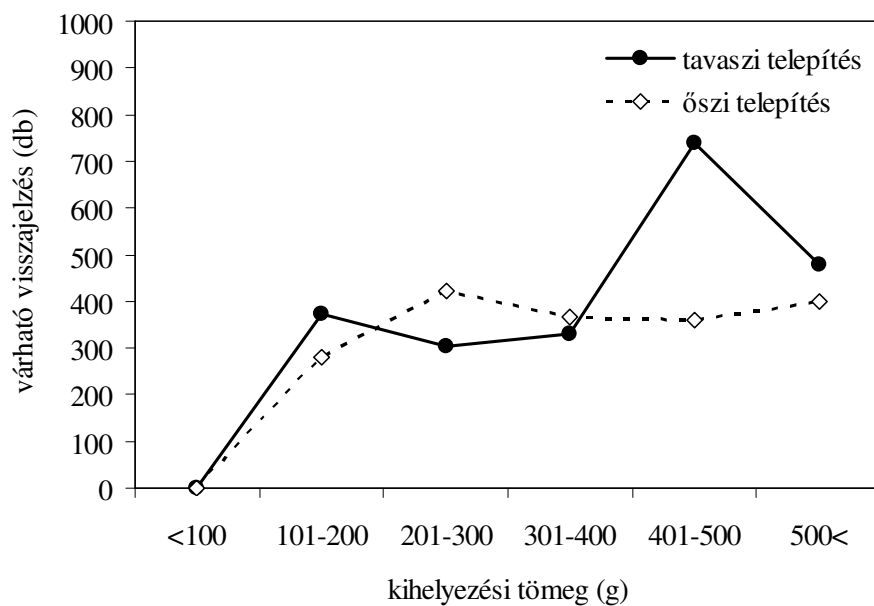
71. ábra

1000 kg jelölt ponty kihelyezését követően várható összes visszajelzés száma a kihelyezett halak tömegének függvényében.



72. ábra

1000 kg jelölt ponty kihelyezését követően várható méretes hal (30 cm feletti testhossz, a farokúszó tövéig mérve) visszajelzés száma a kihelyezett halak tömegének függvényében.



73. ábra

1000 kg jelölt fogassüllő kihelyezését követően várható visszajelzések száma a kihelyezett halak tömegének függvényében.

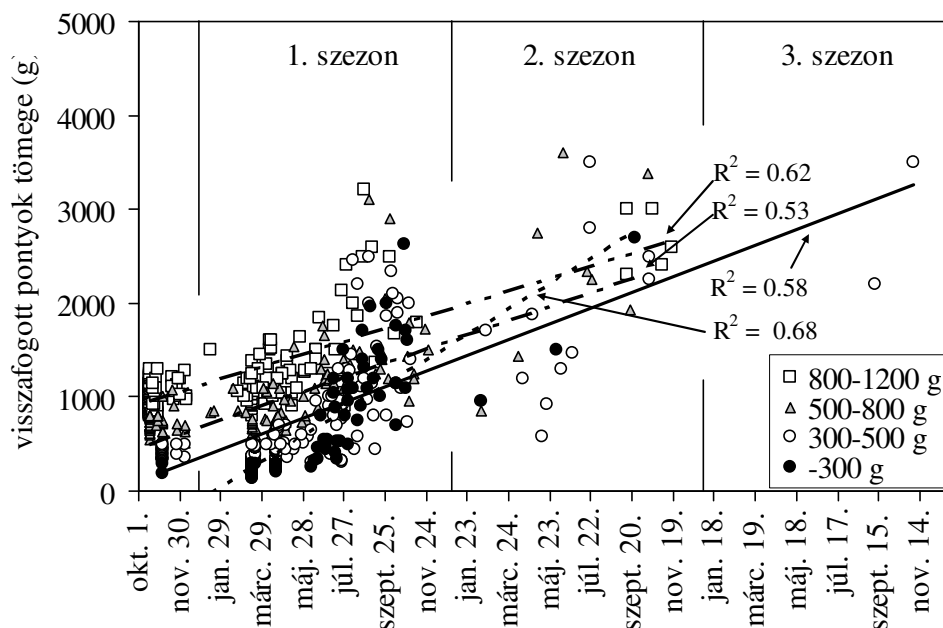
A fogassüllőnél a tavaszi és őszi jelölések hasonló eredményt hoztak (73. ábra). A 100 g alatti tömeggel kihelyezett példányok elvesznek, míg 100 g feletti telepítési tömeg esetén, azonos össztömeget feltételezve, már hasonló eredmény érhető el a különböző méretcsoportok kihelyezésével. Az azonos össztömeg feltétele itt azonban külön hangsúlyozandó. Egynyaras fogassüllőnél ugyanis gyakran nem az összes telepítési tömeget, hanem a darabszámot tüntetik fel a halgazdálkodási tervekben, így a Balaton esetében is. Ha a kihelyezési darabszámot tekintjük adottnak, akkor viszont rendkívüli jelentőséget kap a kihelyezéskori átlagtömeg. Ugyanis, egy 250 g-os méretű fogassüllőnek kétszer, míg egy 450 g-osnak négyszer akkora a túlélési esélye (visszafogási valószínűség), mint egy 150 g-osnak (70. ábra). A fogassüllő esetében tehát a telepítés tervezése során az itt bemutatott adatokhoz méretfüggő költségeket is érdemes hozzárendelni és úgy vizsgálni a várható költség/hatás arányt.

5.4. A kihelyezett halak növekedése

A telepített halak növekedése szintén igen fontos kérdés, hiszen nem mindegy, hogy a telepített halak mennyi idő alatt érik el a fogható méretet, illetve, hogy a kifogásáig reálisan mekkorára nőhetnek meg.

A halak növekedésének leírásához első lépésben a kihelyezéstől eltelt idő és a testtömeg közötti regressziós görbét használtuk. Erre vonatkozóan többféle elemzést is végeztünk (lásd még: SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009), amelyek a megközelítési mód függvényében eltérő eredményeket hoztak. Ugyanakkor, rövidebb távon a növekedés leírására az eltelt idő használata nagyon pontatlan is lehet, pl. a halak télen nem nőnek. A növekedés modellezése hőmérsékleti változó figyelembevételével javítható (pl. MOOIJ et al. 1994, LAPPALAINEN et al. 2005, 2009). A növekedés pontosabb becslése így az egyes telepítéseket külön kezelve kétváltozós lineáris modellel történt: $W_v = a + b_1 \cdot W_t + b_2 \cdot DD_{10^\circ C}$, ahol W_v a hal tömege a visszafogáskor (g-ban), W_t a hal tömege a telepítéskor, $DD_{10^\circ C}$ a telepítés és a visszafogás között eltelt időre a $10^\circ C$ -ot meghaladó víz hőmérsékletű napok $10^\circ C$ feletti hőmérsékleteinek összege, a , b_1 és b_2 pedig a regressziós paraméterek.

A 74. ábra összegzi, hogy az egyes méretcsoportok telepítését követően az eltelt idő függvényében milyen méretű pontyok visszafogásáról kaptunk jelzéseket. Mint látható, a három nagyobb (300 g feletti kihelyezési tömegű) méretcsoport növekedése nagyjából párhuzamos regresszióval jellemezhető, gyenge összetartás mellett (idővel a különböző méretnél kihelyezett halak összenőnek, legalábbis a későbbi horogra kerülő egyedek). Látható továbbá, hogy a legkisebb méretcsoportba tartozó, 300 g alatti tömeggel kihelyezett egyedek „növekedése” nagyon jelentősen eltért a többi halétól. Ilyen méretű egyedek azonban egyfelől nem szerepeltek minden telepítésben, másfelől a visszafogási arányuk is nagyon változó volt. Felmerül továbbá annak a lehetősége is, hogy e halaknál gyakoribb lehetett a vétlen, vagy tudatos hiba a visszafogási tömeg meghatározásánál (horgászoktól kapott adatok). További pontatlanság ered e méretcsoport vizsgálata során abból, hogy egy évnél később visszafogott hal ebből a méretcsoportból eddig még csak három volt, azaz a rövid időtáv miatt az egyedek közti különbség sokkal inkább befolyásolja az eredményeket, mint a környezeti hatások.



74. ábra

Az egyes méretcsoportok telepítését követően visszafogott pontyok mérete az eltelt idő függvényében. Minden egyes visszafogott halnak a kihelyezéskori tömegét is feltüntettük a telepítés idejénél.

A növekedés pontosabb becsléséhez, az egyes telepítéseket külön kezelve, kétváltozós lineáris modellt alkalmaztunk. A modell változói a kihelyezési tömeg és a 10°C feletti napi vízhőmérsékleti összeg voltak. Ez a modell a telepített pontyok növekedését jó közelítéssel írta le:

Bszemes, 2004.11.03.:	$W(g) = -129 + 1.32 \cdot W_0 + 0.60 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj} = 0.64$	N=44
Bszemes, 2006.04.19.:	$W(g) = 178 + 0.84 \cdot W_0 + 0.48 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj} = 0.76$	N=57
Keszthely, 2006.10.17.:	$W(g) = 333 + 0.79 \cdot W_0 + 0.49 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj} = 0.69$	N=120
Siófok, 2008.03.14.:	$W(g) = -227 + 1.44 \cdot W_0 + 0.84 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj} = 0.61$	N=65

A két változó a kifogott halak méretében megfigyelt variancia 61-76%-át magyarázta. Ez egy sok bizonytalansággal terhelt adatsor esetében meglehetősen jó modell minőséget jelez. A regressziók varianciaanalízise alapján (ZAR 1999) az egyes telepítések során a pontyok növekedése eltérő módon ($P < 0.001$) függött a kihelyezési tömegtől és a hőmérsékleti összegtől. Mindez azt mutatja, hogy a két változó által nem magyarázott variancia mögött, a visszafogási tömeg bizonytalanságából adódó háttérzajon túl, olyan változók is állnak, amelyek az említett két változóval kapcsolt hatást is kifejezhetnek. Ilyen tényezők lehetnek a táplálkozási feltételek, de akár a kihelyezett halak kondicionális (egészségi) állapotában meglévő kezdeti különbségek is. A modell eredményeinek

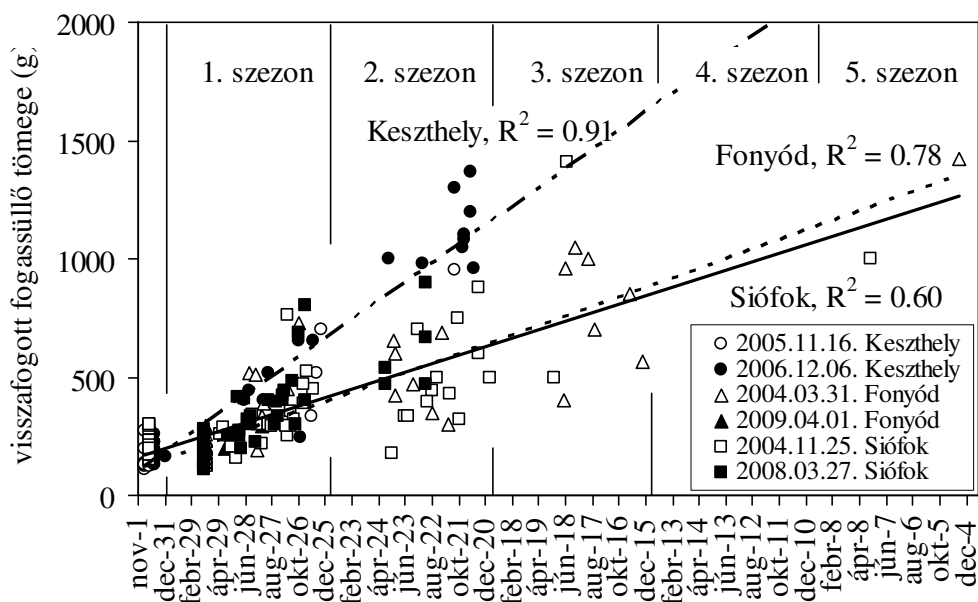
szemléltetésére a 13. táblázatban bemutatásra kerültek négy kiválasztott méretcsoport becsült növekedési mutatói. A táblázatban szereplő első három jelöléses vizsgálatra vonatkozóan előzetes eredményeket már közöltünk (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009). Az itt közölt növekedési adatok azon eredményektől kisebb eltéréseket mutatnak, aminek oka egyfelől, hogy itt az azóta beérkezett adatok is figyelembe vételre kerültek, illetve, hogy az alkalmazott modell más volt. Érdekes összevetni a jelen eredményeket TÖLG és munkatársai (1997b) által 1996-ban végzett hasonló vizsgálataival. Az akkori eredmények azt mutatták, hogy a tavasszal kihelyezett 868 g átlagtömegű háromnyaras pontyok az első szazon végére átlagosan 2467 g tömeget érhetnek el. TÖLG és munkatársai (1997b) 1995-96. során saját kutatóhalászataik fogásaiból származó pikkely minták alapján is becsülték a pontyok növekedését, és azt a Bertalanffy-féle modellel jellemezték. Ezen modell alapján, akkoriban egy 300 g-os ponty egy év alatt 955 g, míg egy 800 g-os 1832 g tömeget érhetett el. Ezen értékekhez képest a mostani jelölések kedvezőbb növekedést sugallnak. Nem szabad azonban elfelejteni, hogy a jelöléses vizsgálatok a horgászok becsléseire alapoz, ami némi túlbecslést mindig magában hordoz, illetve, hogy a horgászok feltehetően a falánkabb, egyben feltehetően jobb növekedési erejű, egyedeket fogják ki nagyobb valószínűséggel. Összevetve minden rendelkezésre álló vizsgálat eredményét, megállapítható, hogy ugyan a pontyok növekedése időszakonként és telepítésenként változhat, de általánosságban kétnyaras halak telepítése esetén egy szazon elteltével átlagosan 1.2-1.9 kg-os, míg háromnyaras halak telepítése esetén 1.9-2.5 kg-os pontyok foghatóak a tóból. A visszafogások időbeni megoszlása alapján horgászati szemszögből a telepítést követő második szazon már kis jelentőségű. Így a fogott halak várható átlagméretét is elsősorban a telepítési méret határozza meg. Meg kell azonban azt is jegyezni, hogy a növekedés az itt leírt modellekkel a második szazonon túl már nem jellemezhető. Erre alkalmas modellek megalkotása a szükséges adatok hiányában jelenleg még nem lehetséges. Szintén nem alkalmasak a jelenlegi modellek a 200 g alatti és 1300 g feletti tömeggel telepített halak növekedésének becslésére.

A fogassüllőnél megfelelő mennyiségű adat csak a 100-300 g méretnél kihelyezett halakról áll rendelkezésünkre. A telepítést követő első szazon végén 248-800 g, a második szazon végén 319-1370 g, míg a harmadik szazonban 400-1410 g mérettartományon belül fogták vissza a halakat a horgászok (75. ábra). A rendelkezésre álló adatok mennyisége behatárolja az elvégezhető elemzések részletességét. Az eddigi eredmények azonban egyértelműen mutatják, hogy a Keszthelynél kihelyezett halak sokkal gyorsabban növekedtek, mint a Fonyódnál, vagy Siófoknál kihelyezett példányok. A pontynál ismertett módon került itt is leírásra a növekedés a telepítési tömeg és a Balatonban töltött időre jutó 10 °C feletti napi vízhőmérsékleti összeg függvényében:

Siófok:	$W(g)=26.1+1.00 \cdot W_0+0.13 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj}=0.51$	N=62
Fonyód:	$W(g)=31.3+0.95 \cdot W_0+0.13 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj}=0.78$	N=27
Keszthely:	$W(g)=35.3+0.31 \cdot W_0+0.28 \cdot DD_{10^\circ C}$	$R^2_{adj}=0.83$	N=26

A regressziók varianciaanalízise alapján az egyes telepítések során a fogassüllők növekedése eltérő módon ($P<0.001$) függött a kihelyezési tömegtől és a hőmérsékleti összegtől. Mindez az pontynál tapasztaltakhoz hasonlóan azt

mutatja, hogy e két változó által nem magyarázott variancia mögött, a táplálkozási feltételekhez, a kihelyezett halak kondicionális állapotához és más környezeti tényezőkhez köthető hatások is állhatnak. Jelenleg az tűnik legvalószínűbbnek, hogy a Keszthelyen kihelyezett fogassüllők táplálkozási feltételei lehetnek jobbak. Ugyanakkor, azonban az sem hagyható figyelmen kívül, hogy éppen az itt kihelyezett fogassüllők visszajelzési aránya a leggyengébb (10. táblázat). A modellek három éven túli kiterjesztése a mögöttes adatok korlátozottsága miatt egyelőre nem lehetséges.



75. ábra

Az egyes méretcsoportok telepítését követően visszafogott fogassüllők mérete az eltelt idő függvényében. Minden egyes visszafogott halnak a kihelyezéskori tömegét is feltüntettük a telepítés idejénél.

Előző közleményeinkben (SPECZIÁR és TURCSÁNYI 2007, 2009) becsült adatokhoz képest az itt alkalmazott modell kissé kedvezőbb növekedést mutat a telepített fogassüllőkre vonatkozóan. 100 g-os Siófokon vagy Fonyódon kitelepített fogassüllők az első Balatonban eltöltött szezon végére 330-350 g, a második szezon végére 560-580 g méretűre, míg a harmadik év végére 800-820 g átlagos tömeget érhetnek el (14. táblázat). E halak várhatóan a negyedik balatoni szezonjuk során haladhatják csak meg az 1000 g-os tömeget. Ezen eredmények egybevágnak a BIRÓ és munkatársai (1998) által 1995-1996-ban a siófoki medencében végzett pikkelyvizsgálatainak eredményeivel, miszerint a döntően természetes szaporulatból származó fogassüllő átlagos növekedése a Balatonban az első hat év során 4.1 g, 125 g, 294 g, 520 g, 820 g, 1263 g. Azaz a telepített és

a természetes szaporulatból származó fogassüllő növekedése azonos, annyi különbséggel, hogy egynyaras fogassüllő telepítése során az első két évből egyet áthidalunk. Ugyanakkor, az eddig rendelkezésünkre álló adatok azt mutatják, hogy a Keszthelynél kihelyezett fogassüllők növekedése az előzőeknél sokkal jobb lehet. Figyelemre méltó továbbá, hogy a Keszthelynél kihelyezett halak növekedését, a vizsgált mérettartományban, milyen kevéssé befolyásolta a kihelyezéskori tömeg.

13. táblázat

A különböző méretű telepített pontyok becsült átlagos mérete a telepítést követő első és második szezon végén, telepítésenként.

telepítés ideje	telepítés helye	a halak átlagos tömege (g) a telepítést követő szezonok végén							
		300 g-al telepítve		500 g-al telepítve		800 g-al telepítve		1200 g-al telepítve	
		1. sz.	2. sz.	1. sz.	2. sz.	1. sz.	2. sz.	1. sz.	2. sz.
2004.11.03	Bszemes	1321	2437	1584	2700	1979	3094	2504	3620
2006.04.19	Bszemes	1325	2242	1493	2410	1745	2662	2081	2998
2006.10.17	Keszthely	1520	2379	1678	2538	1916	2775	2232	3092
2008.03.14	Siófok	1680		1968		2401		2977	

14. táblázat

A különböző méretű telepített fogassüllők becsült átlagos mérete a telepítést követő első, második és harmadik szezon végén, telepítésenként.

telepítés ideje	telepítés helye	a halak átlagos tömege (g) a telepítést követő szezonok végén								
		100 g-al telepítve			200 g-al telepítve			300 g-al telepítve		
		1. sz.	2. sz.	3. sz.	1. sz.	2. sz.	3. sz.	1. sz.	2. sz.	3. sz.
2004.03.31	Fonyód	334	564	806	430	659	902	525	754	997
2004.11.25	Siófok	346	578	816	445	678	916	545	778	1015
2005.11.16	Keszthely	591	1126	1624	622	1157	1655	653	1188	1686
2006.12.06	Keszthely	602	1099		632	1130		663	1161	
2008.03.27	Siófok	347			446			546		

5.5. A haljelöléses vizsgálatok általános tanulságai

A jelöléses vizsgálatok tanulságai az alábbiakban összegezhetők:

- A kihelyezett pontyok döntő részét egy éven belül kifogják, vagyis a pontyállomány horgászati kihasználtsága extrém magas, és a horgászfogások szinte teljes egészében a telepítésektől függenek.
- Őszi ponty telepítés esetén a legmagasabb várható visszafogás 600-1000 g-os halak kihelyezésével érhető el.
- Tavaszi ponty telepítés esetén szintén jó eredmény érhető el 600 g feletti halak telepítésével. Ugyanakkor, tavasszal egyes években – ez feltehetően a rendelkezésre álló táplálékbázis függvénye – szintén kedvező lehet a 200-400 g-os pontyok kihelyezése. A kisebb halak megmaradása azonban évről évre jelentősen változhat. Telepítésük tehát előzetes vizsgálódást igényel.

- A jelölt halak szétterjedése alapján, a tavasztól-őszig terjedő időszakban célszerű a pontytelepítéseket kisebb részletekben szétszórva, esetleg a frekvenciált horgászhelyektől távolabb végezni, míg késő ősszel koncentráltan (két-három helyen) is lehet telepíteni.
- A nyári ponty fogások esélye javítható, ha a telepítések egy részét ezen időszakra tesszük, illetve, ha a tavaszi pontyfogási tilalmat rendszeresen érvényben tartjuk!
- A fogassüllő állomány horgászati terheltsége szintén nagyon magas, még ha nem is annyira, mint a pontyé. A jelenlegi terheltségi szinten a fogassüllő állomány még éppen képes döntően természetes módon is fenntartani magát. Ugyanakkor, az állomány terheltségének akár további csekély növekedése is nagyon könnyen a természetes szaporulatra utalt állomány destabilizálódásához vezethet. Alapvető fontosságú tehát az illegális fogások csökkentése és a telepítési hatékonyság növelése.
- 150 g alatti fogassüllő kihelyezése a Balatonba értelmetlen. Ilyen példányok visszafogása nem várható. A telepítések célszerűen nagyméretű, 150 g feletti ivadékkal kell végezni.
- Az egyenletes eloszlás biztosításához, az időszaktól függetlenül, javasolt a fogassüllő telepítéseket a tó hossz tengelye mentén legalább négy-öt ponton végezni.
- A compó és a balin horgászati terheltsége kicsi, a telepített halak közül sok 6-9 évet is élhet a tóban. E fajok telepítése tehát történhet akár rendszeresen, évente kisebb mennyiségek kihelyezésével, de akár néhány éves időközönként is nagyobb mennyiségekkel. A compó esetében azonban alapvető, hogy a halak a tó nádasaiban elosztva legyenek kihelyezve.

6. A Balaton halállományának fenntartható hasznosítása

A Balaton halgazdálkodása átalakulóban van, a célkitűzések szerint a jövőben egyértelműen a szélesebb körű társadalmi érdekek szolgálata és a halfauna természeti értékeinek védelme a feladat. Nem mindig volt azonban ez így. A 20. század végéig a halgazdálkodást alapvetően a közvetlen gazdasági haszon, a minél nagyobb értékű halászsákmány elérése vezérelte. Erre az időszakra jellemzőek voltak az előzetes tudományos vizsgálatok nélkül folytatott esztelen betelepítések és az egyes halállományok dinamikáját és megújuló képességét figyelmen kívül hagyó halászati tervek. Ennek eredménye ismert. Mára a halállományon belül jelentős arányban találhatók az idegen halfajok, több őshonos halfaj eltűnt a tóból, míg mások populációi rendkívül lecsökkentek és instabillá váltak. Természetesen az őshonos halfajok jelenlegi helyzetéért nem csak a múlt század halászati stratégiája tehető felelőssé. E fajok állományait a Balaton „kezelésének” számos más elhibázott, kizárólag a pillanatnyi emberi kényelmet szolgáló intézkedése (part és vízszintszabályozás, a tóval időszakosan összeköttetésben lévő vizes élőhelyek tartós leválasztása és lecsapolása) is sújtotta. De súlyos károkat okoztak a tavat érő szennyezések is, elsősorban a parti

övben, de mint arra az 1965-ös és 1975-ös fogassüllő pusztulások is felhívták a figyelmet, a szennyezések a táplálékláncon keresztül a nyíltvíz halállományait sem kímélték. Sajnos még napjainkban is határérték felett találhatók egyes szennyező anyagok bizonyos halfajok szervezetében (FARKAS et al. 1999, MÜLLER et al. 2009c). A szemléletmód váltás lassan indult. A mértéktelen halászat csökkentését a horgászat fokozódó térnyerése indította el. Így először a közvetlen part menti halászat szűnt meg, majd a „nyíltvízi” halászat intenzitása is fokozatos csökkenésnek indult. A garda halászatának a fogások drasztikus csökkenése vetett véget. Mindez a tó halfaunájának terheltségét azonban csak részben csökkentette, hiszen a halászat helyét az erősen fejlődő horgászat, másfelől a sajnálatosan elterjedő orvhalászat vette át. Az idegen halfajok tervszerű telepítésének pedig a felelőtlenül megkezdett gazdálkodás kudarca vetett véget. Kiderült, hogy a busa se a tó vízminőségére nincs kedvező hatással, se hatékony halászata és értékesítése nem megoldott. Az angolnaállomány pedig a túlnépesítésre 1991-ben és 1995-ben hatalmas pusztulással hívta fel a figyelmet. Jelenleg a Balatonon profit orientált halászat már nem folyik és nem engedélyezett az idegen halfajok telepítése. A halállomány helyzete azonban továbbra is rossz.

6.1. A halállomány hasznosításának szempontjai

A Balaton halgazdálkodásának jelenleg három fő irányelvnek (prioritásnak) kell megfelelnie, amit összefoglalva a természetvédelem-rekreáció-ökoturizmus címszóban tömöríthetünk. Vagyis a halgazdálkodás során törekedni kell:

- A tó természet közeli állapotának és az őshonos élővilág sokszínűségének (diverzitásának) megőrzésére, visszarendezésére.
- A turizmus igényelte jó vízminőség elérésére és fenntartására (ideértve a vízfelszínén megjelenő és a turizmust zavaró haltetek, elsősorban a lassabban bomló busa és angolna tetemek, minimalizálását is).
- A tavat évente meglátogató több mint 40 ezer horgász számára a megfelelő halállomány szerkezet és halsűrűség kialakítására és fenntartására.

A cél tehát a halgazdálkodás olyan optimális megvalósítása, amely a horgászat számára értékes halfajokból a javuló vízminőség mellett is a lehető legnagyobb fogás elérését biztosítja, ugyanakkor nem fenyeget a halállomány sokszínűségének felbomlásával, biztosítja a természeti értékek védelmét és a minőségi turizmus feltételeit.

A halgazdálkodás fenntartható irányba történő terelésére újabb fontos előrelépési lehetőség nyílt azzal, hogy a tó halgazdálkodását 2009 augusztusától a Balaton-felvidéki Nemzeti park Igazgatóság irányítása alá helyezték és a halgazdálkodási feladatok gyakorlati végrehajtását az Igazgatóság vagyongazdálkodásába tartozó Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. (BHNP Zrt.) végzi. Hogy mennyire sikerül ezt a lehetőséget kihasználni (csökken-e a pillanatnyi egyéni politikai és gazdasági érdekek "irányító szerepe"?), azt a jövő fogja eldönteni. Mindenesetre, készült egy középtávú halgazdálkodási koncepció, amely az alábbiakban vázolt elveket is tartalmazza, illetve, amelyet az újonnan alapult társaság Igazgatósága és vagyongazdálkodója is elfogadott.

5.2. Milyen halállomány és mekkora horgászati fogás érhető el reálisan?

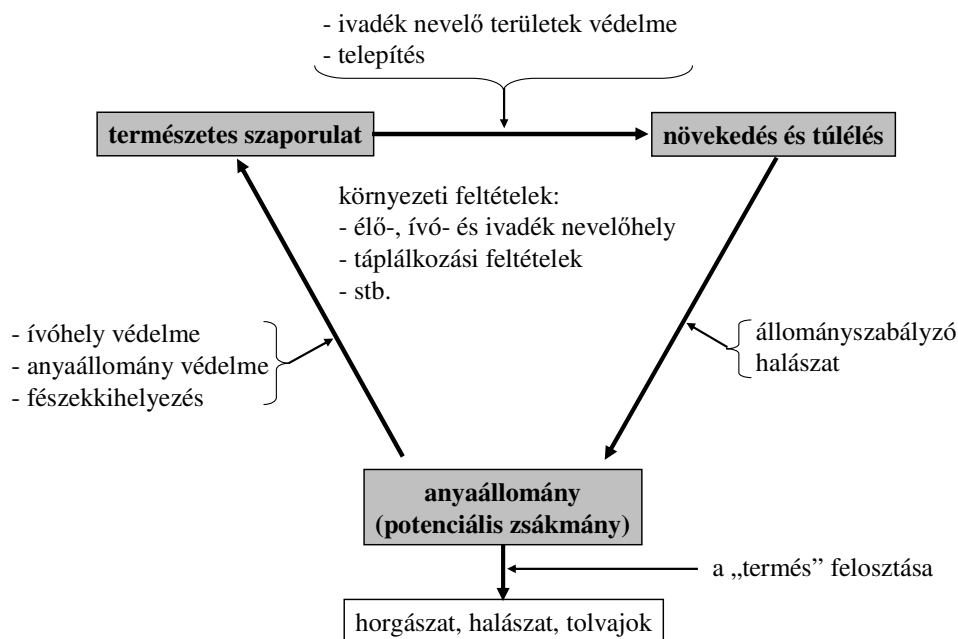
Az őshonos halfauna kihasználtságát ma már döntően a horgászat és a törvénytelen halfogások határozzák meg. Az elvárásoknak megfelelően a halászat elsősorban az angolna és a busa állományát igyekszik gyéríteni. Milyen mértékű jelenleg a Balaton halállományának terheltsége? Sajnos a valós horgászfogásokat nem ismerjük, ami nagyon megnehezíti a halgazdálkodás tervezését. A haljelölések eredményei alapján a ponty döntő részét a telepítést követő horgászati szezonban kifogják. A fogassüllő állomány terheltsége szintén magas, de az jelenleg még éppen nem haladja meg azt az értéket, amely az állomány természetes szaporulatának kritikus csökkenését okozná. A többi, a tóban jelenleg stabilan megtalálható őshonos halfaj állománya egyelőre még képes a természetes szaporulat révén megújulni.

A Balaton termelőképesége jelenleg az 1960-as évek végének, 1970-es évek elejének szintjén van. Azaz elvben a tó képes lehet az akkori halállomány eltartására napjainkban is. Ezek alapján feltételezhetjük, hogy az őshonos halfajok esetében, megfelelő halgazdálkodás mellett, a tényleges (nem a statisztikai) horgászati fogási célok felső határa esetleg az említett időszak stabil halászati fogásainak szintjéig lehet fejlesztendő. Ennek azonban egyelőre még számos akadálya van: i.) napjainkban a tó haleltartó képességének jelentős részét lekötik a nem őshonos halfajok, elsősorban a busa és az angolna; ii.) a tó és partvonalának szabályozása miatt a legtöbb halfaj szaporodási lehetősége nagyon leromlott; iii.) nagyon jelentős az orvhalászat és a szabálytalan horgászat. Ezen problémák megfelelő halgazdálkodással, élőhely védelemmel és rehabilitációval, valamint törvényi szabályozással és a törvények betartatásával részben még ma is orvosolhatóak. Ugyanakkor, a tó termelőképesége, értsd haltáplálék termelő képessége, nem növelhető, annak korlátait el kell fogadnunk. Vagyis, az 1980-as évek emberi hatásra megfutott haltermelő képessége a tó javuló vízminőségével már a múlté.

6.3. A fenntartható halgazdálkodás feladatai és feltételrendszere

A sikeres halgazdálkodásnak és a fogási lehetőségek tartósan magas szinten tartásának feltétele a halállomány stabilitása. Ez erősen terhelt halállományok és/vagy leromlott élőhelyek esetében csak fokozott odafigyeléssel érhető el (76. ábra). Különösen nehéz a természetes folyamatok megbomlott egyensúlyát visszaállítani és fenntartani egy olyan nagy és összetett víz(rendszer), mint a Balaton esetében.

Az alábbiakban a legújabb kutatási eredmények tükrében foglaljuk össze mindazon elveket és intézkedéseket, amelyek egy sikeres és fenntartható balatoni halgazdálkodás alapját biztosíthatják.



76. ábra

A halállomány stabilitását befolyásoló tényezők és a szabályozás lehetőségei.

6.3.1. Környezeti feltételek biztosítása, a természetes folyamatok erősítése

Az élővilág, és így a halfauna sokrétűségének fenntartásához nélkülözhetetlen, hogy minél nagyobb területek, partszakaszok, jellegzetes élő-, szaporodó- és ivadéknevelő területek eredeti állapotukban maradjanak fenn.

- A parti zóna legfontosabb növénytakasulásai a nádasok, amelyeknek a halak szaporodása és a tó anyagforgalmát illetően nagyon jelentős szerepe van. A parti nádasok leromlása mindemellett ma is nyomon követhető.
 - Szigorúan meg kell gátolni (nem csak tiltani) minden olyan beavatkozást (a parti nádas partfelőli feltöltésével, strandok, kikötők, stégek építése a nádasok kiirtásával), amely a nádasok további leromlásához vezet.
 - A még szinte teljes egészében természetes állapotokat mutató partszakaszoknak, amelyek a halak szaporodása szempontjából kiemelkedő jelentőségűek (pl. Zala-torkolat környéke, Szigligeti-öböl befolyókat befogadó szakasza, Sajkodi-öböl), pedig még fokozottabb védelme indokolt.
- A Balaton őshonos halállományának megőrzése, értékes halfajaink szaporodásának elősegítése érdekében meg kell vizsgálni a korábbi természetes szaporodó helyek helyreállításának, pótlásának lehetőségét.

- A Kis-Balaton II. ütem befejezésének tervei során tervezésre került mind a 4T, mind a 21T műtárgyhoz egy-egy hallépcső, melyek a Balatontól a Zalaig biztosítanák a halak számára az átjárhatóságot. E műtárgyak megvalósulása és szakszerű üzemeltetése jelentősen javíthatja a halállomány szaporodási lehetőségeit.
- A balatoni balinállomány fennmaradásában a Zala, illetve a hallépcsőkkel elérhető és a KBVR II. kialakítása során létrehozott erősebb áramlású, kemény aljzatú ívóhelyek léte kulcsfontosságú.
- Hasonlóan, mind a Nagy-Berek és az Őszödi-berek, mind a Tapolcai-medence egyes vizes élőhelyei összeköttetésbe hozhatók a Balatonnal, így halbölcsőként funkcionálhatnának anyahalak tudatos és tervezett kihelyezése mellett.
- Balatonon megfontolandó lehet újabb fogassüllő ívóhelyek létesítése (ill. a meglévő mesterséges szaporodó helyek felújítása).
- A Balatonba és vízgyűjtő területére a továbbiakban nem őshonos halfaj és egyéb idegenhonos élőlények betelepítését és „véletlen” bejutását véglegesen meg kell akadályozni.
 - Minden olyan törendszerben mellőzni kell a tájidegen fajokat, amelyeknél a tótól a Balatonig vezető befolyókban e halak fiatal egyedeit megtalálni (felméréseink szerint ma gyakorlatilag az összes déli befolyó ilyen!). Ennek értelmében az idegenhonos halfajok elleni védekezés részeként a telepítések korlátozását, tilalmát fontos a vízrendszer halastavaira is kiterjeszteni.
 - Idegenhonos halfajok tartása a Balaton vízgyűjtőjén létesített haltermelő egységekben csak ott lehet elfogadható, ahol kétséget kizáróan biztosított, hogy onnan halak a természetes vizekbe nem juthatnak ki. Idegenhonos halfajok tartásakor még ilyen esetben is szorgalmazandó a steril állományok (pl., triploid) alkalmazása.
 - Az idegenhonos halak csalihalként történő használatát és árusítását szintén tiltani kell, hiszen egyes kisebb testű halfajok esetében a terjedésnek csaliként történő használatuk egy jelentős tényezője lehet.

6.3.2. A természetes szaporodást elősegítő kíméleti elvek

A halállomány védelmével biztosítható annak stabilitása és minél sikeresebb természetes utánpótlása, amely végső soron a telepítési költségekre is kedvező hatással van. A halállomány védelmét szolgáló fő szabályozók a tilalmi idő, a méretkorlátozás és a mennyiségi korlátozás. Kiemelt fontosságú, hogy az alábbiakban felsorolt intézkedéseket, korlátozásokat nem csak a Balatonra, hanem a befolyó vizekre is alkalmazni kell.

- A fajlagos tilalmi idők a legtöbb halfaj esetében jelenleg megfelelően vannak kijelölve (halászatról és horgászatról szóló törvény), azok lefedik a Balatonban jellemző ívási időszakokat, kivéve:
 - A kőszüllő március 1.-től június 30.-ig tartó, az országos szabályozásnál szigorúbb, fogási tilalmát a balatoni állomány drasztikus lecsökkenése mellett az is indokolja, hogy az ívás

gyakran ténylegesen júniusra is áthúzódhat (SPECZIÁR és BÍRÓ 2002).

- A harcsa hatékony „karbantartója” a halállománynak, ugyanakkor értékes horgászhal is. Indokolt tehát, hogy idősebb (jelenleg 80 cm felett szabadon fogható) példányai számára is biztosítsuk legalább nagyobb természetes vizeinkben, így a Balaton vízrendszerében is a szaporodás idejére a teljes védelmet.
- Jelenleg a Balatonba kísérletek folynak az aranykárász visszatelepítésére. Ennek támogatása érdekében, átmenetileg szükséges lenne e faj kifogásának tiltása.
- Az érvényben lévő országos fajlagos méretkorlátozások több halfaj esetében sem biztosítják maradéktalanul a legalább egyszeri biztos ívás lehetőségét a Balatonban. Ez a ponty esetében 40 cm, a fogassüllőnél 35 cm, míg a csukánál 45 cm felett valósulhatna meg. A „nyurga (vad) jellegű” pontyokra vonatkozóan, amelyeknél a szaporodási esély nagyobb, a Balatonban már jelenleg is 40 cm a kifogható méret határa. Ugyanakkor, a rendelkezésre álló telepítő anyag és a horgászati gyakorlat ismeretében, a ponty többi formájára vonatkozóan nemigen képzelhető el a méret korlátozások általános érvényű szigorítása, illetve ez a természetes szaporulatot sem növelné lényegesen. A fogassüllő és a csuka esetében megfontolható a fogható méret alsó határának 5 cm-rel történő megemelése, habár ennél, elsősorban a fogassüllő esetében, a kifogható mennyiségre vonatkozó szabályok hatékonyabb betartatása jóval több eredménnyel kecsegtetne.
 - Javasolt azonban a kőszüllő méretkorlátozásának 25 cm-re történő átmeneti megemelése, tekintettel az állomány jelenlegi csekély méretére.
 - Szintén javasolt, hogy a compó legkisebb kifogható mérete 25 cm legyen.
- Jelen állás szerint az érvényes mennyiségi korlátozások a legtöbb halfaj esetében megfelelőek.
 - Tekintettel az állomány kedvezőtlen helyzetére a kőszüllő fogható mennyisége az országos szabályozással ellentétben a Balatonon jelenleg napi 3 db-ban maximalizált. E szigorúbb szabályozás fenntartása továbbra is indokolt.
 - Javasolt ugyanakkor, hogy az idegenhonos halfajok közül a busa, az amur, az ezüstkárász, a törpeharcsa és a naphal ne essen a mennyiségi korlátozás hatálya alá. Megfontolandó e fajokra a visszaengedés tilalmának bevezetése is. Ezen intézkedések az állományszabályozó halászat hatását erősíthetik.
- Az 1990-es évek második felében eltörölték a Balatonon az addig érvényben lévő egy hónapos tavaszi általános tilalmat (április 20.-május 20.), amely a legtöbb pontyféle számára biztosította, hogy legalább a szaporodásának fő időszaka alatt zavartalanul tegye a dolgát. Ez egy hibás döntés volt, mind a tó halállománya, mind a horgászat

szempontjából. A tó mentén ma már nagy számban vannak intenzív horgásztavak, amelyek biztosíthatnák a horgászatot ezen időre is.

- A Balaton halállományának védelme és nyugodtabb szaporodása érdekében a tavaszi általános tilalmat tehát indokolt újra bevezetni az április 20. és május 20. közötti időszakra vonatkozóan. (Ennek enyhébb változata lehet, hogy az erősen módosított partszakaszokon a parti horgászat lehetősége ekkor is megmarad.)
- A szaporodás szempontjából különösen értékes partszakaszokon (pl. Zala-torkolat környéke, Szigligeti-öböl befolyókat befogadó szakasza, Sajkodi-öböl pl. Zala-torkolat környéke, Szigligeti-öböl befolyókat befogadó szakasza, Sajkodi-öböl) pedig a horgászatot és a csónakázást március 1. és június 15. között teljesen meg kell tiltani.

6.3.3. Haltelepítések

A telepítések tervezésénél alapvető, hogy hosszú távú szemléletmód érvényesüljön. Hiszen, amikor egy víz életébe beavatkozunk, már pedig a haltelepítés egy igen jelentős beavatkozás, akkor tisztában kell lennünk annak várható következményeivel. Alapvető, hogy a telepítések előre meghatározott és tudományosan alátámasztott terv szerint folyjanak.

- A Balatonba jelenleg ponty, fogassüllő, csuka, balin, compó és aranykárász telepítése indokolt. Középtávon pedig esedékessé válhat a menyhal és a réti csík visszatelepítésének megkísérlése is.
- A telepítésre kerülő halaknak fajtisztának kell lenniük.
 - Semmiképpen sem kerülhet a kihelyezendő halak közé más halfaj.
 - Garantálni kell az egyöntetű, hibridmentes állományt. Így pl., nem megengedhető aranykárász telepítése ezüstkárásszal szennyezett tógazdaságokból.
- A telepítésre kerülő halak genetikai készlete alapvető szempont. Ideális esetben a telepítésre kerülő állomány az adott vízterületről származó természetes anyaállományoktól kell, hogy származzon. Az anyaállománynak kellően népesnek és rendszeresen megújulónak kell lennie. Mindez elengedhetetlen a természetes halállományok genetikai diverzitásának megőrzéséhez. Nem elfogadható, hogy a természetes vizeinkbe erősen szelektált, csekély genetikai diverzitású (lényegében beltenyésztett) gazdasági fajták nagyszámú utódait helyezzük ki.
 - Jelenleg a Balatonba kerülő fogassüllő és compó a tó és vízgyűjtőjének természetes állományainak leszármazottai. Ehhez a jövőben is ragaszkodni kell.
 - Középtávon el kell érni, hogy a Balatonba kihelyezésre kerülő pontyok szintén kizárólag a Balaton és a Kis-Balaton természetes vad állományainak utódai legyenek. Hiszen, ezen állományok genetikai készlete az adott élettér körülményeihez szelektálódott, vagyis a legjobb túlélést és természetes szaporulatot tőlük várhatjuk.
- A telepítéseket a legjobb tudásunknak megfelelően kiválasztott méretcsoportokkal és a legmegfelelőbb helyszíneken és időpontokban kell végezni. Erre vonatkozóan a monográfia 5. fejezete ad útmutatót.

6.3.4. Állományszabályzó halászat

A horgászat halállomány torzító hatása, illetve a halak szaporodásában mutakozó elégtelenségek csak részben korrigálhatók telepítések útján. A halállomány és a táplálékhálózat egyensúlyának fenntartásához szükség lehet az állományszabályzó halászatra is.

- Az állományszabályzó halászat és a hagyományos halászat közti alapvető különbség, hogy állományszabályzó halászatot csak akkor végzünk, amikor szükséges és olyan mértékben, ahogy arra szükség van. Az állományszabályzó halászat legfontosabb feladata jelenleg a busa és az angolna állományának visszaszorítása. Amíg e fajok állományai jelentősen csökkenthetők addig az így felszabaduló táplálékkészlet biztosíthatja az őshonos halfajok térnyerését.
- Az 6.3.1. pontban javasolt élőhely rehabilitáció keretében megépítendő hallépcsők, első lépésben a két kis-balatoni hallépcső, megfelelő kivitelezés esetén lehetőséget nyújthatnak az ezüstkárász szelektív kifogására is a faj tömeges vándorlási hajlamát kihasználva. Ezt a lehetőséget ki kell aknázni.
- Mindemellett, az idegen halfajok visszaszorítására tett kísérletek csak akkor vezethetnek komoly eredményre, ha az ilyen fajok további bejutását a Balaton vízrendszerébe a halastavak felől megakadályozzuk.

6.3.5. A halállomány terheltségének szabályozása, termésfelosztás

- A horgászatra vonatkozó korlátozásokat az 6.3.2. fejezet taglalja.
- A halászat feladata az idegen fajok állományainak ritkítása. Az őshonos halfajok állományait ez a tevékenység ma már nem terhelheti, kivéve az esetleges olyan eseteket, amikor valamely őshonos halfaj tekintetében állományszabályzó halászat válik szükségessé – ennek igazolására a tavat folyamatosan vizsgáló MTA BLKI szakvéleménye legyen szükséges.
- A halvédelem legfontosabb eleme, hogy a szabályokat be is kell tartatni. Nem megengedhető, hogy az orvhalászok és a szabályokat be nem tartó (6-8 bottal napi 10-15 db fogassüllőt fogó) horgászok veszélyeztessék a halállomány egyensúlyát a természetes szaporodást biztosító anyaállomány lezsarolásával, illetve, hogy extra telepítési költségeket és kedvezőtlenebb fogási lehetőségeket kényszerítsenek rá a becsületes, kikapcsolódni vágyó horgászokra. A hatékonyabb halórzéshez a törvényi szabályozásban is meg kell teremteni a feltételeket. A tapasztalatok alapján nem elégséges pusztán a halfogási tevékenységeket szabályozni, hanem emellett szabályozni szükséges a kopoltyúháló és az elektromos halászgép birtoklását is.

6.3.6. Objektív és "naprakész" ismeretanyag

A halállomány egyensúlyának biztosítását szolgálni hivatott intézkedések csak akkor érhetik el céljukat, ha azok a halállomány és környezetének mindenkori állapotához igazodnak. Ez csak folyamatos és széleskörű kutatásokra alapozva

valósítható meg. Az ökológiai tárgyú alapkutatások mellett a felelős halgazdálkodás megköveteli, hogy az eddigiekhez képest több új, eddig teljesen elhanyagolt gyakorlati kérdésre is tudományos válaszokat kapjunk. Ezen kutatások nélkülözhetetlenek ahhoz, hogy a jövőben el tudjuk kerülni a 20. század halgazdálkodását jellemző ostoba hibákat.

- Vizsgálni kell a tó halállományának mindenkori állapotát, a halászat-horgászat hatásait, az egyes fajok populációinak dinamikáit és környezeti hatásokra adott biológiai válaszreakcióit. A Balaton halállományának monitorozása a tó méretéhez és jelentőségéhez képest mérsékelt intenzitással ugyan, de 1996. óta folyamatosnak tekinthető. E vizsgálatok folyamatosságát a jövőben is biztosítani kell, a mintavételi intenzitás lehetőség szerinti növelése mellett.
- A fenntartható halgazdálkodás fontos eleme hogy a még megmenthető természetes élőhelyeket helyreállítsuk és bekapcsoljuk a tó tágabb értelemben vett ökoszisztémájába, mielőtt ennek lehetősége végleg elveszne. E feladatok mihamarabbi alapos kutatásokat igényelnek az ilyen élőhelyek felderítésére, azok rehabilitációs potenciáljának, célszerű hasznosításának, vízellátásának és összeköttetéseinek meghatározásához.
- Az idegen halfajok kiszorításával és az élőhely rehabilitációs vizsgálatokkal párhuzamosan időszerű a halfauna rehabilitációjával is foglalkozni. Meg kell vizsgálni, hogy mely területekre, mely eltűnt őshonos halfajok vissztelepítése lehetséges, illetve indokolt. Minden ilyen beavatkozás előzetesen optimalizálni kell.
- A haltelepítések nélkül hatékony horgásztatás ma már elképzelhetetlen. A rendszeres és nagyarányú haltelepítések ugyanakkor nagyon jelentős beavatkozást jelentenek a tó életébe, illetve nem mellékesen sokba is kerülnek. Szükséges tehát a telepítések hatását feltáró és a telepítések hatékonyságának optimalizálását szolgáló kutatások folytatása.
- A haltelepítések, ideértve a fauna rehabilitációját szolgáló vissztelepítéseket is, jelentős hatást gyakorolnak az adott halfaj populációjának genetikai készletére. Természetes vizekbe történő haltelepítéseknel ökológiai szempontból már teljességgel elfogadhatatlan azon tógazdasági gyakorlatból átvett eljárás, miszerint néhány produktív, ráadásul rendszerint nem is az adott szűkebb vízrendszer természetes állományából származó, anyahal nagyszámú utódai kerüljenek kihelyezésre. Az ilyen gazdasági szemléletű ivadéknevelés egyenes következménye a természetes vízi állományok alkalmazkodó képességének leromlása, a genetikai sodródás és a genetikai diverzitás csökkenése, szélsőséges esetben a beltenyészettség megjelenése. Szükséges az őshonos telepített állományok genetikai vizsgálata, a telepítések alapját adó anyaállomány minimális méretének és kiválasztási elveinek meghatározása a természetes genetikai állomány megőrzésének szempontjából.

- Annak érdekében, hogy a horgászati statisztikák használhatóságát növelhessük, célszerű lenne a horgászok körében egy kisebb adatszolgáltató csoportot létrehozni, olyan horgászokból, akik relatíve sok halat szoktak fogni és vállalják, hogy ténylegesen becsülettel vezetnek egy adatlapot az általuk kifogott halakról és a horgászattal eltöltött időről.

7. Köszönetnyilvánítás

E monográfia létrejöttében igen jelentős szerepe volt mindazon kollegáknak, akikkel kutatásaim során együtt dolgoztam. Mindannyijuknak szeretném hálás köszönetemet kifejezni. Külön is köszönöm az együttműködést Báthory Istvánnak, Bodó Ivánnak, Dobos Gézának, Erős Tibornak, György Ágnes Irmának, Kiss Rózsának, Maroskövi Beának, Müller Tamásnak, Rezsü Emesének, Szecsődi Bélának, Takács Péternek, Tátrai Istvánnak, Tölg Lászlónak és Turcsányi Bélának.

Kiemelt köszönet illeti az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet volt és jelenlegi igazgatóját, Herodek Sándort és Bíró Pétert, akik munkámat már a kezdetektől kiemelten támogatták és kutatásaim irányvonalának alakításához példátlan szabadságot biztosítottak számomra.

Végezetül köszönet illeti mindazon szervezeteket és programokat, amelyek a munkámhoz szükséges anyagi támogatást biztosították, ezek közül a legfontosabbak: Földművelésügyi és Vidékfejlesztési Minisztérium Halgazdálkodási Alapja, Országos Tudományos Kutatási Alapprogramok, Magyar Tudományos Akadémiai Balatonkutatási Programok, Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer, Bolyai János Kutatási Ösztöndíj, Nemzeti Kutatási és Technológiai Hivatal és Balaton Fejlesztési Tanács.

8. Irodalomjegyzék

- ALI, M. A. – RYDER, R. A. – ANCTIL, M. (1977): Photoreceptors and visual pigments as related to behavioral responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pikeperches (*Stizostedion* spp.). – Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1475-1480.
- ANTALFI, A. – TÖLG, I. (1968): Növényevő halak. – Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 155 p.
- APPELBERG, M. (ed.) (2000): Swedish standard methods for sampling freshwater fish with multi-mesh gillnets. – Fiskeriverket Information 2000: 1, 32 p.
- APPELBERG, M. – BERGER, H. M. – HESTHAGEN, T. – KLEIVEN, E. – KURKILAHTI, M. – RAITANIEMI, J. – RASK, M. (1995): Development and intercalibration of methods of Nordic freshwater fish monitoring. – Water, Air and Soil Pollution 85: 883-888.
- BALOGH, CS. – MUSKÓ, I. B. (2004): A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) populációdinamikája balatoni hínárosban. – Hidrológiai Közlöny 84: 14-16.

- BALOGH, CS. – MUSKÓ, I. B. (2006): The population dynamics of zebra mussels on different substrata in Lake Balaton (Hungary). – *The Malacologist* 46: 10.
- BALOGH, CS. – MUSKÓ, I. B. – DOMA, Z. ZS. – PADISÁK, J. (2007): A vándorkagyló mennyiségének alakulása (2005) valamint a szén- és a nitrogén anyagforgalomban betöltött szerepe. – *Hidrológiai Közlöny* 87: 11-13.
- BALOGH, CS. – MUSKÓ, I. B. – G.-TÓTH, L. (2008a): A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) szerepe a Balatonban mennyiségének és filtrációjának tükrében. – *Hidrológiai Közlöny* 88: 12-14.
- BALOGH, CS. – MUSKÓ, I. B. – G.-TÓTH, L. – NAGY, L. (2008b): Quantitative trends of zebra mussels in Lake Balaton (Hungary) in 2003-2005 at different water levels – *Hydrobiologia* 613: 57-69.
- BALON, E. K. – MOMOT, W. T. – REGIER, H. A. (1977): Reproductive guilds of percids: results of the paleogeographical history and ecological succession. – *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1910-1921.
- BERGMAN, E. (1991): Changes in abundance of two percids, *Perca fluviatilis* and *Gymnocephalus cernuus* along a productivity gradient. Relations to feeding strategies and competitive abilities. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48: 536-545.
- BERGMAN, E – GREENBERG, L. (1994): Competition between a planktivore, a benthivore, and a species with ontogenetic diet shifts. – *Ecology* 75: 1233-1245.
- BÍRÓ, P. (1970): Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 37: 145-164.
- BÍRÓ, P. (1971a): Egy új gébféle (*Neogobius fluviatilis* Pallas) a Balatonból. – *Halászat* 17: 22-23.
- BÍRÓ, P. (1971b): Growth investigation of ruffe (*Acerina cernua* L.) in Lake Balaton. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 38: 131-142.
- BÍRÓ, P. (1972a): *Pseudorasbora parva* a Balatonban. – *Halászat* 18: 37.
- BÍRÓ, P. (1972b): First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 39: 101-113.
- BÍRÓ, P. (1972c): *Neogobius fluviatilis* in Lake Balaton - a Ponto-Caspian goby new to the fauna of central Europe. – *Journal of Fish Biology* 4: 249-255.
- BÍRÓ, P. (1973): The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 40: 159-183.
- BÍRÓ, P. (1974a): Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 41: 133-151.
- BÍRÓ, P. (1974b): *Neogobius fluviatilis* a Balatonban. – *Halászat* 20: 173-174.
- BÍRÓ, P. (1975): The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Balaton and the assessment of mortality and production rate. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 42: 139- 156.
- BÍRÓ, P. (1976a). Balatoni halászat az őskortól napjainkig. – *Halászat* 22: 91-93.
- BÍRÓ, P. (1976b): Betelepítések és az eutrofizálódás hatása a Balaton halállományára. – *Halászat* 22: 142-143.

- BÍRÓ, P. (1977): Food consumption, production and energy transformation of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton. – Ichthyologia Yugoslavia 9 (1): 47-60.
- BÍRÓ, P. (1978a): Exploitation of fishery resources of Lake Balaton. – Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 20: 2146-2149.
- BÍRÓ, P. (1978b): A halászat hatása a balatoni ragadozó őn (*Aspius aspius*) biomasszájára, állomány nagyságára és hozamára. – Halászat, Tudományos Melléklet 4: 21-24.
- BÍRÓ, P. (1978c): Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary. – Aquacultura Hungarica (Szarvas) 1: 80-95.
- BÍRÓ, P. (1980): First two-year growth of the bleak, *Alburnus alburnus*, in Lake Balaton. – Aquacultura Hungarica (Szarvas) 2: 168-180.
- BÍRÓ, P. (1981): A Balaton halállományának strukturális változásai. In: A Balaton kutatás újabb eredményei II. – VEAB Monográfia 16, Veszprém, pp. 239-275.
- BÍRÓ, P. (1982): Growth, mortality, P/B-ratio and yield of ziege (*Pelecus cultratus* L.) in Lake Balaton. – Aquacultura Hungarica (Szarvas) 3: 181-200.
- BÍRÓ, P. (1983): On the dynamics of fish populations in Lake Balaton. – Roczniki Nauk Rolniczych, seria H 100: 55-64.
- BÍRÓ, P. (1985): Dynamics of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in Lake Balaton. – Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie 70: 471-490.
- BÍRÓ, P. (1986): A Balaton "látott hala" a garda. – Halászat 32: 59-63.
- BÍRÓ, P. (1990): Population structure, growth, P/B-ratio and egg-production of bleak (*Alburnus alburnus*) in Lake Balaton. – Aquacultura Hungarica (Szarvas) 6: 105-118.
- BÍRÓ, P. (1991a): Food resource partitioning between bream (*Abramis brama*) and razor fish (*Pelecus cultratus*) in Lake Balaton (Hungary). – Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 24: 2513-2516.
- BÍRÓ, P. (1991b): Állomány-utánpótlás összefüggések a fogassüllőre (*Stizostedion lucioperca* L.) és a dévérkeszegre (*Abramis brama* L.) a Balatonban. – Halászat 84: 43-48.
- BÍRÓ, P. (1995): A folyami géb (*Neogobius fluviatilis* Pallas) állományok dinamikája és táplálkozása a Balaton parti övében. – Halászat 88: 175-184.
- BÍRÓ, P. (1997): Temporal variations in Lake Balaton and its fish populations. – Ecology of Freshwater Fish 6: 196-216.
- BÍRÓ, P. (2006): A Balaton halállományának anyagforgalmi szerepe és hosszú távú változásai. In: VIZI, E. SZ. (szerk.), Székfoglalók a Magyar Tudományos Akadémián, 2001. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 241-286.
- BÍRÓ, P. – ELEK, L. (1969): The spring and summer nutrition of the 300-500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1968. I. Data bearing relation to the nutritional conditions succeeding the destruction of fish in 1965. – Annales Instituti Biologici (Tihany) 36: 135-149.

- BÍRÓ, P. – FÜRÉSZ, GY. (1976): The growth of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton and the selective effects of commercial fisheries on population structure. – *Annales Instituti Biologici* (Tihany) 43: 47-67.
- BÍRÓ, P. – GARÁDI, P. (1974): Investigations on the growth and population structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton, the assessment of mortality and production. – *Annales Instituti Biologici* (Tihany) 41: 153-179.
- BÍRÓ, P. – MUSKÓ, I. B. (1995): Population dynamics and food of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in the littoral zone of Lake Balaton, Hungary. – *Hydrobiologia* 310: 139-149.
- BÍRÓ, P. – PAULOVITS, G. (1994): Evolution of fish fauna in Little Balaton Water Reservoir. – *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 25: 2164-2168.
- BÍRÓ, P. – VÖRÖS, L. (1990): Trophic relationships between primary producers and fish yields in Lake Balaton. – *Hydrobiologia* 191: 213-221.
- BÍRÓ, P. – SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. (1998): A Balaton halállományának minőségi-mennyiségi felmérése (1995-98). In: SALÁNKI, J. – PADISÁK, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 1997-es eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém, pp. 134-137.
- BÍRÓ, P. – SPECZIÁR, A. – KERESZTESSY, K. (2001): A Balaton és befolyóinak halfaj-együttese. – *Halászat* 94: 110-114.
- BÍRÓ, P. – SPECZIÁR, A. – KERESZTESSY, K. (2003): Diversity of fish species assemblages distributed on the drainage area of Lake Balaton (Hungary). – *Hydrobiologia* 506-509: 459-464.
- BÍRÓ, P. – TAKÁCS, P. – SPECZIÁR, A. (2008): A kűsz (*Alburnus alburnus* L.) növekedése és morfológiája a Balaton két szélső medencéjében. – *Hidrológiai Közöny* 88 (6): 28-30.
- BÍRÓ, P. – SPECZIÁR, A. – TÁTRAI, I. (2009): A Balaton és a befolyó vizek halfaunája: a nyíltvíz és a parti tájék halai. In: BÍRÓ, P. (szerk.), Balaton-kutatásról mindenkinek. – Magyar Tudományos Akadémia Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, Tihany, pp. 169-199.
- BODÓ, I. – SPECZIÁR, A. (2006): A balatoni compójelölés tapasztalatai. – *Halászat* 99: 57-59.
- BRABRAND, A. (2001): Piscivory in larval perch (*Perca fluviatilis*): mechanisms structuring larval roach (*Rutilus rutilus*) cohorts. – *Ecology of Freshwater Fish* 10: 97-104.
- BUIJSE, A. D. – HOUTHUIJZEN, R. P. (1992): Piscivory, growth, and size selective mortality of age 0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 894-902.
- BYSTRÖM, P. – PERSSON, L. – WAHLSTRÖM, E. (1998): Competing predators and prey: juvenile bottlenecks in whole-lake experiments. – *Ecology* 79: 2153-2167.
- CAMPBELL, E. A. (1998): Predation by small walleyes on yellow perch: effects of prey size distribution. – *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 588-597.
- CAZEMIER, W. G. (1975): Onderzoek naar oorsaken van groeiverschillen bij de brasem. – *Visserij* 4: 197-209.

- CLADY, M. D. (1976): Influence of temperature and wind on the survival of early stages of yellow perch, *Perca flavescens*. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada 33: 1887-1893.
- CLAPP, D. F. – SCHNEEBERGER, P. J. – JUDE, D. J. – MADISON, G. – PISTIS, C. (2001): Monitoring round goby (*Neogobius melanostomus*) population expansion in eastern and northern Lake Michigan. – Journal of Great Lakes Research 27: 335-341.
- COHEN, J. E. – PIMM, S. L. – YODZIS, P. – SALDANA, J. (1993): Body sizes of animal predators and animal prey in food webs. – Journal of Animal Ecology 62: 67-78.
- DADAY, J. (1897): XII. Fische (Pisces). In: ENTZ, G. (ed.), Resultate der Wissenschaftlichen Erforschung des Balatonsees. Commissionsverlag, Wien, Von Ed. Hölzel., pp. 216-231.
- DAUBA, F. – BÍRÓ, P. (1992): Growth of bream, *Abramis brama* L., in two outside basins of different trophic state of Lake Balaton. – Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie 77: 225-235.
- DEMÉNY, F. – ZÖLDI, L. G. – DELI, ZS. – FAZEKAS, G. – URBÁNYI, B. – MÜLLER, T. (2009a): A réticsík (*Misgurnus fossilis*) szaporítása és nevelése a természetesvízi állományok fenntartása és megerősítése érdekében. – Pisces Hungarici 3: 107-113.
- DEMÉNY, F. – LÉVAI, T. – ZÖLDI, L. G. – FAZEKAS, G. – HEGYI, Á. – URBÁNYI, B. – MÜLLER, T. (2009b): Különböző takarmányok hatása a réticsík lárvák (*Misgurnus fossilis*) növekedésére és megmaradására intenzív körülmények között. – Halászat 102: 150-156.
- DIAL, K. P. – GREENE, E. – IRSCHICK, D. J. (2008): Allometry of behaviour. – Trends in Ecology and Evolution 23: 394-401.
- DURIF, C. – VAN GINNEKEN, V. – DUFOUR, S. – MÜLLER, T. – ELIE, P. (2009): Seasonal evolution and individual differences in silvering eels from different locations. In: VAN DEN THILLART, G. – DUFOUR, S. – RANKIN, C. (eds), Spawning migration of the European eel. – Springer Science and Business Media B.V., pp: 13-38.
- EBENER, M. P. – COPES, F. A. (1982): Loss of Floy anchor tags from lake whitefish. – North American Journal of Fisheries Management 2: 90-93.
- EBESFALVI, S. (1990): A dévérkeszeg növekedése és állomány-szerkezete a Balatonban. – Egyetemi doktori disszertáció, Tihany, 56 p. + 7 táblázat.
- ECOSURV CONSORTIUM (2005). BQE report fish. Version October 2005. – Ministry of Environment and Water, Budapest, 40 p.
- EN 14011:2003. Water quality – Sampling of fish with electricity. – European committee for standardization, Brussels, 18 p.
- EN 14757:2005. Water quality – Sampling of fish with multi-mesh gillnets. – European committee for standardization, Brussels, 27 p.
- ENTZ, B. (1954): A Balaton termelésbiológiai problémái. – Magyar Tudományos Akadémia Biológiai és Orvostudományi Osztályának Közleményei 5: 433-448.
- ENTZ, B. – LUKACSOVICS, F. (1957): Vizsgálatok a téli félévben néhány balatoni hal táplálkozási, növekedési és szaporodási viszonyainak megismerésére. – Annales Instituti Biologici (Tihany) 24: 71-85.

- ENTZ, G. – SEBESTYÉN, O. (1942): A Balaton élete. – Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 366 p.
- ERŐS, T. – GUTI, G. (1997): Kessler géb (*Neogobius kessleri* Günther, 1861) a Duna magyarországi szakaszán – új halfaj előfordulásának igazolása. – Halászat 90: 83-84.
- ERŐS, T. – SEVCSIK, A. – TÓTH, B. (2005): Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. – Journal of Applied Ichthyology 21: 350-357.
- ERŐS, T. – TAKÁCS, P. – SÁLY, P. – SPECZIÁR, A. – GYÖRGY, Á. I. – BÍRÓ, P. (2008a): Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) megjelenése a Balaton vízgyűjtőjén. – Halászat 101: 75-77.
- ERŐS, T. – TÓTH, B. – SEVCSIK, A. – SCHMERA, D. (2008b): Comparison of fish assemblage diversity in natural and artificial rip-rap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). – International Review of Hydrobiology 93: 88-105.
- ERŐS, T. – SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (2009a): Assessing fish assemblages in reed habitats of a large shallow lake – a comparison between gillnet sampling and electrofishing. – Fisheries Research 96: 70-76.
- ERŐS, T. – HEINO, J. – SCHMERA, D. – RASK, M. (2009b): Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. – Freshwater Biology 54: 1788-1803.
- FARKAS, A. – SALÁNKI, J. – VARANKA, I. (1999): Toxikus nehézfémek balatoni halak: angolna, dévérkeszeg, fogassüllő. – Hidrológiai Közöny 79 (6): 311-313.
- FISS, F. C. – SAMMONS, S. M. – BETTOLI, P. W. – BILLINGTON, N. (1997): Reproduction among saugeye (F_x hybrids) and walleyes in Normandy Reservoir, Tennessee. – North American Journal of Fisheries Management 17: 215-219.
- FITZMAURICE, P. (1984): The effects of freshwater fish introductions to Ireland. – EIFAC Technical Papers 42 (Suppl. 2.): 449-457.
- FRÁTER, G. (1987): Balatoni csodák. In: VÍGH, J. (szerk.), Horgász kalauz 1987. – Népszava Könyv- és Lapkiadó Vállalat, Budapest, pp. 73-77.
- GILES, N. – STREET, M. – WRIGHT, R. M. (1990): Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* (L.) and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lakes: potential trophic overlap with wildfowl. – Journal of Fish Biology 37: 945-957.
- GOFFAUX, D. – GRENOUILLETT, G. – KESTEMONT, P. (2005): Electric fishing versus gillnet sampling for the assessment of fish assemblages in large rivers. – Archiv für Hydrobiologie 162: 73-90.
- GOLDSPINK, C. R. (1978): The population density, growth rate and production of bream, *Abramis brama*, in Tjeukemeer, the Netherlands. – Journal of Fish Biology 13: 499-517.
- GOTELLI, N. J. – ENTSMINGER, G. L. (2008): EcoSim: null models software for ecology. Version 7. – Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho, <http://www.garyentsminger.com/ecosim/ecosim.htm>.

- GÖNCZY, J. (1998): A Balaton busaállománya és annak halászata. – *Halászat* 91: 111.
- GÖNCZY, J. – TAHY, B. (1985): Az angolna. – Mezőgazdasági kiadó, Budapest, 206 p.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – SZALONTAI, K. – LANGÓ, ZS. (1999): Az eutrofizáció hatása a planktonikus és bentikus gerinctelen állatvilág táplálkozására, produkciójára és anyagforgalmára a Balatonban. In: SALÁNKI, J. – PADISÁK, J. (szerk.), A Balatonkutatásának 1998-as eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal, Veszprém, pp. 76-80.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – SZALONTAI, K. (2000): A rákközösségek szerepe a fitoplankton eliminációjában és a halak táplálék ellátásában a Balatonban. In: SOMLYÓDI, L. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 1999. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 45-53.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, I. B. – SZALONTAI, K. – KISZELY, P. (2001): A nyíltvíz és a parti öv gerinctelen állatvilágának kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 115-123.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – SZALONTAI, K. – KISZELY, P. (2002): A nyíltvíz és a parti öv gerinctelen állatvilágának kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 111-119.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – SZALONTAI, K. – KISZELY, P. – NÉMETH, P. (2003): A nyíltvíz és a parti öv gerinctelen állatvilágának kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 100-108.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – BALOGH, CS. – NÉMETH, P. – HOMMAY, Z. – KISZELY, P. (2004): A nyíltvíz és a parti öv gerinctelen állatvilágának kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 73-81.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, B. I. – BALOGH, CS. – NÉMETH, P. – KISZELY, P. (2005): A nyíltvíz és a parti öv gerinctelen állatvilágának kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 77-83.
- G.-TÓTH, L. – BALOGH, CS. – PARPALA, L. (2009a). A Balaton zooplanktonjának dinamikája In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2008. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 54-62.
- G.-TÓTH, L. – MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – BARANYAI, E. – PARPALA, L. – SZALONTAI, K. (2009b). A balatoni zooplankton struktúrája és funkciója 1999 és 2008 között. In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton-kutatások fontosabb eredményei 1999-2009. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 82-96.

- GUTI, G. (1993): A magyar halfauna természetvédelmi minősítésére javasolt értékrendszer. – Halászat 86: 141-144.
- GUTI, G. (2004): Mintavételi protokoll tervezete a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer halállomány felméréseihez. – Készült a KöM TVH Természetmegőrzési Főosztályának megbízásából, Budapest, kézirat, 31 p.
- GUTI, G. – ERŐS, T. – SZALÓKY, Z. – TÓTH, B. (2003): A kerekfejű géb, a *Neogobius melanostomus* (Pallas, 1811) megjelenése a Duna magyarországi szakaszán. – Halászat 96: 116-119.
- HAMLEY, J. M. (1975): Review of gillnet selectivity. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada 32: 1943-1969.
- HANCZ, CS. – BOZZAI, T. (1997): Újabb adatok a dévérkeszeg (*Abramis brama* L.) növekedéséről és populáció-struktúrájáról. – Halászatfejlesztés 20: 90-91.
- HANKÓ, B. (1931): Magyarország halainak eredete és elterjedése. – A Debreceni Tisza István Egyetem Állattani Intézetének Közleményei 10, 34 p.+8 térkép.
- HARKA, Á. (1996): A küllőfajok hazai elterjedése. – Halászat 89: 95-98.
- HARKA, Á. – SALLAI, Z. (2004): Magyarország halai. – Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas, 269 p.
- HARKA, Á. – HALASI-KOVÁCS, B. – SEVCSIK, A. – TÓTH, B. – ERŐS, T. (2005): A csupasztorkú géb [*Neogobius gymnotrachelus* (Kessler, 1857)] első észlelései a Duna magyar szakaszán. – Halászat 93: 163-168.
- HEINO, J. – ERŐS, T. – KOTANEN, J. – RASK, M. (2010): Describing lake fish communities: do presence-absence and biomass data show similar spatial and environmental relationships? – Boreal Environment Research 15: 69-80.
- HELLAWELL, J. M. (1972): The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) of the River Lugg, Herefordshire. – Journal of Fish Biology 4: 469-486.
- HERMAN, O. (1887): A magyar halászat könyve. II. kötet. – A Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest.
- HERODEK, S. – TÁTRAI, I. – OLÁH, J. – VÖRÖS, L. (1989): Feeding experiments with silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) fry. – Aquaculture 83: 331-344.
- HERODEK, S. – VÖRÖS, L. – PONYI, J. – PAULOVITS, G. – SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. (1995): Az 1995. évi angolnapusztulással kapcsolatban végzett kutatások. – Kutatási jelentés, Magyar Tudományos Akadémia Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, Tihany, 16 p.
- HERZIG, A. (1995): *Leptodora kindtii*: efficient predator an preferred prey item in Neusiedler See, Austria. – Hydrobiologia 307: 273-282.
- HJELM, J. – PERSSON, L. – CHRISTENSEN, B. (2000): Growth, morphological variation and ontogenetic niche shifts in perch (*Perca fluviatilis*) in relation to resource availability. – Oecologia 122: 190-199.
- HOOGENBOEZEM, W. – LAMMENS, E. H. R. R. – MACGILLAVRY, P. J. – SIBBING, F. A. (1993): Prey retention and sieve adjustment in filter-feeding bream (*Abramis brama*) (Cyprinidae). – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 50: 465-471.

- HOUDE, E. D. (1997): Patterns and consequences of selective processes in teleost early life histories. In: CHAMBERS, R. C. – TRIPPEL, E. A. (eds), Early life history and recruitment of fish populations. – Chapman and Hall, London, pp. 173-196.
- HUCKINS, C. J. F. (1997): Functional linkage among morphology, feeding performance, diet, and competitive ability in molluscivorous sunfish. – Ecology 78: 2401-2414.
- ISTVÁNOVICS, V. – CLEMENT, A. – SOMLYÓDY, L. – SPECZIÁR, A. – G.-TÓTH, L. – PADISÁK, J. (2007): Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. – Hydrobiologia 581: 305-318.
- JACOBSEN, L. – BERG, S. – JEPSEN, N. – SKOV, C. (2004): Does roach behaviour differ between shallow lakes of different environmental state? – Journal of Fish Biology 65: 135-147.
- JAKSIĆ, F. M. – MEDEL, R. G. (1990): Objective recognition of guilds: testing for statistically significant species clusters. – Oecologia 82: 87-92.
- JONAS, J. L. – WAHL, D. H. (1998): Relative importance of direct and indirect effects of starvation for young walleyes. – Transactions of the American Fisheries Society 127: 192-205.
- JUANES, F. (1994). What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In: STOUDE, D. J. – FRESH, K. L. – FELLER, R. J. (eds), Theory and application in fish feeding ecology. – Belle W. Baruch Library in Marine Sciences, no. 18., University of South Carolina Press, Columbia, SC, pp. 79-100.
- KASZJANOV, A. N. – IZJUMOV, Y. G. (1995): K izucseniju rozsta i morfologii plotvü *Rutilus rutilus* oz. Plescsevo v szvjazi sz vszeleniem drejsszenü. – Voprosy Ikhtiologii 35: 546-548.
- KASZJANOV, A. N. – IZJUMOV, Y. G. – KASZJANOVA, N. V. (1995): Linejnüj rozst plotvü *Rutilus rutilus* v vodoemah Rosszii i szopredelnüh sztran. – Voprosy Ikhtiologii 35: 772-781.
- KECKIES, H. – SCHIEMER, F. (1992): Food consumption and growth of larvae and juveniles of three cyprinid species at different food levels. – Environmental Biology of Fishes 33: 33-45.
- KJELLMAN, J. – LAPPALAINEN, J. – URHO, L. (2001): Influence of temperature on size and abundance dynamics of age-0 perch and pikeperch. – Fisheries Research 53: 47-56.
- KOLAR, C. S. – CHAPMAN, D. C. – COURTENAY, JR. W. R. – HOUSEL C. M. – WILLIAMS J. D. – JENNINGS. D. P. (2005): Asian carps of the genus *Hypophthalmichthys* (Pisces, Cyprinidae) - a biological synopsis and environmental risk assessment. – Report to U.S. Fish and Wildlife Service, vi+175 p.
- KREBS, C. J. (1989): Ecological methodology. – Harper and Row, New York.
- KUBECKA, J. – FROUZOVÁ, J. – ZDENEK, P. (1997): Hydroacoustic assessment of the fish stock in Lake Balaton. – Scientific Report, Hydrobiological Institute, Ceske Budejovice, 33 p.
- KUCHARCZYK, D. – LUCZYNSKI, M. – KUJOWA, R. – KAMINSKI, R. – ULIKOWSKI, D. – BRZUZAN, P. (1998): influences of temperature and

- food on early development of bream (*Abramis brama* L.). – Archiv für Hydrobiologie 141: 243-256.
- LAMMENS, E. H. R. R. (1982): Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama*) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. – Hydrobiologia 95: 311-321.
- LAPPALAINEN, J. – LEHTONEN, H. (1995): Year-class strength of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in relation to environmental factors in a shallow Baltic bay. – Annales Zoologici Fennici 32: 411-419.
- LAPPALAINEN, J. – LEHTONEN, H. – BÖHLING, P. – ERM, V. (1996): Covariation in year-class strength of perch, *Perca fluviatilis* L. and pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.). – Annales Zoologici Fennici 33: 421-426.
- LAPPALAINEN, J. – ERM, V. – KJELLMAN, J. – LEHTONEN, H. (2000): Size-dependent winter mortality of age-0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Parnu Bay, the Baltic Sea. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 451-458.
- LAPPALAINEN, J. – MALINEN, T. – RAHIKAINEN, M. – VINNI, M. – NYBERG, K. – RUUHIJÄRVI, J. – SALMINEN, M. (2005): Temperature dependent growth and yield of pikeperch, *Sander lucioperca*, in Finnish lakes. – Fisheries Management and Ecology 12: 27-35.
- LAPPALAINEN, J. – MILARDI, M. – NYBERG, K. – VENÄLÄINEN, A. (2009): Effects of water temperature on year-class strengths and growth patterns of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) in the brackish Baltic Sea. – Aquatic Ecology 43: 181-191.
- LAURIDSEN, T. L. – LANDKILDEHUS, F. – JEPPESEN, E. – JØRGENSEN, T. B. – SØNDERGAARD, M. (2008): A comparison of methods for calculating Catch Per Unit Effort (CPUE) of gill net catches in lakes. – Fisheries Research 93: 2004-211.
- LUKÁCS, K. (1932a): A Balaton halainak gyakoriságáról. – Magyar Biológiai Kutató Intézet Munkái 5: 17-27.
- LUKÁCS, K. (1932b): A balatoni fogasról. – Természettudományi Közlöny 64: 3.
- LUNDVALL, D. – SVANBÄCK, R. – PERSSON, L. – BYSTRÖM, P. (1999): Size-dependent predation in piscivores: interaction between predator foraging and prey avoidance abilities. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56: 1285-1292.
- MAJER, J. – BÍRÓ, P. (2001): Somogy megye halainak katalógusa (Halak - Pisces). – Natura Somogyiensis 1: 439-444.
- MANDRAK, N. E. – CUDMORE, B. (2004): Risk assessment for Asian carps in Canada. – Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2004/103, Fisheries and Oceans Canada, 48 p.
- MANN, R. H. K. (1973): Observations on the age, growth reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in two rivers in southern England. – Journal of Fish Biology 5: 707-736.
- MAYER, I. (1990): Szemelvények Veszprém megye halászati múltjából (IV.). – Halászat 83: 23-24.
- MEHNER, T. – PLEWA, M. – HÜLSMANN, S. – WORISCHKA, S. (1998): Gape-size dependent feeding of age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander

- (*Stizostedion lucioperca*) on *Daphnia galeata*. – Archiv für Hydrobiologie 142: 191-207.
- MITTELBAACH, G. G. (1981): Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. – Ecology 62: 1370-1386.
- MITTELBAACH, G. G. – PERSSON, L. (1998): The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1454-1465.
- MOLNÁR, K. – CSABA, GY. – SZÉKELY, CS. – BASKA, F. – LÁNG, M. (1992): *Anguillicola crassus* (Nematoda, Dracunculoidea) által okozott tömeges angolnaelhullás a Balatonba. In: BÍRÓ, P. (szerk), 100 éves a Balaton-kutatás. – XXXIII. Hidrobiológus Napok, Reproprint, Nemesvámos, pp. 126-129.
- MOOIJ, W. M. – LAMMENS, E. H. R. R. – VAN DENSEN, W. L. T. (1994): Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size, and food in shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 516-526.
- MUONEKE, M. I. (1992): Loss of Floy anchor tags from white bass. – North American Journal of Fisheries Management 12: 819-824.
- MUÑOZ, A. A. – OJEDA, F. P. (1998): Guild structure of carnivorous intertidal fishes of the Chilean coast: implication of ontogenetic dietary shifts. – Oecologia 114: 563-573.
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – GÖRÖG, SZ. – BENCE, M. (2003): A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) megtelepedési stratégiája Balatonba helyezett természetes aljzatokon. – Hidrológiai Közlöny 83: 17-19
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – BAKÓ, B. – LEITOLD, H. – TÓTH, Á. (2004): Gerinctelen állatok szezonális dinamikája balatoni hínárosban, különös tekintettel néhány pontokáspi fajra. – Hidrológiai Közlöny 84 (5-6): 12-13.
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – VARGA, É. – TÓTH, Á. P. (2005): Gerinctelen állatok szezonális dinamikája a Balaton köves parti zónájában, különös tekintettel néhány pontokáspi inváziós fajra. – Hidrológiai Közlöny 85 (6): 7-9.
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – KISZELY, P. (2006): A Balaton bevonatlakó gerinctelen állatvilága és a tízlábú rákok kutatása. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 57-65.
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – G.-TÓTH L. (2007): A halak rendelkezésre álló gerinctelen táplálékbázis a Balaton parti övében. – Hidrológiai Közlöny 87 (6): 5-7.
- MUSKÓ, I. B. – BALOGH, CS. – G.-TÓTH, L. – GÖRÖG, SZ. – BAKÓ, B. – BENCE, M. (2009): A Balaton bevonatlakó gerinctelen állatvilága 1999-2008-ban. In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton-kutatások fontosabb eredményei 1999-2009. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 97-112.
- MÜLLER, T. (2005): Possible ways of the artificial induction of sexual maturation and propagation of the European eel (*Anguilla anguilla*). – PhD Dissertation, Kaposvár University, Kaposvár, 126 p.

- MÜLLER, T. (2006): Az európai angolna (*Anguilla anguilla* L.) mesterséges szaporításának lehetséges útjai. In: FENYVESI, O. (szerk.), I. Pannon Tudományos Napok. – Magyar Tudományos Akadémia Veszprémi Akadémiai Bizottsága, Veszprém, pp. 127-136.
- MÜLLER, T. (2009): Jelölt széles kárászok (*Carassius carassius*) a Balatonban. – Halászat 102: 21.
- MÜLLER, T. – BINDER, T. – VÁRADI, B. – BERCSÉNYI, M. (2001): Az európai angolna (*Anguilla anguilla* L.) hormonálisan indukált ivarérelése és sikeres ikranyerése. – Halászat 94: 115-118.
- MÜLLER, T. – VÁRADI, B. – HORN, P. – BERCSÉNYI, M. (2003): Effects of various hormones on the sexual maturity of European eel (*Anguilla anguilla* L.) females from farm and lakes. – Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae 54: 313-322.
- MÜLLER, T. – TALLER, J. – NYITRAI, G. – KUČSKA, B. – CERNÁK, I. – BERCSÉNYI, M. (2004): Hybrid of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and Volga perch (*S. Volgense* Gmelin). – Aquaculture Research 35: 915-916.
- MÜLLER, T. – KONDOROSY, E. – KISS, B. – KUČSKA, B. – BERCSÉNYI, M. – SZÉKELY, CS. (2005): Az angolna (*Anguilla anguilla* L.) szezonális táplálkozási sajátosságai a Balatonban. In: KORSÓS, Z. (szerk.), IV. Kárpát-medencei Biológiai Szimpózium. – Magyar Biológiai Társaság és Fővárosi Állat- és Növénykert, Budapest, pp. 457-463.
- MÜLLER, T. – CSORBAI, B. – URBÁNYI, B. (2007): A széles kárász - *Carassius carassius* - szaporítása és nevelése a természetesvízi állományok fenntartása és megerősítése érdekében. – Pisces Hungarici 2: 73-82.
- MÜLLER, T. – NYITRAI, G. – TRENOVSZKI, M. – BERCSÉNYI, M. – URBÁNYI, B. (2009a): Artificial propagation of Volga pikeperch (*Sander volgensis*). – EAS Special Publications, Aquaculture Europe 2009, pp. 436-437.
- MÜLLER, T. – BUDAHAZY, A. – TRENOVSZKI, M. – HEGYI, Á. – BOCZONÁDI, ZS. – URBÁNYI, B. (2009b): Observations on comparison of larvae survival and juvenile oxygen tolerance of pikeperch (*S. lucioperca*), pikeperch and Volga pikeperch hybrids (*S. lucioperca* × *S. volgensis*) and (*S. lucioperca* × [*S. lucioperca* × *S. volgensis*]). – EAS Special Publications, Aquaculture Europe 2009, pp. 434-435.
- MÜLLER, T. – WÁGNER, L. – URBÁNYI, B. – HUSVÉTH, F. – BOCZONÁDI, Z. – SPECZIÁR, A. – LEFLER, K. K. – MÉZES, M. (2009c): Effects of metal content of eels from Lake Balaton on the induced sexual maturation. – Abstract book, Second International Workshop on Biology of Fish Gametes, pp. 118-119.
- MÜLLER, T. – TALLER, J. – KOLICS, B. – KOVÁCS, B. – URBÁNYI, B. – SPECZIÁR, A. (2010): First record of natural hybridization between pikeperch *Sander lucioperca* and Volga pikeperch *S. volgensis*. – Journal of Applied Ichthyology. (in press).
- NAGELKERKE, L. A. J. – SIBBING, F. A. (1996): Efficiency of feeding on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) by common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*), and roach (*Rutilus rutilus*): the effects of morphology and behaviour. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 2847-2861.

- NAGIEC, M. (1977): Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in its natural habitats in Poland. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1581-1585.
- OLIN, M. – KURKILAHTI, M. – PEITOLA, P. – RUUHIJÄRVI, J. (2004): The effects of fish accumulation on the catchability of multimesh gillnet. – Fisheries Research 68: 135-147.
- OLIN, M. – MALINEN, T. – RUUHIJÄRVI, J. (2009): Gillnet catch in estimating the density and structure of fish community – Comparison of gillnet and trawl samples in an eutrophic lake. – Fisheries Research 96: 88-94.
- OLSON, M. H. – MITTELBAUGH, G. G. – OSENBERG, C. W. (1995): Competition between predator and prey: resource-based mechanisms and implications for stage structured dynamics. – Ecology 76: 1758-1771.
- PAULOVITS, G. – BÍRÓ, P. (1988): Balatoni angolnák tápláléka és növekedése. – XXIX. Georgikon Napok Kiadványa, Keszthely, pp. 213-226.
- PAULOVITS, G. – TÁTRAI, I. – BÍRÓ, P. – PERÉNYI, M. – LAKATOS, GY. (1994): Fish stock structure in the littoral zone of Lake Balaton. – Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 25: 2162-2163.
- PELHAM, M. E. – PIERCE, C. L. – LARSCHIED, J. G. (2001): Diet dynamics of the juvenile piscivorous fish community in Spirit Lake, Iowa, USA, 1997-1998. – Ecology of Freshwater Fish 10: 198-211.
- PERÉNYI, M. – BÍRÓ, P. (1991): Yield and recruit estimates of razor fish (*Pelecus cultratus* L.) in Lake Balaton. – Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 24: 2509-2512.
- PERÉNYI, M. – BÍRÓ, P. (1992): A garda (*Pelecus cultratus* L.) populáció dinamikája és tápláléka a Balatonban. In: BÍRÓ, P. (szerk.), 100 Éves a Balaton-kutatás. – Reproprint, Nemesvámos, pp. 217-231.
- PERSSON, L. (1983a): Food consumption and the significance of detritus and algae to intra-specific competition in roach *Rutilus rutilus* in shallow eutrophic lake. – Oikos 41: 118-125.
- PERSSON, L. (1983b). Effects of intra- and interspecific competition on dynamics and size structure of a perch *Perca fluviatilis* and a roach *Rutilus rutilus* population. – Oikos 41, 126-132.
- PERSSON, L. (1988): Asymmetries in competitive and predatory interactions in fish populations. In: EBENMAN, B. – PERSSON, L. (eds), Size-structured populations: ecology and evolution. – Springer-Verlag, Berlin, pp. 203-218.
- PERSSON, L. – GREENBERG, L. A. (1990): Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) - roach (*Rutilus rutilus*) interaction. – Ecology 71: 44-56.
- PÉNZES, B. (1966): Adatok a balatoni dévérkeszeg (*Abramis brama* L.) növekedéséhez. – Annales Instituti Biologici (Tihany) 33: 173-176.
- PIET, G. J. – PET, J. S. – GURUGE, W. A. H. P. – VIJVERBERG, J. – VAN DENSEN, W. L. T. (1999): Resource partitioning along three niche dimensions in a size-structured tropical fish assemblage. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 56, 1241-1254.
- POPOVA, O. A. – SYTINA, L. A. (1977): Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various

- waters of the USSR. – Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1559-1570.
- PRZYBYLSKI, M. – BÍRÓ, P. – ZALEWSKI, M. – TÁTRAI, I. – FRANKIEWICZ, P. (1991): The structure of fish communities in streams of the northern part of the catchment area of Lake Balaton (Hungary). – Acta Hydrobiologica (Cracow) 33: 135-148.
- REZSU, E. – SPECZIÁR, A. (2006): Ontogenetic diet profiles and size-dependent diet partitioning of ruffe *Gymnocephalus cernuus*, perch *Perca fluviatilis* and pumpkinseed *Lepomis gibbosus* in Lake Balaton. – Ecology of Freshwater Fish 15: 339-349.
- RUUHIJARVI, J. – SALMINEN, M. – NURMIO, T. (1996): Releases of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) fingerlings in lakes with no established pikeperch stock. – Annales Zoologici Fennici 33: 553-567.
- SÁLY, P. – ERŐS, T. – TAKÁCS, P. – BEREZKI, CS. – BÍRÓ, P. (2008): Biológiai homogenizáció vagy differenciáció? Hal-együttesek sokféleségének változása a Balaton három kisvízfolyásában. – Hidrológiai Közöny 88 (6): 162-164.
- SÁLY, P. – ERŐS, T. – TAKÁCS, P. – SPECZIÁR, A. – KISS, I. – BÍRÓ, P. (2009): Assemblage level monitoring of stream fishes: the relative efficiency of single vs. double-pass electrofishing. – Fisheries Research 99: 226-233.
- SCHAEFFER, J. S. – BOWEN, A. – THOMAS, M. – FRENCH, III. J. P. R. – CURTIS, G. L. (2005): Invasion history, proliferation, and offshore diet of the round goby *Neogobius melanostomus* in western Lake Huron, USA. – Journal of Great Lakes Research 31: 414-425.
- SCHLEUTER, D. (2007): Competition for food between perch (*Perca fluviatilis* L.) and invasive ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in reoligotrophic Lake. – Cuvillier Verlag, Göttingen, 128 p.
- SCHMERA, D. – ERŐS, T. (2008). Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. – Archiv für Hydrobiologie 172: 205-215.
- SCHMERA, D. – ERŐS, T. – PODANI, J. (2009a): A measure for assessing functional diversity in ecological communities. – Aquatic Ecology 43: 157-167.
- SCHMERA, D. – PODANI, J. – ERŐS, T. (2009b): Measuring the contribution of community members to functional diversity. – Oikos 118: 961-971.
- SCHMUTZ, S. – COWX, I. G. – HAIDVOGL, G. – PONT, D. (2007): Fish-based methods for assessing European running waters: a synthesis. – Fisheries Management and Ecology 14: 369-380.
- SCRIBNER, K. T. – PAGE, K. S. – BARTRON, M. L. (2000): Hybridization in freshwater fishes: a review of case studies and cytonuclear methods of biological inference. – Reviews in Fish Biology and Fisheries 10: 293-323.
- SOGARD, S. M. (1997). Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. – Bulletin of Marine Science 60: 1129-1157.
- SPECZIÁR, A. (1999a): Öt pontyféle tápláléka és táplálkozási stratégiája a Balaton főbb élőhelyein. – Halászat 92: 124-132.
- SPECZIÁR, A. (1999b): Öt pontyféle táplálkozási kölcsönhatása és táplálkozási feltételei a Balatonban. – Halászat 92: 166-176.

- SPECZIÁR, A. (2000): A makrobentosz területi megoszlása, időbeni változásai és haltáplálkozásbeli szerepe a Balatonban, különös tekintettel a Chironomidae lárvákra. – PhD disszertáció, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Zoológia doktori program, Budapest, 128 p.
- SPECZIÁR, A. (2001a): A halak mozgási aktivitásának hatása a kopoltyúhálós mintavételezések eredményeire: a CPUE napszakos és évszakos változásai a Balatonban. – Hidrológiai Közlöny 81: 459-461.
- SPECZIÁR, A. (2001b): Horgászati-halászati jelentőségű halfajok ivadékanak vizsgálata a Balatonban. – Kutatási jelentés a Földművelésügyi és Vidékfejlesztési Minisztérium, Halgazdálkodási Alapjának megbízásából, Budapest, 62. p.
- SPECZIÁR, A. (2002a): A bodorka (*Rutilus rutilus* L.) és a dévérkeszeg (*Abramis brama* L.) ivadék táplálkozása és növekedése a Balatonban. – Hidrológiai Közlöny 82: 111-113.
- SPECZIÁR, A. (2002b): An *in situ* estimate of food consumption of five cyprinid species in Lake Balaton. – Journal of Fish Biology 60: 1237-1251.
- SPECZIÁR, A. (2002c): A dévérkeszeg és a fogassüllő populáció természetes szaporulatának vizsgálata a Balatonban. – Kutatási jelentés a Földművelésügyi és Vidékfejlesztési Minisztérium, Halgazdálkodási Alapjának megbízásából Budapest, 46. p.
- SPECZIÁR, A. (2002d): A fogassüllő és a kőszüllő ivadék tápláléka a Balatonban. – Halászatfejlesztés 27: 70-80.
- SPECZIÁR, A. (2003): A dévérkeszeg és a fogassüllő szaporodási lehetőségeinek vizsgálata a Balatonban. – Kutatási jelentés a Földművelésügyi és Vidékfejlesztési Minisztérium, Halgazdálkodási Alapjának megbízásából, Budapest, 61. p.
- SPECZIÁR, A. (2004a): A fogassüllő és a kőszüllő szaporulata a Balatonban. – Halászatfejlesztés 29: 113-124.
- SPECZIÁR, A. (2004b): Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. – Hydrobiologia 522: 249-260.
- SPECZIÁR, A. (2005a): Óshonos halfajok ivadékanak táplálkozási stratégiája, trofikus kapcsolatai, növekedése és túlélési esélye a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 102-110.
- SPECZIÁR, A. (2005b): Néhány halfaj ivadékkori állomány-dinamikája és táplálkozása a Balatonban. – Hidrológiai Közlöny 85 (6): 124-126.
- SPECZIÁR, A. (2005c): First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis*, in Lake Balaton. – Hydrobiologia 549: 115-130.
- SPECZIÁR, A. (2006): Óshonos halfajok ivadékanak táplálkozási stratégiája, trofikus kapcsolatai, növekedése és túlélési esélye a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 84-92.

- SPECZIÁR, A. (2007): A halak egyedfejlődése során bekövetkező táplálékváltások, illetve azok növekedést és táplálékbázis felosztást érintő hatásainak vizsgálata a Balatonban. In: FENYVESI, O. (szerk.), Tudományos előadások 2007. – Magyar Tudományos Akadémia Veszprémi Területi Bizottsága, Veszprém, pp. 127-135.
- SPECZIÁR, A. (2008): Life history patterns of *Procladius choreus*, *Tanytus punctipennis* and *Chironomus balatonicus* in Lake Balaton. – Annales de Limnologie – International Journal of Limnology 44: 181-188.
- SPECZIÁR, A. (2009): A Balaton halállománya és horgászati célú fejlesztésének lehetőségei II. – Mit mutatnak a fogási statisztikák adatai? – Magyar Horgász 63 (1): 54-56.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (1999): A Balaton üledéklakó árvaszűnyogainak tér és időbeni változásai, valamint jelentősége néhány halfaj táplálékában. – Halászatfejlesztés 22: 128-137.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (2002): A balatoni kőszüllő ökológiájáról. – Halászat 95: 33-39.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (2003): Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae), in Lake Balaton. – Hydrobiologia 506-509: 503-510.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (2004a): Óshonos halfajok ivadékanak táplálkozási stratégiája, trofikus kapcsolatai, növekedése és túlélési esélye a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 99-107.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (2004b): A fogassüllő (*Sander lucioperca*) ivadékkori kannibalizmusának jellemzői a Balatonban. – Hidrológiai Közöny 84 (5-6): 136-139.
- SPECZIÁR, A. – T.-REZSU, E. (2009): Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. – Journal of Fish Biology 75: 247-267.
- SPECZIÁR, A. – TAKÁCS, P. (2007): Balaton és befolyói halállományának monitorozása az EU VKI irányelveinek figyelembevételével. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 89-98.
- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. (2000): A Balaton dévérkeszeg állományának vizsgálata. – Halászat 93: 135-144.
- SPECZIÁR, A. – TURCSÁNYI, B. (2007): A telepített ponty és fogassüllő elterjedése, növekedése és visszafogása a Balatonban. – Halászat 100: 98-108.
- SPECZIÁR, A. – TURCSÁNYI, B. (2009). A Balaton halállománya és horgászati célú fejlesztésének lehetőségei VI. – A haljelölések tapasztalatai. – Magyar Horgász 63 (5): 76-78.
- SPECZIÁR, A. – VÖRÖS, L. (2001): Long term dynamics of Lake Balaton's chironomid fauna and its dependence on the phytoplankton production. – Archiv für Hydrobiologie 152: 119-142.
- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. ÉS BÍRÓ, P. (1996): A mintavételezés új eszköze: a paneles kopoltyúháló. – Halászat 89: 32.

- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. – BÍRÓ, P. (1997a): A nádasok halállomány szerkezete a Balatonban. – Állattani Közlemények 82: 109-116.
- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. – BÍRÓ, P. (1997b): A halbiológiai mintavételezés eszköze: a paneles kopoltyúháló. – Hidrológiai Közlöny 77 (1-2): 36-37.
- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. – BÍRÓ, P. (1997c): Feeding strategy and growth of cyprinids in the littoral zone of Lake Balaton. – Journal of Fish Biology 51: 1109-1124.
- SPECZIÁR, A. – TÖLG, L. – BÍRÓ, P. (2000): A Balaton halfaunájának vizsgálata. – Halászatfejlesztés 24: 115-125.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, K. – VÖRÖS, L. – BÍRÓ, P. (2001): Az üledéklakó árvaszúnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 124-132.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, K. – BÍRÓ, P. – VÖRÖS, L. (2002): Az üledéklakó árvaszúnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 120-128.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, K. – BÍRÓ, P. – VÖRÖS, L. (2003): Az üledéklakó árvaszúnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 109-117.
- SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. – TÁTRAI, I. (2007): Tavaink halállománya az EU VKI görbe tükrében. – Hidrológiai Közlöny 87 (6): 156-158.
- SPECZIÁR, A. – ERŐS, T. – TAKÁCS, P. – SÁLY, P. – BÍRÓ, P. (2009a). A Balaton és vízgyűjtőjének természetes halfaunája. In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton-kutatások fontosabb eredményei 1999-2009. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 113-128.
- SPECZIÁR, A. – ERŐS, T. – GYÖRGY, Á. I. – TÁTRAI, I. – BÍRÓ, P. (2009b): A comparison between the Nordic gillnet and whole water column gillnet for characterizing fish assemblages in shallow Lake Balaton. – Annales de Limnologie – International Journal of Limnology 45: 171-180.
- SPECZIÁR, A. – TAKÁCS, P. – SÁLY, P. – GYÖRGY, Á. I. – ERŐS, T. (2009c): A Balaton és befolyói halállományának monitorozása az EU VKI irányelveinek figyelembe vételével. In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton kutatásának 2008. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 73-83.
- SPECZIÁR, A. – BERCSÉNYI, M. – MÜLLER, T. (2009d): Morphological characteristics of hybrid pikeperch (*Sander lucioperca* ♀ × *Sander volgensis* ♂) (Osteichthyes, Percidae). – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 55: 39-54.
- STASZNY, Á. – PAULOVITS, G. (2007): A garda (*Pelecus cultratus* L.) növekedésének vizsgálata a Balatonban. – Hidrológiai Közlöny 87 (6): 122-123.
- SUTELA, T. – RASK, M. – VEHANEN, T. – WESTERMARK, A. (2008): Comparison of electrofishing and NORDIC gillnets for sampling littoral fish

- in boreal lakes. – *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 13: 215-220.
- SZÉKELY, CS. (1995): Dynamics of *Anguillicola crassus* (Nematoda: Dracunculoidea) larval infection in paratenic host fishes of Lake Balaton, Hungary. – *Acta Veterinaria Hungarica* 43: 401-422.
- SZÍPOLA, I. (1986): A kőszüllő (*Stizostedion volgense* Gmelin) dinamikai vizsgálata a Keszthelyi-öbölben. – *Halászat* 79: 54-57.
- TAHY, B. (1996): Gondolatok a balatoni kőszüllőállományról. – *Halászat* 89: 104.
- TAKÁCS, P. – BERECSKI, CS. – SÁLY, P. – MÓRA, A. – BÍRÓ, P. (2007): A Balatonba torkolló kisvízfolyások halfaunisztikai vizsgálata. – *Hidrológiai Közöny* 87 (6): 175-177.
- TAKÁCS, P. – ERŐS, T. – SÁLY, P. – BERECSKI, CS. – BÍRÓ, P. (2008): A Zala vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. – *Hidrológiai Közöny* 88 (6): 199-201.
- TAMÁS, H. G. – HORVÁTH, L. – TÖLG, I. (1982): Tógazdasági tenyésztésanyag-termelés. – *Mezőgazdasági Kiadó, Budapest*, 259 p.
- TÁTRAI, I. – PONYI, J. (1976): On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 43: 93-104.
- TÁTRAI, I. – PAULOVITS, G. – SZABÓ, I. (2001): Betelepített halfajok állománya a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 149-157.
- TÁTRAI, I. – PAULOVITS, G. – SZABÓ, I. (2002): Betelepített halfajok állománya a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 149-159.
- TÁTRAI, I. – PAULOVITS, G. – JÓZSA, V. – SZABÓ, I. (2003): Betelepített halfajok állomány a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 140-148.
- TÁTRAI, I. – JÓZSA, V. – SZABÓ, I. – PAULOVITS, G. – GYÖRE, K. (2004): A busa biológiai szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 90-98.
- TÁTRAI, I. – GYÖRGY, Á. – JÓZSA, V. – SZABÓ, I. (2005): A busa biológiai szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 93-101.
- TÁTRAI, I. – JÓZSA, V. – GYÖRGY, Á. – HAVASI, M. – SZABÓ, I. (2006): A busa biológiai szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei*. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 73-83.
- TÁTRAI, I. – JÓZSA, V. – GYÖRGY, Á. – BOROS, G. – SZABÓ, I. (2007): A busa biológiai szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban. In: MAHUNKA, S. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), *A Balaton kutatásának*

2006. évi eredményei. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 75-88.
- TÁTRAI, I. – SPECZIÁR, A. – GYÖRGY, Á. I. – BÍRÓ, P. (2008): Comparison of fish size distribution and fish abundance estimates obtained with hydroacoustics and gill netting in the open water of a large shallow lake. – *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 44, 231-240.
- TÁTRAI, I. – PAULOVITS, G. – JÓZSA, V. – BOROS, G. – GYÖRGY, Á. I. – HÉRI, J. (2009). Halállományok eloszlása és a betelepített halfajok állománya a Balatonban. In: BÍRÓ, P. – BANCZEROWSKI, J. (szerk.), A Balaton-kutatások fontosabb eredményei 1999-2009. – Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 129-141.
- TÖLG, I. (1959a): A balatoni fogassüllő-ivadék (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) táplálékának vizsgálata. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 26: 85-99.
- TÖLG, I. (1959b): Álljunk meg egy szóra! – *Halászat* 6: 29.
- TÖLG, I. (1960): Mit eszik a balatoni vágódurbincs ivadéka? – *Halászat* 1: 145.
- TÖLG, I. (1961): Über die Ursache des Nahrungsmangels des Balaton-Zanders (*Lucioperca lucioperca* L.) und Begründung des Nahrungersatz-Planes. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 28: 179-195.
- TÖLG, I. – BÍRÓ, P. (1997): Halbiológiai kutatások a Balatonon. In: SALÁNKI, J. – NEMCSÓK, J. (szerk.), A Balatonkutatás eredményei 1981-1996. – Magyar Tudományos Akadémia Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém, pp. 173-194.
- TÖLG, I. – ZÁKONYI, B. (2000). A garda, Herman Ottó sugár kardosa. – *Halászat* 93: 144-148.
- TÖLG, L. (1995): A balatoni pontytelepítések története. – *Halászat* 88: 32.
- TÖLG, L. – SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (1997a): A balin (*Aspius aspius*) állományának vizsgálata a Balatonon. – *Állattani Közlemények* 82: 117-123.
- TÖLG, L. – SPECZIÁR, A. – BÍRÓ, P. (1997b): A Kis-Balaton és a Balaton pontyállományának vizsgálata. – *Hidrológiai Közöny* 77 (1-2): 52-54.
- UNGER, E. (1925): A Balaton halai és halászata. In: WLASSICS, T. (szerk.), Balatoni kalauz. – Balatoni Társaság, Budapest, pp. 78-88.
- VAN DEN BERG, C. – VAN DEN BOOGAART, J. G. M. – SIBBING, F. A. – LAMMENS, E. H. R. R. – OSSE, J. W. M. (1993): Shape of zooplankton and retention in filter-feeding: a quantitative comparison between industrial sieves and brachial sieves of common bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjoerkna*). – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50: 716-724.
- VAN DEN BERG, C. – VAN DEN BOOGAART, J. G. M. – SIBBING, F. A. – OSSE, J. W. M. (1994): Zooplankton feeding in common bream (*Abramis brama*), white bream (*Blicca bjoerkna*) and roach (*Rutilus rutilus*): experiments, models and energy intake. – *Netherlands Journal of Zoology* 44: 15-42.
- VAN DENSEN, W. L. T. (1985): Piscivory and development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). – *Journal of Applied Ichthyology* 3: 119-131.
- VAN DENSEN, W. L. T. – LIGTVOET, W. – ROOZEN, R. W. M. (1996): Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion*

- lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. – *Annales Zoologici Fennici* 33: 495-506.
- VÁŠEK, M. – KUBEČKA, J. – ČECH, M. – DRAŠTÍK, V. – MATĚNA, J. – MRKVIČKA, T. – PETERKA, J. – PRCHALOVÁ, M. (2009): Diel variation in gillnet catches and vertical distribution of pelagic fishes in a stratified European reservoir. – *Fisheries Research* 96: 64-69.
- VASIL'EVA, E. D. (2003): Main alterations in ichthyofauna of the largest rivers of the northern coast of the Black Sea in the last 50 years: A review. – *Folia Zoologica* 52: 337-358.
- VAUX, P. D. – WHITTIER, T. R. – DECESARE, G. – KURTENBACH, J. P. (2000): Evaluation of a backpack electric fishing unit for multiple lake surveys of fish assemblage structure. – *North American Journal of Fisheries Management* 20: 168-179.
- VÁSÁRHELYI, I. (1962): Egy és más az angolnáról. – *Halászat* 8: 164.
- VIRÁG, Á. (1995): A balatoni busa állomány kalkulált tömege. – *Halászat* 88: 105-107.
- VIRÁG, Á. (1998): A Balaton múltja és jelene. – Egri Nyomda Kft, Eger, 904 p.
- VÖRÖS, L. – OLDAL, I. (1991): A fehér busa mint a kékmoszatok elleni védekezés hatékony eszköze. – *Halászat* 81: 15-17.
- VUTSKITS, GY. (1897): A Balaton halai és gyakoriságuk. – *Természettudományi Közlemények* 29: 593-595.
- WARD, A. J. W. – WEBSTER, M. M. – HART, P. J. B. (2006): Intraspecific food competition in fishes. – *Fish and Fisheries* 7: 231-261.
- WERNER, E. E. (1986): Species interactions in freshwater fish communities. In: DIAMOND, J. – CASE, T. J. (eds), *Community ecology*. – Harper and Row, New York, pp. 344-357.
- WERNER, E. E. – GILLIAM, J. F. (1984): The ontogenetic niche and species interactions in size structured populations. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 393-425.
- WHITE, M. M. – KASSLER, T. W. – PHILIPP, D. P. – SCHELL, S. A. (2005): A genetic assessment of Ohio River Walleyes. – *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 661-675.
- WILLEMSEN, J. (1977): Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. – *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1710-1719.
- WOYNÁROVICH, E. (1959): A 300-500 g súlyú (IV. osztályú) süllő (*Lucioperca sandra* Cuv. et Val.) táplálkozása a balatonban. – *Annales Instituti Biologici (Tihany)* 26: 101-120.
- WOYNÁROVICH, E. (1960): Aufzucht der Zanderlarven bis zum Raubfischalter. – *Zeitung für Fischerei* 9: 73-83.
- ZAR, J. H. (1999): *Biostatistical analysis*. 4th edition – Upper Saddle.