

A BALATON ICHTHYOLÓGIAI KUTATÁSÁNAK ÚJABB EREDMÉNYEI ÉS PERSPEKTÍVÁI

BIRÓ PÉTER

A Balaton tudományos tanulmányozásának már a századforduló óta szerves részét képezte a tó halállományának, a különböző halfajok élettevékenységének vizsgálata. Az 1950-es években elkezdett autökológiai, majd az 1960-as évektől folyó synökológiai tanulmányok célja a táplálékhálózatokban résztvevő különböző szervezetek mennyiségi viszonyainak, trofikus kapcsolatainak és a tó anyag- és energia-forgalmában való részesedésüknek a megismerése volt. Az 1965-ben lezajlott nagyméretű halpusztulást követően — az okozott káron túl — a tó biológiai állapotának szembetűnő megváltozása kapcsán jelentkező tudományos és társadalmi igény sürgetően hatott e szakterület fokozott, ökológiai szemléletű művelésére.

Jelen összefoglaló — építve az előzményekre — az elmúlt évtized téma szerint csoportosított újabb halbiológiai eredményeinek bemutatására, azok értékelésére és a szakterület perspektíváinak körvonalazására törekszik.

Faunakutatás

Az 1930-as években lezajlott faunaváltozást követő időszakról kezdve a betelepített egzotikumok vagy spontán megjelent pontusi elemek növekvő száma ellenére alig találunk faunisztikai felvételt, amely a tavat benépesítő halállomány fajösszetételbeli változásait követné nyomon.

1970-ben a Hévízi-tóban és lefolyójában 15 halfaj jelenlétét mutattuk ki; köztük az 1938 táján meghonosított szúnyogirtó fogaspontyról (*Gambusia affinis* BAIRD et GIRARD) kiderült, hogy a *G. affinis* ssp. *holbrooki* GIRARD alfaja él a tóban és lefolyójában.

A Balatonban és vízgyűjtőjében korábban 42 halfaj előfordulásáról tudunk [17]. 1972-ig a faunalista öt új taggal bővült; a ma ismert fajok száma 47. 1970-ben a *Neogobius fluviatilis* PALL. ponto-káspikus elterjedésű géb megjelenését és gyors terjedését észleltük a Balatonban [6, 10]. 1971-ben a Fonyód melletti Zardavári-tavakból került tavunkba a *Pseudorasbora parva* (SCHLEGEL) mint a növényevő haszonhalakkal behurcolt nemkívánatos idegen elem [4].

A valójában faunakutatásnak minősülő parazitológiai vizsgálatok során ismereteink a balatoni halak — mint gazdaállatok — Trematodes, Cestodes,

Nematoidea, Acanthocephala stb. élősködőiről nagymértékben bővültek. Több, a Balaton faunájára új faj leírása és faunalistába vétele is megtörtént [26, 27, 28, 29, 30, 32]. Tanulmányozták a balatoni halak élősködő Copepoda-rákjait [34], és felmérték a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) feregfertőzöttségét [33].

Táplálék- és tápláléklánc-vizsgálatok

A tavi csúcsragadozó fogassüllőhöz (*Stizostedion lucioperca* L.) vezető tápláléklánc fontos tagja a vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) Gyomor- és béltartalom analízisekkel kimutatták [33], hogy ennek táplálékában túlnyomórészt iszap- és bevonatlakó Cladocera-k, Cyclops-, valamint Diptera-fajok (zömmel Chironomidák) fordulnak elő. Tölg [36] adataihoz képest az Amphipodák táplálékbeli aránya csökkent, a Diptera-ké viszont megkétszereződött, mely változás a tó eutrofizálódására utalhat. A belféreg-fertőzöttség és a táplálék minőségének területi, illetve szezonális különbségei a növekedéssel szoros kapcsolatot mutattak.

TÖLG és WOYNÁROVICH korábbi tanulmányaiból tudjuk, hogy a balatoni süllőállomány „alutáplált”, fejlődésének korai szakaszában tápláléklánc hiányos, méretfokozatosság-megszakadást mutat, melynek következményét lassú és egyenlőtlen növekedésével lehetett lemérni. Az azóta eltelt időszak változásainak rögzítése céljából fogassüllő-ivadékon végzett gyomortartalom-analízisek [35] ráirányították a figyelmet a hínáros és hínármentes tóterületek eltérő táplálékkészletére. Megállapították, hogy a hínárosokban (Bozsai-öböl, Balatonakali) a minőségileg és mennyiségileg egyaránt gazdagabb makrofau-nát fogyasztó süllőivadék ragadozásra való áttérése kedvezőbb körülmények mellett, korábban megtörténik, szemben a hínármentes vízterületeken élő ivadékkal. Részben ez is magyarázata lehet az ivadék körében tapasztalt szétnövésnek [7].

Öt éven át, közel ötezer gyomortartalom elemzésével tisztázni lehetett a 300–500 g súlyú fogassüllő táplálékforgalmazását. 1965 után a balatoni fogassüllő táplálkozásában és táplálékának összetételében bekövetkezett módosulások irányát és mélységét sikerült feltárni, továbbá, a táplálékfogyasztásra megbízható mennyiségi adatokat nyerni [2, 8, 16]. Megállapítható volt, hogy a táplálékot mintegy tíz halfaj képezi; dominál a kűsz (*Alburnus alburnus* L.), vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) és a süllő (*Stizostedion lucioperca* L.) saját ivadéka. A fogassüllő által korábban nem fogyasztott öt újabb halfaj is előkerült a gyomrokból. Ezek között a *Neogobius fluviatilis* PALL. növekvő arányszáma jellemző volt.

A 3 évesnél idősebb fogassüllő a Balatonban testsúlyának kb. 1%-át kitevő táplálékot fogyaszt el naponta. A 3–9 éves, halászható méretű állomány aktív anyagcseréjének becsült energia-igénye szerint az elfogyasztott táplálék 64%-a légzésre, 15–16%-a hús, és csupán 1,5%-a ivartermékek képzésére hasznosul [11, 12].

Az 1965-ös halpusztulás a táplálékláncmenti peszticid-akkumulációra is felhívta a figyelmet. Vékonyréteg kromatográfiával különböző halak egyes szöveteiből kimutatott maradék-komponensek között legnagyobb mennyiségben a DDT és bomlásterméke a DDE, gamma-HCH és egy ismeretlen komponens volt található. A szervek, illetve szövetek közül a zsírszövet raktározta

a legtöbb peszticid-maradékot, majd a máj, ikra és a hús következett [1]. Újabb balatoni halpusztulás (1975) peszticid- és nehézfémbejutás, illetve akkumuláció fiziológiai hatásmechanizmusainak és patológiai következményeinek fokozott tanulmányozását indokolják. Halpusztulások oknyomozására elkezdődött biotesztek (bioassay) spektrumának bővítése vízminőség-védelmi szempontból is nélkülözhetetlen.

Táplálékhálózatmenti interspecifikus kompetíció kérdése az angolna (*Anguilla anguilla* L.) telepítések kapcsán merült fel. Különböző méretű és korú, parti, illetve nyíltvízi területekről gyűjtött angolnák tápcsatorna-tartalmának elemzése bizonyította, hogy a parti övben és a tó nyíltvízi régióin a táplálékbázis élesen elkülönül [9]. Parti övben a bevonatlakó állatok közül különböző rákok (*Asellus*, *Dicerogammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*) jelentik a fő táplálékot, ezzel szemben a partvonaltól 1000–1500 m-re a nyílt vízben gyakorlatilag nincs jelentőségük. Szerepüket a tekintélyes biomasszát képviselő *Chironomus* ex gr. *plumosus* lárva és báb alakjai veszik át, mellettük a puhatestűek (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) és a halak részaránya is nő az angolnák táplálékában (*I. ábra*). Az angolna-produkció főleg a Keszthelyi-öböl nyílt vízében az iszapfaló Chironomidák révén, döntő mértékben a tó szerves törmelékben gazdag iszapján alapul. Ez többek között a fogassüllő felé vezető táplálékhálózat egyik kiindulása is. Érthetően a halivadék fejlődése szempontjából a parti öv táplálékkészlete döntő jelentőséggel bír. Biotikus és abiotikus tényezők össz munkájának eredőjeként megfigyelhető táplálékbeli szegényedésre több jel is utal, ezért a parti öv kompetitív halfajokkal történő túlnépesítése kedvezőtlen trofikus kapcsolatokat idézhet elő.

A Balaton rohamos eutrofizálódása növényevő halak számára kedvező táplálkozási feltételeket biztosít. A tóban meghonosított fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) béltartalom-analízise során (30–50 cm méretcsoport) azt állapították meg, hogy kb. egyéves koráig fő táplálékát jelentő fitoplankton mellett kb. 300 g testsúly fölött már jelentős mértékben fogyasztja a zooplankton-tagokat is (Rotatoria, Crustacea) (PONYI szóbeli közlése).

A táplálékhálózat menti anyagforgalom részletesebb megismeréséhez alapvető adatokkal járultak hozzá a balatoni halak zsírsav-összetételének gázkromatográfiás vizsgálatai. Kimutatták, hogy a halak zsírsavösszetétele nagyban hasonlít a rákfajokéhoz, ami arra utal, hogy a halak zsírsavainak zöme a Crustacea planktonból származik [23, 25]. Néhány adrenerg gátlószer zsírmozgósításra kifejtett hatásának további kísérletes vizsgálatával valószínűsíthető, hogy catecholaminok ugyanazon az adenyl cyclase-CAMP-rendszeren keresztül csökkentik a halak zsírszövetének szabad zsírsavtermelését, amelyen keresztül az emlősökben ugyanezt a folyamatot stimulálják [20]. Tanulmányozva a zsírsavak dinamikáját a „fitoplankton → crustacea plankton → hal” táplálkozási láncolatban, megállapították, hogy a linol és a linolénsav megoszlása növényevő planktonrások és planktonevő halak zsírájában hasonló a fitoplanktonban talált értékekhez [21, 22].

Az eddig feltárt táplálkozási kapcsolatok a Balaton mennyiségileg mindmáig ismeretlen természetes táplálékkészletének mielőbbi felmérését sürgetik. A különböző energiaszinteken történő anyag- és energia-áramlás, illetve akkumuláció sokkal intenzívebb tanulmányozására van szükség ahhoz, hogy a fokozódó környezeti ártalmaknak kitett balatoni ökoszisztémát trofikus vonatkozásaiban mennyiségileg modellezhessük, s a különböző halpopulációk szerepét (niche) körvonalazhassuk.

Populációdinamika

A balatoni halpopulációk dinamikájának megismerésében hiánypótlóak azok az 1968–76 éveken végzett tanulmányok, amelyek különböző halfajok állománystruktúrájának, növekedésének, mortalitásának, átlagos biomasszájának és éves produkció-rátájának konkrét, részletekre terjedő ismeretét eredményezték, lehetőséget nyújtva az alapvető populációparaméterek kvantitatív leírásához.

1965 után a balatoni vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua* L.) népessége szembetűnően csökkent a Balatonban. 1969–70-ben különböző vízterületekről gyűjtött példányok pikkelyeinek vizsgálata alapján megállapítható volt, hogy növekedésük a Balatonban egyéb európai vizekhez képest lassú, a negyedik életévig közel azonos növekedési konstanssal jellemezhető. Az állomány zömét kitevő egy- és hároméves példányok éves mortalitási rátája 90% fölötti [5]. Növekedésükben parazita-hatások is érvényesülnek [33].

A fogassüllő számára fontos táplálékot jelentő kűsz (*Alburnus alburnus* L.) állománya is csökkent az utóbbi néhány év során. Ezernél több példány vizsgálata alapján az állomány méret szerinti struktúrája tavasszal binodális, amely nyári kompenzálódás után aszimmetrikussá válik. Az állomány döntő többségét egy- és két éves példányok alkotják. Pikkelyévgyűrűkből visszszámított törzshosszak alapján a balatoni kűsz növekedése európai viszonylatban lassú. Korábbi balatoni adatokhoz képest lassúbb növekedése valószínűleg a zooplankton és a tó parti öve táplálékbeli elszegényedésének következménye, illetve más halakkal szembeni kompetíció eredménye lehet. Az 1–5 éves korúak alkotta populáció éves mortalitása 74%-os, produkció arányuk (P/\bar{B}) magas, kb. 72% [13].

A *Neogobius fluviatilis* PALL. balatoni növekedését aránylag gyorsnak találtuk [10].

A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) növekedésvizsgálatának eredményei arra utalnak, hogy egyes fejlettségi stádiumában nem talál kielégítő méretű és mennyiségű táplálékot a Balatonban. Az alutápláltságnak tudható be, hogy a fogassüllő-ivadék a ragadozásra való áttérés idején, amikor a testméretek kompenzálódása tapasztalható az állománysűrűségtől függő és méretszelektív mortalitás miatt, általában lassan nő. Az egyedi növekedés alapján az elsőnyaras populáció három csoportra különíthető [7]. Az ivadék produkciója aránylag magas ($P/\bar{B} = 178\%$), átlagos havi pusztulása ugyancsak magas (89%). Az áttelelt, ragadozásra áttért ivadék tavaszi biomasszája alacsony [11, 12].

Idősebb példányok az 1 kg-os testsúlyt az ötödik életévük betöltése után érik csak el [3]. A halászatilag hasznosítható állományrész (3–9 évesek) éves mortalitása átlagosan 65%, biomasszája 6–13 kg/ha közötti. Becsült állománysűrűsége a tóban tíz-húsz példány hektáranként. Átlagos biomasszájának éves produkciója 50%-os, az ivari produkció ennek kb. 10%-át éri el. Kimutatható volt, hogy a planktonalgák által termelt szervesanyagoknak kb. 0,065%-a alakul át süllőhússá, tehát a hosszú és gyakori megszakadásokkal jellemezhető tápláléklánc mentén az energiaveszteség igen nagy. A kapott populáció-paraméterek lehetőséget nyújtottak arra, hogy a fogassüllő populációin keresztül folyó energia-transzformációt egyensúlyi egyenlettel írjuk le [11] (2. ábra).

A dévérkeszegről (*Abramis brama* L.) kiderült, hogy európai viszonylatban is gyorsan növekvő populációja népesíti be a Balatont. A korábbi adatokhoz mért gyorsabb testhossz- és testsúlygyarapodása nyilvánvaló következménye az eutrofizálódásnak és a nyíltvízi zoobenthos mennyiségi növekedésének. A 3–7 évesekből álló állományrész éves mortalitása 62%-nak, produktív rátája (P/B) kb. 73%-nak bizonyult [19]. Megfigyelhető volt, hogy a *Ligula intestinalis* plerocerkoidokkal fertőzött dévérkeszeg növekedése különösen első életéve során elmarad az egészséges példányokétól [24].

A 3–11 éves ragadozó őnök (*Aspius aspius* L.) területileg eltérő, általában intenzív növekedése vízminőségbeli különbségekkel okolható. Éves mortalitásuk 48%, produktív rátájuk viszonylag alacsony, kb. 29% [18].

Szörványos megfigyelések a fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) extrém gyors növekedéséről tanúskodnak a Balatonban.

Állománykihasználás-vizsgálatok, hozambeclés

1965 után a fogásszűlő és dévérkeszeg állományának struktúra-változása intenzív kihasználásra utalt. Vizsgálatok folytak a halászati tevékenység populáció-dinamikát befolyásoló hatásának megismerése céljából a populáció-paraméterek, fogásstatisztikai, illetve a halászati tevékenységre vonatkozó egyéb adatok együttes értékelésével. A tavi ökoszisztémában önálló rendszerként modellezhető halpopulációk „moduláló csomópontjainak” ismeretében e természetes szabályozású rendszerek részben mesterséges szabályozásúvá alakíthatók. A halállomány védelme és a nagyüzemi halászat optimalizálása céljából szükségzerű oly stratégia kimunkálása, amelynek révén az állománykihasználás az optimális tartós többlethozam irányában megbízhatóan változtatható. A halászati tevékenység, így a Balaton halállományának konkrét, biológiai termelőképességéhez igazítható, amelynek jelentősége a rohamos környezet- és élővilágbeli változások miatt a balatoni ökoszisztéma optimális üzeme szempontjából rendkívül nagy.

Összegzésként megállapítható, hogy a tó különböző részein fogott szűlő és keszeg mennyisége eltérő, részarányuk viszont az összefogásban eléggé állandó. Beverton és Holt, illetve Ricker-féle „dinamikus készlet modell” alkalmazásával nyert hozam izo-görbék alapján a vizsgált két halfaj populációja kiegyensúlyozott hozamokra és produktóra képes, mely tény tavunk sekély habitusának egyik lényeges limnológiai jellemzője lehet. A maximális tartós hozam a szűlőnél 9–12, a dévérkeszegnél 9–13 éves kor közé esik [14, 15] (3. ábra). Fogásprognózisként kimutatható, hogy a halászat jelenlegi intenzitásának pl. felére csökkentése következtében a különböző korcsoportok hozama a jelenleginek 50%-ot elérő értékével csökkenhet. Ugyanakkor — főleg a fiatalabb korosztályokban — az egységnyi idő alatt lehalászható biomassza a jelenlegit 100%-kal meghaladó mértékben növekedhet. E vizsgálatok tanúsága szerint a táplálékhálózat egyes szintjein felhalmozódó, többlethozamként hasznosítható energia mennyiségi megismerése a természeti készletek kihasználási stratégiájához és az ökoszisztéma védelméhez egyaránt nélkülözhetetlen. Bizonyos ismérveiben teljes rendszernek tekinthető ökoszisztéma diverzitásának, stabilitásának és rugalmasságának (resilience) kutatása a tó biológiai történéseinek globális ismeretéhez elsőrendű fontossággal bír. A halhozamok és az eutrofizációs folyamatok ok-okozati kapcsolatainak felmérése elkövetkező vizsgálatok feladata.

RECENT RESULTS OF ICHTHYOLOGICAL RESEARCH OF LAKE BALATON AND ITS PERSPECTIVES

PÉTER BIRÓ

Studies on fish stock and vital functions of different fish species inhabiting the lake, already formed an integral part of the scientific exploration of Lake Balaton since the turn of this century. The aim of autecological studies started during the 1950s and that of synecological ones in course since the 1960s was to clear up the quantitative relationships of various organisms taking part in the foodweb, as well as their trophic connections and participation in the material and energy flow of the lake. Following the mass fish kill in 1965, beyond the caused loss, the scientific and public demand arisen in connection with the apparent changes in biological conditions of the lake have had a pressing effect on the studies of this field in ecological aspects.

Based on previous publications this review is aspired to present and evaluate recent results achieved in various subjects of ichthyology during the last decade, as well as to outline the perspectives of this field.

Faunistics

In spite of the increasing number of introduced exotics or spontaneously appearing Ponto-Caspian elements, faunistic records showing the alterations in the species composition of the fish fauna inhabiting the lake can hardly be found since that time following certain changes in the fauna took place during the 1930s.

In 1970, the presence of 15 fish species in Lake Hévíz and its outlet have been detected. Among them the mosquito fish (*Gambusia affinis* BAIRD et GIRARD), acclimatized in 1938, was taxonomically revised as *G. affinis* ssp. *holbrookii* GIRARD (BIRÓ, unpubl.).

Earlier the presence of 42 fish species was known in Lake Balaton and its drainage system [17]. Until 1972, five new elements enriched the fish fauna and the number of species presently known is 47. In 1970, the appearance and rapid spreading of *Neogobius fluviatilis* PALLAS, a Ponto-Caspian goby in Lake Balaton, being its most western occurrence in central Europe was observed [6, 10]. In 1971, *Pseudorasbora parva* (SCHLEGEL) as an undesirable, passively introduced exotic with chinese grass-carps got into our lake from the nearby fish-ponds of Zardavár in the district of Fonyód [4].

Our knowledge on Trematodes, Cestodes, Nematodea, Acanthocephala, etc., parasites of Balaton fish as host animals, became more detailed during the parasitological investigations actually qualified as faunistics. Some new species for the fauna of Lake Balaton were described and listed [26, 27, 28, 29, 30, 32]. The parasitic copepods were studied [34] and the contamination by internal parasitic worms of ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) was estimated [33].

Food and food-chain studies

The ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) is stated to be an important member involved the food-chain leading to pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.), the top-predator of the lake. Analyses of stomach and intestinal contents [33]

showed that mostly mud-living and epiphytic Cladocerans, Cyclops spp., as well as Diptera species (chiefly Chironomids) occur in their food. As compared to TÖLG's data [36], the ratio of Amphipods in the food decreased, conversely that of Diptera doubled, which change may indicate the eutrophication of the lake. Spatial and seasonal differences observed in the contamination by internal parasitic worms and in the quality of food showed a close relationship with the rate of growth.

It is well known from earlier studies of TÖLG and WOYNÁROVICH that the pike-perch stock of Lake Balaton is "underfed". Its food-chain is incomplete showing interruptions during the early stages of development of which consequence could be demonstrated by slow and uneven growth. To register the changes within the period since that time on, stomach-content analyses of pike-perch fry drew attention to the different food-supplies of reed-grass stands and that of lake areas uncolonized by macrophytes [35]. It has been established that pike-perch fry feeding on quantitatively and qualitatively richer macrofauna of the reed-grass stands can turn to predation earlier and under favourable circumstances contrary to those inhabiting uncovered water areas. Partly it can be an explanation for the "unbalanced growth" experienced in fry [7].

The food-turnover of pike-perches having 300—500 g body weight have been estimated by analyses of some five thousand stomach contents carried out over five years. Direction and depth of modifications took place after 1965 in the food-composition of Balaton pike-perch were cleared up, and in addition, reliable quantitative data concerning the food consumption were obtained [2, 8, 16]. It could be established that the food consisted of about 10 fish species with the dominance of bleak (*Alburnus alburnus* L.), ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) and the own fry of pike-perch. Five fish species registered for the first time enriched the food of pike-perch. Among them the increasing ratio of *Neogobius fluviatilis* PALL. was characteristic.

The daily food consumed reaches as a rule 1 per cent of the body weight of a 3-year-old and older pike-perch. About 64 per cent of the energy of food annually consumed by the 3—9-year-old catchable stock was utilized for respiration. About 15 to 16 per cent of it was used for production of flesh (growth), and only 1.5 per cent of it was used annually for reproduction according to the assessed energy requirement of active metabolism of the stock [11, 12].

The mass fishkill in 1965 also drew our attention to the accumulation of pesticides along the food-chain. Among the residue components detected in various fish tissues by thin-layer chromatography, the highest amounts were represented by DDT and its decomposition substances, DDE, gamma-HCH, and an unknown factor. Among the organs and tissues, respectively, fatty tissues have accumulated the highest amount of pesticide residues, followed by the liver, eggs and meat [1].

Recent fishkill in Lake Balaton (1975) accounts for studies to a greater extent on physiological action-mechanisms and pathological effects of pesticides, as well as heavy-metals getting into the lake. The extension of spectrum of biotests (bioassay) started for pragmatism of fishkills is also indispensable from the point of water-quality protection.

The question of interspecific competition along the food-web has arisen in connection with regular stockings of eel (*Anguilla anguilla* L.). Analyses of gut contents of eels of various size and age collected at the littoral zone

and open water areas showed that there is a sharp difference between the main food of the eels living in the littoral zone and those inhabiting the open water areas [9]. In the littoral zone among the epiphytic animals various crustaceans (*Asellus*, *Dicerogammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*) constitute the main food, whereas they have no practical importance in the open water (1—1.5 km off shore).

They are replaced by larvae and pupae of *Chironomus* ex gr. *plumosus* L. representing a significant biomass, and besides these the ratio of molluscs (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) and fish are also increased in the food of eels (Fig. 1). Eel production especially at the open water of Keszthely Bay is decisively based on mud of high organic detritus content by the mud-consuming Chironomids. Among others it is also one of the starting points of the food-web leading to pike-perch. Actually the food-supply in the littoral-zone has a decisive importance in respect of the development of fish fry. Food pauperization of this region has been indicated by some signs induced by overall results of biotic and abiotic effects. Consequently, the overstocking of the littoral zone with competitive species may result in the formation of unfavourable trophic relations.

The rapid eutrophication of Lake Balaton ensures favourable feeding conditions for grass-carps. During the analyses of gut contents of 30—50 cm sized white grass-carps (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.), acclimatized in the lake, it has been established that besides phytoplankton, the main food item up to one-year-old stage, they also consume zooplankton (Rotatoria, Crustacea) in a significant extent above 300 g body weight (PONYI, pers. comm.).

Gas chromatographic analyses on fatty-acid composition of Balaton fishes contributed to a more detailed understanding of the material transport along the food-web. It was demonstrated that the fatty-acid composition of planktonic crustaceans is greatly similar to those of fishes suggesting that the bulk of the fats in fishes originates in the crustacean plankton [23, 25]. According to further experimental studies carried out on the effects of some adrenergic blocking agent on the mobilization of fatty acids it was supposed that catecholamines trigger their effect on the free fatty acid production in adipose tissues of fishes through the same adenyl cyclase-CAMP system by which they stimulate the lipolysis and glycogenolysis in mammals [20]. Studying the dynamics of fatty acids in the "phytoplankton → crustacean plankton → fish" food-chain it has been found that the distribution of linoleic and linolenic acids in the fatty acids of herbivore planktonic crustaceans and that of plankton-feeding fish is very similar to those values found in phytoplankton [21, 22].

The trophic relations explored so far press for the earliest possible estimation of the natural food-supply of Lake Balaton that quantitatively has been unknown as yet.

For modelling the trophic aspects of the ecosystem of Lake Balaton suffering ever increasing environmental damages, moreover, to characterize the niche of various fish populations, a more intensive investigation of the pathways of material- and energy flow as well as their accumulation through the successive trophic levels would be necessary.

Population dynamics

To the better understanding of population dynamics of fish inhabiting Lake Balaton, studies carried out during the years 1968–1976 are of great importance. These resulted in the better knowledge of population structure, growth, mortality, average biomass and rate of annual production of several fish species making the quantitative description of some basic population parameters possible.

Following the year 1965, the population number of ruffe (*Gymnocephalus cernua* L.) has drastically decreased in Lake Balaton. According to scalimetric measurements carried out on specimens collected at various water areas of Lake Balaton during 1969–1970, it was shown that their rate of growth is slow as compared to those observed in other waters of Europe. Ruffes in Lake Balaton have nearly the same growth constant during their first 4 years of life. Annual mortality of one- to three-year-old specimens, consisting the overwhelming majority of the population, surpasses 90 per cent [5]. Parasitic effects are also influencing their growth [33].

The population size of bleak (*Alburnus alburnus* L.), the main prey-fish for pike-perch, has also decreased during the last couple of years. According to observations carried out on more than one thousand specimens, the size-structure of the population showed in spring a bimodal distribution which after a summer compensation was transformed to asymmetrical. The bulk of the stock is consisted of one- and two-year-old specimens. On the basis of standard lengths back-calculated from the annuli of scales, the growth of bleak in Lake Balaton is slow even in European relations. As compared to previously published data its slower growth may be the probable result of the pauperism in zooplankton and that of the littoral food-supply, as well as inter-specific competition. Annual mortality of the population consisted of 1–5-year-old fish is about 74 per cent and the rate of production (P/B) is high, about 72 per cent, respectively [13].

The growth of *Neogobius fluviatilis* PALL. in Lake Balaton was found to be relatively fast [10].

The results of growth investigations carried out on pike-perches (*Stizostedion lucioperca* L.) indicate that in certain stages of development they are unable to find enough food of suitable size and quantity. The generally slow growth of pike-perch fry during its change to predation, when the growth compensation due to density dependent and size-selective mortality was observed, is attributable to undernourishment. Pike-perch fry in Lake Balaton may be grouped on the basis of their individual growths — possibly depending on food habit — into three size groups [7]. Rate of production is relatively high (P/B = 178 per cent) and their average monthly mortality is also rather high (89 per cent). The average biomass of fry which survived and turned to predation (aged two-summer-old) is low [11, 12].

Sexually mature pike-perch in Lake Balaton usually attained 1 kg body weight after the fifth year of their life [3]. Annual mortality for the part of population exploited by commercial fisheries (age-groups 3+ to 9+) was 65 per cent and the biomass varied between 6 and 13 kg/ha, respectively. Their estimated population density was 10–20 pike-perch/ha. Annual production of the mean biomass is 50 per cent, and the gonad production reaches about 10 per cent of this total. It can be shown that about 0.065 per cent of organic

matter produced by plankton algae was transformed to pike-perch flesh and gonads.

Accordingly, there is a great energy loss along the extended and discontinuous food-chain. The estimated population parameters made the description of the balanced equation of energy flow through the pike-perch population possible [11] (*Fig. 2*).

It has been observed that, even in European relations, a relatively fast growing bream (*Abramis brama* L.) population inhabits Lake Balaton. As compared to earlier data the faster growth is an evident result of eutrophication and that of quantitative increase of zoobenthos in the open waters. For the part of population consisted of 3—7-year-old individuals, the annual mortality was 62 per cent and the rate of production (P/\bar{B}) proved to be about 73 per cent [19]. It also could be observed that breams invaded with plerocercoids of *Ligula intestinalis* especially during their first five years of life stunt in growth as compared to the sound specimens [24].

The spatially different, but usually intensive growth of 3—11-year-old asps (*Aspius aspius* L.) can be explained by differences in water quality. Annual mortality is 48 per cent and their rate of production is low, about 29 per cent, respectively [18].

Sporadic observations attest an extreme fast growth of white grass-carp (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.) in Lake Balaton.

Observations on the exploitation of fish stocks: yield-per-recruit estimates

Alterations in population structures of pike-perch and bream after 1965 referred to an intensive exploitation. In order to estimate the effects of commercial fisheries influencing the population dynamics the basic population parameters, recorded commercial landings and data on fishing effort were studied. Based on these data, fish population models independent within the lake ecosystem itself can be constructed. Knowing their "inflection points" these naturally regulated systems partly can be transformed into semi-artificial ones that are more or less available to be regulated by man. To protect the fish fauna of Lake Balaton and to optimize its exploitation by commercial fisheries an elaboration of such a strategy is needed according to which the exploitation of the pike-perch and bream stocks can be modified towards the maximum sustainable yield or optimum surplus yield. Thus the fishing activity becomes adjustable to the concrete productive potential of the fish stocks of Lake Balaton. These studies would have extreme significance because of biotic and environmental changes concerning the optimal functioning of the ecosystem.

Summarizing the results obtained, it can be established that the amounts of pike-perch and bream caught at different areas of the lake are considerably different, however, their proportion in the total annual catch is basically constant. Based on the yield-isopleth curves determined according to the "dynamic pool model" described by BEVERTON and HOLT, and by RICKER, it has been found that these fish species in Lake Balaton can produce moderate yield-to-man. This fact incarnates one of the most peculiar and limnological characteristics for the shallow habit of our lake. The maximum yield-per-

recruit at first capture (MSY) in pike-perch should occur between ages 9 and 12, while that of in bream between ages 9 and 13 years [14, 15] (Fig. 3). For purposes of catch prognosis it can be shown that when reducing the current fishing intensity to its half the yield-per recruits in various age-groups are likely to decrease even by 50 per cent of their present value. Simultaneously, the increment of biomass proportional to catch per unit effort especially in younger generations may surpass 100 per cent of its present level. According to lessons drawn from these investigations the quantitative estimation of pathway of energy flow along the food-web, as well as its accumulation at various trophic levels that might become a harvestable resource to give surplus yield-to-man seems to have been indispensable both in the development of optimal exploitation strategies of natural resources and the protection of the ecosystem. To the global understanding of biological activity of the lake, the knowledge of the ecosystem in some properties as a whole is of outstanding significance. These main indices are the diversity, stability and resilience. The estimation of causal relationships between the fish yields and the processes of eutrophication should be an object of future investigations.

ПЕРСПЕКТИВЫ И НОВЕЙШИЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИХТИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ ОЗЕРА БАЛАТОН

ПЕТЕР БИРО

Исследования жизнедеятельности разных видов рыб, рыбной популяции еще в начале нашего столетия органически стали составной частью научного изучения оз. Балатон. Целью начавшихся в 50-х годах автэкологических, а в 60-х годах введенных сынэкологических исследований было изучение количественного взаимоотношения между различными организмами, участвующими в пищевых цепях, их трофических связей, а также выяснение участия этих организмов в обмене веществ и энергии. В 1965-ом году в озере погибло много рыбы, что обратило на себя серьезное внимание и выявило видимые биологические изменения, происходящие в Балатоне. Это и повлияло на развитие этой специальной области в экологического подхода.

Данная работа включает в себя описание результатов новейших ихтиологических исследований, проводимых в последнем десятилетии, оценивает их и намечает перспективы развития этой специальной области науки.

Исследование фауны

В 30-х годах в рыбной фауне озера произошли значительные изменения. Вселились новые виды рыб или спонтанно появились здесь понтические виды. Однако описания изменяющейся рыбной фауны в этот период времени не обнаружено. В 1970-ом году описали 15 видов рыб, живущих в Хэвизском озере и его водостоке. Выяснились сведения о гамбузии (*Gambusia affinis* ВАГНД et СТВАРД), поселившейся в 1938-ом году, установлено, что в действительности подвид (*G. affinis* spp. *holbrooki* СТВАРД) живет в озере и в его стоке.

Ранее в оз. Балатон и его водосборной площади описали 42 вида рыб [17]. До 1972 года описаны пять новых видов, таким образом в настоящее время известно 47 видов рыб, живущих в озере. В 1970-ом году появился и занял большой ареал в озере понтокаспийский вид, бычок-песочник *Neogobius fluviatilis* PALL. [6, 10]. В 1971-ом году из прудов с. Зардавар завезли вместе с растительными рыбами сорную рыбку *Pseudorasbora parva* [4].

В ходе паразитологических исследований, как одной из форм исследований фауны, многое стало известным о паразитах рыб, таких как Trematodes, Cestodes, Nematodea, Acanthocephala и т. д. Многие паразиты описаны впервые [26, 27, 28, 29, 30, 31, 32]. Проведены исследования паразитирующих видов копепоид [34], а также и зараженность паразитами ерша (*Gymnocephalus cernua* L.) [33].

Изучение пищи в пищевой цепи

Важным членом в пищевой цепи, идущей по возрастающей, для хищника судака (*Stizostedion lucioperca*) является ерш (*Gymnocephalus cernua*). При изучении содержимого пищеварительного тракта ерша установили [33], что самой важной пищей для него являются живущие на дне озера кладоцеры, циклопы и личинки двухкрылых насекомых (главным образом, Chironomidae). По сравнению с 60-ми годами в пище ерша количество Amphipoda уменьшилось, а количество хирономид увеличилось в два раза. Изменение в пищевом спектре может указывать на эвтрофикацию озера. Существует тесная связь между ростом ерша в различных частях озера и пораженностью кишечными паразитами, а также между качеством пищи, которое изменяется по сезонам и местам обитания.

Из ранних работ известно, что популяция судака «низко накормленная». В начальных стадиях развития его пищевой цепи имеется пробел. Это можно проследить по медленному и неровному росту судака. Исследования, проведенные с тех пор [35], обратили внимание на разную пищевую обеспеченность в тиновых и бестиновых частях озера. Автор данной статьи указывает на то, что в тиновых частях озера переход молоди судака на хищный образ жизни происходит быстрее, так как он питается имеющейся здесь качественно и количественно богатой видами макрофауной. Молодь, живущая в бестиновых частях водоема, позднее переходит к хищничеству. Отчасти это может послужить объяснением причины роста молоди.

При изучении 5 тысяч желудков судаков, весом 300—500 г., описали обмен питательных веществ. Удалось регистрировать изменения [1] в питании и пищевом спектре судака, происходящие после 1965 г. Далее определили количественные показатели питания судака [2, 8, 16]. На основании результатов этих исследований установили, что пищу судака составляют 10 различных видов рыб. Доминируют в пище судака следующие: укляя, ерш и их молодняк. В желудке судака обнаружили 5 новых видов рыб. Среди них *Neogobius fluviatilis* PALL. имеет большое значение в пищевом спектре судака. Судак, живущий в оз. Балатон, старше возраста трех лет ежедневно принимает пищу в размере 1% от веса собственного тела. Промысловые стада судака в возрасте 3—9 лет расходуют 64% всей энергии на дыхание, 15—16% — на прирост тела и всего 1,5% — на генеративный обмен [11, 12].

Гибель рыб в 1965-ом году обратила внимание на аккумуляцию пестицидов в пищевой цепи. С помощью метода тонкослойной хроматографии из

тканей разных видов рыб выделено большое количество ДДТ и его распада ДДЕ и γ -НСН. Самое высокое содержание пестицидов было в жировой ткани, затем в печени, икре и в мясе [1]. Самая последняя гибель рыб в оз. Балатон (1975 год) обосновывает необходимость более эффективного изучения поступления и аккумуляции пестицидов и тяжелых металлов, механизмов их действия и патологических последствий. Начали проводиться биотестирования с целью выявления причины гибели рыбы. Расширение спектра этих исследований необходимо также с точки зрения сохранения качества воды.

При интродуцировании угря в оз. Балатон возник вопрос о возможности межвидовой пищевой конкуренции. Анализировали пищевой тракт угрей разного размера и возраста, отловленных в прибрежной и в открытой части озера. Анализ показал, что пища в открытой и в прибрежной части водоема строго различается [9]. В прибрежной зоне пищей угря главным образом служат раки *Asellus*, *Dicorogammarus* spp., *Corophium*, *Limnomysis*. Тогда как на расстоянии от берега на 1000—1500 м. как пища они не имеют значения. В этой части озера лишь пища угря состоит из личинок хирономид (*Chironomus* ex gr. *plumosus*), моллюсков (*Lithoglyphus*, *Dreissena*) и рыб (Рис. 1). В Кестхейском бассейне продукцию угря дают главным образом хирономиды, продукция которых высокая в связи с богатым содержанием в иле органических веществ. Между прочим, последние являются одним из источников пищевой цепи, идущей в направлении к судаку. Обеспеченность пищей прибрежной зоны с точки зрения роста молоди рыб имеет первостепенное значение. В результате действия биотических и абиотических факторов обеспеченность пищей в озере уменьшается. Поэтому уплотненная посадка конкурирующих в пище видов рыб может привести к неблагоприятным трофическим условиям.

Пищевые условия растительноядных рыб озера Балатон оказываются благоприятными в связи с быстрой эвтрофикацией озера. Изучение кишечного тракта интродуцированного в озеро белого толстолобика (*Hypophthalmichthys molitrix* VAL.), показало, что особи (длиной 30—50 см.) до однолетнего возраста питаются фитопланктоном, а особи, весом более 300 г., уже в значительном количестве поедают и зоопланктон (Rotatoria, Crustacea) (Пони — устное сообщение).

Изучение состава жирных кислот с помощью метода газовой хроматографии у рыб Балатона дало возможность более точно определить поток веществ в пищевых цепях. Установили, что состав жирных кислот рыб очень похож на таковой у рачкового планктона. Это указывает на то, что рыбы жирные кислоты получают в основном из рачкового планктона [23, 25]. Изучали действие некоторых адреногенных тормозящих веществ на мобилизацию жиров. По этим данным установили, что катехоламины, через систему *adenyl cyclase* — *CAMP*, уменьшают производство свободных жирных кислот в жировых тканях. Однако у млекопитающих катехоламины стимулируют те же процессы [20]. Исследуя динамику жирных кислот, в пищевой цепи фитопланктон-рачковый планктон-рыбы, сделали вывод о том, что распределение линолевой и линоленовой кислот в жирах фильтрующих рачков и рыб, питающихся планктоном, похоже на значения, полученные у фитопланктона [21, 22].

Известные сейчас трофические связи требуют немедленного количественного определения обеспеченности пищей оз. Балатон. Необходимо также интенсивное изучение на разных энергетических уровнях потока веществ и

энергии с целью обеспечения возможности моделирования экосистемы Балатона в трофическом отношении. Таким образом становится возможным описание роли различных рыбных популяций в экосистеме оз. Балатон.

Динамика рыбных популяций

Работы, проводимые в 1968—76 гг., посвящены устранению недостатков в познании динамики рыбных популяций оз. Балатон. Эти работы включают изучение состава популяций, роста, смертности, средней биомассы и нормы годичной продукции. С помощью выше указанных исследований стало возможным количественное описание параметров популяций.

После 1965 года численность ерша в оз. Балатон (*Gymnocephalus cernua* L.) резко уменьшилась. По изученной в 1969—70 гг. чешуе, собранной с особей из различных частей водоема, можно было установить, что ерш в оз. Балатон растет медленнее по сравнению с другими европейскими водоемами. До 4-х летнего возраста рост характеризуется идентичными константами роста. Годовая норма смертности у 1—3х-летних особей составляет свыше 90% [5]. На рост ерша влияют и паразитические действия [33].

В последние годы уменьшилась и численность уклей (*Alburnus alburnus* L.), которая является пищей для судака. Исследование тысячи особей показали, что структура размеров уклей весной бимодальная, а после летней компенсации она становится асимметричной. Популяция уклей в основном состоит из 1—2-х летних особей. По обратному вычислению роста с помощью чешуйных колец получили результат, согласно которому уклей в оз. Балатон растет также медленнее по сравнению с европейскими водоёмами. Причиной медленного роста может служить уменьшение количества пищи в прибрежной зоне, прежде всего зоопланктона, а также пищевая конкуренция других видов рыб. Смертность 1—5-летних популяций составляет 74%, пропорция продукции (P/V) высокая, около 72% [13].

Рост (*Neogobius fluviatilis* PALL.) в оз. Балатон относительно быстрый [10]. Изучение роста молоди судака указывает на дефицит пищи по размеру и количеству в отдельных стадиях развития. При переходе молоди судака на хищный образ жизни наблюдается медленный рост. В это время происходит компенсация размеров тела. По росту однолетнюю молодь можно разделить на три группы [7]. Продукция молоди относительно высокая (P/V = 178%). Высокая также месячная смертность молоди (89%). Весенняя биомасса зимующей молоди, перешедшей на хищный образ жизни, — низкая [11, 12].

Старшие особи достигают веса 1 кг лишь после 5-летнего возраста [3]. Годовая смертность промыслового стада (3—9 лет) в среднем составляет 65%, а биомасса 6—13 кг/га, плотность их составляет 10—20 особей/га. Продукция средней биомассы составляет 50%, причем генеративная провукция достигает 10% этого значения.

Установили, что всего лишь 0,065% органического вещества, производимого водорослями, переходит в мясо судака. Это значит, что в пищевой цепи, идущей к судаку, имеются большие потери энергии. Знание параметров популяции дает возможность описать энерго-трансформации, идущие через популяции судака, с помощью балансного равенства [11], (Рис. 2).

Популяция леща (*Abramis brama L.*) в оз. Балатон растет быстрее по сравнению с другими европейскими озерами. Быстрый рост веса и размеров является прямым следствием эвтрофикации и количественного увеличения зообентоса открытой части водоема. Годовая смертность 3—7-летних лещей составляет 62%, а норма продукции (P/B) составляет приблизительно 73% [19]. Рост леща, пораженного плероцеркоидами лентеца (*Ligula intestinalis*), особенно в возрасте первых 5 лет, отстает от роста здоровых особей [24].

Рост 3—11-летних жерехов (*Aspius aspius L.*) — интенсивный и зависит от места обитания, точнее от качества воды. Годовая смертность — 48%, норма продукции относительно низкая — около 29% [18].

Единичные наблюдения за ростом белого толстолобика указывают на особенно быстрый рост этого вида в оз. Балатон.

Изучение использования рыбных ресурсов

Изменения после 1965 года оценки урожайности в структурах стада судака и леща указывают на их интенсивное использование. Проводились исследования с целью выяснения влияния промыслового действия на динамику популяций. При этом оценивали параметры популяций и статистику уловов. В экосистеме озер рыбные популяции, у которых возможно моделирование самостоятельной системы, частично можно преобразовать в искусственно-регулирующую систему. Для этого необходимо знание модуляционных узлов рыбной популяции. Необходимо выработать такую стратегию, при которой величина рыбного промысла увеличивается в сторону оптимального использования рыбных ресурсов. Таким образом, возможно регулирование промысла по продукционным способностям рыб оз. Балатон, которое имеет большое значение в связи с быстрым изменением животного мира озера, а также с целью оптимальной работы экосистемы оз. Балатон.

В заключение можно сказать, что уловы судака и леща в различных частях Балатона разные, однако участие этих видов в общем улове довольно постоянно. На основании изо-кривых, полученных по «динамическому моделию запаса» (Бивертон, Голт, Риккер), можно сказать, что изучаемые популяции двух видов рыб способны на постоянную урожайность и продуктивность. Это можно принять как возможную линейно логическую характеристику мелководного озера Балатон. Максимальная урожайность наблюдается у судака в возрасте 9—12 лет [14], а у леща — 9—13 лет [15], (Рис. 3). В прогнозе уловов доказано, что снижение данной интенсивности промысла в два раза приведет к тому, что урожайность разных возрастных групп может снизиться на 50%. Тогда как, особенно у младших возрастных групп, биомасса, потраченная за единицу времени, сможет увеличиваться более, чем на 100%. Из результатов выше указанных исследований видно, что установление величины аккумулирующей энергии на отдельных трофических уровнях необходимо с точки зрения защиты экосистемы озера. Первостепенное значение имеет изучение расхождения стабильности и упругости экосистемы для глобального познания биологических действий, происходящих в озере.

Задача последующих исследований состоит в измерении связи причины и следствия, между урожайностью рыб и эвтрофикационными процессами.

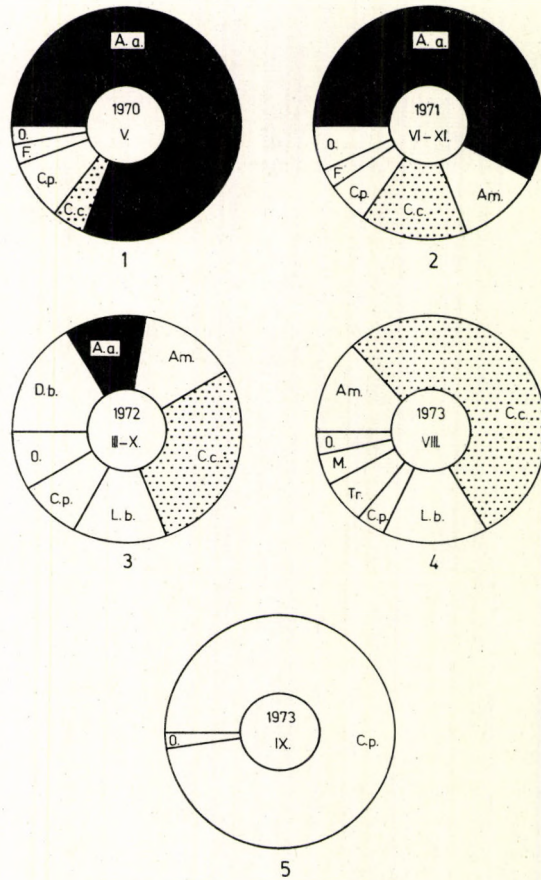
1. BARON, F., F. CSONTI, J. PONYI (1967): Investigations of pesticide residues in fish and other aquatic organisms of Lake Balaton and some aquatic habitats. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 117–128.
2. BIRÓ, P. (1969): The spring and summer nutrition of the 300–500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1968. II. The calculation of the consumption, daily and monthly rations. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 151–162.
3. BIRÓ, P. (1970): Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **37**, 145–164.
4. BIRÓ, P. (1971a): Pseudorasbora a Balatonban. — *Halászat XVIII.* (65.) évf. 2. szám, p. 37.
5. BIRÓ, P. (1971 b): Growth investigation of ruffe (*Acerina cernua* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 131–142.
6. BIRÓ, P. (1972a): *Neogobius fluviatilis* in Lake Balaton — a Ponto-Caspian body new to the fauna of central Europe. — *Journal of Fish Biology* **4**, 249–255.
7. BIRÓ, P. (1972b): First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **39**, 101–113.
8. BIRÓ, P. (1973): The food of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **40**, 159–183.
9. BIRÓ, P. (1974a): Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 133–151.
10. BIRÓ, P. (1974b): *Neogobius fluviatilis* a Balatonban — *Halászat XX.* (67.) évf. 6. szám, pp. 173–174.
11. BIRÓ, P. (1975a): Observations on the fish production of Lake Balaton. — *Symp. Biol. Hung.* **15**, 273–279.
12. BIRÓ, P. (1975b): A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) táplálékának, növekedésének és termelésének vizsgálata a Balatonban. — *Kandidátusi értekezés*, p. 205.
13. BIRÓ, P. (1975c): The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Balaton and the assessment of mortality and production rate. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 139–156.
14. BIRÓ, P. (1976a): Lake Balaton: Effects of exploitation, introductions and eutrophication on the percid community. — *J. Fish. Res. Bd. Canada* (in press)
15. BIRÓ, P. (1976b): Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary . . . — *Proceedings of Second European Congress of Ichthyology, Paris, 7–14 Sept. 1976*, (in press).
16. BIRÓ, P., L. ELEK (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. — *Annal. Biol. Tihany* **36**, 135–149.
17. BIRÓ, P., L. ELEK (1970): A Balaton halászata és az utóbbi évek ichthyológiai problémái. — *Allattani Közlemények* **57**, 39–49.
18. BIRÓ, P., GY. FÜRÉSZ (1976): The growth of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton and the selective effects of commercial fisheries on population structure. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 47–67.
19. BIRÓ, P., P. GARÁDI (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. — *Annal. Biol. Tihany* **41**, 153–179.
20. FARKAS, T. (1968): The effects of some adrenergic blocking agents on the mobilisation of fatty acids in lower vertebrates. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 127–133.
21. FARKAS, T. (1970): The dynamics of fatty acids in the aquatic food chain, phytoplankton, zooplankton, fish. — *Annal. Biol. Tihany* **37**, 165–176.
22. FARKAS, T. (1971): A possible examination for the differences in the fatty acid composition of freshwater and marine fishes. — *Annal. Biol. Tihany* **38**, 143–152.
23. FARKAS, T., S. HERODEK (1967): Investigations of the fatty acid composition of fishes from Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 139–146.
24. GARÁDI, P., P. BIRÓ (1975): The effect of ligulosis on the growth of bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **42**, 165–173.
25. HERODEK, S., T. FARKAS (1967): Gas chromatographic studies on the fatty acid composition of some freshwater crustaceans. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 147–152.
26. MATSKÁSI, I. (1967): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton I. (Preliminary Report) Trematodes. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 153–156.

27. MATSKÁSI, I. (1968): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton II. (Monogenoidea). — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 135–139.
28. MÉSZÁROS, F. (1967): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton I. (Preliminary Report). Nematoda. — *Annal. Biol. Tihany* **34**, 157–161.
29. MÉSZÁROS, F. (1968): Helminthological investigations of fish in Lake Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 141–144.
30. MOLNÁR, K. (1966): Untersuchungen über die Jahreszeitliches Schwankungen im Balaton mit besonderer Berücksichtigung der Gattung *Proteocephalus*. — *Angew. Par.* **7**, 65–77.
31. MOLNÁR, K. (1962): Halparaziták a Balatonból és tógazdaságokból. — *Annal. Biol. Tihany* **29**, 117–127.
32. MOLNÁR, K., L. BÉKÉSI, Gy. HÁMORI (1968): Untersuchungen über die *Ligula*-Infektion der Ungarischen Fischfauna. — *Annal. Biol. Tihany* **35**, 145–154.
33. PONYI, J., P. BIRÓ, É. MURAI (1972): A balatoni vágódurbines (*Acerina cernua* L.) táplálékáról, növekedéséről és belső parazita férgeiről. — *Parasitologica Hungarica* **5**, 383–408.
34. PONYI, J., K. MOLNÁR (1969): Studies on the parasite fauna of fish in Hungary. V. Parasitic Copepods. — *Parasitologica Hungarica* **2**, 137–148.
35. TÁTRAI, I., J. PONYI (1976): On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. — *Annal. Biol. Tihany* **43**, 93–104.
36. TÖLG, I. (1960): Untersuchung der Nahrung von Kaulbarsch-Jungfischen (*Acerina cernua* L.) im Balaton. — *Annal. Biol. Tihany* **27**, 147–164.

BÍRÓ PÉTER

H-8237 Tihany

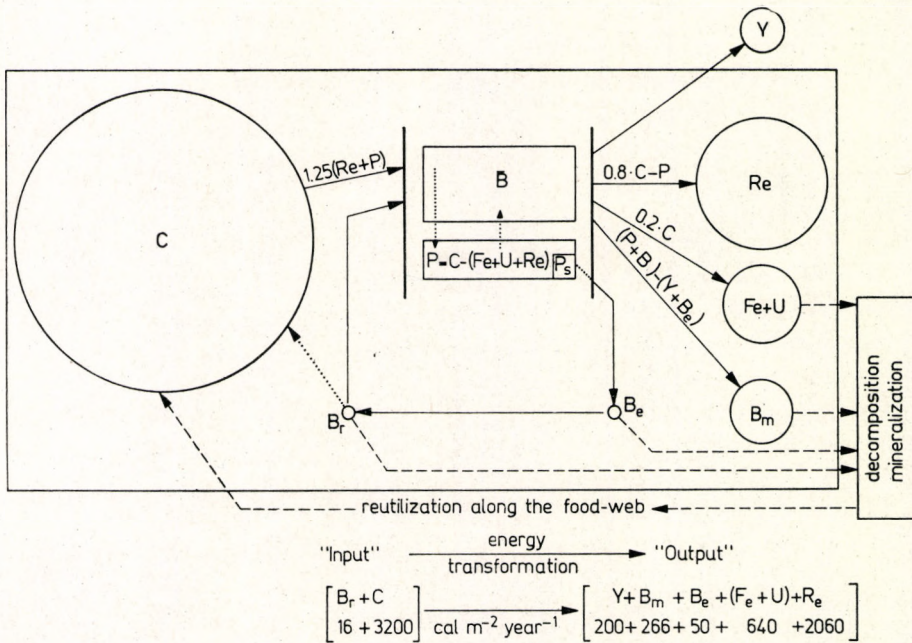
Biológia, Hungary



1. ábra. A Balaton littorális zónáját (1–4) és nyílt vizét (5) benépesítő angolnák (*Anguilla anguilla* L.) táplálékspektruma. A.a. — *Asellus aquaticus*; Am. — *Amphipoda* sp.; C.p. — *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. — *Corophium curvispinum* f. *devium*; L.b. — *Limnomysis benedeni*; Tr. — *Trichoptera* sp.; M — *Mollusca*; F — halfajok; O — egyéb maradvány

Fig. 1. Food spectrum of eels (*Anguilla anguilla* L.) inhabiting the littoral zone (1–4) and open water areas (5) of Lake Balaton. A.a. — *Asellus aquaticus*; Am. — *Amphipoda* sp.; C.p. — *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. — *Corophium curvispinum* f. *devium*; L. b. — *Limnomysis benedeni*; Tr. — *Trichoptera* sp.; M — *Mollusca*; F — fish; O — other remnants

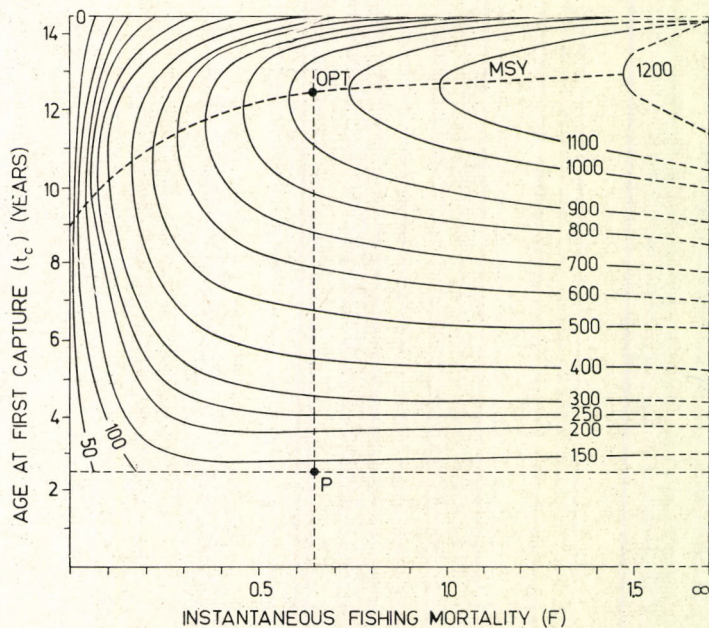
Рис. 1. Спектр питания угря (*Anguilla anguilla* L.) в литоральной зоне озера Балатон (1–4) и в открытой части водоема (5). A.a. — *Asellus aquaticus*; Am. — *Amphipoda* sp.; C.p. — *Chironomus* ex gr. *plumosus*; C.c. — *Corophium curvispinum*; L.b. — *Limnomysis benedeni*; Tr. — *Trichoptera* sp.; M — *Mollusca*; F — рыбы; O — прочие остатки



2. ábra. A 3–9 éves balatoni fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) populáció energia-transzformálásának sémája és egyensúlyi egyenlete (cal/m²/év). \bar{B} – a fogassüllő-populáció pillanatnyilag állandó állapotú biomasszája; P – produkció; C – táplálékfogyasztás; B_r – utánpótlás biomasszája; Y – hozam; Re – légzés; $Fe + U$ – kiválasztási termékek; B_m – elpusztult halak biomasszája

Fig. 2. The scheme and its balanced equation of energy transformation by the 3–9-year-old pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton (cal/m²/year). \bar{B} – average biomass of pike-perch population instantaneously being in steady state; P – production; C – food consumption; B_r – biomass of recruitment; Y – yield; Re – respiration; $Fe + U$ – excreted materials (feces and urine); B_m – biomass of mortality

Рис. 2. Схема энерготрансформации популяции судака (*Stizostedion lucioperca* L.) (и его балансовое равенство (cal/m²/год). \bar{B} – постоянная биомасса в данный момент популяции судака; P – продукция; C – пищевой рацион; B_r – биомасса пополнений; Y – урожайность; Re – дыхание; $Fe + U$ – фекалии; B_m – биомасса погибших рыб



3. ábra. Háromdimenziós hozam izo-görbék a Balatonban legnagyobb állománnyal rendelkező dévérkeszegre (*Abramis brama* L.). A kontúrvonalak a kifogásra kerülő, adott életkorú dévérkeszeg átlagsúlyának változását mutatják a halászat intenzitásának függvényében. *P*-pont az állománykihasználás jelenlegi szintjét jelzi; *MSY* — a maximális tartós hozam locusa; *OPT* — optimum

Fig. 3. Yield-isopleths for bream (*Abramis brama* L.) having the greatest population in Lake Balaton. The contours show the variations in mean weight of the catchable breams of given ages in the function of fishing intensity. Point *P* indicates the present level of exploitation of the bream stock; *MSY* — locus of maximum sustainable yield; *OPT* — the point of optimum fishing

Рис. 3. Тридимензионные изо-кривые в случае самого многочисленного вида в оз. Балатон (*Abramis brama* L.). Контурные линии показывают связь между средним весом выловленного леща данного возраста и интенсивностью промысла. *P* — использование популяции в данный момент; *MSY* — локус длительной урожайности; *OPT* — оптимум