



1949

A balatoni busaállomány ökológiai szerepének vizsgálata

Egyetemi doktori (Ph.D.) értekezés

Vitál Zoltán

Témavezetők

Dr. Nagy Sándor Alex

Tanszékvezető egyetemi docens

Dr. Boros Gergely

Tudományos főmunkatárs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2016

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

Debrecen, 2016. 09. 08.

.....

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Vitál Zoltán** doktorjelölt **2012-2015** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2016. 09. 08.

.....

a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Vitál Zoltán** doktorjelölt **2012-2015** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2016. 09. 08.

.....

a témavezető aláírása

A balatoni busaállomány ökológiai szerepének vizsgálata

Examination of the ecological role of bigheaded carp stock in Lake Balaton

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

Írta: **Vítál Zoltán** okleveles hidrobiológus

Készült a Debreceni Egyetem **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája**
(**Hidrobiológia Doktori program** programja) keretében

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex

Dr. Boros Gergely

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Lóki József

tagok: Kaszáné Dr. Kiss Magdolna

Dr. Kiss Béla

A doktori szigorlat időpontja: 2015. november 02.

Az értekezés bírálói:

.....

.....

A bírálóbizottság:

elnök:

tagok:

.....

.....

.....

Az értekezés védésének időpontja:

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
<i>1.1. Problémafelvetés és célkitűzés.....</i>	3
1.1.1. Táplálkozás	3
1.1.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere.....	3
1.1.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat	4
1.1.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai	4
1.1.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor	4
1.1.3. A busák szaporodásának lehetősége a Balatonban	5
2. Irodalmi áttekintés	6
<i>2.1. Táplálkozás és ökológiai problémák</i>	10
<i>2.2. Szaporodás</i>	14
3. Anyag és módszer	16
<i>3.1. A busa fajok bemutatása</i>	16
3.1.1. Megjelenés	16
3.1.1.1. Pettyes busa.....	16
3.1.1.2. Fehér busa	17
3.1.1.3. Busa hibridek	18
3.1.2. A busa fajok magyarországi elterjedése	20
<i>3.2. A Balaton, mint mintavételi terület jellemzése</i>	21
<i>3.3. Táplálkozás</i>	23
3.3.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere.....	23
3.3.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat	25
3.3.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai	28

3.4. Kor, növekedés, kondíciófaktor	29
3.5. Szaporodás	30
4. Eredmények	34
4.1. Táplálkozás	34
4.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere.....	34
4.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat	40
4.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai.....	45
4.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor	50
4.3. Szaporodás	52
4.3.1. Gonado-szomatikus index.....	52
4.3.2. Termékenység	54
4.3.3. Szöveti vizsgálatok eredményei.....	55
5. Értékelés	58
5.1. Táplálkozás	58
5.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere.....	58
5.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat	61
5.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai.....	63
5.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor	64
5.3. Szaporodás	70
6. Új tudományos eredmények összefoglalása	74
7. Összefoglalás	75
8. Summary	78
9. Köszönetnyilvánítás	83
10. Felhasznált irodalmak jegyzéke	84
11. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke	101
11.1. Az értekezés témakörében megjelent SCI publikációk	101
11.2. Az értekezés témakörében megjelent referált publikációk	101

<i>11.3. Az értekezés témakörében elhangzott előadások</i>	<i>102</i>
<i>11.4. Az értekezés témakörében bemutatott posztetek.....</i>	<i>103</i>
<i>11.5. Egyéb közlemények.....</i>	<i>105</i>
<i>11.6. Egyéb előadások, poszter előadások.....</i>	<i>106</i>

1. Bevezetés

Az ember természeténél fogva évezredek óta – szándékosan vagy akaratlanul – alakítja a környezetét. A beavatkozások oka általában valamilyen haszon megszerzése, így gyakran figyelmen kívül maradnak a kialakult ökológiai rendszerek belső viszonyai. Ez nincs másként Közép-Európa legnagyobb sekély tavánál, a Balatonnál sem. A tó és a környezete Magyarország egyik legfontosabb turisztikai célpontja, ezáltal ez a sérülékeny sekély vízi rendszer fokozott terhelésnek van kitéve.

A Balaton életében az ember régóta jelen van, viszont a komoly, a tó életében jelentős beavatkozások csak a XIX. században kezdődtek el. Ekkor a tó déli partja mentén megépített vasútvonal – mely Budapestet kötötte össze Fiumével – lefűzte a berekterületeket a Balatonról, ami így elveszítette több halfaj természetes utánpótlásához nélkülözhetetlen régióinak jelentős részét. A beruházást a század derekán, egy száraz periódusban végezték el, így a későbbi csapadékosabb időszakban a Balaton veszélyeztette a vasúti pályát. A Sió-zsilip megépítésével (1863) végül megoldották a tó vízszintingadozásának „problémáját”. Ettől kezdve a „felesleges” vizet a Sió-csatornán keresztül a Dunába vezetik, és így a Balaton vízszintjét egy maximális érték alatt tartják. A vízállás viszonylagos állandósága viszont a tó kiterjedt nádasainak romlását, pusztulását okozta. Ezt követően az 1960-as évektől fellendülő turizmus miatt a partvonal jelentős átalakítása is végbement. A Balaton 235 km-t kitevő partvonalának mintegy kétharmada vált kövezetté, vagy betonozottá (Virág, 1998).

Az emberi beavatkozások eredményeképpen az élővilág is jelentősen átalakult az utóbbi évszázadban. A Balaton kagylóösszetétele gyökeresen megváltozott az 1930-as években megjelenő, majd tömegessé váló vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) miatt, mely egy a Sió-csatornán keresztül a tóba vontatott uszályval érkezhett. De az átalakulás tovább folytatódott, hiszen a 2000-es években újabb két, nagy állományt alkotó kagylófaj jelent meg (*Dreissena bugensis*, *Sinanodonta woodiana*) a Balatonban, szintén véletlen behurcolás eredményeképp. Jelentős változás következett be a különféle alacsonyabb rendű rákok között is. A

vándorkagylóval egyszerre érkeztetett be a tegzes bolharák (*Chelicorophium curvispinum*). Ezt követően szándékosan betelepítették a múlt század közepén a pontusi tanurákot, mint haltáplálék (*Lymnopsis benedeni*), és vele együtt véletlenül három Dikerogammarus fajt is (*D. haemobaphes*, *D. villosus*, *D. bispinosus*), melyek kiszorították az őshonos tüskés bolharákat (*Gammarus roeseli*) (Balogh és G.-Tóth, 2013).

A Balaton jelenlegi halállománya szintén jól tükrözi az emberi beavatkozásokat, ugyanis a jelenleg megtalálható 32 halfaj 25%-a idegenhonos (Takács et al., 2011). Ezek egy része szándékos betelepítéssel került a tóba, míg mások megjelenése a telepítések nem tervezett mellékhatása volt. Ezen kívül a XX. század elején az akvaristák által nagy népszerűségnek örvendő, észak-amerikai naphal (*Lepomis gibbosus*) a tó kövezésének jelentős állományú tagja lett, és spontán terjedéssel jelent meg a tóban a mesterséges Sió csatornán kerszetül érkező folyami géb (*Neogobius fluviatilis*). Több nem sikeres meghonosodásnak is szemtanúja volt a Balaton, úgymint a pisztrángsügér (*Micropterus salmonides*), a törpemaréna (*Coregonus albula*) vagy a királylazac (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Bíró 1995). Rendszeres telepítésekkel jelentős méretűre duzzasztották a Balatonban az angolna (*Anguilla anguilla*) és a busa fajok (*Hypophthalmichthys molitrix*, *H. nobilis*) állományát.

Ezek a betelepített, behurcolt fajok nagyon gyakran jelentős hatást fejtenek ki az ökológiai rendszerekre, ezért fontos feladatunk meghatározni az idegenhonos fajok helyzetét a rendszeren belül, és felmérni azokat a kockázatokat, melyeket a jelenlétük okoz. Ezek után szükséges megtalálni a lehetőségeket a visszaszorításukra, további terjedésükre, hogy ezáltal az ökológiai rendszereink stabilitása növekedhessen.

1.1. Problémafelvetés és célkitűzés

Az 1970-es években a Balatonba telepített busa fajok állományának vizsgálata csak meglehetősen késve indult el. A rendszeres vizsgálatok a 2000-es években kezdődtek, szerény anyagi támogatás mellett, így a telepítést követő 4 évtized múltán is számos tisztázandó kérdés maradt a balatoni busaállomány szerepével és ökológiai helyzetével kapcsolatban. Ezért általános célul tűztük ki, a balatoni busaállomány táplálkozásával és esetleges szaporodásával kapcsolatos nyitott kérdések tisztázását.

1.1.1. Táplálkozás

1.1.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere

A szakirodalomban fellelhető adatok szerint a busa fajok táplálkozási szokásaival kapcsolatos vizsgálatok és megállapítások főként a halak előbeléből gyűjtött minták mikroszkópos elemzésén alapulnak (pl.: Cremer és Smitherman, 1980; Xie, 1999; 2001; Sampson et al., 2009; Cooke et al., 2009; Calkins et al., 2012). Úgy gondoljuk, hogy az ilyen típusú vizsgálatokból születő eredmények sok esetben nem a valós táplálék-összetételt tükrözik. A busa fajok rendelkeznek garatfogakkal, melyek a planktonikus szervezeteket lenyelés közben képesek mechanikusan roncsolni (Xie, 1999; 2001), a lenyelt táplálék emésztése pedig már az előbélben elkezdődik. Ezek a fizikai és kémiai roncsoló folyamatok az előbélben lévő táplálék-szervezetek felismerhetőségére negatívan hatnak, így az eredményül kapott táplálék-összetételt az ezeknek a hatásoknak jobban ellenálló fajok felé tolhatja el. Ez ahhoz vezethet, hogy egyes csoportok táplálékbeli arányát felül-, míg másokét alulbecsülhetjük. Ahhoz, hogy ezt a jelenséget megvizsgáljuk, mintát vettünk a busák kopolyúüregében található szűrőszerv vájatóában összegyűlt anyagból (szűrlet) (lásd: 4. kép, 24. old.), illetve az előbélből, és összehasonlítottuk az egyes mintatípusokra jellemző fitoplankton és zooplankton összetételt. Célunk volt, hogy megismerjük a táplálkozás-ökológiai vizsgálatokban a különböző mintatípusok alkalmazhatóságát, és így a balatoni busaállomány által fogyasztott táplálék összetételét a lehető legpontosabban határozzuk meg.

1.1.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat

A világ több országában megtalálhatóak a pettyes és a fehér busa hibridjei, többek között Magyarországon, a Balatonban is. A hibrid busák többnyire a két szülő faj közül az egyikhez jobban hasonlítanak, de a morfológiai jellemzőik nagy része átmenetet mutat a két faj között, amely a szűrőszervek felépítésében is tapasztalható (Kolar et al., 2007) (lásd: 5. ábra, 27. old.). Így azt feltételezhetjük, hogy az átmeneti szűrőszervvel rendelkező hibridek táplálkozási szokásai különbözhetnek a szülői fajokétól, ezért megvizsgáltuk azt, hogy a különböző szűrőszerv típusok – közvetve a hibridizáció foka – milyen hatással vannak a különböző mérettartományú táplálék szűrésére.

1.1.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai

A 1.1.1.1 fejezetben felvetett, majd a 3.3.1 fejezetben ismertetett táplálékösszetétel-vizsgálat módszertani kérdései rávilágítottak arra, hogy a Balatonban élő busák táplálkozási szokásával kapcsolatos eddigi ismereteinket újra kell gondolnunk. A korábbi vizsgálatok (Tátrai et al., 2006; 2007; 2009) béltartalom minták elemzésén alapultak, emiatt pedig nem biztos, hogy azok minden esetben a valós táplálkozási szokásokat tükrözték. Emellett a Balatonban az utóbbi évtizedben végbement trofikus átalakulások miatt is szükséges naprakész információk gyűjtése a busák táplálkozási szokásaival kapcsolatban. Ezért célul tűztük ki, hogy az 2.1.1 alfejezetben ismertetett kérdések megválaszolása után meghatározzuk a balatoni busaállomány táplálékának összetételét és megvizsgáljuk az esetleges táplálék-preferenciát.

1.1.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor

Az egyedek növekedését és a kondíciófaktorát elsődlegesen az elérhető táplálékbázis mennyiségi és minőségi jellemzői határozzák meg. A Balaton az elmúlt évtizedben oligo-mezotróf jellegűvé vált, azaz viszonylag kis termőképességű (Istvánovits et al., 2007, Tátrai et al., 2008), amely hatással

lehet a tóban élő valamennyi hal, köztük a busák növekedési mutatóira. Azt feltételeztük, hogy a Balaton busaegyedeire napjainkban mérsékelt növekedési intenzitás és viszonylag alacsony kondíciófaktor lehet jellemző. A felvetés megvizsgálásához célul tűztük ki, hogy meghatároztuk a begyűjtött busa egyedek korát, növekedését és kondíciófaktorát, így megismerhessük a balatoni állományra jellemző értékeket.

1.1.3. A busák szaporodásának lehetősége a Balatonban

Boros és munkatársai (2014) megállapították, hogy a tóban jelenleg élő busaállomány bizonyosan nem származhat az utolsó hivatalos telepítésből. Nem valószínű, hogy napjainkban élnek még olyan busa egyedek a Balatonban, amelyek az utolsó hivatalos telepítések során kerültek a tóba (azaz 32 éves vagy még idősebb példányok). Ez arra utal, hogy a busaállománynak folyamatos utánpótlása van, vagy volt a közelmúltban. Az utánpótlással kapcsolatban két ésszerű magyarázat lehetséges. Az első, hogy a Balaton vízgyűjtőjén található halastavakból szöknek/szöktek be a különböző méretű (de főleg fiatalabb) busák, a halastavakat Balatonnal összekötő befolyókon keresztül. A másik lehetőség, hogy a busa képes lehet szaporodni a Balatonban vagy esetleg annak egyes befolyóiban, bár ez a feltételezés ellentmond annak a szakirodalomban többször hangsúlyozott nézetnek, miszerint a busák szaporodása csak arra alkalmas folyóvízben lehetséges. Munkánk során célunk volt, hogy felsorakoztassuk azokat az eddigi eredményeket, melyek a busák esetleges balatoni szaporodása mellett szólnak, illetve ezzel szemben azokat, amelyek azt támasztják alá, hogy az állomány utánpótlása külső forrásból származik.

2. Irodalmi áttekintés

A pettyes busa és a fehér busa Kelet-Ázsia nagy folyóinak vízrendszerében őshonos, szűrő táplálkozású halfajok, melyek rendszertanilag a pontyfélék (Cyprinidae) családjába tartoznak. Az elterjedési területük az ember közreműködésének köszönhetően jelentősen kitágult; a XIX. században megkezdődött a telepítésük a különböző ázsiai országokba, de a kínai halászok már a középkorban is telepítették ezeket a fajokat az általuk korábban be nem népesített vizekbe Kínán belül, és ekkor jutottak el Tajvan szigetére és a mai Vietnám területére is (Antalfi és Tölg, 1972). Európába az 1950-es években érkeztek az első busaszállítmányok, majd az 1980-as évekre az Antarktisz kivéve minden kontinensen megtalálhatóvá váltak (Kolar et al., 2007). Az eredeti elterjedési területükön kívül eső természetes vizekbe direkt telepítéssel, vagy sok esetben halastavakból történő kiszökéssel kerültek. A fehér busa legalább 23, a pettyes busa 19 ország természetes vizeiben honosodott meg (Kolar et al., 2007).

Terjedésüket és terjesztésüket az segítette elő, hogy szűrő táplálkozású fajok lévén a halastavi termelésben jelentős energiaráfordítás nélkül nagy tömegű biomassza előállítására képesek, továbbá hogy mesterséges szaporításukat az 1960-as években sikerült megoldani japán és szovjet szakembereknek (Tölg, 1992). A busa fajok világszerte jellemző gyors terjedését külön elősegítette, hogy az 1950-es és 1960-as években megjelent publikációk nagy része arról számolt be, hogy a szűrő táplálkozású ázsiai pontyfélék – főként a fehér busa – kedvezően hatnak a vízminőségre az elsődleges termelő fitoplankton szervezetek fogyasztásán keresztül, így a vízminőség szabályozásának fontos biológiai eszközeként tartották őket számon. Az 1970-es évektől azonban sorra jelentek meg azok a közlemények, melyek megkérdőjelezték a fehér busa hasznosságát az eutrofizáció elleni védekezésben. Több publikáció számolt be arról, hogy a fitoplankton mennyisége nemhogy csökken, hanem kifejezetten növekszik a fehér busa hatására (Henderson, 1977; Januszko, 1978; Thomaskó, 1978), és hogy a fehér busának sok esetben nincs számottevő vízminőség-javító szerepe (Schroeder,

1978; Herodek et al., 1989; Starling et al., 1998; Domaizon és Dévaux, 1999; Radke és Kahl, 2002; Zhou et al., 2011).

A fehér busa és a pettyes busa hazai története 1963-ban kezdődött, amikor az első fehér busa szállítmány megérkezett Kínából. Ezzel egy időben kerültek hazánkba az első pettyes busa egyedek is, melyek Pintér (2002) szerint a fehér busa és amur (*Ctenopharyngodon idella*) ivadécai közé keveredve érkeztek. Ezt az állítást Kolar és munkatársai (2007) is megerősítik, akik a pettyes busa hazánkba telepítését részben véletlenszerűnek tartják. A halak beszállítása egészen 1968-ig folytatódott, de később már a volt Szovjetunió területéről. A hazai szaporításuk 1967-ben sikerült először, majd ettől az évtől kezdve folyamatosan egyre nagyobb számú ivadékot állítottak elő a hazai halkeltetők: 1973-tól évente több mint 100 millió lárvát neveltek az ázsiai pontyfélékből melynek nagy részét a két busafaj egyedei tették ki. Az 1970-es években évente 8000 – 10000 tonna busát és amurt állított elő a magyar haltermelés. A '80-as évek elejétől azonban súlyos piaci gondok adódtak az addig jövedelmező közel-keleti export terén az ott dúló háborús helyzet miatt, így eladatlan, főként egy- és kétnyaras halak tonnái maradtak hazánkban (Tölg, 1992). Ezt követően csökkenni kezdett a busa fajok jelentősége a hazai haltermelésben, viszont valószínűleg ennek a kezdetben hatalmas sikertörténetnek is köszönhetően a természetes vizeink halállományának is meghatározó részévé váltak. A fehér busa hazai meghonosodását a Tisza vízrendszerében 1973-ban (Pintér, 2002), a Duna esetében 1992-ben bizonyították (Janković, 1992).

A busa fajok balatoni telepítése az 1970-es években kezdődött, melyről több különböző adat került napvilágra. Virág (1995; 1998) szerint a telepítés 1973-ban kezdődött és 1983-ban fejeződött be, amely időszak alatt összesen 1 517 600 egyedeket telepítettek a Balatonba, 289,4 tonna össz tömegben. Gönczy (1998) szerint viszont 1973 és 1982 között zajlott a telepítés, és 0,18 kg átlagsúllyal 1,5 millió busa egyed került a tóba (ez 270 tonna össz tömeget jelent). Gönczy (2012) későbbi publikációjában már 1972-1983 szerepel a telepítések intervallumaként, de itt már a telepített egyedek átlagsúlyát 200-250 grammnak adja meg. Tátrai és munkatársai (2005) egy cikkükben ennél lényegesen nagyobb, 889 tonnás telepített össz tömegről, illetve 1972 és 1984 között zajló telepítésekről számolnak be. Ez valószínűsíthetően egy félreértés, vagy elírás következménye, mivel később készült tanulmányaikban a telepítés

első évének 1973-at, míg utolsó évének 1983-at jelölik meg, mely időszak alatt összesen 289 tonna busát telepítettek a Balatonba, és az utolsó hivatalos telepítés időpontjában a becsült biomassza a produkcióval együtt haladja meg a 800 tonnát (Tátrai et al., 2009a; 2009b). Specziár (2010) a Balatoni Halászati Zrt. archívumából kapott adatokra hivatkozva a telepítések idejét 1972 és 1983 közé helyezi. Ez időszak alatt (az 1974-es és 1975-ös évben nem volt telepítés) összesen 1 764 580 egyedet telepítettek 350,1 tonna ösztömegben. Álláspontom szerint ez utóbbi adatok a leghitelesebbek és felelnek meg leginkább a valóságnak.

Egységességet a telepítések céljában sem könnyű felfedezni. Egyes szerzők a busákat az eutrofizálódás elleni védekezés eszközeként említik (Virág, 1995; Virág, 1998; Boros et al., 2012), míg mások a gazdasági hasznot (is) hangsúlyozzák (G.-Tóth, 2010; Takács et al., 2013; Gönczy J., szóbeli közlés). Valószínűleg a telepítés elsősorban halászati hozamnövelési céllal indult el, és csak másodlagos szempont volt a vízminőség javítása. Gönczy (2012) cikkében megemlíti, hogy a busatelepítés előzetes szakvéleményeinek nagy részében az szerepelt, hogy olyan nagyságrendű telepítésre nem vállalkozhattak, amely a balatoni eutrofizációs folyamatot érdemben befolyásolhatná. Tehát tudatában voltak annak – a szakvélemények ismeretében –, hogy a telepítések az eutrofizációra és vízminőségre nem lesznek hatással, de nem ad más magyarázatot a telepítés okaként. Woynárovich (1971, 1979, 1981, 2004) a busatelepítésekről, mint halhústermelésről írt, melyben a balatoni eutrofizáció lehetőséget ad arra, hogy a termelés nagy mennyiségben folyhasson. Éppen ezért munkáiban (1979, 1981) bírálta a „szakmát” és az ellenkező állásponton lévő kutatókat, döntéshozókat. Véleménye szerint a telepített megközelítőleg egy fehér busa egyed hektáranként nem képes érdemben befolyásolni az eutrofizáció folyamatait, és javasolta, hogy ezt a számot emeljék fel hektáranként legalább 100 fehér busa egyedre. Számításai szerint ugyanis ez az a mennyiség, ami „észrevehetően beleszólna és ellene hatna az eutrofizáció folyamatának” (Woynárovich, 1979). Ez 6 millió darab, összesen 8160 tonna busát jelentett volna a Balatonban, mely a szerző által becsült teljes balatoni halállomány biomasszájával megközelítőleg egyenértékű (Woynárovich, 1981).

A telepítések első évében (1972) valószínűsíthetően tiszta vonalú fehér busa egyedeket helyeztek ki a Balatonba, az viszont bizonytalan, hogy ez a későbbi években is ugyanígy történt-e. Márián és munkatársai (1986) említést tesznek róla, hogy a hazai halkeltetőkben dolgozó kutatók fehér- és pettyes busa hibridizációját célzó munkájának következtében a tiszta vonalúnak minősített állományok „szennyezve” vannak a másik faj génjeivel. Előfordulhat, hogy a keltetőkből nem tiszta vonalú fehér busák, hanem döntően fehér busa morfológiájú, de hibrid egyedek kerültek a Balatonba. Ezt támasztja alá Gönczy (2012) is, aki megjegyzi, hogy a balatoni telepítések során a fehér busa mellett pettyes busa és hibrid egyedek is jutottak a tóba.

A halak számára bőséges táplálékbázist biztosító eutrofizálódás, és a visszafogás nehézségei miatt (Tahy, 1984) a balatoni busaállomány hatalmasra nőtt. Több különböző állomány nagyság-becsléssel találkozhatunk a szakirodalmi adatok között. Virág (1995; 1998) 10200 tonnára becsülte a balatoni busabiomasszát, de Specziár (2010) szerint ezt hibás feltételezésekre alapozva tette a szerző. Gönczy (1998) hivatkozások nélkül jelenti ki „több egymástól független szakértői becslés” alapján, hogy a '90-es évek közepén 5000-9000 tonna busa élt a Balatonban. Tátrai és munkatársai (2001; 2003; 2004; 2005; 2006; 2009a; b) rendszeresen becsülték a tóban élő busaállomány biomasszáját: 2000-re vonatkozó becslésük 5100 tonna volt. A 2008-as évre ennél szélesebb tartományt adtak meg, így 4000-5000 tonna halászattal hasznosítható méretű busát feltételeztek a Balatonban (Tátrai et al 2009b). Specziár (2010) a hidroakusztikus eredményekre támaszkodva megállapítja, hogy a Balaton teljes halállománya legfeljebb 10000-12000 tonna lehet, aminek a halak méreteloszlásából és kopolyúhálós vizsgálatokból kiindulva, legfeljebb egyharmada lehet busa, így az 5 évvel ezelőtt jellemző biomasszát 1200 és 4000 tonna közé teszi.

A telepített busa egyedek a balatoni halászsákmányban már az 1972-es évben előkerültek, jelentős mennyiségben viszont csak a '80-as évek végétől fogták vissza őket (Weipert et al., 2014). Tátrai és munkatársai (2009b) szerint 1975 és 2008 között összesen 3500 tonna busát fogtak ki a halászok a tóból. Az évenként kifogott busa mennyisége a 2000-es évektől átlagosan 290 tonna körül alakult (Specziár, 2010; Weiperth et al., 2014). A regisztrált legnagyobb éves busafogás 2004-ben volt és 437,9 tonnát tett ki (Weipert et al., 2014), de

ennek több mint negyedét a Marcali tározó vérszeresztését követően tömegesen felúszó egyedek lehalászása jelentette (Tátrai et al., 2005). Ez jól mutatja a busa halászatának nehézségeit, de egyben lehetséges megoldását is egy Balaton méretű nagy tóban. Kisebb tavakban, ahol a háló „átéri” a tavat, a busaállomány nagy része könnyedén lehalászható, a Balaton esetében viszont nem maradt más megoldás, mint a nagy szembőségű, méretszelektív kopolyúháló (ún. nyakzóháló). A háló passzív fogása és a Balaton felületéhez képest kis mérete miatt a halak fogása mérsékelt hatékonyságú, tehát vagy találkozik a rajokban vonuló busákkal, vagy nem. Pontosabban találkozott, hiszen a balatoni halászatot a 2013. évi CII., „A halgazdálkodásról és a halak védelméről” szóló törvény értelmében határozatlan időre felfüggesztették.

2.1. Táplálkozás és ökológiai problémák

A busa fajok táplálkozása részletesen kutatottá vált, mivel számos országba betelepítették őket a haltermelési hozamok fokozása és a vízminőség javítása céljából (Datta és Jana, 1998; Zhang et al., 2008), ugyanakkor később azt is felismerték, hogy a busa fajok kártékony hatással lehetnek a számukra nem őshonos vízi élőhelyekre. Az elmúlt évtizedekben számos tanulmány készült, amelyek rámutatnak arra, hogy a busa fajok egyedeinek természetes elterjedési területein kívüli jelenléte ökológiai problémákat okozhat, mely főként a táplálkozásukhoz köthető (Spataru és Gophen, 1985; Xie és Chen, 2001; Chick és Pegg, 2001; Cooke et al., 2009; Sampson et al., 2009; Boros et al., 2014; Lin et al., 2014).

Mindkét faj elsősorban planktonfogyasztó, egyedeik a kopolyútüskékből kialakult szűrőszerv segítségével szűrik ki a vízből a planktonszervezeteket és az egyéb partikulált anyagokat. Alapvetően két táplálkozási mód jellemző a busákra; az egyik esetben a szájüregbe szívják a vizet, majd azt garatizmaik segítségével átpréselik a szűrőszerven, miután bezárták a szájukat. A másik esetben nyitott szájjal úsznak, és passzív módon áramoltatják át a vizet a szűrőszerveik pórusain (Kolar et al., 2007). A táplálék mindkét esetben a szűrőszerv két lebenye közötti vájatban koncentráldik (lásd: 4. kép, 24. old), ezt a szűrletet fogyasztja el az állat.

A fehér és pettyes busa szűrőszerve eltérő szerkezetű: előbbi szivacsos, utóbbi lemezes felépítésű (lásd: 5. ábra, 27. old.). Ezek a felépítésbeli különbségek az általánosan elfogadott elv szerint befolyásolják a két faj táplálékspektrumát is. A különböző szerzők rendszerint más és más értéket adtak meg a busák által kiszűrhető planktonikus szervezetek legkisebb méreteként, abban viszont többnyire egyetértenek, hogy a fehér busa kisebb méretű táplálék-összetevők (elsősorban fitoplankton) szűrésére is képes (Spataru, 1977; Shapiro, 1985; Kolar et al., 2007).

A pettyes busa fésűs szerkezetű szűrőszerve a nagyobb méretű partikulált anyag kiszűrésére alkalmas, így elsősorban zooplankton fogyasztónak tartják (Kolar et al., 2007). Cremer és Smitherman (1980) azt tapasztalták, hogy a fiatal pettyes busa egyedek (22 cm teljes testhossz) szűrésének alsó határa 17 μm . Spataru és munkatársai (1983) 84-87 μm közötti alsó értéket publikáltak, ezzel szemben Xie (2001) rámutatott, hogy a pettyes busa képes lényegesen kisebb, akár 5-6 μm átmérőjű szervezetek vagy partikulumok kiszűrésére is; megállapította, hogy jelentős lehet a fitoplankton részaránya a pettyes busa táplálékában. Véleménye szerint a 4-6 μm átmérőjű plankton fogyasztására – mely mindkét faj szűrőszervének pórusátmérőjétől kisebb – egyfajta nyálka kiválasztásával képesek a busák, mely beborítja a szűrőkészüléket és benne megtapadhatnak az apróbb táplálékrészek. Ennek a nyálkának tulajdonítja Rahmatullah és Beveridge (1993) a táplálékban előforduló, de ilyen szempontból kisebb jelentőségű baktériumok előfordulását is az egyedek tápcsatornájában. A szűrési tartomány ilyen lényegesen eltérő publikált értékeire magyarázat lehet, hogy ha magas a plankton biomassa ($> 5 \text{ mg L}^{-1}$) és a plankton összetételében méretbeli különbségek léteznek, akkor a pettyes busa a nagyobb méretű táplálék szervezetek fogyasztását részesíti előnyben (Jennings, 1988).

A fehér busa szűrőszervének szivacsos felépítése lehetővé teszi a pettyes busáénál kisebb mérettartományú táplálék fogyasztását (Spataru, 1977; Shapiro, 1985; Kolar et al., 2007). Cremer és Smitherman (1980) szerint a fehér busák 8-100 μm közötti tartományban szűrnék. Herodek és munkatársai (1989) valamint Vörös és munkatársai (1997) szerint a fehér busa a 10 μm -t meghaladó fitoplankton szervezeteket szűri, de más kutatások ettől alacsonyabb, akár 4-5 μm -es alsó határról számolnak be (Omarov, 1970;

Thomaskó, 1978; Kucklantz, 1985; Xie, 1999). Ezáltal főként fitoplankton fogyasztónak tartották (Kolar et al., 2007). A fehér busa növényevők közé sorolása az elmúlt évtizedekben megkérdőjeleződött, majd gyakorlatilag megdőlt. Bitterlich (1985) megjegyezte, hogy a fehér busa energiaigényét nem fedezheti kizárólag fitoplankton szervezetek fogyasztásával. Ez valószínűleg részben néhány fitoplankton faj alacsony emészthetőségéből adódik (Dong et al., 1992; Görgényi et al., 2015), illetve abból, hogy a fehér busa emésztőrendszeréből hiányzik a celluláz enzim, mely szükséges az algasejtek hatékony megemésztéséhez (Gerking, 1994). Ezen felül újabb kutatások igazolták, hogy mindkét faj epibranchialis szervében olyan receptorok találhatóak, melyek ízlelőbimbóként képesek a zooplankton felhők azonosítására (Hansen és mtsai., 2014). Így tehát a fehér busa egyedek is célirányosan kereshetik fel azokat a területeket, ahol nagyobb mennyiségben képesek zooplanktont fogyasztani.

A fehér busa zooplankton fogyasztása különösen akkor fokozódhat, ha a fitoplankton mennyisége lecsökken a környező vízben (Spataru és Gophen, 1985; Burke et al., 1986). Spataru és Gophen (1985) kimutatta, hogy a fehér busa táplálékában a zooplankton részaránya néhány esetben az 50%-ot is elérheti. Domaizon és Dévaux (1999) megállapították, hogy 8 g m^{-3} feletti fehér busa biomassa lecsökkenti a nagyobb méretű Cladocera fajok biomassáját. Zhao és munkatársai (2013) ugyanakkor a teljes zooplankton biomassa csökkenését jelezték már 4 g m^{-3} fehér busa biomassa mellett. Vörös és Oldal (1991) munkájukban kiemelték, hogy a Marcali tározóban 2000 kg/ha fehér busa népesítés mellett gyakorlatilag teljesen hiányzott a zooplankton. A zooplankton biomassa csökkenésével együtt a zooplankton közösség átalakulását is megfigyelték (Stone et al., 2000; Cooke et al., 2009; Zhao et al., 2013). Egyes kutatások arról számoltak be, hogy a fehér busa táplálkozásának hatására kisebb méretű egyedekből álló zooplankton állomány alakulhat ki (Fukushima et al., 1999; Lu et al., 2002). Ruttkay és Moravcsik (1979) polikulturás kísérletekben (ponty, amur, fehér- és pettyes busa) bizonyította, hogy a halak, főként a busák zooplankton fogyasztása visszaszorítja a lassú szaporodású zooplankton fajokat, és a rövid turnover idejű szűrő szervezetek (*Moina* spp., *Rotatoria* spp.) dominálnak a vizsgált tavakban.

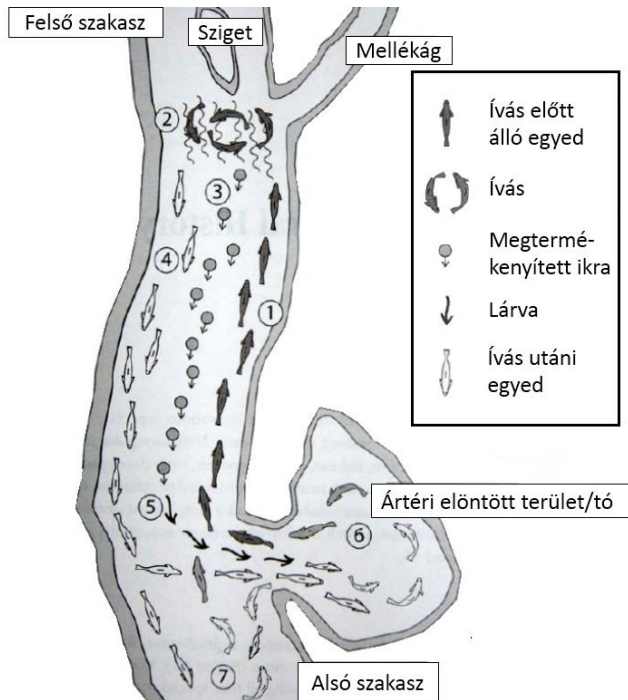
Terepi vizsgálatok során kimutatták, hogy a pettyes és fehér busa együttes telepítése az összes fontosabb zooplankton csoport (ágascápú rákok, evezőlábú rákok és kerekeshégek) biomasszájának csökkenéséhez vezethet ott, ahol a busák nem őshonosak. Ezáltal tehát a busák közvetett módon a vízminőség romlását idézhetik elő (Lieberman, 1996; Yang et al., 1999; Borics et al., 2000). Emellett azt is megfigyelték egyes kutatók, hogy busák jelenlétében jelethetően emelkedhet a vízoszlopban oldott tápanyagok koncentrációja, mely kedvez a fitoplankton szervezetek túlszaporodásához (Mátyás et al., 2003; Lin et al., 2014). Másrészt, az eutrofizáció természetes szabályozásának egyik legfontosabb eleme, hogy a zooplankton szervezetek kiszűrik és elfogyasztják a fitoplankton, amely így a vízminőség szempontjából kulcsfontosságú folyamat (Lin et al., 2014). Ugyanakkor látható, hogy még az elméletileg fitoplankton fogyasztó fehér busa hatására is jelentősen csökkenhet a zooplankton biomasszája (Barthelmes és Brämick, 2003), ezért a busák táplálkozása csökkenti a fitoplanktonra ható top-down kontrollt.

Egyes szerzők a busa fajok táplálék-vizsgálatának eredményeképp nagy mennyiségű detritusz fogyasztásáról számoltak be. Boruckiy (1973) vizsgálata szerint az Amur folyóban a fehér busa egyedek táplálékának nagy részét detritusz tette ki (60-100% részarányban). Ettől eltérő Cremer és Smitherman (1980) megállapítása, hogy a szabadon tartott fehér busa egyedek detritusz fogyasztása nem számottevő (15,3%). A fent említett eredmények alapján nyilvánvaló, hogy a busa fajok egyedei kiválóan képesek alkalmazkodni a legkülönbözőbb rendelkezésre álló táplálékhoz.

A busák táplálkozási szokásainak következtében fellépő ökológiai problémák talán legfontosabbika a táplálék-kompetíció az őshonos planktonfogyasztó halakkal (Spataru és Gophen, 1985; Xie és Chen, 2001; Chick és Pegg, 2001; Sampson et al., 2009; Boros et al., 2014). A táplálékforrásokért folytatott versengés csökkent méretet és romló egészségi állapotot okozhat az őshonos halak állományában (Spataru és Gophen, 1985; Chick és Pegg, 2001; Sampson et al., 2009).

2.2. Szaporodás

A busa fajok eredeti élőhelyükön a nagy folyók turbulensen áramló szakaszain ívnak (Deters et al., 2012). Szaporodásukat tekintve a pelagofil halfajok közé tartoznak, vagyis nagyszámú ikrájuk lerakásához nem szükséges aljzat, hanem azokat a nyílt vízbe bocsájtják ki (Pintér, 2002; Harka és Sallai, 2004). A busák ikrái fél-pelágikusak, ami azt jelenti, hogy megfelelő áramlás hiányában lesüllyednek az aljzatra, ami több szerző szerint az ikrák pusztulását okozza (Jennings, 1988; Pflieger, 1997), bár újabb eredmények alapján ez alól lehetnek kivételek (Kolar et al., 2007; George et al., 2015). A szaporodásukat emelkedő vízszintnél, tavasszal és kora nyáron kezdik, amikor a víz hőmérséklet meghaladja a 14-18 °C-ot (Abdusamadov, 1987; Abdullayev et al., 1989; Papoulias et al., 2006; Li et al., 2013a). Ekkor a folyó alsó szakaszairól az ivarérett egyedek felúsznak a felsőbb, turbulens, gyors áramlású szakaszokra, melyeket általában mellékfolyók torkolatánál vagy szigetek alatt találnak meg. Yi és munkatársai (1988) 1700 km-en vizsgálva a Jangce folyót megállapították, hogy a fehér és pettyes busák mindössze 36 ívóhelyet részesítenek előnyben. Ezeken a területeken történik az ívás, majd a megtermékenyített ikrákat és később a kikelő lárvákat az áramló víz szállítja a folyó alsóbb szakaszaira, ahol megkezdik táplálkozásukat. Az ívás után a kifejlett egyedek visszatérnek a táplálékban gazdagabb, lassabb áramlású folyószakaszokra (*1. ábra*).



1. ábra: a busa fajok szaporodási viselkedése ((Nico és munkatársai (2005) alapján)

A busa fajok egyedei az ivarérettséget a környezeti és klimatikus viszonyoktól függően különböző időben érik el (Konradt, 1965; Kuronuma, 1968; Bardach et al., 1972; Woynarovich és Horváth, 1980; Abdusamadov, 1987), emellett a hímek egy évvel korábban, mint a nőstény egyedek (Jennings, 1988; Kuronuma, 1968).

A szaporodáshoz szükséges körülmények a világ számos kisebb-nagyobb folyójában adóttak, így önfenntartó állományaik alakultak ki többek között a Duna (Janković, 1992), a Mississippi (Tucker et al., 1996), az Ile (Karpov et al., 1989), a Terek (Abdusamadov, 1987), a Volga, a Don és a Dnyeper (Slynko et al., 2011) vízrendszerén.

3. Anyag és módszer

3.1. A busa fajok bemutatása

A busa fajokat a pontyfélék (Cyprinidae) családjába tartozó *Hypophthalmichthys* nembe soroljuk. A nemhez három faj tartozik, de a *Hypophthalmichthys harmandi* fajt kis elterjedése és magyarországi előfordulása híján a fajok bemutatásánál nem tárgyalom.

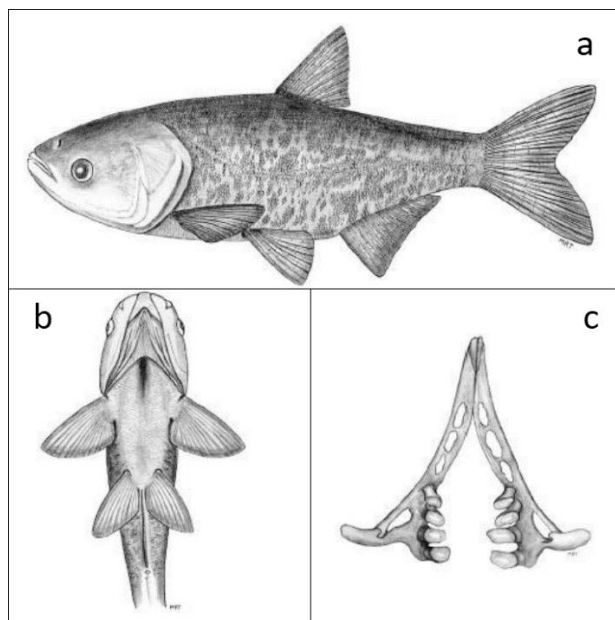
3.1.1. Megjelenés

A *Hypophthalmichthys* nemre általánosan jellemző morfológiai tulajdonságok közé tartozik az oldalról enyhén lapított, erős törzs. A nagy fej és a kopolyúfedő pikkelymentes. A szemek alsó, a száj felső állású, a homlok széles. A cycloid pikkelyek kicsik, a teljes testen végigfutó oldalon mentén a számuk meghaladja a százat. Az állat hasán egy él fut, mely a két faj esetén eltérő hosszúságú. Anális úszójukban több mint 10 osztott sugár található. Az operculum mögött a kopolyúíven szűrőszervet találunk, mely a fajtól függően eltérő szerkezetű. Az oldalanként négy garatfog egy sorban helyezkedik el. Gyomorral nem rendelkeznek, tápcsatornájuk hosszú és tekervényes. Az alsó állású szem miatt nem téveszthetők össze más hazai halfajunkkal (Pintér, 2002; Harka és Sallai, 2004). A fehér busa és a pettyes busa egyaránt nagyra nő, hazai vizeinkben sem ritkák a 100 cm-es testhosszt, és 30 kg-ot meghaladó példányok. A hazai horgászrekord nem tesz különbséget pettyes- és fehér busa között, így ezen adat nélkül szeretném közölni a Magyarországon fogott eddigi legnagyobb példány méretét, amely 77,5 kg volt, és 2009-ben fogták (<http://www.mohosz.hu>).

3.1.1.1. Pettyes busa

A pettyes busa (2. ábra) feje kifejezetten nagy, erre utal az angol neve is (bighead carp), mely nagyfejű pontyként fordítható. A nagy száj szegletéből

húzott vízszintes vonal a szem alatt fut végig. A test alapszíne ezüstös, ezt barnás, vöröses, szürkés vagy feketés márványmintázat egészíti ki. Mellúszói nagyok, a hasúszó eredésén túlérnek. Hátúszójában 10 osztott sugár található. A busákra jellemző hasi él csak a hasúszó és az anális úszó között található meg. Szűrőszerve lemezes szerkezetű, szélessége nem tér el jelentősen a légzőfelület szélességétől. Garatfogai sima felületűek. Kifejezetten nagyra növő faj, őshazájában nem ritkák a 35-40 kg testtömegű egyedek (Pintér, 2002; Harka és Sallai, 2004; Kolar et al., 2007).

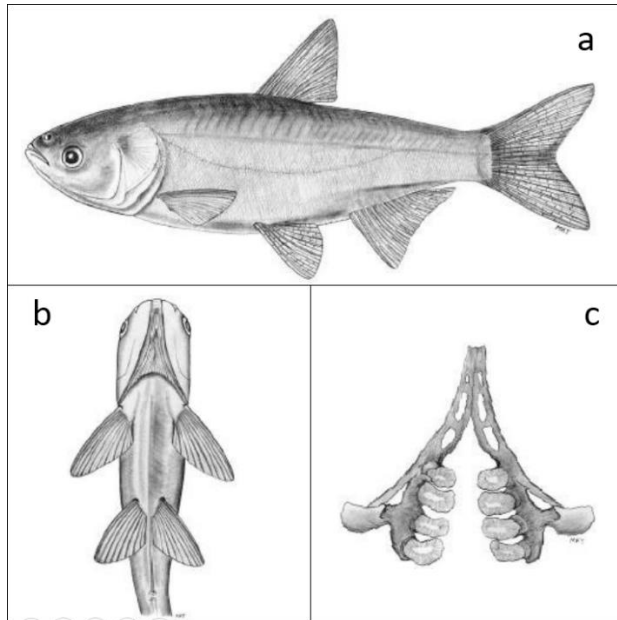


2. ábra: A pettyes busa morfológiai jellemzői: oldalnézeti kép (a), hasoldali kép (b) és a garatfog felépítése (c). (forrás: <http://www.usgs.gov>)

3.1.1.2. Fehér busa

A fehér busa (3. ábra) feje közepes/nagy, a pettyes busáétól kisebb. A szeme alsó állású, a szájszegletből húzott vízszintes vonal keresztülfut a szemén. A test ezüstös színezetű, márványozottság nem figyelhető meg rajta. Mellúszói nem érik el a hasúszó eredését, hátúszójában 6-7 elágazó sugarat találhatunk. A hasi él a toroktól a végbélnyílásig erősen kifejezett vonalú.

Szűrőszerve szivacsos felépítésű, szélesebb, mint a légzőfelület. A garatfogak barázdált felületűek. A pettyes busától kisebbre növő, nagy testű halfaj, őshazájában a 20 kg-os testtömeget meghaladják a nagyobb példányai, de 35 kg feletti egyeddel is találkoztak kutatók (Li és Mathias, 1994, hivatkozva: Kolar et al., 2007) (Pintér, 2002; Harka és Sallai, 2004; Kolar et al., 2007).



3. ábra: A fehér busa morfológiai jellemzői: oldalnézeti kép (a), hasoldali kép (b) és a garatfog felépítése (c). (forrás: <http://www.usgs.gov>)

3.1.1.3. *Busa hibridek*

A két busa faj hibridjei megjelenésükben átmenetet mutatnak a fehér és pettyes busa között, viszont az anyai hatás dominál mind a fehér busa × pettyes busa mind a reciprok hibridek esetén (Bakos, 1973). Napjainkban Magyarországon a mesterséges – és esetleges természetes – hibridizáció következtében tiszta vérvonalú fajok egyedei valószínűleg még halkeltető telepeken sem lelhetőek fel. A balatoni állomány az eddigi tapasztalatok alapján hibrid egyedekből áll, melyek nagy része fehér busára jellemző morfológiai jegyeket és genetikai állományt hordoz (1. kép), de teljesen

átmeneti (2. kép), és ritkábban pettyes busa jellegű egyedeket is találhatunk (3. kép) (Kovács et al., 2015; Boros et al., 2015).



1. kép: Fehér busa morfológiai jegyekkel rendelkező balatoni hibrid busa egyed (Fotó: Takács Péter)



2. kép: Kevert jellegű morfológiai jegyekkel rendelkező balatoni hibrid busa egyed (Fotó: Vitál Zoltán)



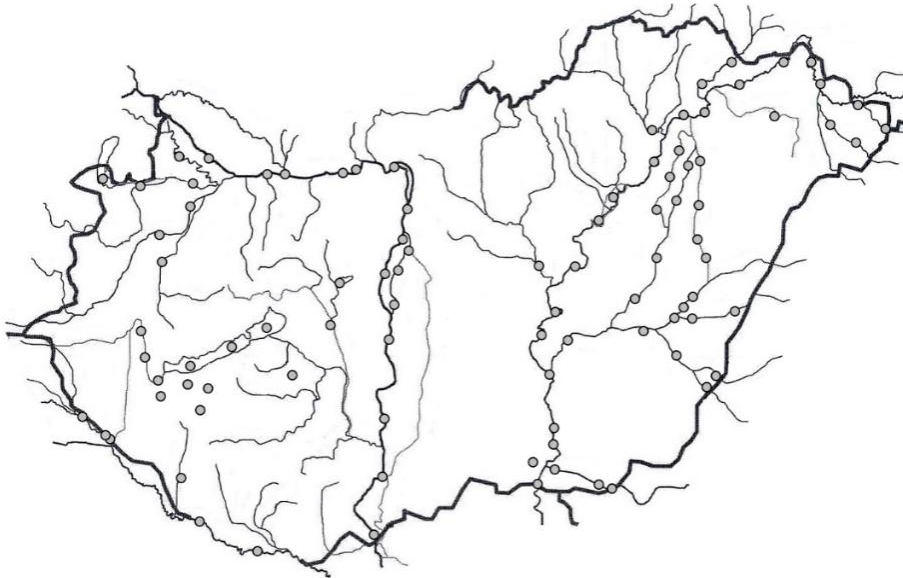
3. kép: Pettyes busa morfológiai jegyekkel rendelkező balatoni hibrid busa egyed (Fotó: Vitál Zoltán)

A busa fajok reciprok hibridjeiről köztudott, hogy diploidok és szaporodóképesek (Brummett et al., 1988). A fajok őshonos elterjedési területén is megtalálhatók a hibridek, de ezek általában mesterségesen hibridizált egyedek, melyek halastavakból szöktek ki. A természetes hibridizáció ezeken a területeken nem jellemző, ezzel ellentétben a Mississippi és a Sir-Darja vízrendszerében igen (Kolar et al., 2007). Természetesen hibridizálódott egyedek előfordulhatnak azokban az országokban, ahová mindkét fajt betelepítették, és meghonosodásuk megtörtént (Csehország, Magyarország, Olaszország, Kazahsztán, Románia, Oroszország, Amerikai Egyesült Államok, Üzbegisztán és Vietnám), a mesterségesen kihelyezett vagy halastavakból kiszökött hibridek előfordulása viszont bármely, a fajok telepítésével érintett területen előfordulhat.

Ebben a fejezetben kell megemlítenem, hogy nem csak a két busa faj mesterséges hibridizálásával foglalkoztak a szakemberek. A busa fajokat keresztezték ponttyal, amurral és compóval is (Bakos et al., 1976; Bakos et al., 1978; Márián és Krasznai, 1978), de ezek a próbálkozások (későbbi irodalmi adatok híján) valószínűleg érdemi eredmények nélkül értek véget.

3.1.2. A busa fajok magyarországi elterjedése

A fehér- és a pettyes busa egyedei (valamint ezek hibridjei) az 1963-as bekerülésük óta Magyarország számos természetes vízéből előkerültek (4. ábra). Ezen kívül megtalálhatók kisebb-nagyobb halastavakban, csatornáknban, víztározókban. A fajok között nincs lényegi eltérés élőhely preferencia tekintetében, így ahol az egyik faj megtalálható, ott a másik is megtalálja az életfeltételeit, és a hazai hibridizációjuk miatt, véleményem szerint nem érdemes a fajok elterjedésével külön foglalkozni. A Tisza és a Duna vízrendszerében bizonyított a szaporodásuk (Janković, 1992; Pintér, 2002), más vízfolyás esetében jelentős szerepe lehet az állomány utánpótlódásában a halastavakból kiszökö példányoknak.



4. ábra. A busa fajok hazai elterjedése Harka és Sallai (2004) alapján, kiegészítve az MTA ÖK BLI kutatóinak terepi megfigyeléseivel (Takács et al., 2011; Erős et al., 2012; és egyéb nem közölt adatok).

3.2. A Balaton, mint mintavételi terület jellemzése

A Balaton Közép-Európa legnagyobb sekély tava; felülete 596 km², átlagos mélysége 3,2 m (Herodek et al., 1988). Vízigyűjtő területe 5775 km² kiterjedésű, melyről összesen 51 közvetlenül a tóba torkolló vízfolyás szállítja a vizet. A befolyó vizek közel feléért a Zala folyó felel (Virág, 1998; Takács et al., 2011). A vízhozam szempontjából fontosabb befolyók még a déli parton található Nyugati-övecsatorna, a Pogányvölgyi-víz (Keleti Bozót), és az északi parton lévő Egervíz.

A Balaton halfaunáját tekintve 50 halfaj előfordulása bizonyított, ebből számos faj már nem található meg a tóban. Takács és munkatársainak (2011) közlése szerint a Balaton recens halállománya 33-34 fajból áll. A bizonytalan szám a busa fajok megítélésétől függ. Az öfenntartó halállományt 24 faj alkotja, ebből 19 őshonos, 5 honosított. A védett fajok száma mindössze 3, míg az idegenhonos fajok száma 8 (9) (Takács et al 2011). A fajok egyedszámai

alapján a tó halállományának fő alkotói a parti sáv nyílt részein a kűsz (*Alburnus alburnus*, L.) (37%), a dévérkeszeg (*Abramis brama*, L.) (27%) és a karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*, L.) (13.5%), a nyíltvízen a kűsz (37%), a dévérkeszeg (29%) és a garda (*Pelecus cultratus*, L.) (14%), a nádasban a bodorka (*Rutilus rutilus*, L.) (30%) és a kűsz (33%) (Specziár, 2010).

A Balaton az 1960-as és 1990-es évek között jelentős eutrofizálódási folyamaton ment keresztül. Az eutrofizálódás témaköre az értekezés témájától távol állónak tekinthető, viszont néhány szerző megemlíti, hogy a betelepített busa egyedek segítségével az eutrofizálódó Balaton vizét kívánták tisztítani (Virág, 1998; Gönczy, 2012), ezért fontosnak tartom pár szóban összefoglalni a tó trofikus állapotában bekövetkezett változásokat.

A balatoni eutrofizáció lehetőségét már az 1950-es években felvetette Sebestyén Olga, de az érdemi beavatkozásokra még sok évet kellett várni. A trofitás lassú emelkedése volt megfigyelhető a Balatonon: 1962-ben mezotróf minőségű volt a tó, a '70-es évekre a fitoplankton általi elsődleges termelés 2-8-szorosára emelkedett a Siófoki-medence felől a Keszthelyi-medence felé növekvő értékben, ezzel együtt az éves átlagos klorofill-a koncentráció is emelkedett minden medencében (Herodek et al., 1982; Herodek, 1983). A klorofill-a mennyiségi emelkedése 1980-ra odáig fajult, hogy a Ny-K irányú gradiens mentén a medencék trofitása az erősen hipertróf és a mezo-eutróf határán lévő állapot között változott. A nagy tömegprodukción elsődlegesen a nitrogénkötő cianobaktérium fajok okozták, melyek a '70-es évektől kezdve dominánssá kezdtek válni a tó fitoplanktonjában. A '90-es évektől határozott csökkenésnek indult a Balaton elsődleges termelése, ami főként a külső foszforterhelés csökkentésére bevezetett intézkedéseknek (csatornázások, biológiai szennyvíztisztítás intenzitásának növelése, foszfor kicsapatása a szennyvízből, vagy a szennyvíz vízgyűjtőről való kivezetése) volt köszönhető (Somlyódy és Herodek, 1997). Napjainkra a Balaton vize oligo-mezotróf minőségűvé vált (Istvánovits et al., 2007, Tátrai et al., 2008).

3.3. Táplálkozás

3.3.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere

Jelen munka során az előbél tartalom és a szűrlet alkalmazhatóságának vizsgálatát végeztem el. A két mintatípus különbözőségének magyarázatát a busa egyedek táplálékának útja adja meg. Ahogy azt az Irodalmi áttekintés fejezetben írtam, a busák táplálkozásnak két módja van, viszont mindkét esetben a környező vízből a busa egyedek szűrőszervének vájlatában gyűlnek össze a táplálék-összetevők. Ezt a szűrletet nyeli le az állat, de mielőtt az az előbélbe jutna, a pontyfélékre jellemző garatfogak aprító hatása alá kerül. Ezt követően érkezik a táplálék az előbélbe, ahol az emésztő folyamatok azonnal el is kezdődnek. Vagyis a szűrlet minták egy sokkal kevesebb destruktív hatásnak kitett, véleményünk szerint egyszerűbben vizsgálható, és pontosabb eredményeket adó táplálékmassza, mint az előbél tartalom.

A táplálkozás vizsgálatához használt 47 busa egyed 2013 májusa és októbere között gyűjtöttük be a Balaton Siófoki és Szemesi medencéjében. A mintákat a Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. munkatársai fogták 12 cm szembőségű kopoltyúháló segítségével. Az egyedek teljes testhossza 91 és 127 cm között, testsúlya 10 és 31 kg között változott. Az előbél mintákat a bélszakasz kezdeti szakaszáról gyűjtöttük, azoknál az egyedeknél, melyeknél használható mennyiségű béltartalmat találtunk. A szűrlet mintákat a szűrőkészülék vájlatából gyűjtöttük, ahol az az elfogyasztás előtt koncentrálnak (4. kép).



4. kép: Egy balatoni hibrid busa egyed szűrőszerve, melynek belső felületén található meg a szűrlet (fehér ellipszissel jelölve). (Fotó: Takács Péter)

A fitoplankton szervezetek vizsgálatához a szűrlet és a béltartalom minták egy-egy almintáját Lugol oldatban tartósítottuk, majd 4°C-on tároltuk a feldolgozásig. A zooplankton csoportok vizsgálatához használt almintákat 70%-os alkoholban tartósítottuk. A minták nedves tömegét a tartósítás előtt mértem, és a száraz tömegük meghatározásához minden mintából egy almintát 60°C-on súlyállandóságig szárítottam. Az összehasonlítás érdekében az eredményeket egységnyi száraz tömegben lévő egyedszámmal fejeztem ki ($n \times g^{-1}$).

A fitoplankton minták azonosítását és számolását az MTA Ökológiai Kutatóközpont Dunakutató Intézetének Tiszakutató Osztályának munkatársa végezte, Zeiss Axiovert-40 CFL inverz mikroszkóppal 400-szoros nagyításon, Utermöhl (1958) módszerét követve. Az azonosított fitoplankton egyedek a következő, a Balatonban gyakran előforduló taxonok egyikébe voltak sorolhatók: Cyanobacteria, Chrysophyta (Chrysophyceae, Xanthophyceae), Bacillariophyceae (Centrales és Pennales), Chlorophyta (Chlorococcales és Desmidiáles), Dinophyta, Cryptophyta, Euglenophyta. A zooplankton szervezetek azonosítása binokuláris mikroszkóppal 40-szeres nagyításon történt, azonosítás után a következő, a Balatonra jellemző csoportok egyikébe

soroltam be az egyedeket: *Cyclops* spp., *Eudiaphthomus* spp., *Harpacticoida* spp., *Bosmina* spp., *Daphnia* spp., *Diaphanosoma* spp., *Ostracoda* spp., *Dreissena* lárva, *Rotatoria* spp. és a nauplius lárva.

Nem-parametrikus Mann-Whitney U tesztet használtam arra, hogy feltárjam a taxonszám és a táplálék-alkotók számának különbségeit a szűrlet és az előbél minták között. SIMPER tesztet (SIMilarity PERcentage) (Clarke, 1993) használtam, hogy meghatározzam a különböző táplálék csoportok magyarázó értékét a szűrlet és a béltartalom minták között. A statisztikai elemzésekhez PAST 2.17 (PAleontological STatistics, Norvégia) (Hammer et al., 2001) szoftvert alkalmaztam.

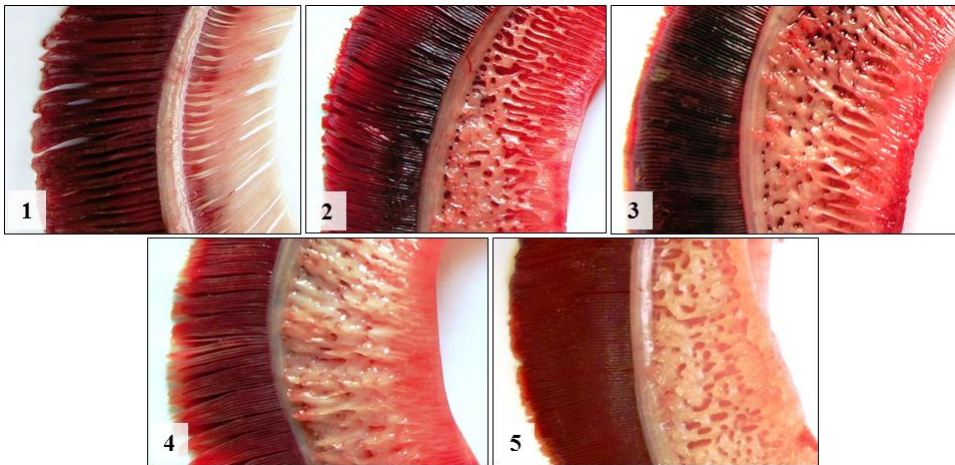
3.3.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat

A vizsgálathoz ugyanazokat az egyedeket használtuk, amelyeket a táplálék összetételének meghatározásához (lásd: 3.2.1. fejezet). A vizsgált egyedek közül 32 esetben találtunk szűrlet mintát, melyek közül 26 egyednél (*I. táblázat*) találtunk olyan mennyiségűt, mely alapján meghatározhattuk a táplálékot alkotó fito- és zooplankton csoportok méretét is. A szűrlet mintákban előforduló táplálékszervezetek méreteloszlását a Balaton vizében a fogás helyszínén és időpontjában jellemző méreteloszlással hasonlítottuk össze. Oszlop-mintavevő segítségével gyűjtöttük a vízoszlopban található fitoplankton összetétel vizsgálatához szükséges mintákat, míg a zooplankton mintavételhez Schindler-Patalas mintavevőt használtunk. A fito- és zooplankton minták tartósítása és azonosítása az előző (3.2.1.) fejezetben leírtak szerint történt. Az azonosított táplálékszervezetek egyedeinek méretét három kategóriába soroltam mind a fitoplankton (< 10 µm; 10–40 µm; > 40 µm), mind a zooplankton (< 0,4 mm; 0,4–1,3 mm; > 1,3 mm) esetében.

1. táblázat: a vizsgált 26 balatoni busa egyed fő paraméterei: SL – teljes testhossz, W – nedves tömeg, morfológiai karakter – a különböző típusok besorolása a lemezes és a szivacsos morfológiai elemek megjelenése alapján, EFPSZ – egységnyi külső szűrőszerv felületére eső pórusok száma, standard hiba a zárójelben, SLA – a szűrőszerv és a légzőfelület aránya a kopolyúív középvezetékében.

Mintavételi hónap	SL (cm)	W (kg)	Morfológiai karakter	EFPSZ (SE)	SLA
Május	94	19,11	2	5,83 (1,15)	1,29
	86	12,2	3	6,17 (1,75)	0,90
	91	11,2	3	5,83 (1,26)	1,31
	98	21,4	3	5,67 (2,93)	0,97
Június	89	13,4	3	8,42 (2,20)	1,15
	94	17,7	3	6,92 (1,39)	1,37
	95	17,7	3	10,58 (2,42)	1,00
	78	11,2	4	11,67 (3,97)	1,27
	81	11,8	3	9,50 (2,09)	1,09
	101	22,1	3	8,17 (1,60)	1,10
	85	14,1	2	10,67 (2,44)	1,02
	88	15,1	3	4,58 (2,69)	0,82
	84	12,3	4	9,00 (2,30)	1,08
Szeptember	103	22,0	2	0	0,69
	102	24,2	1	0	0,66
	106	25,1	1	0	0,98
	89	12,5	4	7,67 (3,48)	1,30
	94	15,7	3	6,42 (1,63)	0,87
	94	21,1	4	6,83 (1,98)	1,28
	90	12,8	3	3,50 (2,62)	1,14
Október	111	30,5	2	0	0,90
	98	18,2	4	5,83 (1,94)	1,21
	90	13,8	4	10,83 (3,43)	1,09
	91	13,2	4	8,17 (2,21)	1,42
	85	12,8	4	8,79 (2,86)	1,38
	87	14,6	4	8,21 (2,67)	1,23

A szűrőszerveket három különböző módszer szerint kategorizáltuk: (a) morfológiai karakterisztika (lemezes, szivacsos és hibridekre jellemző kevert/köztes állapotok), (b) a szűrőszerv egységnyi (1 cm²) külső felületén található pórusok száma (EFPSZ, melynek 0 értéke a teljesen fésűs szűrőkészüléket jelenti), (c) a szűrőszerv és légzőfelület aránya a kopolyúív középvonalában (SLA). Az EFPSZ értékeket öt, a SLA értékeket hat csoportra osztottuk a statisztikai elemzésekhez (2. táblázat). A szűrőszervek morfológiai karakterisztikájának meghatározása vizuálisan történt a következő kategóriák alapján (5. ábra): (1) tipikusan pettyes busa szűrőszerv; (2) hibrid szűrőszerv pettyes busa jelleg dominanciájával; (3) hibrid, átmeneti szűrőszerv; (4) hibrid szűrőszerv fehér busa jelleg dominanciájával; (5) fehér busa szűrőszerv.



5. ábra: A szűrőszervek morfológiai típusai (1) tipikusan pettyes busa szűrőszerv; (2) hibrid szűrőszerv pettyes busa jelleg dominanciájával; (3) hibrid, átmeneti szűrőszerv; (4) hibrid szűrőszerv fehér busa jelleg dominanciájával; (5) fehér busa szűrőszerv

2. táblázat: A vizsgált kopoltyúívek szűrőszerv légzőfelület arányának (SLA) és az egységnyi felületre eső pórus számának (EFPSZ) kategóriái.

	SLA	n		EFPSZ	n
I	0,66 – 0,69	2	I	0	5
II	0,82 – 0,9	4	II	3,5 – 4,6	2
III	0,97 – 1,02	4	III	5,7 – 6,9	8
IV	1,08 – 1,15	6	IV	8,2 – 9,5	7
V	1,21 – 1,31	7	V	10,6 – 11,7	4
VI	1,37 – 1,42	3			

MANOVA (multivariate analysis of variance) teszttel határoztuk meg a szűrőszerv morfológiai paraméterei és a szűrletben előforduló planktonszervezetek méreteloszlása közötti kapcsolatot (a fito- és zooplankton méretcsoportokkal külön-külön modellben végeztük el az elemzést). A táplálékszervezetek mérete függő változóként, míg a szűrőszerv felépítése, az EFPSZ, a SLA és a mintavételi idő kategória változóként lett megadva. Ezt követően ANOVA (analysis of variance) segítségével vizsgáltuk a változók közötti szignifikáns kapcsolatokat azokban az esetekben, amikor valamely kategória változó szignifikánsnak bizonyult ($p < 0.05$). A MANOVA tesztek StatSoft Statistica 7.0 szoftver segítségével végeztük el. A különböző méretű táplálékszervezetek magyarázó értékét a szűrlet és a balatoni minták között SIMPER teszt (Clarke, 1993) segítségével határoztuk meg, amihez PAST 2.17 szoftvert használtunk (Hammer et al., 2001).

3.3.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai

A vizsgált egyedeket a 3.2.1. fejezetben leírtak szerint gyűjtöttük. A szűrlet mintát és a fogás helyéről származó vízmintát a korábban leírtak szerint dolgoztuk fel. A busák táplálék-szelektivitásának meghatározásához grafikusán ábrázoltam az adott táplálék-összetevő Balaton vizében és az egyedek szűrletében található relatív abundanciájának évszakos átlagát (tavasz: május, június; ősz: szeptember, október). Amundsen és munkatársainak (1996) ábrája segítségével meghatároztam a busák

táplálkozásának stratégiáját. A táplálék szervesen anyag tartalmának meghatározásához a béltartalomból vett mintát 60°C-on tömegállandóságig szárítottam, majd 550°C-on kemencében izzítottam. Azért volt szükség a béltartalomból történő szervesen anyag meghatározásra, mert a rendelkezésre álló szűrlet minta mennyisége a szervesen anyagtartalom meghatározására csak nagyon ritkán volt elegendő az elvégzett egyéb vizsgálatok mellett.

3.4. Kor, növekedés, kondíciófaktor

A vizsgált 59 egyed 2011 márciusa és októbere között gyűjtöttük a Balaton Siófoki-medencéjéből, a már említett módszer alkalmazásával. A Balaton klorofill-a tartalma 8 és 23 $\mu\text{g/L}^{-1}$ között változott a mintavételi területen a vizsgálat időszakában. Feljegyeztük az egyedek testhosszát, testtömegét, nemét és meghatároztuk a faji jellegét a fajra jellemző morfológiai bélyegek alapján (lásd: 3.1.1. fejezet), továbbá a kormeghatározáshoz pikkelyeket gyűjtöttünk a hátúszó kezdete alatti és az oldalvonal feletti területről (6/a ábra).

A pontyfélék korának és növekedésének meghatározására használt egyik leggyakoribb módszer a pikkelyeken található évgyűrűk vizsgálata, ugyanis az egyedek feláldozása nélkül is elvégezhető a vizsgálat. Jelen munkában a busák korát szintén a pikkelyeken található évgyűrűk segítségével határoztuk meg (6/b ábra). A növekedésüket ezen évgyűrűk alapján modelleztük von Bertalanffy (1957) képletének felhasználásával:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}],$$

ahol az L_t a teljes testhossz (mm), az L_∞ az aszimptotikus testhossz (mm), a k a növekedési együttható, a t az életkor (év), a t_0 pedig a növekedési görbe kezdete.

A testtömeg-testhossz összefüggést azok logaritmusával lineárisan fejeztük ki a következő képlet segítségével:

$$\log M = a + b \times \log(L),$$

ahol az M a testtömeg (g), az L a teljes testhossz (mm), az a az ordinátatengely-metszet és a b a meredekség.

A kondíciófaktor a testtömeg és testhossz kapcsolatán alapuló dimenzió nélküli szám, mely azon alapul, hogy az ugyanahhoz a testmérethez tartozó nagyobb tömeg nagyobb energiataralékot, így jobb „kondíciót” feltételez (Bolger és Connolly, 1989). A vizsgált egyedek esetében a leggyakrabban alkalmazott indexet, a Fulton-féle kondíciófaktort (K) számítottuk ki (Nash et al., 2006):

$$K = (W/SL^3) \times 100,$$

ahol a W a teljes testtömeg (g), az SL a standard testhossz (cm).

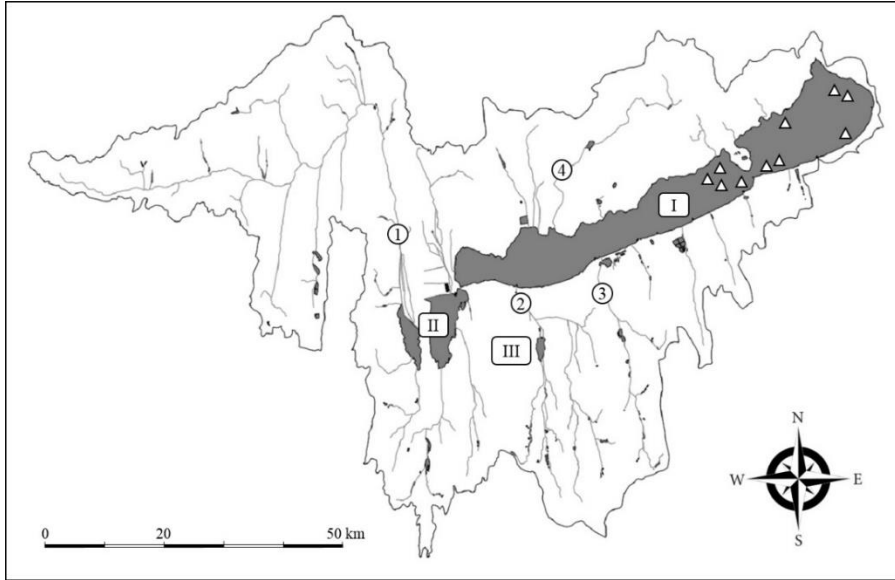


6. ábra: A balatoni busaállomány korának és növekedésének meghatározásához használt pikkely (b), és a pikkelyek gyűjtésének helye (piros ellipszis) (a). (Fotó: Takács Péter)

A statisztikai vizsgálatokat STATISTICA 8.0 szoftver segítségével végeztük.

3.5. Szaporodás

Ahogy a 3.2. fejezetben már említésre került, a Balaton 51 közvetlenül csatlakozó befolyóval rendelkezik, melyek közül 20 állandó vízhozamú (Virág, 1998; Takács et al., 2011) (7. ábra). A tóba befolyó patakok és csatornák mentén számos halastavat találunk, melyek potenciális forrásai lehetnek az idegenhonos fajok utánpótlásának (Sály et al., 2011; Erős et al., 2012).



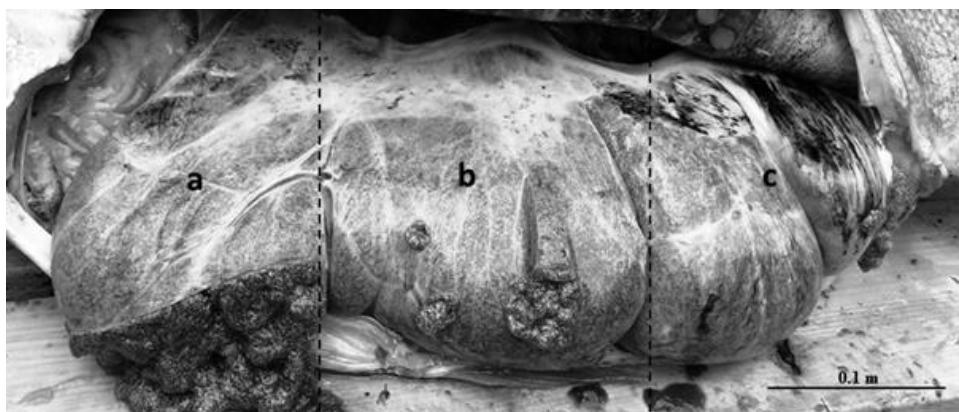
7. ábra: A Balaton és vízgyűjtője, a főbb befolyók és a vizsgálat mintavételi pontjai (Δ). (I) – Balaton; (II) – Kis-Balaton; (III) Marcali-tározó. A Balaton fő befolyói: (1) – Zala (139 km); (2) – Nyugati-övcsatorna (17 km + csatlakozó patakok); (3) – Pogányvölgyi-víz (40 km); (4) – Egervíz (32 km)

A vizsgált halakat 2011-ben (március és november között) és 2013-ban (április és október között) gyűjtöttük a már ismertetett módon, a Balaton Siófoki- és Szemesi-medencéjében (7. ábra). A helyi rendelkezések alapján a halászat szünetelt júliusban és augusztusban, így az egyedek begyűjtését nem tudtuk ezekben a hónapokban elvégezni. Ezen kívül 2011 júniusában és októberében nem tudunk szövettani mintákat gyűjteni a női ivarú busák gonádjából. A szaporodással kapcsolatos vizsgálatainkban alapvetően a női ivarú egyedekre összpontosítottuk. A mintavétel során 112 egyedet gyűjtöttünk be, melyből 58 volt nőivarú, melyek standard testhossza (SL) 80 és 118 cm között (átlag±SD; 96±7 cm), testtömegük (W) 12,8 és 35,0 kg között változott (19,8±4,4 kg), ikratömegük 0,81 és 7,00 kg közöttinek adódott (3,54±1,18 kg). A nőivarú egyedek gonado-szomatikus index értékét (a gonád tömegének aránya a teljes tömeghez viszonyítva; GSI) a következő képlet segítségével számoltam ki:

$$\text{GSI, \%} = (\text{gonád tömeg} / \text{teljes testtömeg}) \times 100$$

A termékenység vizsgálatához mintát vettünk a gonád középső részéből (29 egyed esetén) (8. ábra, b), melyek 3 almintájában (50-50 mg) számoltuk meg az ikrákat binokuláris mikroszkóp segítségével. Ebből határoztam meg a teljes termékenységet (TF; a teljes petefészekre eső ikraszám) és a relatív termékenységet (RF; TF / egyed teljes testsúlya).

A 2011-ből származó egyedek (n=23) petefészkeinek mellső (fej felőli), középső és hátulsó szakaszából (farok felőli) szövettani vizsgálatokra mintákat gyűjtöttünk (8. ábra).



8. ábra: Balatoni busa egyed petefészke. Jelölések: a - mellső szakasz (fej felőli); b - középső szakasz; c - hátulsó szakasz (farok felőli)

A szövettani vizsgálatokat a University of Warmia and Mazury kutatója végezte el a petefészkek különböző szakaszaiból kipreparált ikra mintákból. A mintavételt követően a gonádmintákat Bouin oldatban tartósítottuk, majd 24 óra elteltével etanolban (70-95%) dehidratáltuk. Ezt követte a xilénben történő derítés, majd a minták paraffinba ágyazása. A beágyazott szövettani mintákat 5-6 μm vastagságú szeletekre metsztük RM 2155 rotációs mikrotóm (LEICA Microsystems, Wetzlar, Németország) segítségével, majd hematoxilin-eozinnal festettük. A gonád érettségét a gonád hátulsó szakaszának mintái alapján határoztuk meg Sakun és Butskaya (1963) skálája szerint.

A gonádfejlettség (GSI), a teljes fekunditás (TF) és a relatív fekunditás (RF) (függő változók) kapcsolatát a testmérettel (W, SL) és a kondíciófaktorial (K) (mint kovariánsok) ANCOVA modellek segítségével vizsgáltuk. A multikollinearitás elkerülése érdekében az egyes magyarázó változók hatását külön modellekben vizsgáltuk. A mintavétel idejét, mint faktort minden modell tartalmazta. Az egyes magyarázó változók hatásnagyságának összehasonlíthatósága érdekében, meghatároztuk azok standardizált regressziós koefficiens (β) értékeit. A statisztikai elemzéseket a Statsoft Statistica 7.0 programmal végeztük.

4. Eredmények

4.1. Táplálkozás

4.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere

Értékelhető mennyiségű szűrlet mintát 32 egyednél találtunk, ami a vizsgált halak 68,1%-a, míg megfelelő mennyiségű előbél tartalmat 28 egyednél találtunk (59,6%). Összesen 19 olyan egyed volt, melynek mindkét típusú mintája adott volt az előbél és a szűrlet minták alkalmazhatóságának összehasonlításához (3. táblázat). A táplálékban található fitoplankton vizsgálatát mind a 19 egyed esetében el tudtuk végezni, míg a korlátozott mintamennyiség miatt az összehasonlító zooplankton vizsgálat csak 11 egyed esetében volt kivitelezhető.

3. táblázat: A szűrlet és béltartalom minták eloszlása a vizsgált egyedekben, és ezek aránya a teljes egyedszámhoz viszonyítva.

	Fitoplankton		Zooplankton			
	Béltartalom	Szűrlet	Össze- sonlítható	Béltartalom	Szűrlet	Össze- sonlítható
Összesen	28	32	19	20	26	11
Arány (%)	59,6	68,1	40,4	42,6	55,3	23,4

Az azonosított fitoplankton szervezetek egyedszáma nem különbözött szignifikánsan a szűrlet és az előbél tartalom minták között, ellenben a zooplankton egyedszáma a két mintatípusban statisztikailag szignifikáns különbséget mutatott ($p < 0,01$). Elmondható, hogy átlagosan 24-szer több azonosítható zooplankton egyedet találtam a szűrletben, mint a béltartalomban (4. táblázat). Az azonosított fajok száma szignifikánsan magasabbnak bizonyult a szűrletben mind a fitoplankton ($p < 0,01$) mind a zooplankton (p

<0,001) esetében (4. táblázat). A fitoplankton eredetű törmelék mennyisége két nagyságrenddel magasabb volt az előbél tartalomban, mint a szűrletben, ami statisztikailag szignifikáns különbségnek bizonyult ($p < 0,001$) (4. táblázat). A zooplankton eredetű törmelék mennyiségének meghatározása nem volt kivitelezhető, mivel annak extrém nagy mennyisége az előbél tartalomban lehetetlenné tette annak kvantifikálását. Összességében elmondható, hogy jelentősen több zooplankton törmelék volt jelen a béltartalom mintákban, ami alátámasztja a minták különbözőségét ebből a szempontból is.

4. táblázat: Az azonosított plankton csoportok, egyedek és a plankton eredetű törmelék száma (egységnyi száraz tömegben kifejezve) a balatoni busák szűrletében és előbél tartalmában.

		Szűrlet		Előbél tartalom	
		Átlag	SD	Átlag	SD
Fitoplankton	Taxonszám	6,3	0,87	5,3	0,82
	Egyedszám	$5,35 \times 10^5$	$8,31 \times 10^5$	$6,65 \times 10^5$	$7,41 \times 10^5$
	Törmelék	4,8	7,97	$2,60 \times 10^2$	$4,22 \times 10^2$
Zooplankton	Taxonszám	5,9	1,45	2,8	1,60
	Egyedszám	$4,98 \times 10^4$	$5,04 \times 10^4$	$2,10 \times 10^3$	$2,44 \times 10^3$

Az alacsonyabb fitoplankton taxonszám az előbél tartalomban főként a Dinophyta, Cryptophyta, Eugleophyta algáknak és a Pennales kovaalgáknak tulajdonítható, melyek megtalálhatóak voltak a legtöbb szűrlet mintában, de hiányoztak az előbél mintákból. A zooplankton esetében az előbél mintákra jellemző alacsonyabb taxonszám az *Eudiaptomus* spp., a *Diaphanosoma* spp. és a *Daphnia* spp. csoportoknak volt tulajdonítható, melyek nagyon ritkán fordultak elő a béltartalom mintákban. A SIMPER teszt alapján a minták között megjelenő jelentős különbséget a fitoplankton csoportok tekintetében a Centrales és a Cyanobacteria taxonok okozták (5. táblázat), a zooplankton esetén a szignifikáns különbségekért három taxon tehető felelőssé: *Eudiaptomus* spp., *Daphnia* spp. és a *Rotatoria* spp. (6. táblázat).

Ahhoz, hogy megismerjük az egyes planktonszervezetek ellenálló képességét az emésztő folyamatokkal szemben, összevettem azok becsült egyedszámát (egységnyi száraz tömegre vonatkoztatva) a két mintatípus között. A Centrales kovaalga csoport 74%-kal magasabb egyedszámmal képviselte magát a béltartalomban, ezzel szemben a Chrysophyceae csoport egyedszáma négy nagyságrenddel magasabb volt a szűrletben. A tíz vizsgált fitoplankton csoport közül az átlagos egyedszámokat tekintve hét magasabb értéket ért el a szűrletben, mint az előbélben (5. táblázat). A zooplankton csoportok átlagos egyedszámait tekintve még egyértelműbb a helyzet, hiszen minden egyes vizsgált csoport becsült egyedszáma magasabb volt a szűrletben (6. táblázat). A legkisebb különbséget a kerekeshéjúak (*Rotatoria* spp.) esetén találtam, ahol a szűrletben lévő egyedszámuk 2,5-szer volt magasabb, mint az előbél mintákban. Ezzel szemben a legnagyobb különbség az *Eudiaphthomus* spp. becsült egyedszámában volt jelen, amely négy nagyságrenddel volt nagyobb a szűrletben (6. táblázat). A béltartalom vizsgálat alapján meghatározott táplálék összetétel szerint az elfogyasztott fitoplankton szervezetek jelentős többsége (> 60%) Centrales kovaalga (9. ábra), míg a zooplankton táplálék nagy részét (> 60%) kerekeshéjúak teszik ki (10. ábra). Ezzel szemben, mind a Centrales kovaalgák, mind a kerekeshéjúak aránya lecsökken 20% körüli értékre, hogy ha a szűrlet alapján vizsgáljuk a táplálék-összetételt (9. ábra; 10. ábra).

5. táblázat: A fitoplankton taxonok egyedszáma a szűrletben és az előbél tartalomban (egységnyi száraz tömegre vonatkoztatva), ezek aránya és a minták különbözőséghez való hozzájárulásuk (Hozzájárulás %, SIMPER teszt).

Taxon	Szűrlet		Előbél tartalom		Arány (%) ¹	Hozzájárulás % ²
	Becsült n (átlag)	SD	Becsült n (átlag)	SD		
Centrales	$1,07 \times 10^5$	$1,10 \times 10^5$	$4,17 \times 10^5$	$4,43 \times 10^5$	390,3	43,2
Cyanobacteria	$2,57 \times 10^5$	$5,23 \times 10^5$	$1,16 \times 10^5$	$2,01 \times 10^5$	45,1	26,6
Chlorococcales	$5,69 \times 10^4$	$8,21 \times 10^4$	$8,42 \times 10^4$	$1,23 \times 10^5$	147,9	11,7
Pennales	$6,57 \times 10^4$	$9,11 \times 10^4$	$3,88 \times 10^4$	$3,59 \times 10^4$	59,0	10,9
Chrysophyceae	$8,19 \times 10^3$	$2,44 \times 10^4$	$2,00 \times 10^0$	$8,00 \times 10^0$	0	3,3
Desmidales	$2,76 \times 10^4$	$6,86 \times 10^4$	$6,53 \times 10^3$	$1,20 \times 10^4$	23,7	2,3
Dinophyta	$1,08 \times 10^4$	$3,65 \times 10^4$	$3,10 \times 10^1$	$1,31 \times 10^2$	0,3	1,2
Euglenophyta	$2,84 \times 10^3$	$3,38 \times 10^3$	$1,42 \times 10^3$	$2,67 \times 10^3$	50,1	0,5
Xanthophyceae	0	0	$1,37 \times 10^3$	$5,39 \times 10^3$	-	0,2
Cryptophyta	$2,86 \times 10^2$	$4,96 \times 10^2$	$2,90 \times 10^1$	$9,20 \times 10^1$	10,2	0,1

¹: $n_{\text{előbél}} / n_{\text{szűrlet}} \times 100$

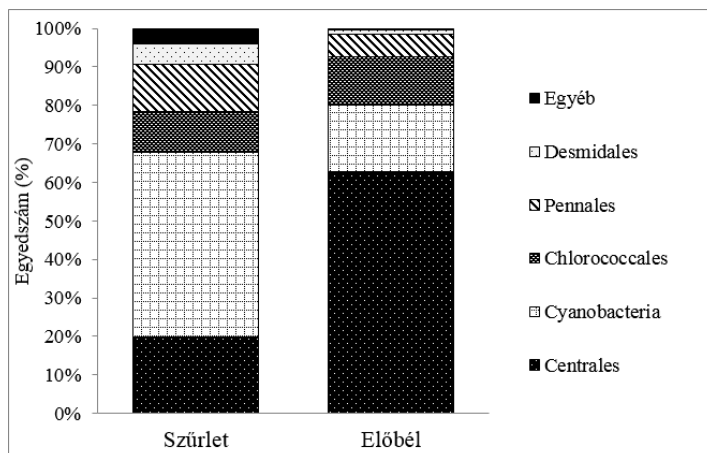
²: A csoportok rendezése a különbözőséghez való hozzájárulás alapján csökkenő sorrendben

6. táblázat: A zooplankton csoportok egyedszáma a szűrletben és az előbél tartalomban (egységnyi száraz tömegre vonatkoztatva), ezek aránya és a minták különbözőséghez való hozzájárulásuk (Hozzájárulás %, SIMPER teszt).

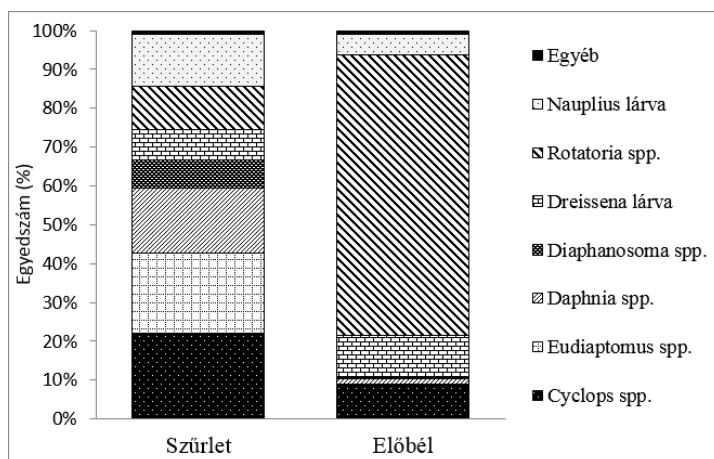
Taxon	Szűrlet		Előbél tartalom		Arány (%) ¹	Hozzájárulás % ²
	Becsült n (átlag)	SD	Becsült n (átlag)	SD		
<i>Eudiaptomus</i> spp.	1,03×10 ⁴	1,33×10 ⁴	2,00×10 ⁰	7,00×10 ⁰	0	27,5
<i>Cyclops</i> spp.	1,10×10 ⁴	1,14×10 ⁴	1,86×10 ²	2,46×10 ²	1,7	21,7
<i>Rotatoria</i> spp.	5,50×10 ³	5,91×10 ³	1,52×10 ³	1,84×10 ³	27,6	16,5
<i>Daphnia</i> spp. nauplius lárva	8,22×10 ³	1,50×10 ⁴	3,10×10 ¹	6,90×10 ¹	0,4	11,9
<i>Dreissena</i> larvae	6,66×10 ³	8,38×10 ³	1,11×10 ²	3,38×10 ²	1,7	8,8
<i>Dreissena</i> larvae	3,94×10 ³	1,05×10 ⁴	2,31×10 ²	4,57×10 ²	5,9	6,2
<i>Diaphanosoma</i> spp.	3,64×10 ³	5,71×10 ³	2,00×10 ⁰	6,00×10 ⁰	0,1	5,7
<i>Ostracoda</i> spp.	1,23×10 ²	2,38×10 ²	1,20×10 ¹	3,80×10 ¹	9,7	1,0
<i>Harpacticoida</i> spp.	1,71×10 ²	2,91×10 ²	2,00×10 ⁰	7,00×10 ⁰	1,4	0,3
<i>Bosmina</i> spp.	2,37×10 ²	7,13×10 ²	5,00×10 ⁰	1,10×10 ¹	2,0	0,3

¹: $n_{\text{előbél}} / n_{\text{szűrlet}} \times 100$

²: A csoportok rendezése a különbözőséghez való hozzájárulás alapján csökkenő sorrendben



9. ábra: A balatoni hibrid busa egyedek szűrletének (becsült $n=1,02 \times 10^7$ egyed/oszlop) és az előbél tartalmának (becsült $n=1,26 \times 10^7$ egyed/oszlop) fitoplankton összetétele. Az „Egyéb” kategória azokat a csoportokat foglalja magában, melyek a mintákra jellemző átlagos egyedszámának kevesebb, mint 3%-át teszik ki (Chrysophyceae, Xanthophyceae, Dinophyta, Cryptophyta, Euglenophyta).



10. ábra: A balatoni hibrid busa egyedek szűrletének (becsült $n=5,48 \times 10^5$ egyed/oszlop) és az előbél tartalmának (becsült $n=2,31 \times 10^4$ egyed/oszlop) zooplankton összetétele. Az „Egyéb” kategória azokat a csoportokat foglalja magában, melyek a mintákra jellemző átlagos egyedszám kevesebb, mint 3%-át teszik ki (*Harpacticoida* spp., *Bosmina* spp., *Ostracoda* spp.).

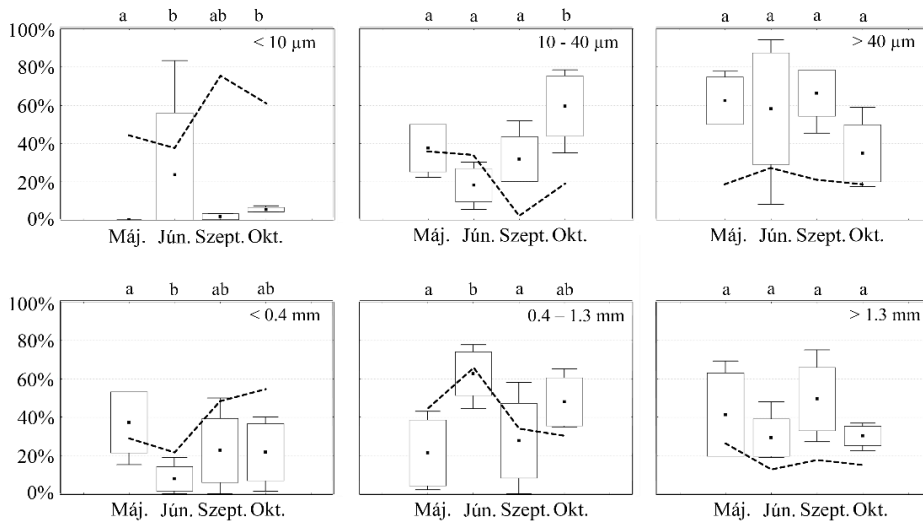
4.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat

Nem találtunk szignifikáns kapcsolatot a mért szűrőszerv paraméterek (a szűrőszerv lemezes vagy szivacsos felépítése, a szűrőszerv egységnyi külső felületén lévő pórusok száma, szűrőszerv - légzőfelület magasságának aránya) és a kiszűrt táplálékra jellemző fito- és zooplankton szervezetek méreteloszlása között (7. táblázat). Ez az eredmény azt sugallja, hogy a busák táplálékának méret-eloszlását nem elsődlegesen a szűrőkészülék morfológiája határozza meg. Azt tapasztaltuk, hogy a különböző felépítésű szűrőszervek hasonló hatékonyságú szűrést tesznek lehetővé. Itt meg kell jegyezni, hogy a mintaszám a vizsgálatban relative alacsony volt, mert nem minden hónapban sikerült minden szűrőszerv típusról mintát gyűjteni a táplálék meghatározásához. A balatoni busák táplálkozására jelentős hatást fejt ki a mintavételi időpont és az évszakos különbségek a táplálékforrások elérhetőségében (7. táblázat).

7. táblázat: A MANOVA modellek eredményei a különböző faktorok (mintavételi idő, SLA, EFPSZ, szűrőkészülék felépítése) és a kiszűrt fito- és zooplankton méret-eloszlása közötti kapcsolat felderítésére.

	Wilks' λ	F	df hatás	df hiba	P
Fitoplankton					
Intercept	0,09	46,42	2	9	< 0,01
Mintavételi idő	0,20	3,74	6	18	0,01
SLA	0,36	1,21	10	18	0,35
EFPSZ	0,43	1,19	8	18	0,36
Szűrőkészülék felépítése	0,49	1,30	6	18	0,31
Zooplankton					
Intercept	0,05	92,49	2	9	< 0,01
Mintavételi idő	0,29	2,52	6	18	0,05
SLA	0,42	0,98	10	18	0,49
EFPSZ	0,42	1,22	8	18	0,34
Szűrőkészülék felépítése	0,35	2,05	6	18	0,11

A kis testmérettel jellemezhető fitoplankton szervezetek ($<10\ \mu\text{m}$) aránya a júniusban és októberben fogott busa egyedek szűrletében szignifikánsan magasabb volt, mint májusban (11. ábra). A közepes méretű algák ($10\text{-}40\ \mu\text{m}$) aránya októberben szignifikánsan magasabb volt, mint bármely más hónapban. Szezonális nem volt kimutatható a nagyméretű ($>40\ \mu\text{m}$) algák táplálékbeli előfordulásában. Bár a MANOVA teszt szignifikáns kapcsolatot mutatott ki a mintavétel ideje és a fitoplankton táplálékbeli méreteloszlása között (7. táblázat) a legkisebb méretű alga mennyisége nem volt a legmagasabb a táplálékban, amikor a környező vízben igen (szeptember). Ehhez hasonlóan rosszul illeszkedik a MANOVA eredményéhez az, hogy a közepes méretű fitoplankton aránya a táplálékban októberben volt a legmagasabb, míg a Balatonban májusban és júniusban (11. ábra).



11. ábra: Box-plot ábrák a fitoplankton (felső sor) és a zooplankton (alsó sor) táplálékban előforduló méretösszetételének különbségeinek bemutatására. Az azonos betűvel jelölt hónapok értékei nem különböznek szignifikánsan egymástól ($p < 0,05$). A szaggatott vonalak a táplálék-összetevők méreteloszlását mutatják a balatoni vízmintákban.

A zooplankton fogyasztás szezonális vizsgálata esetén szintén jelentős különbségeket tapasztaltunk a kicsi (<0,4 mm) és a közepes méretű kategóriákban, de a nagyméretű zooplankton szervezeteknél (>1,3 mm) nem (11. ábra). A kisméretű zooplankton szervezetek aránya a busák júniusi táplálékban szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a Balatonban jelen lévők aránya (11. ábra). Ezzel szemben szignifikánsan magasabb arányban leltük fel a közepes mérettartományba tartozó zooplankton csoportokat júniusban, amikor az a Balatonban is a legmagasabb arányban volt jelen. Szignifikáns évszakos különbségek a nagyméretű zooplankton szervezeteknél nem voltak megtalálhatóak (11. ábra).

A SIMPER teszt alapján elmondható, hogy a tóvíz és a szűrlet minták a fitoplankton összetételük alapján erősebben különböznek, mint a zooplankton összetételük alapján (8. táblázat, 9. táblázat). Általánosan elmondható, hogy a Balatonban a kisebb méretű fitoplankton szervezetek gyakoribb előfordulásúak, mint a szűrlet mintákban, így a busák bizonyos méret alapú szelektivitást mutatnak a nagyobb méretű táplálékszervezetek felé.

8. táblázat: SIMPER teszt a fitoplankton mérettartományok különbözőségének vizsgálatára a szűrlet és a Balaton minták között

Mintavételi hónap	Méret kategória	Hozzájárulás	Kumulatív hozzájárulás %	Átlag % (szűrletben)	Átlag % (Balatonban)	Teljes különbözőség
Május	<10 µm	22,46	45,52	0	44,9	49,34
	>40 µm	21,87	89,86	62,4	18,7	
	10-40 µm	5	100	37,6	36,4	
Június	>40 µm	18,23	43,01	58,2	27,2	42,38
	<10 µm	15,96	80,66	23,6	38,2	
	10-40 µm	8,19	100	18,2	34,6	
Szeptember	<10 µm	37,14	50	1,8	76,1	74,28
	>40 µm	22,61	80,44	66,4	21,1	
	10-40 µm	14,53	100	31,8	2,7	
Október	<10 µm	28,04	49,8	5,5	61,6	56,3
	10-40 µm	19,98	85,28	59,6	19,6	
	>40 µm	8,28	100	34,9	18,8	

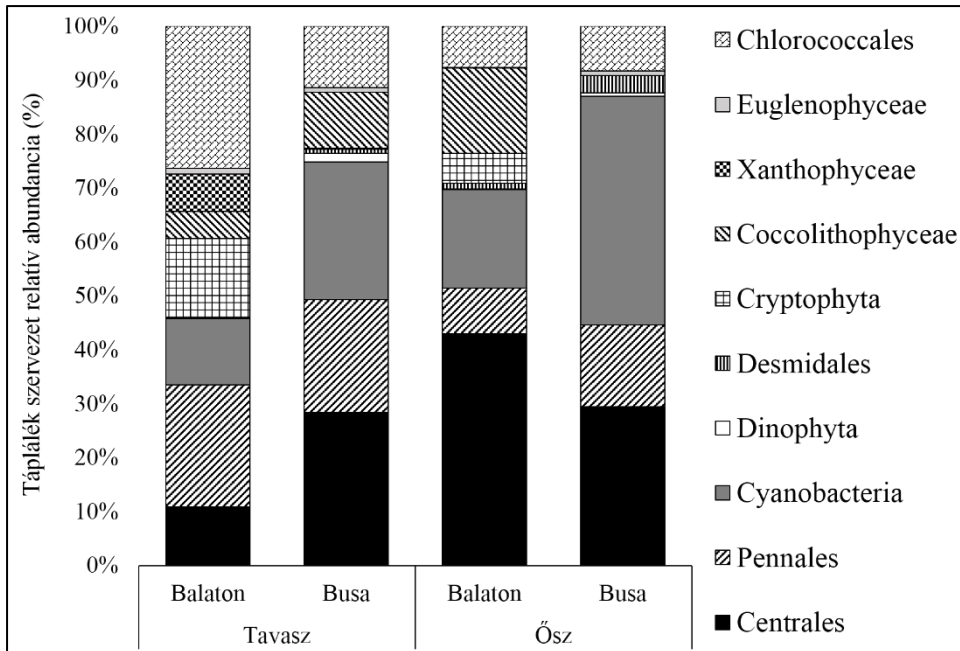
9. táblázat: SIMPER teszt a zooplankton mérettartományok különbözőségének vizsgálatára a szűrlés és a Balaton minták között

Mintavételi hónap	Méret kategória	Hozzájárulás	Kumulatív hozzájárulás %	Átlag % (szűrlésben)	Átlag % (Balatonban)	Teljes különbözőség
Május	0,4 - 1,3 mm	11,69	41,39	21,4	44,8	28,23
	>1,3 mm	8,92	72,99	41,3	26,3	
	<0,4 mm	7,62	100	37,3	28,9	
Június	>1,3 mm	8,39	43,16	29,4	12,6	19,45
	<0,4 mm	6,82	78,27	7,9	21,6	
	0,4 - 1,3 mm	4,22	100	62,7	65,8	
Szeptember	>1,3 mm	15,91	42,41	49,5	17,7	37,5
	<0,4 mm	13,09	77,31	22,7	48,4	
	0,4 - 1,3 mm	8,51	100	27,8	34	
Október	<0,4 mm	16,43	49,97	21,8	54,7	32,88
	0,4 - 1,3 mm	8,86	76,93	48	30,3	
	>1,3 mm	7,58	100	30,2	15	

4.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai

A balatoni egyedek szűrletmintái alapján meghatároztam a táplálék összetételét mind fitoplankton, mind zooplankton csoportokra (12. ábra, 13. ábra). Tavasszal és nyár elején (május és június) a Balaton vizére és a busák szűrletére jellemző fitoplankton-összetétel többnyire hasonlóknak bizonyult. A szűrlet mintáiban a vizsgált 10 taxonból 9, míg a vízmintákban valamennyi jelen volt. Egyedül a Xanthophyceae csoport tagjait nem azonosítottuk a szűrlet mintákban, viszont a balatoni vízmintákban átlagosan 7%-os részarányban voltak jelen. A tóból kimutatott csoportok közül a Chlorococcales taxon tagjai voltak jelen a legnagyobb arányban, mintegy 26,4%-át adták a teljes mintának, mely arány a kiszűrt táplálékban 11,3%-nak adódott. A Centrales kovaalgák aránya ezzel szemben magasabb volt a táplálékban (28,4%), mint a balatoni vízmintákban (10,8%). Említést érdemel még a Cryptophyta csoport, mely a szűrlet mintákban mindössze 0,2%-ban, a Balatonban viszont 14,8%-ban volt megtalálható (12. ábra).

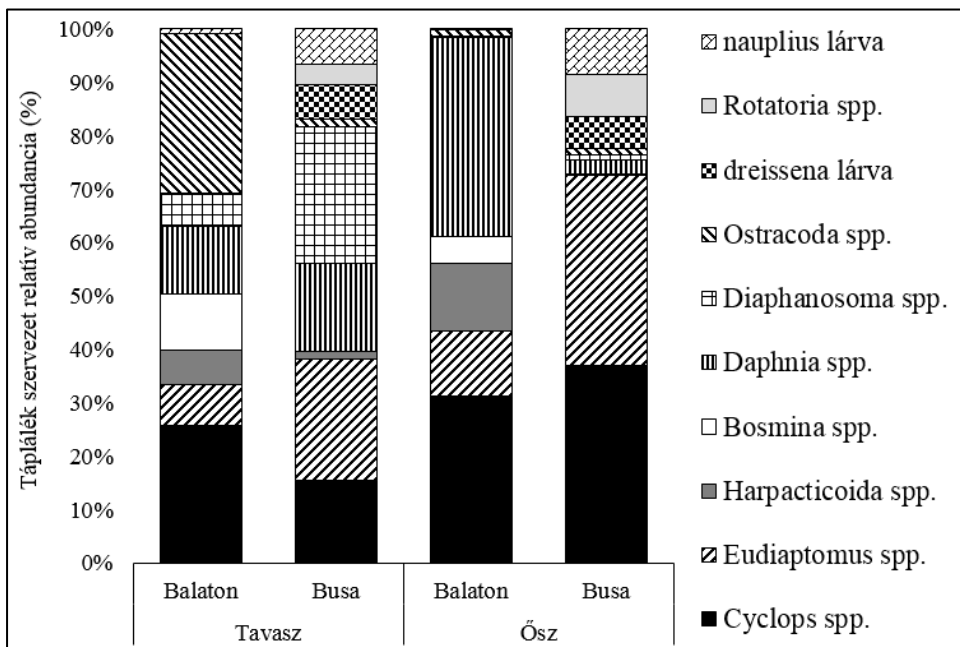
Ősszel (szeptember és október) a tóvízben 9, míg a szűrletben 8 fitoplankton csoportot találtunk meg. A tavaszi szűrlet mintákból hiányzó a Xanthophyceae csoportot ősszel nem sikerült megtalálni sem a Balatonban, sem pedig a kiszűrt táplálékban. A vízben található algaközösség 15,8%-át alkotó Coccolitophyceae tagjai egyáltalán nem jelentek meg a kiszűrt táplálékban, míg a vízben 5,6%-ot kitevő Cryptophyta taxon képviselői is csak elenyésző arányban fordultak elő (0,03%). A busák fitoplankton táplálékának döntő részét a Cyanobacteria taxon fajai adták, mintegy 42,4%-os részarányal, a tóvíz algaközösségének viszont átlagosan csak 18,2%-át tették ki. A Balaton vizében a legjellemzőbb csoportot ősszel a Centrales kovaalgák jelentették, ezek aránya az őszi időszakban a tavaszihoz képest jelentősen megváltozott: a tóvíz 43%-os részarányú csoportja a kiszűrt táplálékban mindössze 29,4%-ban volt jelen (12. ábra).



12. ábra: A Balaton vizére és busa táplálékára jellemző fitoplankton-összetétel tavasszal és ősszel.

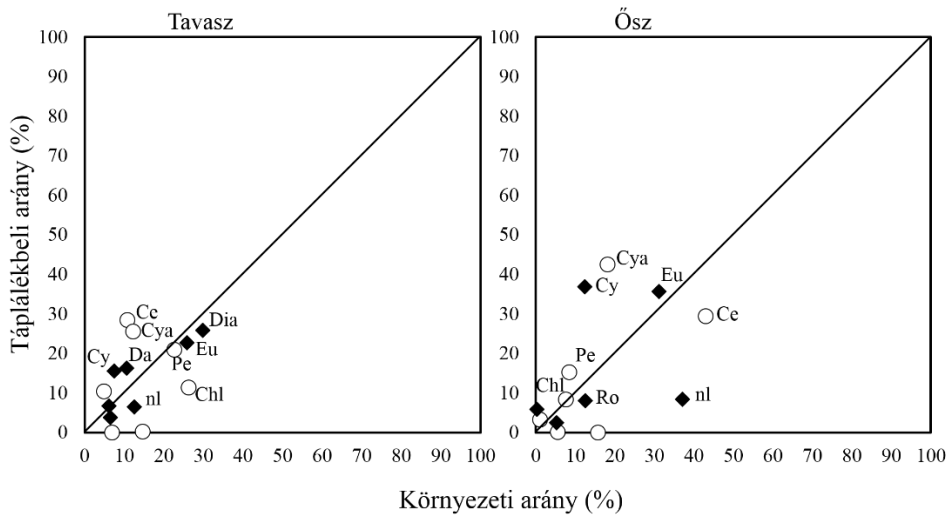
A Balatonban tavasszal 10 zooplankton taxon képviseltette magát, ellentétben a szűrlettel, ahonnan a balatoni zooplankton-közösség 10,6%-át alkotó *Bosmina* fajok teljesen hiányoztak (13. ábra). A vízmintákban legnagyobb számban a kagylósrákokat (*Ostracoda* spp.) találtuk 29,9%-os részarányal, amely arány a kiszűrt táplálékban mindössze 1,2% volt. Szintén alacsonyabb volt a táplálékban a *Cyclops* spp. aránya, mint a Balatonban, ahol a második legnagyobb arányban volt jelen (25,8%), a szűrletben viszont csak a negyedik leggyakoribb táplálék-összetevőnek bizonyult (15,5%). Jelentős csökkenést tapasztaltunk még a *Harpacticoida* spp. táplálékbeli arányában, ugyanis a Balatonban 6,5%-ban volt megtalálható, a szűrletben viszont csak 1,5%-ban. A táplálékban legjelentősebb csoport tavasszal a *Diaphanosoma* spp. volt, mely a táplálék negyedét tette ki (25,8%), viszont a tóvízben ennél lényegesen alacsonyabb, 6,2%-os arányban volt fellelhető. Hasonló emelkedés volt megfigyelhető az *Eudiaptomus* fajok esetén (Balatonban 7,5%; szűrletben 22,7%). Jelentősen emelkedett még a Balatonban rendre 1% alatti arányban

található *Dreissena* kagylófajok lárvája, a kerekesféreg fajok és az evezőlábú rákok (*Copepoda*) nauplius lárvájának aránya, melyek a táplálékban 3,8 és 6,7%-os arány között helyezkedtek el. Ez az emelkedés összességében még kifejezőbb, ugyanis a tóvízben a *dreissena* lárvákat és kerekesféreg fajokat nem tudtuk kimutatni, a nauplius lárvák aránya 0,2% volt, míg a szűrletben 5,8 és 8,5% között találtuk meg a csoportok képviselőit. Ezzel szemben a vízben viszonylag nagyarányú (12,5%) *Harpacticoida* spp. tagjait nem találtuk meg a szűrletben. Ennek következtében a Balatonból 8 csoportot mutattunk ki, a szűrletben viszont 9 taxon előfordulását bizonyítottuk. Az őszi Balaton leggyakoribb zooplankton csoportját a *Daphnia* fajok jelentették (37,1%), melyek egyedszáma a táplálékban drasztikusan lecsökkent (2,4%). Ezt követte a *Cyclops* spp., mely aránya lényegesen nem változott a tóvíz és a táplálék között (31,1% és 36,9%). A *Bosmina* fajok csökkenése tavaszhoz hasonlóan szintén jellemző volt, 5,2%-ról 1% alá csökkent a táplálékbeli előfordulás (0,4%) (13. ábra).



13. ábra: A Balaton vízének és busa táplálékának zooplankton összetétele tavasszal és ősszel.

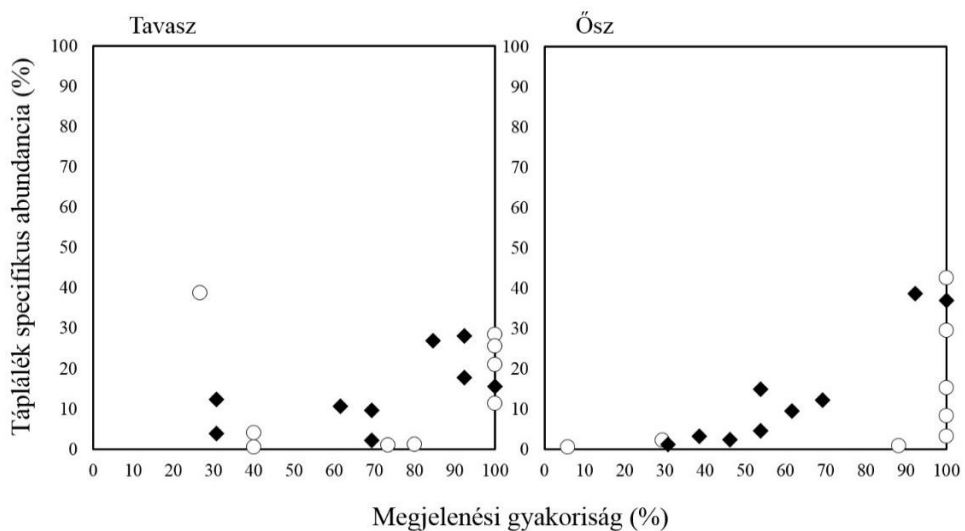
A fent látható különbségek miatt elkészítettem a balatoni busaállomány táplálék-preferencia vizsgálatát, melyet a 14. ábra szemléltet. Az ábrán jól látható, hogy csak kisebb eltérések tapasztalhatóak a környezeti és a táplálékbeli arányban. Az ábra alapján elmondható, hogy nem létezik az általunk vizsgált táplálék-összetevők iránti jelentős preferencia, sem a fito- sem a zooplankton tekintetében.



14. ábra. A táplálék-preferencia grafikus ábrázolása a balatoni busa egyedeknél. Az évszakosan fontosabb táplálék-összetevők jelölései: Fitoplankton (○): Ce – Centrales, Pe – Pennales, Chl – Chlorococcales, Cya – Cyanobacteria; zooplankton (◆): Dia – *Diaphanosoma* spp., Eu – *Eudiaphthomus* spp., Da – *Daphnia* spp., Cy – *Cyclops* spp., nl – nauplius lárva, Ro – *Rotatoria* spp.

A balatoni busaállomány táplálkozási stratégiájának megértéséhez Amundsen és munkatársai (1996) módszere alapján készítettem el az elemzést (15. ábra). A módszer szerint az y tengely 0 és az x tengely 100%-os értékéhez való közelség generalista táplálkozást jelent, ahol a táplálékszervezetek populáció szinten fontosak, míg az y tengely 100%-os, az x tengely 0 értékéhez való közelítés specialista táplálkozású egyedekre utal,

melyek egyed szinten fontos táplálékszervezet fogyasztanak. Az ábrán kirajzolódó elrendeződés azt mutatja, hogy az egyedek fajgazdag táplálékbázist hasznosítanak, melyben szelektivitás vagy adott plankton csoporttal kapcsolatos határozott preferencia nem jellemző. Mindössze egy fitoplankton csoport tűnik ki (Coccolithophyceae), mint egyes egyedek által preferált algataxon, de valószínűsíthetően ez sem populáción belüli táplálékfelosztás eredménye, hanem az említett néhány egyed egy ezekből az algákból nagyobb mennyiséget tartalmazó vízrészben táplálkozott a kifogása előtt.



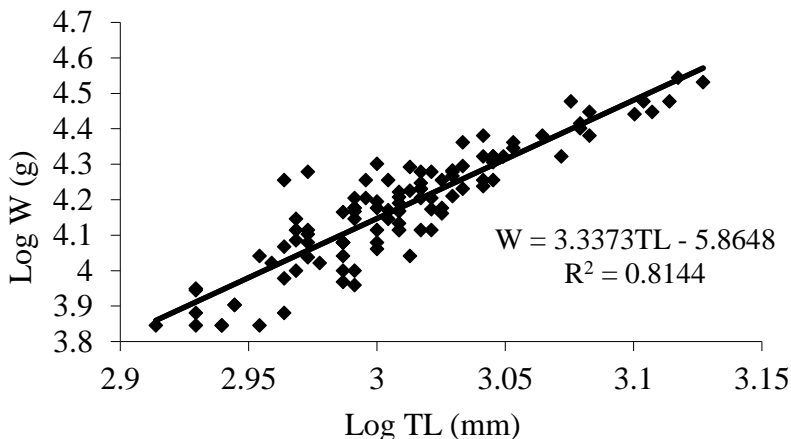
15. ábra: A balatoni busaállomány táplálkozási stratégiájának ábrázolása Amundsen és mtsai (1996) ábrázolási módszere alapján. Az x tengelyen láthatjuk az adott táplálék-összetevő (fitoplankton: ○, zooplankton: ◆) megjelenési gyakoriságát az egyedekben, az y tengelyen pedig annak átlagos értékét.

A planktonikus élőlények mellett az elfogyasztott táplálék jelentős részét képezte a szervetlen frakció. Ennek aránya nagy szórással bírt a mintákban: 10,9% és 81,3% között változott (átlag \pm SD; 44,8 \pm 18,2). Az eredmények

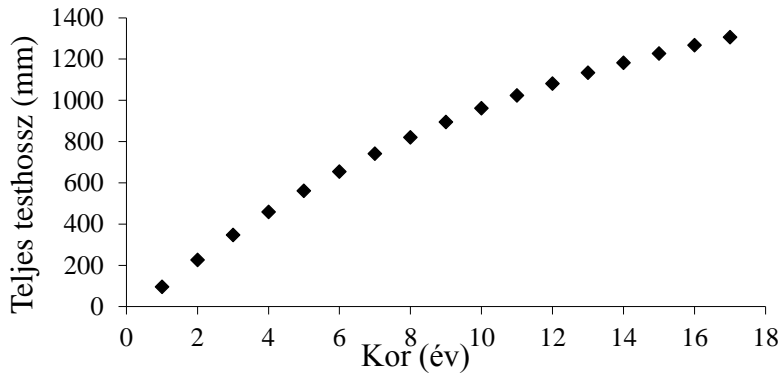
szerint tehát a busák kiszűrnek és elfogyasztanak minden olyan szervesen lebegő szemcsét, melynek mérete átfed a potenciális táplálék-szerkezetekével.

4.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor

A vizsgált halak teljes testhossza 92 és 134 cm között (átlag \pm SD; 107 \pm 19), testtömegük 11 és 35 kg között (19,1 \pm 5,8) változott. A morfológiai bélyegek alapján valamennyi vizsgált egyed hibridnek bizonyult, melyet későbbi genetikai vizsgálatok is alátámasztottak (Kovács et al., 2015; Boros et al., 2015). A vizsgált egyedek életkora a pikkelyeken található évgyűrűk alapján 9 és 16 év közé esett (11,2 \pm 2). A \log_{10} L és \log_{10} W közötti kapcsolat allometrikus növekedést mutatott (meredekség $b=3.34$) (16. ábra). A von Bertalanffy módszerével modellezett növekedés alapján (17. ábra) elmondható, hogy a balatoni busák növekedési üteme egyenletes. A becsült testhossz-testtömeg jellemzők a hímek és a nőstények esetén (10. táblázat) bizonyították, hogy a nemek között nincs szignifikáns különbség (Ancova, $F_{1,56} = 1,75$, $P = 0,191$).



16. ábra: A balatoni busaállományra jellemző testhossz – testtömeg összefüggés modellezése



17. ábra: A balatoni busaállományra jellemző becsült növekedési intenzitás

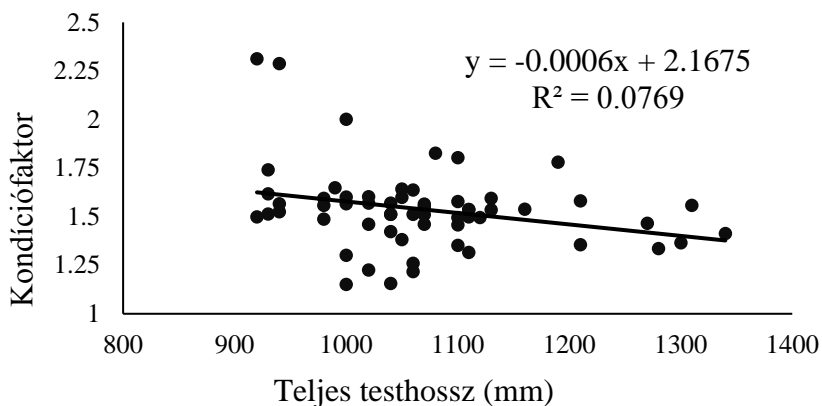
10. táblázat. A balatoni busaállományra jellemző testhossz-testtömeg összefüggés paraméterei és leíró statisztikája. A testtömeg és teljes testhossz (TL) adatok logaritmusát használva a testhossz-testtömeg kapcsolatát lineáris összefüggésként vizsgáltuk, amely az ivarok között nem mutatott különbséget (ANCOVA, $F_{1,56}=1,75$, $P=0,191$).

	n	TL (cm)		Regressziós paraméterek					
		min	max	a	95% CI a	b	95% CI b	adj. r^2	P
H+N	59	92	134	-1.03	-1.78 to -0.29	2.61	2.25 to 2.98	0.781	<0.001
H	24	92	121	-1.31	-2.70 to 0.09	2.74	2.05 to 3.44	0.743	<0.001
N	35	94	134	-0.51	-1.48 to 0.46	2.36	1.88 to 2.83	0.778	<0.001

H: hím, N: nőstény, n: mintaszám, a és b: a lineáris regresszió analízis paraméterei, 95% CI: az a értékhez tartozó 95 %-os konfidencia intervallum, adj. r^2 : korrigált determinációs együttható, P: szignifikancia érték.

A vizsgált halak kondíciófaktora 1,15 és 2,31 között változott ($1,55 \pm 0,22$) (16. táblázat, 69. old.), mely csökkent a testhosszal (Ancova, $F_{1,56}=6,13$, $p=0,016$)

(18. ábra). A nemek között viszont szignifikáns különbség ennél a vizsgálatnál sem volt megfigyelhető (Ancova, $F_{1,56}=1,50$, $p=0,225$).



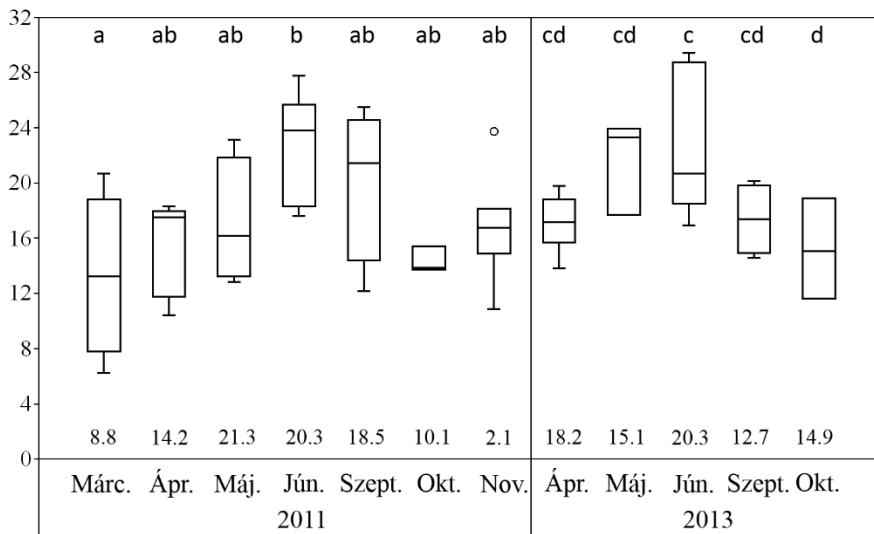
18. ábra: A vizsgált egyedek kondíciófaktorának és testhosszának összefüggése.

4.3. Szaporodás

4.3.1. Gonado-szomatikus index

A vizsgált nőivarú busák GSI értéke 6,2 és 29,4 (átlag \pm SD; 17,9 \pm 4,7) között változott. Az átlagos gonádfejllettségi értékek tipikusan alacsonyak voltak a kora tavaszi időszakban majd júniusig jelentős emelkedésen mentek keresztül 2011-ben és 2013-ban egyaránt (19. ábra). Ezután, szeptemberben a GSI értékek csökkenni kezdtek és a tavasszal jellemző, alacsonyabb értékhez közelítettek. Ez a trend mindkét vizsgált évben hasonló volt.

Ahogy az várható volt, a mintavétel ideje szignifikáns tényezőként szerepelt a GSI értékének alakulásának szempontjából ($p < 0,01$). A teljes testhossznak, a testtömegnek és a kondíciófaktornak viszont nem volt szignifikáns hatása a GSI értékek alakulására (ANCOVA) (11. táblázat).



19. ábra: Évszakos változások a balatoni busa egyedek gonado-szomatikus indexének (GSI, %) értékében. A boxok alatti számértékek a víz hőmérsékletét jelölik a mintavétel idején. Az ábra azon elemei, melyek ugyanazzal a betűvel vannak jelölve az adott évben, nem különböznek egymástól szignifikánsan ($p < 0,05$).

11. táblázat: A gonád fejlettségének (GSI) kapcsolata a testmérettel (SL, W) és a Fulton-féle kondíciófaktorról (K) a mintavételi időpontok figyelembe vétele mellett. β - standardizált regressziós koefficiens, R^2 - korrigált determinációs együttható

GSI	kovariáns			mintavétel ideje		R^2
	β	F _{1,37}	p	F _{10,37}	p	
SL	-0,0734	0,2703	0,6062	3,2148	0,0045	0,3101
W	-0,7030	0,3061	0,5833	3,2455	0,0042	0,3107
K	0,0633	0,1493	0,7013	3,1827	0,0048	0,3078

4.3.2. Termékenység

A vizsgált balatoni busák becsült TF értéke $8,2 \times 10^5$ és $3,7 \times 10^6$ ($2,2 \times 10^6 \pm 8,2 \times 10^5$) darab ikra / egyed között változott. A folytonos változóknak (SL, W, K) és a mintavétel idejének nem volt szignifikáns hatása a TF értékére (12. táblázat). Az egyedek RF értékei 42,4 és 176,8 ($104,2 \pm 41,3$) darab ikra / kg között változtak, a folytonos változók és a mintavételi időpont nem hatott szignifikánsan az RF értékek alakulására (13. táblázat).

12. táblázat: A teljes termékenység (TF) kapcsolata a testmérettel (SL, W) és a Fulton féle kondíciófaktoral (K) a mintavételi időpontok figyelembe vétele mellett. β - standardizált regressziós koefficiens, R^2 - korrigált determinációs együttható

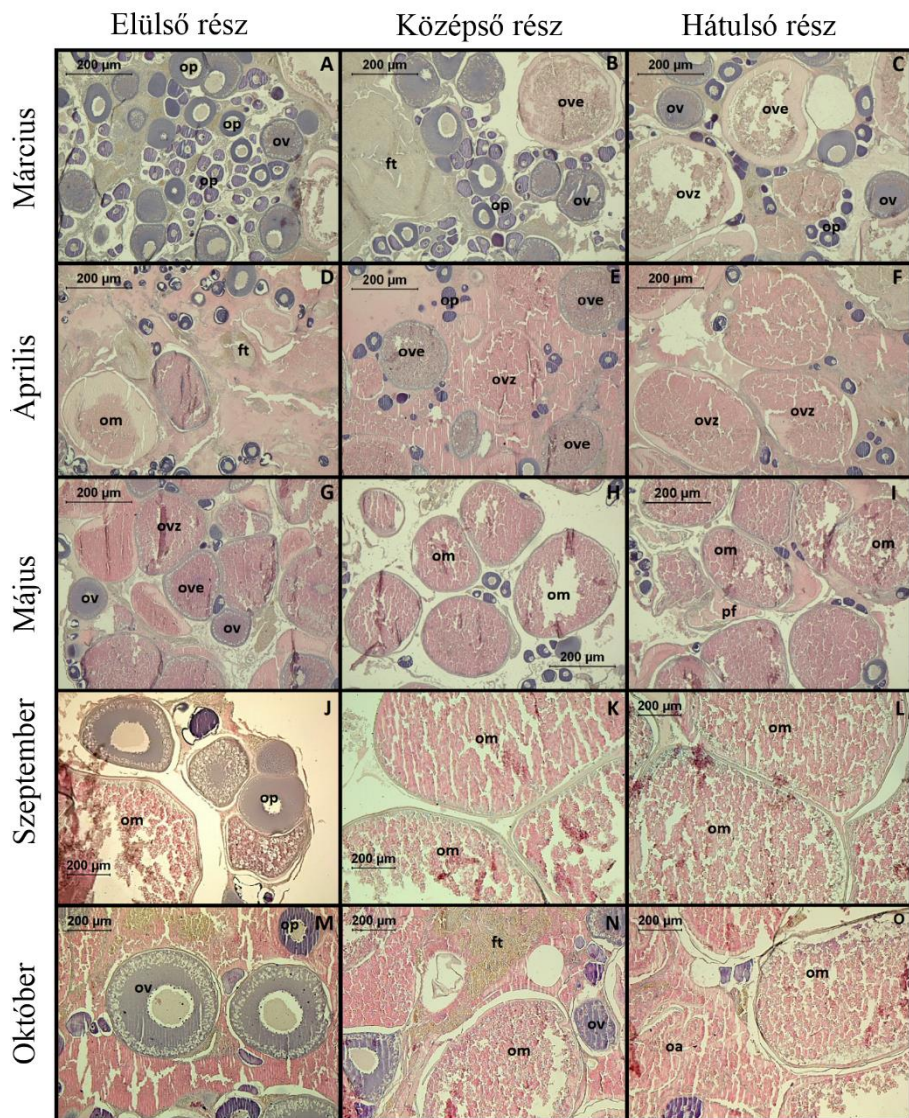
TF	kovariáns			mintavétel ideje		R^2
	β	F _{1,12}	p	F _{4,12}	p	
SL	0,3930	1,8322	0,2008	1,3419	0,3105	0,0257
W	0,3744	2,2607	0,1585	1,2656	0,3364	0,0550
K	0,0546	0,0217	0,8851	0,4915	0,7422	0,1209

13. táblázat: A relatív termékenység (RF) kapcsolata a testmérettel (SL, W) és a Fulton féle kondíciófaktoral (K) a mintavételi időpontok figyelembe vétele mellett. β - standardizált regressziós koefficiens, R^2 - korrigált determinációs együttható

RF	kovariáns			mintavétel ideje		R^2
	β	F _{1,12}	p	F _{4,12}	p	
SL	-0,4108	2,5242	0,1380	0,8650	0,5123	0,2275
W	-0,3715	2,7694	0,1219	1,2055	0,3583	0,2403
K	0,0812	0,0579	0,8137	0,9100	0,4888	0,0695

4.3.3. Szövetteni vizsgálatok eredményei

A márciusból származó petefészkek mellső részéből vett mintákban previtellogenezis stádiumában lévő oocitákat találtunk nagy számban, de megjelentek a korai vitellogenezis stádiumában lévő oociták is, amely jelzi, hogy az ikrák érése kora tavasszal megkezdődött (20/A. *ábra*). A petefészkek középső szakaszából vett mintákban viszonylag nagy mennyiségben találtunk kötőszövet jellegű lerakódást (20/B. *ábra*), ami az előző ivási időszakban bekövetkező anomáliákra utal a degeneratív folyamatokban. A petefészkek hátsó része alapján (20/C. *ábra*) a vizsgált egyedek 60%-ának petefészke II/III, míg 40%-nak III/IV érettségi stádiumban volt (14. *táblázat*). Az áprilisból származó busák petefészkeiben legalább 2-3 generációjú trofoplazmatikus oocita volt megtalálható, különböző vakoulizációs állapotban, és néhány endogén és exogén vitellogentikus stádiumú oocitát is találtunk (20/D, E, F. *ábra*). A petefészkekre jellemző érettségi állapot az előző hónaphoz hasonlóan alakult áprilisban is, tehát valamennyi vizsgált egyed petefészke II/III és III/IV értékekkel jellemezhető állapotban volt, de a korábbi arány megfordult, azaz a halak kétharmadának petefészke III/IV stádiumban volt (14. *táblázat*). A májusi petefészkek minták IV, VI/V és V/VI érettségi állapotban voltak (14. *táblázat*), azokban vakoulizált, vitellogenikus (20/G. *ábra*) és érett petesejteket egyaránt találtunk (20/ H, I. *ábra*). Ezen kívül posztovulációs sárgatesteket azonosítottunk két egyed petefészkének hátsó részében (20/I. *ábra*). A szeptemberi mintákban érett oociták voltak találhatóak a petefészkekben, amely elnyújtott ivást vagy arra való képességet feltételez (20/ J, K, L. *ábra*). Szeptemberben az egyes egyedek petefészkére jellemző érettségi állapotok erősen különböztek, II/III és V/VI érték között változott a gonádok érettségi stádiuma (14. *táblázat*). Novemberben a petefészkek mellső szakaszában (20/M. *ábra*) previtellogenezis, a középsőben (20/N. *ábra*) vakoulizált, míg a hátsóiban (20/O. *ábra*) pedig felszívódás alatt álló (atresia állapota) oocitákat találtunk. A petefészkekre novemberben közel végső (III/IV) vagy végső (IV) trofoplazmatikus fejlődési stádiumú oociták jelenléte volt jellemző (14. *táblázat*).



20. ábra: A busa egyedek jellemző szövettani képei a vizsgált hónapokban. Az oszlopok a különböző egyedek ugyanarról a gonádszakaszárról vett mintáinak jellemző képeit tartalmazzák, míg a sorok a különböző mintavételi hónapokra jellemzőket. Jelölések: oa - atresia (felszívódás) alatt álló oocyta; pf - posztovulációs sárgatest; ft - zsír berakódás; om - érett oocita; op - pre- vitellogenezis állapotú oocita; ov - vakuolizált oocita; ove - endogén vitellogenezis stádiumában lévő oocyta; ovz - exogén vitellogenezis stádiumában lévő oocyta

14. táblázat: A vizsgált balatoni busa egyedek petefészkeinek érettsége annak hátulsó szakasza alapján

Hónap	Minta 1	Minta 2	Minta 3	Minta 4	Minta 5	Minta 6
Márc.	II/III	II/III	II/III	III/IV	III/IV	-
Ápr.	II/III *	III/IV *	III/IV	III/IV	II/III	III/IV *
Máj.	IV	IV/V	V/VI**	V/VI **	-	-
Szept.	II/III	III/IV	V/VI	III/IV	-	-
Nov.	III/IV	IV	III/IV	IV	-	-

* endogén vitellogenezis stádiumában lévő oociták dominanciával

** A petefészek hátulsó szakaszában posztovulációs sárgatestet találtunk

5. Értékelés

5.1. Táplálkozás

5.1.1. Táplálék-összetétel meghatározásának módszere

A vizsgálat célja volt meghatározni, hogy a szűrőszerv barázdáiból gyűjtött szuszpenzió (szűrlet) vagy az előbél-tartalom vizsgálata adhat pontosabb képet a szűrő táplálkozású busa fajok táplálékának összetételéről. Az eredmények egyértelműen azt igazolják, hogy a szűrlet minták vizsgálata reálisabb táplálék-összetétel-becslés elvégzéséhez szolgáltathat alapot, mivel ebben a mintatípusban szignifikánsan több fito- és zooplankton csoportot azonosítottunk. Emellett az azonosítható zooplankton egyedek száma is jelentősen magasabb volt a szűrletben (átlagosan 24-szer több mint a bél-tartalomban). A fito- és zooplankton eredetű törmelék, amely a táplálékot alkotó szervezetek azonosítására jobbra alkalmatlan, viszonylag kevés volt a szűrőszervről gyűjtött mintákban, viszont a bél-tartalomban nagy mennyiségben volt jelen. Ezen kívül említést érdemel még, hogy használható mennyiségű mintát több egyed szűrőkészülékében találtam ($n = 32$), mint amennyinél értékelhető mennyiségű anyag volt az előbélben ($n = 28$). Mindezek alapján elmondható, hogy a szűrlet alkalmasabb a busa fajok táplálék-összetételének meghatározására.

A két mintatípus összetétele között megfigyelt különbségeket magyarázhatja a táplálékszervezetek különböző ellenálló képessége az emésztés során fellépő fizikai és kémiai hatásokkal szemben. Görgényi és munkatársai (2015) kimutatták, hogy a Balatonban élő busák által elfogyasztott fitoplankton szervezetek jelentős része komolyan képes ellenállni a tápcsatornában őket érő emésztő folyamatokkal szemben (155 algafajt találtak a tápcsatorna különböző szakaszaiban, melyek közül 149 fajt az utóbélből vett minták tenyészeiből is sikerült kimutatni). A tápcsatornán való áthaladást leggyakrabban a *Scenedesmus* és *Microcystis* fajok, valamint a *Fragillaria construens* éltek túl. Vörös és munkatársai (1997) kimutatták, hogy a kocsonyás burokkal nem rendelkező cianobaktériumok, a *Cryptomonas* fajok

és a kovamoszatok könnyen emészthetőek a fehér busa egyedei számára, míg más csoportok, mint például a Chlorococcales zöld algák, a kocsonyás burokkal rendelkező cianobaktériumok (Chroococcales) és az Euglenophyta fajok ellenálló képessége nagyobb. Xie (1999, 2001) szintén arra mutatott rá, hogy egyes fitoplankton csoportok ellenállnak a különböző emésztési folyamatoknak és túlélhetik a tápcsatornán való áthaladást. Ezek a megállapítások azt sejtetik, hogy az emésztésnek ellenállóbb fajok relatív abundanciája megemelkedik, amikor a táplálék az előbélbe jut, vagy azon áthalad. Jelen vizsgálatban a szűrlet és az előbél tartalom minták között tapasztalt különbségek alátámasztják ezt a feltételezést. A Chlorococcales és Euglenophyta csoportok egyedszáma az előbél tartalomban legalább 50%-a volt a szűrletben talált egyedszámnak, vagyis nagyobb ellenállóképességről tanúskodnak. A *Chrysophyceae*, *Dinophyta*, *Desmidiaceae* és *Cryptophyta* csoportok egyedszáma az előbél tartalomban kevesebb, mint 25%-a volt a szűrletben lévő taxonok egyedszámaihoz viszonyítva. Ezekkel az eredményekkel összhangban vannak Vörös és munkatársainak (1997) eredményei is, melyek szerint a *Cryptophyceae* algák élő sejtjeinek száma mindössze 30 percnyi busa emésztőnedvben történő kezelést követően drasztikusan lecsökkent. Vörös és munkatársai (1997) szerint a kovaalgák kifejezetten könnyen emészthetőek, amely állítás viszont ellentétben áll saját eredményeimmel, ugyanis az algák közül a Centrales kovaalga csoportba tartozó egyedekből találtunk a legtöbbet a vizsgált busák előbelében. Ennek magyarázata az lehet, hogy Vörös és munkatársai (1997) munkájukban az élő sejteket vizsgálták, mi viszont az azonosítás lehetőségét, a kovamoszatok váza pedig jól ellenáll az emésztésnek, így az könnyen azonosítható, függetlenül a sejt életképességétől.

A szűrlet zooplankton összetétele taxonómiaiilag sokkal diverzebb volt, mint az előbél tartalom. Utóbbiban csak néhány kevésbé törékeny faj volt azonosítható, melyek épségben átvészelik azokat a fizikai és kémiai hatásokat, amelyek az előbélbe jutva érik őket. Sutela és Huusko (2000) különböző zooplankton fajok emészthetőségét vizsgálta a törpemaréna (*Coregonus albula*) és a vándormaréna (*Coregonus lavaretus*) teljes emésztőrendszerében. Megállapították, hogy a keményebb vázzal rendelkező fajok (pl. *Bosmina* és *Daphnia* fajok) azonosítható formában megtalálhatók a teljes

emésztőrendszerben, míg a lágyabb testű zooplankton fajok abundanciája csak az emésztőrendszer első harmadában magas. Creeco és Blake (1983) azt találta, hogy az *Alosa aestivalis* halfaj nagy hatékonysággal képes hasznosítani a kerekeshéjúkat. Eredményeim szerint viszont a busa emésztésével szemben a leginkább ellenálló zooplankton fajok a kerekeshéjúk és a kagylósrákok voltak, míg az *Eudiaphthomus*, *Daphnia* és *Diaphanosoma* fajok szinte teljesen eltűntek a táplálékot képező masszából, mire az az előbélbe jutott. Ennek egyik magyarázata a vizsgált halfajok emésztőrendszerének különbözősége lehet, mint például az eltérő emésztőenzimek. A különbségek nagyobb részét viszont valószínűsíthetően a pontyfélék – így a busa – garatfogai által kifejtett fizikai roncsoló hatás magyarázza, mivel a nagyobb testű fajok nagyobb arányban hiányoztak a busák előbél mintáiból, mint a kisebbek. Ennek a magyarázata az lehet, hogy a nagyobb testű zooplankton egyedek nagyobb valószínűséggel kerülhetnek a garatfog mechanikai zúzása alá. Így az irodalmi adatok alapján könnyen emészthetőnek minősített kerekeshéjúk – melyek a legkisebb tagjai a zooplankton közösségnek – viszonylag nagy számban voltak megtalálhatók a busák előbéléből vett mintákban is. A garatfogak által kifejtett mechanikai roncsoló hatás a fontosságát támasztja alá a két mintatípusban található plankton eredetű törmelék összehasonlítása, mivel nagyságrenddel több fitoplankton és zooplankton eredetű törmelék volt kimutatható az előbél mintákban, mint a szűrőszervről gyűjtött mintákban. Eredményeim alapján tehát elmondható, hogy a szűrő táplálkozású halfajok esetében az előbél tartalom vizsgálatára alapozott táplálék-összetétel meghatározás ahhoz vezethet, hogy a táplálékspektrum fontos részét képező fajok jelentőségét (melyeket a busa legkönnyebben és leghamarabb képes megemészteni) jelentősen alulbecsülhetjük, vagy esetleg teljesen figyelmen kívül hagyhatjuk. A módszer nem csak a szűrő táplálkozású ázsiai pontyok táplálkozásának vizsgálatához nyújthat segítséget, hanem a többi szűrő táplálkozású faj esetén is alkalmazható lehet, mint például a hazai vonatkozással is bíró lapátorrú tok (*Polyodon spathula*).

5.1.2. A táplálék összetétele és a szűrőszerv morfológiai felépítése közötti kapcsolat

A vizsgálatban elemeztük a balatoni busák szűrőszervének morfológiája és a táplálékuk összetétele közötti összefüggést, a szezonális figyelembe vételével. Feltételeztük, hogy a fehér busáéhoz hasonló (azaz szivacsos szerkezetű), vagy átmeneti (lemezes és szivacsos jellegek együttes megjelenése) szűrőszervvel bíró egyedek nagyobb arányban fogyasztanak kisebb méretű planktonszervezeteket, mint a lemezes (pettyes busára jellemző) szűrőszervvel rendelkező egyedek. Továbbá azt is feltételeztük, hogy az évszakos különbség a táplálékszervezetek elérhetőségében szignifikáns hatást fejt ki a busák által elfogyasztott táplálékban jellemző méretösszetételre.

A feltételezést, mely szerint a busák táplálékának összetétele évszakosan változik, alátámasztották az eredményeink. A kapcsolat a különböző planktonikus méretcsoportok víz- és táplálékbeli előfordulása között mind a fito- mind a zooplankton szervezeteknél jellemző, bár utóbbinál kifejezettebb. Korábbi tanulmányokban rendre azt az álláspontot képviselték, miszerint a fehér busa kisebb méretű táplálékszervezetek kiszűrésére képes, mint a pettyes busa (Cremer és Smitherman, 1980; Spataru et al., 1983; Shapiro, 1985). Emellett bizonyos tanulmányok azt hangsúlyozták, hogy a fehér busa a 10 μm -t meghaladó átmérőjű algák kiszűrésére képes (Hampl et al., 1983; Smith, 1989; Vörös et al., 1997). Eredményeink alapján azonban a balatoni busák táplálékában jelentős számban fordulnak elő a 10 μm -nél kisebb fitoplankton szervezetek is, mely alapján elmondhatjuk, hogy a busák alkalmasak a nanoplankton kiszűrésére és elfogyasztására is. Ezt a megállapítást támasztják alá Cremer és Smitherman (1980), vagy Xie (1999, 2001) eredményei is.

A pettyes busa és a fehér busa táplálkozási szokásairól korábban publikáltak alapján azt feltételeztük, hogy a különböző planktonszervezetek vízbeli jelenlétén és eloszlásán kívül a szűrőszervek morfológiája is alapvető hatással lesz táplálékuk összetételére. Várakozásainkkal szemben azonban nem találtunk semmilyen jelentős összefüggést az általunk mért, faji határozó bélyegként is szolgáló szűrőkészülék paraméterek és táplálékban előforduló planktonikus szervezetek méreteloszlása között. Ez azt sugallja, hogy egyes ökológiai rendszerekben, mint amilyen a Balaton, a különböző morfológiai

bélyegekkal rendelkező busák táplálkozási szokásaiban a korábban feltételezettnél lényegesen kisebb különbség van. Ezt alátámasztják stabil izotóp analízisen alapuló vizsgálatok is, melyek rávilágítottak, hogy a fehér busa és a pettyes busa közel azonos trofikus niche-t foglal el (Gu et al., 1996; Zhou et al., 2009a; b; Chen et al., 2011; Li et al., 2013b). A Balatonban élő busaállomány tekintetében mindez azt jelzi, hogy a hibridizációtól mértékétől függetlenül az egyedek ugyanazt a táplálékbázist hasznosítják. Itt megjegyezendő, hogy a viszonylag alacsony mintaszám ugyanúgy okoz némi bizonytalanságot az eredményekkel kapcsolatban, mint az a tény, hogy nem sikerült minden mintavételi alkalommal minden szűrőszerv típussal rendelkező egyedről mintát gyűjteni. Mindazonáltal, az általános tendenciák egyértelműen arra mutatnak, hogy a busák táplálékának összetételét alapvetően a mintavétel időpontja határozta meg, azaz a környező vízben előforduló/elérhető fitoplankton és zooplankton állományának aktuális összetétele. Az akár 80%-ot is meghaladó arányú szervesanyag-tartalom a táplálékban (száraz anyagban kifejezve) (Boros et al., 2014; Vitál et al., 2014) azt jelzi, hogy a busák nem tudják elkülöníteni a szerves lebegő szemcséket a szerves tápláléktól, ami minőségfüggő táplálékszelektivitás képességének hiányára utal. Az egyetlen bizonyíték valamiféle szelektivitásra az, hogy a nagyobb méretű algák valamivel nagyobb arányban fordultak elő a szűrletben, mint a tóvízben, de ez a jelenség független volt a szűrőkészülék morfológiájától. Nem zárható ki viszont az, hogy más ökoszisztémákban élő busa egyedek vizsgálata során ugyanilyen jellegű a vizsgálatok részben más eredménnyel zárulnának. A balatoni busaállomány méretszelektív halászatának következtében mintáinkban csak kifejezetten nagyméretű, jellemzően 9-10 évesnél idősebb példányok jelentek meg (lásd *1. táblázat*, 27. old.). A kisebb méretű és fiatalabb példányok táplálkozási szokásai viszont eltérhetnek az idősebbekétől, mivel a szűrőszervek morfológiai felépítése és a szűrőfelület pórusainak átmérője is átalakuláson megy keresztül az egyedfejlődés során (Jirásek et al., 1981; Hampl et al., 1983). Jó példa erre az, hogy mindkét busa faj ivadéka zooplankton fogyasztással kezdi az életét, majd a fejlődés során csak jóval később térnek át a vegyes (fito- és zooplankton) vagy fitoplankton alapú táplálkozásra (Kolar et al., 2007).

5.1.3. A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai

Tátrai és munkatársai (2009a) béltartalom vizsgálatok alapján arról számoltak be, hogy a busa egyedek jelentős mértékben fogyasztották a Balaton algáit. Eredményeik szerint a béltartalomban az algák átlagosan 60,7%-ban, míg a zooplankton szervezetek mindössze 6% körüli arányban voltak jelen. Ez arra utal, hogy a Balatonban élő busa egyedek fő táplálékát az algák alkotják. Boros és munkatársai (2015) stabil izotópok analízisén alapuló vizsgálataik alapján viszont arra a következtetésre jutottak, hogy a balatoni busa egyedek által metabolizált tápanyagoknak döntő része (>99%) zooplankton eredetű. Annak tudatában mindez nem meglepő, hogy a busa fajok nem rendelkeznek celluláz enzimmal (Gerking, 1994; Kolar et al., 2007), amely lehetővé teszi, hogy a vastagabb cellulóz sejtfallal rendelkező algák emésztetlenül haladjanak át a tápcsatornán (Zeng et al., 2014; Görgényi et al., 2015). Görgényi és munkatársai (2015) 155 különböző algafajt azonosítottak a balatoni busák tápcsatornájában, melyek közül 149-ről azt állapították meg, hogy túlélhetik a busa emésztőrendszerén való áthaladást.

A busaállományt alkotó egyedek valódi, hasznosuló táplálékát a Balatonban szinte kizárólag a különféle zooplankton szervezetek alkotják (Boros et al., 2015). A korábbi, előbéltartalom minták vizsgálatán alapuló elemzések arra a következtetésre jutottak, hogy a balatoni busák főként *Copepoda* spp. és *Rotatoria* spp. zooplankton fajokat fogyasztanak (Boros et al., 2012). Ugyanakkor a szűrlet minták összetételének vizsgálata alapján arra a következtetésre juthatunk, hogy a kerekesszék (*Rotatoria* spp.) szerepe a balatoni busák táplálkozásában lényegesen kisebb, mint korábban gondoltuk (Vital et al., 2015). A Balaton vizében és a busák által kiszűrt anyagban jellemző planktonösszetételt különböző módszerekkel összehasonlítva (12. ábra, 13. ábra, 14. ábra, 15. ábra; lásd: 4.1.3. fejezet) azt állapíthatjuk meg, hogy a hibrid busa egyedek a környezetükben előforduló valamennyi, számukra megfelelő méretű táplálékszervezeteket és lebegő szemcsét kiszűrik, számottevő szelektivitás nélkül. A fitoplankton fogyasztása terén némi méretbeli szelektivitás mutatkozik, mégpedig a táplálékban nagyobb arányban találtunk nagyméretű algákat, mint a környező vízmintákban (Battonyai et al., 2015) (5.1.2. fejezet).

Eredményeink alátámasztják Specziár (2010) megállapítását, miszerint a táplálkozásuk miatt a Balatonban élő busák versenghetnek a táplálékért az összes halfajunk ivadékával, és a zooplanktontól nagymértékben függő garda, dévérkeszeg és kűsz fajok kifejlett egyedeivel is. A modern, és napjainkban általánosan elfogadott ökológiai vélekedéssel egyetértésben megállapíthatjuk, hogy a tájidegen busa fajok nem kívánatosak a Balatonban, gyérítésük tehát a tó ökológiai egyensúlyának fenntartása és helyreállítása szempontjából fontos feladat.

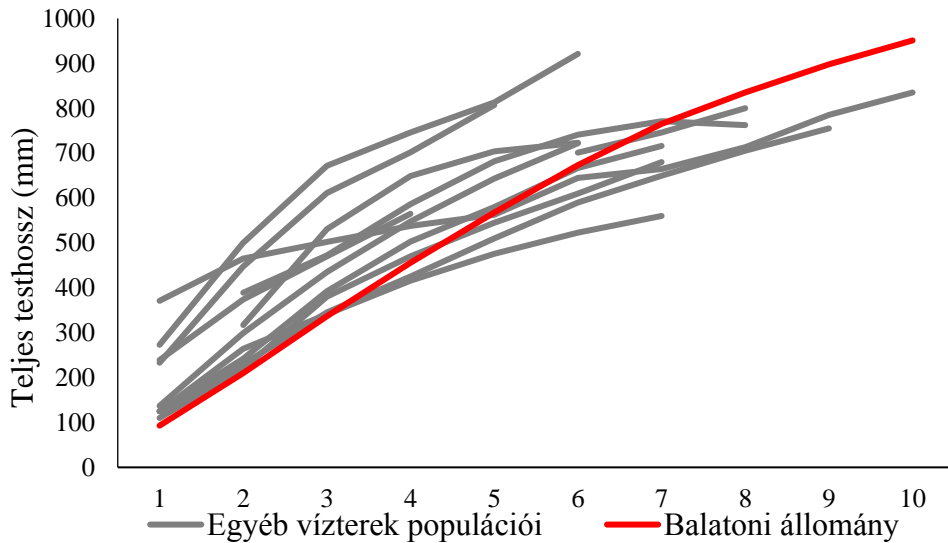
5.2. Kor, növekedés, kondíciófaktor

A vizsgált halak életkorának meghatározásával kapcsolatos eredményeinket figyelembe véve elmondható, hogy a balatoni állománynak bizonyítottan van olyan része (valószínűleg az állomány egésze), mely nem az 1972-1983 között folytatott hivatalos telepítések során került a tóba.

Más ökoszisztémákban élő busák átlagos visszszámított testhosszadatait a balatoni állomány hasonló értékeivel összehasonlítva megállapíthatjuk, hogy a balatoni állományt alkotó egyedek növekedési mutatói a középmezőnyben helyezkednek el. Az első két évben a legalacsonyabb értékeket érték el, a 6. életévükre viszont jelentős testhossznövekedést értek el (15. táblázat). A legintenzívebb növekedést a Mississippifolyóban élő állomány egyedeinél figyelték meg (Nuevo et al., 2004), míg a leglassabb növekedési ütemet meglepően a fajok egyik őshonos élőhelyéről, az Amur folyóból közölték (Nikolskii, 1961). Mind a pettyes, mind pedig a fehér busa esetében megfigyelhető, hogy a növekedés az életük első 3 évben intenzív, majd jelentős lassulás következik be a további években (Schrank és Guy, 2002; Nuevo et al., 2004; Williamson és Garvey, 2005). Ennek a magyarázata az, hogy a fitoplankton szervezetek fogyasztása a felnőtt egyedeknél általánosabbá válik, viszont a fitoplankton szervezetek emészthetősége és tápértéke lényegesen alacsonyabb, mint a zooplanktoné (Williamson és Garvey, 2005). A balatoni állomány esetében nem találkozunk a növekedés intenzitásának csökkenésével az életkor előrehaladtával (15. táblázat, 21. ábra), mely abból adódhat, hogy a

busák táplálékában valószínűleg a teljes életciklusuk alatt a zooplankton marad az alapvető táplálékforrás.

Az összehasonlítás során jelentős különbségeket tapasztalhatunk a különböző vízi rendszerekben élő állományok átlagos növekedésében (15. táblázat). Ez különbség a fiatal egyedeknél a legkifejezőbb, ahol akár négyszeres testméretbeli különbségeket is megfigyelhetünk. Ezek az eltérések adódhatnak a különböző élőhelyek eltérő táplálékbeli adottságaiból, viszont meg kell említenünk, hogy Specziár (2010) szerint a busák pikkelyeinek alkalmazásakor jelentős hibalehetőség a pikkelyek első évgyűrűjének nehéz azonosítása. Véleményem szerint a mérők által elkövetett esetleges hibák az élőhely adottságaival együttesen tehetők felelőssé a fiatal állatoknál tapasztalt nagy különbségekért (15. táblázat).



21. ábra: A balatoni busaállományt alkotó egyedek modellezett növekedése más ökoszisztémákban élő busák növekedésének tükrében.

15. táblázat: A balatoni, hibrid egyedekből álló busaállomány átlagos visszszámított testhossz adatai korcsoportonként, más ökoszisztémákban élő fehér és pettyes busák hasonló értékeivel összehasonlítva

	A korosztályok teljes testhossza (mm)									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>H. nobilis</i> × <i>H. molitrix</i>										
Balaton (Magyarország)	93	210	337	456	568	673	765	835	898	951
<i>H. nobilis</i>										
Mississippi középső szakasza (USA) ¹	273	500	672	746	813	921				
Mississippi Pool 26 (USA) ¹	233	447	611	702	807					
Katlabukh tó (Ukrajna) ¹	371	465	502	538	563	645	665	713	785	835
Kakhovka víztározó (Ukrajna) ¹	389	472	586	682	741	771	762			
Kremenchug víztározó (Ukrajna) ¹	239	374	470	565		701	746	800		
Missouri (USA) ²	110	220	380	470	545	610	680			
Dgal Wielki tó (Poland) ¹	125	242	392	503	580	667	716			
Norfolki tó (Egyesült Királyság) ³	125	230	345	425	510	590	650	705	755	
<i>H. molitrix</i>										
Mississippi (USA) ⁴	317	531	649	704	723					
Amur (Oroszország) ⁵	125	264	341	416	476	523	560			
Gobindsagar víztározó (India) ⁴	137	299	435	548	643	722				

¹Nuevo et al., 2004; ²Schrank és Guy, 2002; ³Britton és Davies, 2007; ⁴Williamson és Garvey, 2005; ⁵Nikolskii, 1961

A Balaton alacsony produktivitási mutatói mellett meglepő, hogy a busák növekedése egyáltalán nem visszafogott, viszont még ennél is meglepőbb, hogy az állományt alkotó egyedekre milyen magas kondíciófaktor értékek jellemzők. Az irodalmi adatokkal összevetve (16. táblázat) a balatoni busa egyedek átlagos kondíciófaktora hasonlóan alakul, mint a Tudakul' víztározó és ÉK-Indiai tavak busaállományának mért kondíciófaktora, viszont jelentősen alacsonyabb, mint az Amu Darja folyó középső és alsó szakaszán mért értékek. A balatoni busák átlagos kondíciófaktora 40-50%-kal meghaladja egyes pakisztáni tavak, és a Mississippifolyó busaállományának kondíciófaktor értékeit. A balatoni busaállomány egyedeire jellemző kondíciófaktor legalább átlagosnak, de inkább átlagon felülinek minősíthető. Ez különösen meglepő annak tükrében, hogy a busaállomány egyedei a gyakran felkeveredő Balatonból nagy mennyiségű (egy esetben a kiszűrt táplálék száraz tömegének 80%-át is meghaladó arányú) szervesanyagot fogyasztanak el (Vital et al., 2014; 4.1.3. fejezet). Nuevo és munkatársai (2004) azt találták, hogy a kondíciófaktor az évek előrehaladtával növekszik, a mi vizsgálataink viszont ezt a megállapítást nem támasztják alá (18. ábra). Ennek magyarázata az lehet, hogy a két vizsgálatban egymástól eltérő korösszetételű állományok szerepeltek; Nuevo és munkatársainak (2004) tanulmányában kimondottan fiatal (1-6 éves) egyedek szerepeltek, míg saját vizsgálatainkban idősebb, 9-16 éves egyedektől származó eredményeket vettünk figyelembe. Az általunk vizsgált idősebb egyedek közel jártak a természetes élettartamuk végéhez, ami egyes szerzők szerint megközelítőleg 20 év a fehér busa esetén (Berg, 1964). Ugyanakkor Williamson és Garvey (2005) irodalmi adatokra hivatkozva arról ír, hogy a busák eredeti élőhelyükön mindössze 8 évig élnek, tehát ennek alapján a balatoni busaállomány jelentős részét kitevő, 10 éves vagy ennél is öregebb példányok kimondottan idősnek számítanak. Nuevo és munkatársai (2004) azt is kimutatták, hogy a Mississippifolyó tavi körülményekkel jellemezhető visszaduzzasztott vízében (Pool 26) élő pettyes busák kondíciófaktora magasabb, mint a folyóvízben élő példányoké. Ez a megfigyelt jelenség részben magyarázhatja a jelentős különbséget a Mississippifolyó és a Balaton állományának értékei között (16. táblázat). Ezt a magyarázatot viszont árnyalja az a tény, hogy a legmagasabb átlagos kondíciófaktor értéket (2,29; min: 0,98, max 3,32) az Amu Darja folyó középső

és alsó szakaszán mérték (Abdullayev és Khakberdiyev, 1989), így valószínűleg alapvetően nem az élőhely típusa (állóvíz vagy folyóvíz), hanem az elérhető táplálékbázis mennyiségi és minőségi viszonyai határozzák meg az egyedek kondíciófaktorát. Ugyanakkor a balatoni állományt alkotó egyedekre jellemző kondíciófaktor értékek a Balaton alacsony trofitásának tükrében magasnak mondhatók, így valószínűsíthetően a környező víz trofitása mellett egyéb faktorok is közrejátszanak az egyedek kondíciófaktorának kialakításában. A hibridizáció jelentős befolyása a kondíciófaktorra nem valószínű, erre utal Issa és munkatársainak (1986) tanulmánya, melyben fehér×pettyes busa és reciprok hibridjeinek fiatal (83 napos) egyedeinek kondíciófaktor értéke a fehér busáéhoz hasonlított, és szignifikánsan eltért a pettyes busától, mely jellemzően magasabb volt.

Ahhoz, hogy a busák az oligo-mezotróf Balatonban fenntartsák az intenzív növekedésüket és a magas kondíciófaktorukat, jelentős mennyiségű planktonikus szervezetet kell elfogyasztaniuk, mely jelentős mértékű kompetíciót feltételez a busák és más planktonfogyasztók (például valamennyi őshonos halfajunk ivadéka) között.

16. táblázat: A balatoni busaállományt alkotó egyedek átlagos kondíciófaktora, és más víztestek populációinak hasonló adatai. *Csak egy adat közlésénél azt a maximumot mutató oszlopba helyeztem, maximumként való értelmezésük nem javasolt, valószínűleg csak egy hal adatai lehetnek, de a publikáció rövid angol változatából ez nem derül ki.

	minimum	maximum	átlag	megjegyzés
<i>H. molitrix</i> × <i>H. nobilis</i>				
Balaton (Magyarország)	1.15	2.31	1.55	
<i>H. molitrix</i>				
Amu Darja középső és alsó szakasza (Üzbegisztán és Türkmenisztán) ¹	0.98	3.32	2.29	
Balkhash - Ili medence (Kazahsztán) ²	1.66	1.96		68 – 83 cm, 6 – 12 kg
Tudakul' víztározó (Üzbegisztán) ³	1.39	1.6	1.51	2+
Tudakul' víztározó (Üzbegisztán) ³	1.38	1.58	1.48	3+
ÉK-Indiai tavak (India) ⁴	1.26	1.95	1.55	56 – 83cm
<i>H. nobilis</i>				
Chardara víztározó (Kazahsztán) ⁵	2.2	2.5		
Chardara víztározó (Kazahsztán) ⁵	1.8	2.1		
Volga medencéje (Oroszország) ⁵		2.82*		2+
Volga medencéje (Oroszország) ⁵		2.36*		6+
Mississippi (USA) ⁶	0.58	2.04	1.03	1 – 105 cm
Pakisztáni tavak (Pakisztán) ⁷			1.13	8,8 – 47,8 cm

¹Abdullayev és Khakberdiyev, 1989; ²Karpov et al. 1989, ³Nuriyev 1969, ⁴Alikunhi et al. 1962, ⁵Naseka and Bogutskaya 2011, ⁶Nuevo et al. 2004, ⁷Naeem and Salam 2010

5.3. Szaporodás

A GSI értékek alakulásának évszakos trendje arról árulkodik, hogy a nőtény busa egyedek kora tavasztól nyár közepéig növelik gonádjuk tömegét, majd a potenciális ívási időszak végével a GSI értékek csökkenése tapasztalható. A GSI csökkenésének általánosan két magyarázata lehet. Az egyik az ikrák nagy tömegű ürítése, amely nyilvánvalóan a petefészek tömegének jelentős, hirtelen csökkenését okozza. A másik magyarázat pedig, hogy a sikeres ívás elmaradásával a női ivarú egyedek megkezdik az ikrákba korábban beépített tápanyagok reszorpcióját, mely szintén a petefészek tömegének csökkenésében nyilvánul meg. Ez utóbbi folyamat azonban jóval lassabb és fokozatosabb GSI csökkenést okoz, mint az egyszeri és nagy tömegű ikraszórás. Hasonló jelenségről számoltak be Papoulias és munkatársai (2006) a Missouri folyóban, és DeGrandchamp és munkatársai (2007) az Illinois folyóban, ahol az adult nőivarú busákra magas GSI érték volt jellemző a nyár folyamán, majd az egyedek az ívási időszakot követően az ikrákba beépített tápanyagokat visszazívták.

A balatoni busa egyedek GSI értékének havi átlagait, és az éves trendeket figyelembe véve az tűnik valószínűnek, hogy a GSI értékek nyár és őszi közötti csökkenéséért elsősorban az ikrák felszívódása tehető felelőssé, mivel lassú, de fokozatos csökkenésnek lehetünk szemtanúi (19. ábra). Viszont a petefészkek aszinkronikus fejlődése arra utal, hogy a Balatonban élő busa egyedek nem szórják el nagy tömegben a testükben raktározott ikramennyiséget, így a GSI trendjének éves alakulása akár részleges ikraszórás utáni tápanyag visszazívás jeleit is mutathatja. Ezt támasztják alá a szövettani vizsgálatok eredményei is, ugyanis a potenciális ívási időszakot követő időszakból származó petefészek mintákban felszívódás alatt álló oocitákat azonosítottunk.

A vízhőmérséklet mellett más környezeti tényezők is fontosak lehetnek a busák ívásának és szaporodásának szabályozása tekintetében. Több szerző említi például, hogy a vízáramlás (0,3-3 m/s) és zavaros víz (10-15 cm átlátszóság) stimulálja a busák ívását és ezek a körülmények szolgáltatnak kedvező feltételeket a megtermékenyített ikrák kikeléséhez (Verigin et al., 1987; Jennings, 1988; Kolat et al., 2007; Deters et al., 2012). Ilyen

körülmények a legtöbb tó esetében nem jellemzőek, a Balaton viszont különleges ilyen szempontból, és itt esetenként kialakulhatnak a busák ivását stimuláló környezeti feltételek. A tó sekélysege és ehhez társuló nagy felülete miatt ugyanis a szélmozgások könnyen és gyakran átkeverik a teljes vízoszlopot, amely magas turbiditást és intenzív áramlásokat idézhet elő periodikusan (Györke, 1986). Ezeknek a környezeti feltételeknek a fennállása elősegítheti az ivási viselkedés megkezdését és az ikraszórást. Erre utaló nyomokat találtunk a 2011 májusában vett petefészkek mintákban, ahol is a vizsgált egyedek felénél posztovulációs sárgatesteket figyelhettünk meg a petefészkek hátulsó (ivarnyíláshoz közeli) szegmensében. Természetesen ez nem jelenti egyértelműen azt, hogy a női ivarú egyedek fele ikrát bocsátott ki, mert az alacsony mintaszám (n=4) nem elégséges ahhoz, hogy a vizsgálat reprezentatív legyen a teljes balatoni állományra. Ugyanakkor ez az eredmény mégis bizonyítja, hogy az ikraszórás bekövetkezhet egy tavi körülmények között élő állomány esetében is. Természetesen a Balaton bizonyos befolyóiban is előfordulhatnak olyan körülmények, melyek az ivási viselkedés megkezdéséhez megfelelőek lehetnek. Példaként említhető, hogy 2004-ben és 2010-ben a potenciális ivási időszakban a Pogányvölgyi-vízen lefolyó nagy mennyiségű víz hatására a busa egyedek nagy rajokban vonultak a folyó felső szakasza felé, feltehetően ivási céllal. Az MTA ÖK BLI munkatársai 2010-ben az említett befolyó felső szakaszán, a Balatontól 15 km-re lévő mintavételi ponton is találtak busákkal (Takács P., szóbeli közlés). Viszont az esetleges ikraszórás önmagában nem bizonyítéka a szaporodásnak, hiszen ahhoz az ikráknak meg kell termékenyülnie és ki is kell kelnie. Tátrai és munkatársai (2009) megállapították, hogy bár a Balatonban a női ivarú busa egyedek jelentős tömegű ikrát termelnek és raktároznak petefészükben, ugyanakkor a hímek több mint 80%-ának ivarszervei üresek vagy szemmel láthatóan csökevényesek voltak. Ez a hím egyedek szexuális inaktivitására utal, és csökkentti annak a valószínűségét, hogy az esetlegesen kilökődött ikrák megtermékenyülése sikeres lehet. Mindezidáig nem találtunk közvetlen bizonyítékot a busák ivására és sikeres szaporodására a Balatonban vagy annak vízgyűjtőjén, sem pedig a busaivadékok jelenlétére a tóban. Ennek ellenére nem zárható ki teljes bizonyossággal az időnkénti sikeres szaporodás sem, hiszen a busa fajok egyedei viszonylag könnyen és gyorsan képesek

alkalmazkodni különböző típusú élőhelyek körülményeihez (Kolar et al., 2007).

Csak kisszámú és kevésbé részletes leírás található a szakirodalomban azzal kapcsolatban, hogy a busák esetenként állóvízben is képesek lehetnek szaporodni. Ilyen például a fehér busa ívása a Gobindsagar víztározóban, Indiában (Sehgal, 1989; 1999), vagy a Tang (1960) által megfigyelt busa ívás Tajvan egyik víztározójában. A fentiek alapján feltételezhető, hogy a busák szaporodása – a korábban feltételezettekkel szemben – mégsem kizárólag csak folyóvízben történhet meg. Ezt támasztja alá Yi és munkatársainak (2006) vizsgálata is, melynek során megtermékenyített busa ikrák Petri-csészékben is kikeltek, melyekben naponta csak egyszer cseréltek vizet. Kolar és munkatársai (2007) arról számoltak be, hogy a terepi mintavétel közben begyűjtött pettyes busa ikrák sikeresen kikeltek légmentesen lezárt, vízzel és üledékkel töltött üvegben. George és munkatársai (2015) kísérletesen kimutatták, hogy az amur ikráinak üledékfelszínre való lesüllyedése és az ikrák üledékkel való részleges betemetődése estén is jelentős mennyiségben képesek kikelni. Így nem lehetetlen, hogy a megtermékenyített busa ikrák a Balatonban is sikeresen kelhetnek ki, hiszen a gyakran és alaposan átkeveredő víz elősegíti az üledék közeli vízrétegnek és magának az üledéknek az oxigénben dús vízzel való ellátását, amely kedvező környezetet biztosíthat az ikrák kikeléséhez.

Végül szükséges megemlíteni, hogy a balatoni busaállomány genetikai vizsgálatait végző kutatók 108 darab balatoni busa genetikai vizsgálata alapján arra a következtetésre jutottak, hogy az állományt alkotó egyedek valamennyi vizsgált lókuszon eltérnek a Hardy-Weinberg egyensúlytól. Ez arra utal, hogy a busaállomány a Balatonban nem alkot természetes szaporodási közösséget (Boros et al., 2015; Kovács et al., 2015). Azonban ez sem zárja ki teljesen az esetleges természetes szaporodás lehetőségét. A busaállomány utánpótlódásának fontosabb forrását valószínűsíthetően a befolyókon lévő halastavak jelentik az alkalmankénti esetleges sikeres szaporodás mellett. A Balatonhoz közeli halastavakban busákat már nem tartanak, így az utánpótlásuk forrása lecsökkent vagy megszűnt. Az ökológiai célú busahalászatot a teljes balatoni halászat betiltásával együtt megszüntették. Így nehéz megjósolni, hogy az állomány mérete az elkövetkező években milyen irányban fog változni. Ökológiai szempontból viszont fontos, hogy a teljes

Balaton vízgyűjtőjén betiltsák az idegenhonos fajok tartását és telepítését. Ezzel a busa és az egyéb invazív fajok további terjedésének és meghonosodásának lehetőségét csökkentenék a döntéshozók.

6. Új tudományos eredmények összefoglalása

- Megállapítottam, hogy a busák szűrőszervében összegyűlő kiszűrt anyag (szűrlet) vizsgálatával realisabb képet kaphatunk a táplálék valós összetételéről, mint az előbél tartalomból vett minták elemzésével.
- A szűrőszervek felépítése/szerkezete és a szűrletben található táplálékszervezetek méreteloszlása közötti kapcsolat elemzése alapján megállapítottuk, hogy a Balatonban élő, főként hibrid jellegekkel rendelkező, de változatos fenotípusú busák egyazon trofikus niche-t foglalják el, függetlenül a szűrőkészülékük felépítésétől. Ezáltal feltételezhetjük, hogy a tisztavérű busa fajok táplálékspektruma is nagyobb mértékben fedhet át, mint ahogy azt korábban vélték.
- A Balatonban élő busák jelentős szelektivitás nélkül (a fitoplankton tekintetében némi méretbeli szelektivitás tapasztalható) szűrik a tóvíz planktonikus szervezeteit, és egyéb lebegő anyagait. Ezáltal a gyakran felkeveredő, jelentős lebegő anyaggal rendelkező Balatonból nagy mennyiségű szerves anyagot fogyasztanak el.
- A táplálék jelentős szerves anyag tartalma és a tó alacsony trofitásának ellenére a busák növekedése és kondíciófaktora ideálisnak mondható. Ahhoz, hogy ezt fenntartsák, jelentős mennyiségű zooplanktont kell fogyasztaniuk, ez pedig az őshonos halfajainkkal fennálló táplálékbeli versengést feltételez.
- A busák szaporodása a Balatonban vagy annak vízgyűjtőjén nem zárható ki teljes bizonyossággal. Bár egyes egyedeknél részleges ikraszórára utaló poszovulációs sárgatesteket mutattunk ki, a szövettani vizsgálatok alapján az állományra a sikertelen szaporodás utáni ikrák tápanyagainak visszaszívása a jellemzőbb. A jelenlegi balatoni busaállományt alkotó egyedek döntő többsége a véleményünk szerint a Balaton vízgyűjtő területén található halastavakból származik.

7. Összefoglalás

A busa fajok napjaink egyik legfontosabb inváziós halfajaiként vannak számon tartva. A világszintű telepítésük és a terjedésük következtében az Antarktisz kivéve minden kontinensen stabil, önfenntartó állományokat hoztak létre. Számos vizsgálat alapján kijelenthető, hogy a busák jelentős ökológiai kockázatot hordoznak azokon az élőhelyeken, ahol nem tekinthetők az őshonos halfauna tagjainak.

Az 1972-es évben telepítették először a Balatonba a busa fajok egyedeit. A telepítéseket 1983-ig folytatták, majd beszüntették és betiltották. Az azóta eltelt több mint három évtized ellenére még mindig jelentős állományuk él a Balatonban, melyet – az egyik itt bemutatott tanulmányunk alapján (Boros et al., 2014) – a legutolsó hivatalos telepítés idejétől jelentősen fiatalabb egyedek alkotnak. Az utánpótlásuk forrásának két racionális magyarázata lehet. Az egyik – bár az általánosan elfogadott elmélettől eltérő – magyarázat szerint a busák képesek szaporodni a Balatonban vagy annak vízgyűjtőjén. A másik elmélet alapján a fajok utánpótlását a Balatonhoz kapcsolódó vízfolyásokon lévő halastavak szolgáltatják. A kérdés tisztázásának érdekében megvizsgáltuk a busák szaporodásával kapcsolatos érveket és ellenérveket. A gonadoszomatikus index (GSI) értékének évszakos trendje arról árulkodik, hogy a nőstény egyedek gonádjának tömege tavasztól nyár közepéig növekszik, majd ezután az átlagos értékek lecsökkennek a tavaszi érték közelébe. Ez a trend mindkét vizsgált évben megfigyelhető volt, mely jelezheti azt is, hogy a potenciális ívási időszakban részleges ikraszórás történik, viszont valószínűbbnek tűnik az, hogy azt követően a nőstény busa egyedek megkezdik visszaszívni a korábban feltöltött ikrákból a tápanyagokat. Ezt a feltételezést támasztják alá a szövettani eredmények is, ugyanis a potenciális ívási időszakot követően találtunk a petefészkekben felszívás alatt álló oocitákat. Azok a környezeti tényezők, melyek a busák esetében az ívási viselkedést kiváltják, nem jellemzőek tavakban, bár a Balaton ilyen szempontból egyedi tulajdonságokkal bírhat. A szél könnyedén átkeveri a teljes vízoszlopot, magas turbiditást és intenzív áramlásokat okozva a tóban.

Ezek a viszonyok ideális hőmérséklet mellett képesek lehetnek arra, hogy a nőstény busa egyedeket ikraszórára készítsék, ahogy azt 2011 májusában tapasztaltuk: két egyed gonádjának hátsó traktusában posztovulációs sárgatesteket azonosítottunk, mely jelzi, hogy a nőstény egyedek érett ikrákat bocsátottak ki. Így a GSI értékek csökkenéséért valószínűsíthetően az esetlegesen előforduló ikraszórási és az ikrák tápanyagainak visszaszívása együttesen tehető felelőssé. A tapasztalt részleges ikraürítés viszont nem jelent szükségszerűen szaporodást, hiszen az ikrák megtermékenyülése és azok kikelése is szükséges ehhez. Ezidáig nem találtunk direkt bizonyítékot a szaporodásra, sem a busa ivadékok jelenlétére a Balatonban. Ennek ellenére nem zárhatjuk ki teljesen az időnként előforduló sikeres természetes szaporodás lehetőségét. A balatoni busaállományon végzett genetikai vizsgálatok jelentős eltérést mutattak a Hardy-Weinberg egyensúlyban, ami azt jelzi, hogy a balatoni busák nem alkotnak természetes és egészséges szaporodási közösséget. Ez azt a feltételezést támasztja alá, hogy a jelenlegi állomány, vagy annak nagy része a Balatonnal közvetlen kapcsolatban lévő halastavakból származik.

A busák táplálkozásának vizsgálata meglehetősen „populáris” téma a velük kapcsolatos kutatások között, ennek ellenére a két faj táplálkozási szokásainak részleteiről csak limitált ismeretanyaggal rendelkezünk, a hibridek táplálkozása pedig kevésbé kutatott. Első vizsgálatunk (Vital et al. 2015) a busák szűrőkészülékén összegyűlő szűrlet és az előbél tartalom táplálkozás-vizsgálatokban lévő alkalmazhatóságának összehasonlítását tűzte ki célul. A korábbi táplálkozás-ökológiai vizsgálatok tanulmányai elsősorban az előbél tartalom mikroszkópos elemzésén alapultak. Erre az anyagra az emésztés kezdeti fizikai (garatfog) és kémiai (emésztőenzimek) folyamatai már kifejtették a hatásukat, így a táplálékban található ezekre érzékeny összetevők azonosítása nehezzé, esetleg lehetetlenné válhat. A feltételezésünket az eredmények alátámasztották: a közvetlenül a szűrőszerv vájatóból gyűjtött minták sokkal alkalmasabbak a táplálék-összetétel meghatározására, mint az előbél tartalom mintái. Ez köszönhető a minták nagyobb előfordulási gyakoriságának, a nagyobb számú azonosítható taxonnak (mind fito- és zooplankton esetén), és azok nagyobb egyedszámának a zooplankton csoportok tekintetében. Eredményeink azt mutatják, hogy a csak

előbél-tartalom mintákra alapozott táplálékösszetétel-vizsgálatok jelentősen alulbecsülhetik az emésztési folyamatokkal szemben kevésbé ellenálló planktonikus szervezetek egyedszámát és biomasszáját.

A következő táplálkozással kapcsolatos vizsgálatunk (Battonyai et al. 2015) célja az volt, hogy feltárjuk a kapcsolatot a szűrőszerv morfológiai felépítése és a táplálék méret-összetétele között a Balatonban élő hibrid busa egyedek tápláléka alapján. Nem sikerült szignifikáns kapcsolatot kimutatni a mért szűrőszerv paraméterek és a szűrlet táplálékának méret-összetétele között. Tehát eredményeink szerint a busák ugyanazt a méret-tartományú táplálékot fogyasztották a szűrőkészülék felépítésétől (közvetve a hibridizációtól) függetlenül. A különböző plankton méretcsoportok balatoni és táplálékbeli aránya között kimutatható kapcsolat azt feltételezi, hogy elsődlegesen az táplálék-bázis évszakos hozzáférhetősége határozza meg a táplálékösszetételt.

A szűrlet minták alapján elvégzett táplálék-összetétel azt mutatja, hogy a Balatonban élő busák jelentős szelektivitás nélkül szűrik ki a számukra elérhető táplálékszervezeteket. A táplálékban jelentős mennyiségben találtunk szerves anyagot is, melyet a felkeveredő Balatonból önkéntelenül fogyasztottak az egyedek, vagyis ezen az élőhelyen minőségbeli szelektivitás sem jellemző a busák táplálkozására. Az említett nagyarányú szerves anyag a táplálékban, és a Balaton alacsony trofitása miatt azt feltételeztük, hogy az busaállomány növekedése és kondíciófaktora mérsékelt. Ezzel ellentétben azt találtuk, hogy a busák növekedése ideálisnak mondható a Balatonban, kondíciófaktoruk pedig számos más élőhelyen előforduló busák hasonló értékeihez viszonyítva magas (Boros et al., 2014). Eredményeink alapján elmondható, hogy ahhoz, hogy a busák intenzív növekedésüket és jó kondíciójukat fenntartsák, jelentős mennyiségű zooplanktont kell elfogyasztaniuk, ami táplálékforrásért folytatott versengést feltételez más plankton-fogyasztókkal, így az összes halfajunk ivadékával is.

8. Summary

Bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) and silver carp (*H. molitrix*) (collectively referred as bigheaded carps) are filter-feeding cyprinid fishes, endemic to the large rivers of eastern Asia. Their worldwide stocking have started in the 1950s, and nowadays these fishes have established populations in almost all continents, including Europe. Several studies aimed at assessing the ecological role of bigheaded carps in habitats out of their native range. Most of these studies concluded that they may constitute a considerable ecological risk in ecosystems where they are not native. Because bigheaded carps consume mainly planktonic organisms, and zooplankton is often a dominant component in their diet, these fish may compete for food resources with other planktivores, including the fingerlings of all native fish species. In addition to the problems arising from the diet overlap, due to their zooplankton consumption, bigheaded carps can increase the risk of eutrophication and cause the deterioration of water quality, thus their presence in natural waters out of their native habitats is undesirable.

Silver carp and bighead carp first arrived to Hungary in 1963. After their stock was successfully established in hatcheries and fishponds, they were introduced to Lake Balaton in 1972. The aim of bigheaded carp stocking to Lake Balaton was to increase fishery yields and improve the water quality at the same time, because it was hypothesised that these filter-feeding fishes would remove significant amounts of algae from the eutrophic lake. Even though the original intent of fishery managers was to stock silver carp to Lake Balaton (because this species consumes phytoplankton more typically than bighead carp), the available reports suggest that mainly hybrid (silver carp × bighead carp) individuals were used during the stockings in the 1970s and 1980s. In contrast to several expectations, bigheaded carp stocking to Lake Balaton did not result in any improvement in the water quality, thus the stocking was stopped and banned in 1983. However, the biomass of bigheaded carps is still high in the lake (constituting about one-third of the total fish biomass), and their stock-size has not changed considerably during the past

decades, despite the continuous bigheaded carp removal from Lake Balaton. In one of our previous studies (Boros et al., 2014), we found that the present bigheaded stock in Lake Balaton cannot have originated from the last official stocking or earlier, as the oldest fish caught in the lake over the past few years was only 16 year-old, and typically 9-14 year-old bigheaded carps dominated the fisheries catches. In addition, the average age of fish captured by size-selective gillnets have not changed considerably during the past 10 – 15 years, and fishery yields remained relatively high and constant, implying that there must be a steady source of recruitment that is independent of the stockings in the 1970s and 1980s. Because the fishery activity is halted (paused) in Lake Balaton since 2013, we can deduce that the stock size of bigheaded carps will increase in the forthcoming years, if the recruitment will be as constant as during the past decades.

There are two reasonable explanations for the source of recruitment. First, it can be assumed that bigheaded carps are able to spawn and reproduce under lacustrine conditions, but this assumption is in conflict with a generally accepted notion, stating that only fast-flowing and turbid rivers provide favourable conditions for the successful reproduction of these species. The second and more feasible explanation is that schools of bigheaded carps escape occasionally from the surrounding fishponds and get into Lake Balaton through the connected watercourses, constituting a periodic but steady source of recruitment.

In the followings, I contrast the pros and cons of natural bigheaded carp reproduction in Lake Balaton that lacks tributaries providing ideal conditions for the spawning of bigheaded carps. Results of histological examinations, measurements on the gonads of female fish and genetic analyses of the stock in Lake Balaton were considered, in order to define the source of bigheaded carp recruitment which maintained the stock's biomass at a relatively constant level throughout the past decades. The within-year trends of GSI changes show that female bigheaded carps increased their ovary masses gradually from spring until mid-summer, after which decline in GSI values were observed in both years. This trend could indicate the release of eggs during the potential spawning period that normally occurs between spring and summer in other

ecosystems. Rather, it seems to be more plausible that by the end of potential spawning season female bigheaded carps resorb the nutrients allocated to their eggs, resulting in decreasing GSIs. This assumption is supported by the results of histological analyses too, as we found atretic oocytes in the ovaries after the potential spawning season. The conditions necessary for stimulating bigheaded carp spawning are not typical for most of the lakes, but Lake Balaton can be unique in this sense, because wind actions can easily mix up the entire water column, causing high turbidity and intensive currents periodically in Lake Balaton. These conditions, accompanied by ideal water temperature may stimulate egg release, as it was observed in May 2011; we found postovulatory follicles in the posterior ovary segments of two individuals, revealing that some matured eggs were released by females. In addition, the evidence of sporadic egg release does not necessarily imply the existence of reproduction, since the complete spawning requires that released eggs must be fertilized and then have to hatch successfully. To date, we have not found any direct evidence for mating and for the presence of bigheaded carp fingerlings in Lake Balaton. However, we cannot rule out completely the chance of occasional success of natural reproduction. The genetic analyses showed remarkable deviation from Hardy-Weinberg equilibrium within the stock, suggesting that bigheaded carps do not constitute a natural reproductive community in Lake Balaton. These finding support the assumption that the recruitment arrives directly from the nearby fishery ponds through the connected watercourses. In conclusion, it seems to be more plausible that the recruitment of bigheaded carps, or leastwise the vast majority of it, arrives from external sources to Lake Balaton.

Studying the feeding habits of bigheaded carps is among the most ‘popular’ topics in this field of research, but still we have limited knowledge on the details of the differences between the two species’ feeding habits, and our information is particularly limited on hybrids. Most studies refer to bighead carp as a primarily zooplankton-consumer species, while silver carp is considered to be mainly phytoplankton-feeder. However, some studies pointed out that a certain degree of overlap exists between the food-spectrum of these two species, and this overlap can be greater than previously thought.

One of our studies (Vítal et al., 2015) aimed at assessing the applicability of gill raker filtrates and foregut contents in the diet assessment of bigheaded carps. The justification of our study was that the vast majority of previous studies on the feeding ecology of bigheaded carps were based on analyses obtained from the microscopic analyses of foregut-content samples. However, we cast doubt on the reliability of these results, because the digestion of food starts immediately after ingestion (both in a physical and chemical way), making it difficult or even impossible to identify the more fragile diet components. We found that samples collected directly from the inner grooves of gill rakers are more feasible than foregut contents for determining the food composition, due to higher amounts of sample, significantly higher numbers of identifiable taxa (including both phytoplankton and zooplankton), and considerably higher numbers of intact planktonic individuals. The present findings indicate that diet composition analyses based on foregut samples alone are likely to underestimate the number of individuals and the biomass of planktonic species which are less resistant to digestive processes.

In another study (Battonyai et al., 2015), our aim was to explore the relationship between gill raker morphology and size-distribution of planktonic organisms in the food of hybrid bigheaded carps in Lake Balaton. We failed to find any significant relationship between gill raker parameters and plankton composition in the filtered material. Bigheaded carps with various types of gill rakers consumed food within the same size-spectrum, independently of the rate of hybridization. However, the linkage between the proportion of different planktonic size classes in the water and in the diet of fish was detectable in case of both phytoplankton and zooplankton consumption, suggesting that the seasonally variable availability of different food items was an important factor in determining the food composition of bigheaded carps. The diet assessment of bigheaded carps based on filtrate which showed, that available food items were filtered without significant selectivity by bigheaded carps in Lake Balaton. Moreover, significant quantity inorganic matter was found in the food. Bigheaded carps can filter it from the mixed lakewater, thus qualitative selectivity does not exist also.

The previously mentioned inorganic matter in the food and the low productivity of the Lake Balaton can assume/indicate, that the growth and the condition are not distinguished in bigheaded carp living in Lake Balaton. However, the growth of the bigheaded carps is ideal in Lake Balaton and their condition is high. Our findings suggest, that bigheaded carps maintain their intense growth and distinguished condition in Lake Balaton, they must consume significant quantity of zooplankton, which lead food competition with fry of all native fish species.

9. Köszönetnyilvánítás

Legelőször témavezetőimnek, Boros Gergelynek és Nagy Sándor Alexnek szeretnék köszönetet mondani. Hálás vagyok a munka során nyújtott sok segítségért.

A pályázatban számos kutatóval dolgoztam közösen, akiknek köszönettel tartozom: Mozsár Attila, Specziár András, Józsa Vilmos, Takács Péter, Borics Gábor, Görgényi Judit, G.-Tóth László, Kovács Balázs, Lehoczky István, Horváth Hajnalka, Stephanie Palmer, Pjotr Hliwa, Duane C. Chapman és Présing Mátyás, aki sajnos már nem lehet közöttünk.

Az asszisztencia segítése nélkülözhetetlen volt a vizsgálatok során, így szeretném külön köszönetemet kifejezni Starkné Mecsnóbel Ildikónak, Poller Zoltánnak, Dobos Gézának, Németh Balázsnak, Bátor Viktóriának és Kiss Rózsának.

A disszertációhoz tartozó publikációk létrejöttét, és a vizsgálatok anyagi finanszírozását az OTKA K83893 számú pályázata tette lehetővé. A vizsgált busákat a Balatoni Halgazdálkodási Nonprofit Zrt. bocsátotta rendelkezésünkre.

10. Felhasznált irodalmak jegyzéke

- Abdullayev, M.A., Khakberdiyev, B. (1989): Problems of biology and ecology of Grass Carp and Silver Carp from collecting-drainage waters of middle and lower reaches of Syr Darya. In: Nekonovskaya I.T. (szerk.) Phytophagous fish in waterbodies of different types. Collected Scientific Articles of State Research Institute of Lake and River Fisheries. No. 301. p. 113-129. (Orosz nyelven; hivatkozva: Naseka and Bogutskaya, 2011)
- Abdusamadov, A.S. (1987): Biology of white amur (*Ctenopharyngodon idella*), silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), and bighead (*Aristichthys nobilis*), acclimatized in the Terek Region of the Caspian Basin. Journal of Ichthyology 26(4): 41-49.
- Alikunhi, K.H., Sukumaran, K.K., Parameswaran, S. (1962): Induced spawning of the Chinese grass carp, *Ctenopharyngodon idellus* (C. & V.) and the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (C. & V.) in ponds at Cuttack, India. Tech. Pap. IPFC, 16:22 p.
- Amundsen, P.A., Gabler, H.M., Staldvik, F.J. (1996): A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data – modification of the Costello (1990) method. Journal of Fish Biology, 48: 607-614.
- Antalfi, A., Tölg, I. (1972): Növényevő halak. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 202 pp.
- Balogh, Cs., G-Tóth, L. (2013): Társadalmi konfliktusokat generáló ökológiai történések a Balaton életében az utóbbi néhány évtizedben: Gerinctelen állatok inváziói. Acta Scientiarum Socialium, 39: 67-74.
- Bakos, J. (1973): A ponty és a növényevő halak keresztezése. Halászat, 66(4): 120-121.

- Bakos, J., Krasznai, Z., Márián, T. (1976): A pontyfélék családjába tartozó jelentősebb tógazdasági haszonhalak keresztezése és fajhibridjeinek vizsgálata. Halászat, 69: Tudományos melléklet, 17-19.
- Bakos, J., Krasznai, Z., Márián, T. (1978): Cross-breeding experiments with carp, tench and Asian phytophagous cyprinids. Aquacultura Hungarica, 1: 51-57.
- Bardach, J.E., Ryther, J.H., McLarney, W.O. (1972): Aquaculture—the farming and husbandry of freshwater and marine organisms. Wiley-Interscience, New York, 868 pp.
- Barthelmes, D., Brämick, U. (2003): Variability of a cyprinid lake ecosystem with special emphasis on the native fish fauna under intensive fisheries management including common carp (*Cyprinus carpio*) and silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*). Limnologica, 33: 10-28.
- Battonyai, I., Specziár, A., Vitál, Z., Mozsár, A., Görgényi, J., Borics, G., G.-Tóth, L., Boros, G. (2015): Relationship between gill raker morphology and feeding habits of hybrid bigheaded carps (*Hypophthalmichthys* spp.). Knowledge and Management in Aquatic Ecosystems, 416: Paper 36.
- Berg, L.S. (1964): Freshwater fishes in the U.S.S.R. and neighbouring countries, Vol. 2 (4th ed.): IPST Catalog no. 742, 496 pp.
- von Bertalanffy, L. (1957): Quantitative laws in metabolism and growth. The Quarterly Review of Biology, 32: 217-231.
- Bitterlich, G. (1985): The nutrition of stomachless phytoplanktivorous fish in comparison with tilapia. Hydrobiologia, 121: 173-179.
- Bolger, T., Connolly, P.L. (1989): The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. Journal of Fish Biology, 34: 171-182.
- Borics, G., Grigorszky, I., Szabó, S., Padisák, J. (2000): Phytoplankton associations under changing pattern of bottom-up vs. top-down control in a small hypertrophic fishpond in East Hungary. Hydrobiologia, 424: 79- 90.

- Boros, G., Mozsár, A., Petes, K., Mátyás, K., Józsa, V., Tátrai, I. (2012): A busa élőhelye, táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny*, 92(5-6): 12-14.
- Boros, G., Mozsár, A., Vitál, Z., Nagy, S.A., Specziár, A. (2014): Growth and condition factor of hybrid (Bighead *Hypophthalmichthys nobilis* Richardson, 1845 × silver carp *H. molitrix* Valenciennes, 1844) Asian carps in the shallow, oligo-mesotrophic Lake Balaton. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(3): 546-548.
- Boros, G., Vitál, Z., Mozsár, A., Borics, G., Görgényi, J., Józsa, V., G.-Tóth, L., Lehoczky, I., Kovács, B., Vasas, G., Présing, M., Horváth, H., Specziár, A. (2015): Ecological impacts of filter-feeding Asian carps (*Hypophthalmichthys* spp.) in Lake Balaton, Hungary. In: XV European Congress of Ichthyology: Frontiers in Marine Science, Conference Abstract. Porto, Portugália, 2015.09.07 - 2015.09.11. 10.3389/conf.FMARS.2015.03.00019
- Boruckiy, Y.V. 1973. The food of the bighead carp and the silver carp in the natural waters and ponds of the USSR. In: The trophology of aquatic animals. Nauka Press, Moscow. (Orosz nyelven; hivatkozva: Kolar et al., 2007)
- Britton, J.R., Davies, G.D. (2007): First U.K. recording in the wild of the bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis*. *Journal of Fish Biology*, 70: 1280-1282.
- Brummett, R.E., Smithermann, R.O., Dunham, R.A. (1988): Isozyme expression in bighead carp, silver carp and their reciprocal hybrids. *Aquaculture*, 70: 21-28.
- Burke, J.S., Bayne, D.R., Rea, H. (1986): Impact of silver and bighead carps on plankton communities of channel catfish ponds. *Aquaculture*, 55: 59-68.
- Calkins, H.A., Tripp, S.J., Garvey, J.E. (2012): Linking silver carp habitat selection to flow and phytoplankton in the Mississippi River. *Biological Invasions*, 14: 949-958.

- Chen, G., Wu, Z., Gu, B., Liu, D., Li, X., Wang, Y. (2011): Isotopic niche overlap of two planktivorous fish in southern China. *Limnology* 12: 151-155.
- Chick, J.H., Pegg, M.A. (2001): Invasive carp in the Mississippi River Basin. *Science* 292: 2250-2251.
- Clarke, A. (1993): Seasonal acclimatization and latitudinal compensation in metabolism: do they exist? – *Functional Ecology* 7: 139-149.
- Cooke, S.L., Hill, W.R., Meyer K.P. (2009): Feeding at different plankton densities alters invasive bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) growth and zooplankton species composition. *Hydrobiologia*, 625: 185-193.
- Crecco, V.A., Blake M.M. (1983): Feeding ecology of coexisting larvae of American shad and blueback herring in the Connecticut River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 112: 498-507.
- Cremer, M.C., Smitherman, R.O. (1980): Food habits and growth of silver and bighead carp in cages and ponds. *Aquaculture*, 20: 57-64.
- Datta, S., Jana, B.B. (1998): Control of bloom in a tropical lake: grazing efficiency of some herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, 53: 12-24.
- DeGrandchamp, K.L., Garvey, J.E., Csoboth, L.A. (2007): Linking reproduction of adult Asian carps to their larvae in a large river. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136: 1327-1334.
- Deters, J. E., Chapman, D.C., McElroy, B. (2012): Locating and timing of Asian carp spawning in the Lower Missouri River. *Environmental Biology of Fishes*, 96(5): 617-629.
- Domaizon, I., Dévaux, J. (1999): Impact of moderate silver carp biomass gradient on zooplankton communities in a eutrophic reservoir. Consequences for the use of silver carp in biomanipulation. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris, Life Sciences*, 322: 621-628.
- Dong, S., Li, D., Bing, X., Shi, Q., Wang, F. (1992): Suction volume and filtering efficiency of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) and

- bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis* Rich.). *Journal of Fish Biology*, 41: 833-840.
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P. (2012): Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in human-modified landscape. *Freshwater Biology*, 57: 1914-1928.
- Fukushima, M., Takamura, N., Sun, L., Nakagawa, M., Matsushige, K., Xie, P. (1999): Changes in the plankton community following introduction of filter-feeding planktivorous fish. *Freshwater Biology*, 42: 719-735.
- G.-Tóth, L. (2010): Tudomány - áltudomány - tudományos tévedés? 6. rész: Busabomba a Balatonban. http://www.blki.hu/TAMOP/doc/Altudomany_2010_08.pdf
- George, A.E., Chapman, D.C., Deters, J.E., Erwin, S.O., Hayer C-A. (2015): Effect of sediment burial on grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844), eggs. *Journal of Applied Ichthyology*. DOI: 10.1111/jai.12918
- Gerking, S.D. (1994): Feeding ecology of fish. Academic Press, London, 416 pp.
- Gönczy, J. (1998): A Balaton busaállománya és annak halászata. *Halászat*, 91(3): 111
- Gönczy, J. (2012): A balatoni busatelepítések hatása és következményei. *Halászatfejlesztés*, 35: 1-6.
- Görgényi, J., Boros, G., Vitál, Z., Mozsár, A., Várbíró, G., Vasas, G., Borics, G. (2015): The role of filter feeding Asian carps in algal dispersion. *Hydrobiologia*, doi:10.1007/s10750-015-2285-2
- Gu, B., Schell, D.M., Huang, X., Yie, L. (1996): Stable carbon and nitrogen isotope evidence for dietary overlap between two planktivorous fish in aquaculture ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53:2814-2818

- Györke, O. (1986): A Balaton áramlási viszonyai. A Magyar Hidrológiai Társaság VI. Országos Vándorgyűlése I. szekció, A tavak élete és vízgazdálkodása (Hévíz, 1986. június 17-19.)
- Hammer, O., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. (2001): PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4: 9 pp.
- Hampl, A., Jirásek, J., Sirotek, D. (1983): Growth morphology of the filtering apparatus of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) - II. microscopic anatomy. *Aquaculture*, 31: 153-158.
- Hansen, A., Ghosal, R., Caprio, J., Claus, A., Sorensen, P. W. (2014): Anatomical and physiological studies of bigheaded carps demonstrate that the epibranchial organ functions as a pharyngeal taste organ. *Journal of Experimental Biology*, 217: 3945-3954.
- Harka, Á., Sallai Z. (2004): Magyarország halfaunája. Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas, 269 pp.
- Henderson, S. (1977): An evolution of filter feeding fishes for water quality improvement. Little Rock, Arkansas, Arkansas Game and Fish Commission, 17 p.
- Herodek, S. (1983): A Balaton rohamos eutrofizálódása és a védekezés lehetőségei. *Magyar Tudomány*, 28:506-517.
- Herodek, S., Lackó, L., Virág, Á. (1988): (Mislej, K., szerk.) Lake Balaton: Research and management. Budapest, 110 pp.
- Herodek, S., Vörös, L., Tóth, F. (1982): A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása III. Balatonszemese-medence 1976-77. Siófoki medence 1977. *Hidrológiai Közlöny*, 62:220-229.
- Herodek, S., Tátrai, I., Oláh, J., Vörös, L. (1989): Feeding experiments with silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) fry. *Aquaculture*, 83(3-4): 331-344.

- Issa, M.A., Horváth, L., Kosba, M.A., Sharrabi, M. (1986): A note on the survival, growth, feed, conversion and some morphological characters of the reciprocal hybrids of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.) and bighead carp (*Aristichthys nobilis* Rich.) raised in polyculture. *Aquacultura Hungarica*, V: 7-14.
- 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.
- Janković, D. (1992): Natural reproduction of herbivorous fish *Ctenopharyngodon idella* and *Hypophthalmichthys molitrix* in the Djerdap accumulation. *Acta Biologica Jugoslavica - Ichthyologia Belgrade*, 24: 57-59.
- Januszko, M. (1978): The influence of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)) on eutrophication of the environment of carp ponds. Part III. Phytoplankton. *Roczniki Nauk Rolniczych (Seria H)*, 99: 55-79.
- Jennings, D.P. (1988): Bighead carp (*Hypophthalmichthys nobilis*): A biological synopsis. U.S. Fish and Wildlife Service. Biological Report 88, 1-40.
- Jirásek, J., Hampl, A., Sirotek, D. (1981): Growth morphology of the filtering apparatus silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) – I. Gross anatomy state. *Aquaculture*, 26: 41–48.
- Karpov V.E. Bayekeshev A.Sh., Glukhovtsev I.V., Shapovalov M.V., Pichkily L.O. (1989): Characteristics of self-sustained stocks of Grass Carp and Silver Carp in the Balkhash-Ili basin. In: Negonovskaya I.T. (Ed.). *Phytophagous fish in waterbodies of different types. Collected Scientific Articles of State Research Institute of Lake and River Fisheries*. No. 301: 86-112. (Orosz nyelven; hivatkozva: Naseka és Bogutskaya, 2011)
- Kolar, C. S., Chapman, D. C., Courtenay, W. R. Jr., Housel, C. M., Williams, J. D., Jennings, D. P. (2007): Bigheaded carps – a biological synopsis and environmental risk assessment. Bethesda. 204. pp.

- Konradt, A.G. (1965): Methods of breeding the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* and the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*. FAO Fisheries Report, IV/E-9: 195-204.
- Kovács Balázs, Boros Gergely, Specziár András, Mozsár Attila, Vitál Zoltán, Urbányi Béla, Lehoczky István: Előzetes eredmények a balatoni busaállomány genetikai változatosságáról. XXXIX. Halászati tudományos Tanácskozás. Konferencia helye, ideje: Szarvas, 2015 május 20-21.
- Kucklantz, V. (1985): Restoration of a small lake by combined mechanical and biological methods. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 22: 2314-2317.
- Kuronuma, K. (1968): New systems and new fishes for culture in the Far East. FAO Fisheries Report 5:123.
- Li, S., Mathias, J. (szerk.) (1994): Freshwater fish culture in China: principles and practice. Elsevier, Amsterdam. (Hivatkozva: Kolar et al., 2007)
- Li, M., Gao, X., Yang, S., Duan, Z., Cao, W., Liu, H. (2013a): Effects of Environmental Factors on Natural Reproduction of the Four Major Chinese Carps in the Yangtze River, China. Zoological Science, 30(4): 296-303.
- Li, K., Xu, Z., Liu, Z., Gu, B. (2013 b): Stable isotope enrichment, dietary sources and trophic overlap between silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead carp (*Aristichthys nobilis*) Aquaculture, 402: 8-12.
- Lieberman, D. M. (1996): Use of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and bighead carp (*Aristichthys nobilis*) for algae control in a small pond: Changes in water quality. Journal of Freshwater Ecology. 11: 391-397.
- Lin, Q., Jiang, X., Han, B.P., Jeppesen, E. (2014): Does stocking of filter-feeding fish for production have a cascading effect on zooplankton and ecological state? A study of fourteen (sub)tropical Chinese reservoirs with contrasting nutrient concentrations. Hydrobiologia, 736: 115-125.
- Lu, M., Xie, P., Tang, H., Shao, Z., Xie, L. (2002): Experimental study of trophic cascade effect of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) in a subtropical lake, Lake Donghu: On plankton community and underlying

- mechanisms of changes of crustacean community. *Hydrobiologia*, 487: 19-31.
- Márián, T., Krasznai, Z. (1978): Kariological investigations on *Ctenopharyngodon idella* and *Hypophthalmichthys nobilis* and their cross-breeding. *Aquacultura Hungarica*, 1: 44-50.
- Márián, T., Krasznai, Z., Oláh, J. (1986): Characteristic karyological, biochemical and morphological markers of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.), bighead carp (*Aristichthys nobilis* Rich.) and their hybrids. *Aquacultura Hungarica*, 5: 15-30.
- Mátyás, K., Oldal, I., Korponai, J., Tátrai, I., Paulovits, G. (2003). Indirect effect of different fish communities on nutrient and Chlorophyll relationship in shallow hypertrophic water quality reservoir. *Hydrobiologia*, 504: 231-239.
- Naeem, M., Salam, A. (2010): Proximate composition of fresh water bighead carp, *Aristichthys nobilis*, in relation to body size and condition factor from Islamabad, Pakistan. *African Journal of Biotechnology*, 9(50): 8687-8692.
- Naseka, A., Bogutskaya, N. (2011): Annotated Bibliography of Bighead (*Hypophthalmichthys nobilis*) and Silver (*Hypophthalmichthys molitrix*) carps from Russian-Language literature. *Canadian Manuscript Reports of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2964: 79 pp.
- Nash R.D.M., Valencia A.H., Geffen, A.J. (2006): The origin of Fulton's Condition Factor – Setting the record straight. *Fisheries*, 31: 236-238.
- Nico, L.G., Williams, J.D., Jelks, H.L. (2005): Black carp: biological synopsis and risk assessment of an introduced fish. *American Fisheries Society Special Publication 31*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 345 pp.
- Nikolskii, G.V. (1961): *Special ichthyology*. Today and Tomorrow's Printers and Publishers, New Delhi, 538 pp.

- Nuevo, M.; Sheehan, R.J.; Wills, P.S. (2004): Age and growth of the bighead carp *Hypophthalmichthys nobilis* (RICHARDSON 1845) in the middle Mississippi River. *Archive für Hydrobiologie*, 160: 215-230.
- Nuriyev, Kh. (1969): On the biology of Grass Carp and Silver Carp in the Tudakul' Reservoir. *Uzbek Biological Journal*, 6: 37-39. (Orosz nyelven; hivatkozva: Naseka and Bogutskaya, 2011)
- Omarov, M. O. (1970): The daily food consumption of the silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.). *Journal of Ichthyology*, 10: 425-426.
- Papoulias, D.M., Chapman, D., Tillitt, D.E. (2006): Reproductive condition and occurrence of intersex in bighead carp and silver carp in the Missouri River. *Hydrobiologia*, 571: 355-360.
- Pintér, K. (2002): Magyarország halai. Akadémiai kiadó, Budapest, 222 pp.
- Radke, R., Kahl, U. (2002): Effects of a filter-feeding fish [silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)] on phyto and zooplankton in a mesotrophic reservoir: results from an enclosure experiment. *Freshwater Biology*, 47: 2337-2344.
- Rahmatullah, S.M., Beveridge, M.C.M. (1993): Ingestion of bacteria in suspension Indian major carps (*Catla catla*, *Labeo rohita*) and Chinese carps (*Hypophthalmichthys molitrix*, *Aristichthys nobilis*). *Hydrobiologia*, 264: 79-84.
- Ruttikay, A., Moravcsik, K. (1979): A polikultura és a zooplankton. *Halászat, Tudományos Melléklet* 18-21.
- Pfleiger, W.L. (1997): The fishes of Missouri. Second edition. Missouri Department of Conservation, Jefferson City, Missouri, 372 pp.
- Sakun, O.F., Butskaya, N.A. (1963): Opređenje stadij zrelosti i izučenie polovykh tsiklov ryb (Determination of Maturity Stages and Study of Sexual Cycles of Fish), Moscow: VNIRO.
- Sály, P., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P., Erős, T. (2011): The relative influence of spatial context and catchment- and site-scale environmental factors on

- stream fish assemblages in human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish*, 20: 251–262.
- Sampson, S.J., Chick, J.H., Pegg, M.A. (2009): Diet overlap among two Asian carp and three native fishes in backwater lakes on the Illinois and Mississippi rivers. *Biological Invasions* 11: 483-496.
- Schrank, S.J., Guy, C.S. (2002): Age, growth, and gonadal characteristics of adult bighead carp, *Hypophthalmichthys nobilis*, in the lower Missouri River. *Environmental Biology of Fishes*, 64: 443-450.
- Schroeder, G.L. (1978): Autotrophic and heterotrophic production of microorganisms in intensively-manured fish ponds, and related fish yields. *Aquaculture*, 14: 303-325.
- Sehgal, K.L. (1989): Present status of exotic coldwater fish species in India. In *Exotic aquatic species in India*. In: Mohan, J.M. (szerk.): Special Publication 1: 41–47. Indian Branch, Asian Fisheries Society.
- Sehgal, K.L. (1999): Coldwater fish and fisheries in the Indian Himalayas: rivers and streams. In *Fish and fisheries at higher altitudes: Asia*. In: Petr, T. (szerk.): Food and Agriculture Organization of the United Nations, Technical Paper 385, Rome. p. 41-63.
- Shapiro J. (1985): Food and intestinal contents of the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* (Val.) in Lake Kinneret between 1982-1984. *Israeli Journal of Aquaculture – Bamidgeh*, 37: 3-18.
- Slynko, Y. V., Dgebuadze, Y. Y., Novitskiy, R. A., Kchristov, O. A. (2011): Invasions of Alien Fishes in the Basins of the Largest Rivers of the Ponto-Caspian Basin: Composition, Vectors, Invasion Routes, and Rates. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2(1): 49-59.
- Smith, D.W. (1989) Biological control of excessive phytoplankton growth and the enhancement of aquacultural production. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42: 1940-1945.
- Somlyódy, L., Herodek, S. (1997): A Balaton tápanyagterhelése és eutrofizálódása. In: Salánki, J., Nemcsók, J. (szerk.): A Balaton kutatás

- eredményei: 1981-1996, Veszprém: MTA VEAB; Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, 1997. pp. 37-65.
- Spataru, P. (1977): Gut contents of silver carp–*Hypophthalmichthys molitrix* (Val.)–and some trophic relations to other fish species in a polyculture system. *Aquaculture*, 11: 137-146.
- Spataru, P, Wohlfarth, G.W., Hulata G. (1983): Studies on the natural food of different fish species in intensively manured polyculture ponds. *Aquaculture*, 35: 283-298.
- Spataru, P., Gophen, M. (1985): Feeding behaviour of silver carp *Hypophthalmichthys molitrix* Val. and its impact on the food web in Lake Kinneret, Israel. *Hydrobiologia*, 120: 53-61.
- Specziár, A. (2010): A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. *Acta Biologica Debrecina-Supplementum Oecologica Hungarica*; 23.
- Starling F., Beveridge M., Lazzaro X., Baird D. (1998): Silver carp biomass effects on the plankton community in Paranoa reservoir (Brazil) and an assessment of its potential for improving water quality in lacustrine environments. *International Review of Hydrobiology*, 83: 499-507.
- Stone, N., Engle, C., Heikes, D., Freeman, D. (2000): Bighead carp. Stoneville: Southern Regional Aquaculture Center Publication No. 438.
- Sutela, T., Huusko, A. (2000): Varying resistance of zooplankton prey to digestion: Implications for quantifying larval fish diets. *Transactions of the American Fisheries Society*. 129: 545-551.
- Tahy, B. (1984): Tapasztalatcsere a természetes vizekből történő busa-visszafogásról. *Halászat*, 77(4): 107.
- Takács, P., Specziár A., Erős, T., Sály, P., Bíró, P. (2011): A balatoni vízgyűjtő halállományainak összetétele. *Ecology of Lake Balaton / A Balaton Ökológiája*, 1: 1-21.

- Takács, P., Turcsányi, B., Bíró, P. (2013): Társadalmi konfliktusokat generáló ökológiai történések a Balaton életében az utóbbi néhány évtizedben: A halfogás csökkenése. *Acta Scientiarum Socialium*, 39: 57-66.
- Tang, Y.A. (1960): Reproduction of the Chinese Carps, *Ctenopharyngodon idellus* and *Hypophthalmichthys molitrix* in a Reservoir in Taiwan. *Japanese Journal of Ichthyology* 8: 1-2.
- Tátrai, I., Paulovits, G., Szabó, I. (2001): Betelepített halfajok állománya a Balatonban. In: Mahunka Sándor, Banczerowski Januszné (szerk.) *A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei*. 229 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 149-157.
- Tátrai, I., Paulovits, G., Józsa, V., Szabó, I. (2003): Betelepített halfajok állománya a Balatonban. In: Mahunka Sándor, Banczerowski Januszné *A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei*. 269 p. 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 Sándor, Banczerowski Januszné (szerk.) *A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei*. 141 p. 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. (eds) *A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei*. 123 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 93-101.
- Tátrai, I., Józsa, V., György, Á.I., Havasi, M., Szabó, I. (2006): A busa biológia szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban In: Mahunka S, Banczerowski J (szerk.) *A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei*. 115 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 73-83.
- Tátrai, I., Józsa, V., György, Á.I., Boros, G., Héri, J. (2007): A busa biológia szerepének és hatásának vizsgálata a Balatonban In: Mahunka S, Banczerowski J (szerk.) *A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei*. 142 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 75-89.

- Tátrai, I., Istvánovics, V., G.-Tóth, L., Kóbor, I. (2008): Management measures and long-term water quality changes in Lake Balaton (Hungary). *Fundamental and Applied Limnology, Archiv für Hydrobiologie*, 172: 1–11.
- Tátrai, I., Józsa, V., Boros, G., György, Á.I., Héri, J.A. (2009a): Balatonba telepített halfajok biológiai szerepe és hatása In: Bíró P, Banczerowsky J (szerk.) *A Balaton kutatásának 2008. évi eredményei*. 100 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, 2009. pp. 63-72.
- Tátrai, I., Paulovits, G., Józsa, V., Boros, G., György, Á.I., Héri, J. (2009b): Halállományok eloszlása és a betelepített halfajok állománya a Balatonban In: Bíró P, Banczerowsky J (szerk.) *A Balaton-kutatások fontosabb eredményei 1999-2009*. 194 p. Magyar Tudományos Akadémia, Budapest, pp. 129-141.
- Thomaskó, B. (1978): Kétnyaras fehér busák béltartalmában található algák minőségi és mennyiségi vizsgálata. *Halászat*, 71(4): 103-104.
- Tölg, I. (1992): Vállaljuk a kínai növényevő halakat, hibáikkal együtt. *Halászat* 85(2): 73-75.
- Tucker, J. K., Cronin, F. A., Hrabik, R. A., Petersen, M. D., Herzog, D. P. (1996): The Bighead Carp (*Hypophthalmichthys nobilis*) in the Mississippi River. *Journal of Freshwater Ecology*, 11(2): 241-243.
- Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilunger der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie*, 9: 1-38.
- Verigin, B.V., Shakha, D.N., Kamilov B.G. (1987): Correlation among reproductive indicators of the silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the bighead, *Aristichthys nobilis*. *Journal of Ichthyology*, 30(8):80-92.
- Virág, Á. (1995): A balatoni busa állomány kalkulát tömege. *Halászat*, 88(3): 105-107.
- Virág Á. (1998): *A Balaton múltja és jelene*. Egri Nyomda Kft., Eger, 904 p.

- Vitál, Z., Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Borsodi, A., Jáger, K., László, K., Specziár, A. (2014): A hibrid dominanciájú busa állomány táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny*, 94(5-6): 107-111.
- Vitál, Z., Specziár, A., Mozsár, A., Takács, P., Borics, G., Görgényi, J., G – Tóth, L., Nagy, S.A., Boros, G. (2015): Applicability of gill raker filtrates and foregut contents in the diet assessment of filter-feeding Asian carps. *Fundamental and Applied Limnology*, 187(1): 79-86.
- Vörös, L., Oldal, I. (1991): A fehér busa, mint a kékmoszatok elleni védekezés hatékony eszköze. *Halászat*, 81: 15-17.
- Vörös, L., Oldal, I., Présing, M., V.-Balogh, K. (1997): Size-selective filtration and taxon-specific digestion of plankton algae by silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* Val.). *Hydrobiologia*, 342/343: 223-228.
- Weiperth, A., Ferincz, Á., Kováts, N., Hufnagel, L., Staszny, Á., Keresztessy, K., Szabó, I., Tártrai, I., Paulovits, G. (2014): Effect of water level fluctuations on fishery and anglers' catch data of economically utilized fish species of Lake Balaton between 1901-2011. *Applied Ecology and Environmental Research* 12: 221-249.
- Williamson, C.J., Garvey, J.E. (2005): Growth, Fecundity, and Diets of Newly Established Silver Carp in the Middle Mississippi River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 134: 1423-1430.
- Woynárovich, E. (1971): A balatoni halgazdálkodás jövője és a "Tó". *Halászat*, 17(6): 168-169.
- Woynárovich, E. (1979): Mi lesz a Balatonunkkal? *Halászat*, 25(2): 52-56.
- Woynárovich, E. (1981): A balatoni busa kérdés elemzése. *Halászat*, 27(4): 121-122.
- Woynárovich, E. (2004): Mit termeljen a Balaton nyílt vize: busa húst vagy rothadó iszapot? *Hidrológiai Közlöny*, 84(5-6): 179.

- Woynarovich, E., Horváth, L. (1980): The artificial propagation of warm-water fin-fishes—a manual for extension. FAO Fisheries Technical Paper 201.
- Xie, P. (1999): Gut contents of silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, and the disruption of a centric diatom, *Cyclotella*, on passage through the esophagus and intestine. *Aquaculture*, 180: 295-305.
- Xie, P. (2001): Gut contents of bighead carp (*Aristichthys nobilis*) and the processing and digestion of algal cells in the alimentary canal. *Aquaculture*, 195: 149-161.
- Xie, P., Chen, Y. (2001): Invasive carp in China's plateau lakes. *Science* 294: 999-1000.
- Yang, Y., Huang, X., Liu, J. (1999): Long-term changes in crustacean zooplankton and water quality in a shallow eutrophic Chinese lake densely stocked with fish. *Hydrobiologia*, 391: 195-203.
- Yi, B., Liang, Z., Yu, Z., Lin, R., He, M. (2006): A study of the early development of grass carp, black carp, silver carp and bighead carp of the Yangtze River. In: Chapman D.C. (szerk.) Early development of four cyprinids native to the Yangtze River. U.S. Geological Survey Data Series 239: 15-51.
- Yi, B., Yu, Z., Liang, Z., Sujuan, S., Xu, Y., Chen, J., He, M., Liu, Y., Hu, Y., Deng, Z., Huang, S., Sun, J., Liu, R., Xiang, Y. (1988): The distribution, natural conditions, and breeding production of the spawning ground of four famous freshwater fishes on the main stream of the Yangtze River.
- Zeng, Q., Gu, X., Mao, Z., Chen, X. (2014): In situ growth and photosynthetic activity of Cyanobacteria and phytoplankton dynamics after passage through the gut of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*), bighead carp (*Aristichthys nobilis*), and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*). *Hydrobiologia*, 736: 51-60.
- Zhang, X., Xie, P., Huang, X. (2008): Review of Nontraditional Biomanipulation. *The Scientific World Journal* 8: 1184-1196.

- Zhao, S.Y., Sun Y.P., Lin Q.Q., Han, B.P. (2013): Effects of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) and nutrients on the plankton community of a deep, tropical reservoir: an enclosure experiment. *Freshwater Biology*, 58: 100-113.
- Zhou G., Thao, X., Bi, Y., Hu, Z. (2011): Effects of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*) on spring phytoplankton community structure of Three-Gorges Reservoir (China): results from an enclosure experiment. *Journal of Limnology*, 70(1): 26-32.
- Zhou, Q., Xie, P., Xu, J., Ke, Z., Guo, L. (2009a): Growth and food availability of silver and bighead carps: evidence from stable isotope and gut content analysis. *Aquaculture Research*, 40: 162-1616.
- Zhou, Q., Xie, P., Xu, J., Ke, Z.X., Guo, L.G., Cao, T. (2009b): Seasonal variations in stable isotope ratios of two biomanipulation fishes and seston in a large pen culture in hypereutrophic Meiliang Bay, Lake Taihu. *Ecological Engineering*, 35: 1603-1609.

Internetes irodalmak

<http://www.mohosz.hu/index.php/mahor/rekordlista/abszolut-rekordlista>

http://www.kvvm.hu/balaton/lang_hu/

11. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

A megjelenített impakt faktor adatok a Thomson Reuters 2016. július 10-én aktuális információi alapján kerültek megjelenítésre.

11.1. Az értekezés témakörében megjelent SCI publikációk

Vitál, Z., Specziár, A., Mozsár, A., Takács, P., Borics, G., Görgényi, J., G – Tóth, L., Nagy, S.A., Boros, G. (2015): Applicability of gill raker filtrates and foregut contents in the diet assessment of filter-feeding Asian carps. *Fundamental and Applied Limnology*, 187(1): 79-86. **IF: 0,786**

Görgényi, J., Boros, G., **Vitál, Z.**, Mozsár, A., Várbíró, G., Vasas, G., Borics, G. (2016): The role of filter-feeding Asian carps in algal dispersion. *Hydrobiologia*, 764(1):115-126 **IF: 2,051**

Battonyai, I., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Mozsár, A., Görgényi, J., Borics, G., G- Tóth, L., Boros, G. (2015): Relationship between gill raker morphology and feeding habits of hybrid bigheaded carps (*Hypophthalmichthys* spp.). *Knowledge and Management in Aquatic Ecosystems*, 416: article no. 36 **IF: 0,978**

Boros, G., Mozsár, A., **Vitál, Z.**, Nagy, S.A., Specziár, A. (2014): Growth and condition factor of hybrid (Bighead *Hypophthalmichthys nobilis* Richardson, 1845 X silver carp *H. molitrix* Valenciennes, 1844) Asian carps in the shallow, oligo-mesotrophic Lake Balaton. *Journal of Applied Ichthyology*, 30(3): 546-548. **IF: 0,867**

11.2. Az értekezés témakörében megjelent referált publikációk

Borsodi, A., Krett, G., László, K., Jáger, K., Mozsár, A., **Vitál, Z.**, Specziár, A., Boros, G. (2015): A balatoni busák béltartalmában és a tóvízben előforduló baktériumközösségek mennyiségi viszonyainak és szerkezetének összehasonlítása. *Hidrológiai Közlöny*, 95(5-6): 12-15.

Vitál, Z., Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Borsodi, A., Jáger, K., László, K., Specziár, A. (2014): A hibrid dominanciájú busa állomány táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny*, 94(5-6): 107-111.

Józsa, V., Boros, G., Mozsár, A., **Vitál, Z.**, Györe, K. (2014): A balatoni busa (*Hypophthalmichthys* spp.) néhány szaporodásbiológiai jellemzőjének vizsgálata = Studying some reproduction biology parameters of filter feeding Asian carps (*Hypophthalmichthys* spp.) in Lake Balaton. *Pisces Hungarici*, 8: 35-42.

11.3. Az értekezés témakörében elhangzott előadások

Boros, G., **Vitál, Z.**, Mozsár, A., Borics, G., Görgényi, J., Józsa, V., G –Tóth, L., Lehoczky, I., Kovács, B., Vasas, G., Présing, M., Horváth, H., Specziár, A.: Ecological impacts of filter-feeding Asian carps (*Hypophthalmichthys* spp.) in Lake Balaton, Hungary. XV European Congress of Ichthyology. Konferencia helye, ideje: Porto, Portugália, 2015.09.07-2015.09.11

Vitál, Z., Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Specziár, A.: Busa fajok ökológiai szerepe a Balatonban. 15. Kolozsvári Biológus Napok, Kolozsvár (Románia), 2014. április 4-6.

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

Vitál, Z., Mozsár, A., Présing, M., Horváth, H., Borics, G., Görgényi, J., G.-Tóth, L., Vasas, G., Boros, G.: A balatoni busaállomány táplálkozási szokásai. Természeti és társadalmi folyamatok kölcsönhatása sekély tavas területeken, Kaposvár, 2014. november 6-7.

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

- Vitál, Z.**, Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Specziár, A.: A busa fajok ökológiai szerepe a Balatonban. The “Jubilee International Lajos Lóczy commemoration conference 1913-2013” on the ecology, sociology and process engineering of shallow lake areas. 14. June, 2013, Kaposvár, Hungary.
- Vitál, Z.**, Specziár, A., Mozsár, A., Görgényi, J., Borics, G., Vasas, G., Józsa, V., Battonyai, I., Présing, M., Horváth, H., Lehoczky, I., Kovács, B., Boros, G.: A busaállomány helyzete és ökológiai szerepe a Balatonban. LVII. Hidrobiológus napok. Tihany, 2015. október 7-9.
- Vitál, Z.**, Mozsár, A., Présing, M., Horváth, H., Borics, G., Görgényi, J., G.-Tóth, L., Vasas, G., Boros, G.: Mit eszik a balatoni busa? XI. Magyar Haltani Konferencia. Debrecen, 2015. március 26-27.
- Borsodi, A., Krett, G., László, K., Jáger, K., Boros, G., Mozsár, A., **Vitál, Z.**, Specziár, A.: A balatoni busák béltartalmában és a tóvízben előforduló baktériumközösségek mennyiségi viszonyainak és szerkezetének összehasonlítása. LVI. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2014. október 1-3.

11.4. Az értekezés témakörében bemutatott posztetek

- Vitál, Z.**, Battonyai, I., Specziár, A., Mozsár, A., Görgényi, J., Borics, G., G.-Tóth, L., Boros, G.: Relationship between gill raker morphology and feeding habits in filter-feeding Asian carps (*Hypophthalmichthys* spp.) in Lake Balaton (Hungary). XV European Congress of Ichthyology. Konferencia helye, ideje: Porto, Portugália, 2015.09.07-2015.09.11.
- Mozsár, A., Boros, G., **Vitál, Z.**, Specziár, A., Lehoczky, I., Kovács, B., Józsa, V.: Potential reproduction of invasive Asian carps (*Hypophthalmichthys* spp.) in Lake Balaton: pro and contra evidences. XV European Congress of Ichthyology. Konferencia helye, ideje: Porto, Portugália, 2015.09.07-2015.09.11.
- Görgényi, J., Boros, G., **Vitál, Z.**, Mozsár, A., Vasas, G., Borics, G.: The role of filter-feeding Asian carps in algal dispersion. 17th IAP meeting, Kastoria (Görögország), 2014. szeptember 14-21.

- Vitál, Z.**, Józsa, V., Boros, G., Specziár, A., Györe, K., Kozłowski, J., Tátrai, I.: Fecundity of hybrid Asian carps (bighead *Hypophthalmichthys nobilis* × silver carp *H. molitrix*) in Lake Balaton. 32nd Congress of the International Society of Limnology. 04-09. aug. 2013, Budapest, Magyarország.
- Boros, G., Wisniewska, A., Fopp-Bayat, D., Józsa, V., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Tátrai, I.: Preliminary studies on the hybridization of bighead (*Hypophthalmichthys nobilis*) and silver carp (*H. molitrix*) in Lake Balaton. 32nd Congress of the International Society of Limnology. 04-09. aug. 2013, Budapest, Magyarország.
- Vitál, Z.**, Boros, G., Mozsár, A., Lehoczky, I., Kovács, B., Józsa, V.: Érvek és ellenérvek a balatoni busaállomány szaporodásával kapcsolatban. XXXIX. Halászati tudományos Tanácskozás. Konferencia helye, ideje: Szarvas, 2015 május 20-21.
- Kovács, B., Boros, G., Specziár, A., Mozsár, A., **Vitál, Z.**, Urbányi, B., Lehoczky, I.: Előzetes eredmények a balatoni busaállomány genetikai változatosságáról. XXXIX. Halászati tudományos Tanácskozás. Konferencia helye, ideje: Szarvas, 2015 május 20-21.
- Vitál, Z.**, Battonyai, I., Mozsár, A., Görgényi, J., Borics, G., G.-Tóth, L., Boros, G.: A hibridizáció hatása a Balatonban élő busák szűrőszervének morfológiájára és táplálékszűrési hatékonyságára. LVI. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2014. október 1-3.
- Vitál, Z.**, Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Specziár, A.: A busa növekedése és kondíciófaktora a Balatonban. XXXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2013. május 22-23. Szarvas
- Vitál, Z.**, Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., Borsodi, A., Jáger, K., László, K., Specziár, A.: A hibrid dominanciájú busa állomány táplálkozása, növekedése és szaporodása a Balatonban. LV. Hidrobiológus Napok Tihany, 2013. október 2-4.
- Vitál, Z.**, Boros, G., Mozsár, A., Józsa, V., † Tátrai, I.: A Balatoni busák ökológiai helyzete napjainkban. XXXVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2012. május 23-24. Szarvas

11.5. Egyéb közlemények

- Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., Vitál, Z., Nagy, S.A., Erős, T. (2016): Do diel variations in stream fish assemblages depend on spatial positioning of the sampling sites and seasons? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 62(2), 175-190. **IF: 0,353**
- Takács, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Staszny, Á. (2016): Repeatability, Reproducibility, Separative Power and Subjectivity of Different Fish Morphometric Analysis Methods. *PLoS ONE*, 11:(6) Paper e0157890. **IF: 3,057**
- Takács, P., Erős, T., Specziár, A., Sály, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Molnár, T., Szabolcsi, Z., Bíró, P., Csoma, E. (2015): Population Genetic Patterns of Threatened European Mudminnow (*Umbra krameri* Walbaum, 1792) in a Fragmented Landscape: Implications for Conservation Management. *PLOS ONE*, 10:(9) Paper e0138640. **IF: 3,057**
- Takács, P., Maász, G., Vitál, Z., Harka, Á. (2015): Akvárium halak a Hévíz-lefolyó termálvizében. *Pisces Hungarici*, 9: 59-64.
- Takács, P., Erős, T., Specziár, A., Sály, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Szabolcsi, Z., Molnár, T., Csoma, E., Bíró, P. (2015): A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi állományainak populációgenetikai vizsgálata. *Pisces Hungarici*, 9: 5-17.
- Takács, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Staszny, Á. (2015): Három halbiológiai vizsgálatok során használt morfometriai módszer ismételtetésének és szubjektívitasának értékelése. *Hidrológiai Közlöny*, 95(5-6): 81-85.
- Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., **Vitál, Z.**, Nagy, S. A., Erős, T. (2014): Napszakos különbségek egy síkvidéki kisvízfolyás halegyüttes-összetételében. *Hidrológiai Közlöny*, 94(5-6): 26-30.
- Takács, P., **Vitál, Z.** (2012): Amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) a Duna mentén. *Halászat*, 105(4): 16.

Takács, P., **Vitál, Z.**, Poller, Z., Paulovits, G., Ferincz, Á., Erős, T. (2012): Az amurgéb (*Perccottus glenii*) új lelőhelyei a Balaton vízgyűjtőjén. Halászat, 105(3): 16.

B-Béres, V., Kassai, S., **Vitál, Z.**, Szabó, G., Görgényi, J., Gonda, S., Nagy, S. A., Tóthmérész, B., Bácsi, I. (2011): A *Monoraphidium pusillum* (Chlorophyta) lipidtermelésének vizsgálata különböző nitrogénellátottságú tenyészetekben. Hidrológiai Közlöny, 91(6): 18-21.

Szabó G., B-Béres V., Görgényi J., **Vitál Z.**, Kassai S., Gonda S., Nagy S. A., Tóthmérész B., Bácsi I. (2011): A cink hatása a *Monoraphidium pusillum* (Chlorophyta) növekedésére és morfológiájára. Hidrológiai Közlöny, 91(6): 82-85.

11.6. Egyéb előadások, poszter előadások

Takács, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Staszny, Á.: Repeatability and subjectivity of different morphometric methods. XV European Congress of Ichthyology. Konferencia helye, ideje: Porto, Portugália, 2015.09.07-2015.09.11

Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., **Vitál, Z.**, Nagy, S. A., Erős, T.: Do diel variations in stream fish assemblages depend on spatial positioning of the sampling sites? XV European Congress of Ichthyology. Konferencia helye, ideje: Porto, Portugália, 2015.09.07-2015.09.11

Takács, P., Csoma, E., Erős, T., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Sály, P., Dolezsai, A., Bíró, P.: Magyarországi lápi póc – *Umbra krameri* Walbaum, 1792 – állományok populációgenetikai viszonyai. 15. Kolozsvári Biológus Napok, Kolozsvár (Románia), 2014. április 4-6.

Takács, P., Erős, T., Sály, P., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Dolezsai, A., Bíró, P.: A balatoni vízgyűjtőn tapasztalt hidrobiológiai problémák bemutatása. Természeti és társadalmi folyamatok kölcsönhatása sekély tavas területeken, Kaposvár, 2014. november 6-7.

Staszny, Á., Ferincz, Á., **Vitál, Z.**, Takács, P.: Analysis of accuracy and subjectivity in morphometric examinations. Ecology of Fish in Lakes and Reservoirs, Ceske Budejovice (Csehország), 2014. szeptember 8-11.

- Takács, P., Erős, T., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Sály, P., Bíró, P., Csoma, E.: population genetic patterns of a vulnerable, stagnophilic fish species (*Umbra krameri* Walbaum, 1792) in Hungary. „When phylogeny and geography meet conservation” symposium. 2014. augusztus 29-30. Debrecen
- Takács, P., Csoma, E., Erős, T., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Sály, P., Bíró, P.: Distribution patterns and population genetic features of a vulnerable, limnophilic fish species (*Umbra krameri* Walbaum, 1792) in Hungary. „8th Shallow Lakes Conference”, 2014 október 12-17. Antalya, Törökország
- B-Béres, V., Szabó, G., Novák, Z., **Vitál, Z.**, Bácsi, I.: The sensitivity of two Monoraphidium species to zinc and their possible role in bioremediation. The 16th Workshop of the International Association of Phytoplankton Taxonomy and Ecology (IAP). 21-28 August, 2011, San Michele all'Adige, Trento, Italy. Program and Book of Abstracts p. 67.
- Takács, P., Erős, T., Specziár, A., Sály, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Szabolcsi, Z., Molnár, T., Csoma, E., Bíró, P.: A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi állományainak populációgenetikai vizsgálata. XI. Magyar Haltani Konferencia. Debrecen, 2015. március 26-27.
- Takács, P., **Vitál, Z.**, Mozsár, A., Horváth, H., Boros, E., Présing, M.: Halastavak vizüket befogadó kisvízfolyásokra gyakorolt hatásainak bemutatása balatoni befolyók példáján. XXXIX. Halászati tudományos Tanácskozás. Konferencia helye, ideje: Szarvas, 2015 május 20-21.
- Takács, P., Erős, T., Specziár, A., Sály, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Szabolcsi, Z., Molnár, T., Csoma, E., Bíró, P.: A lápi póc (*Umbra krameri*) magyarországi állományainak populációgenetikai vizsgálata. LVII. Hidrobiológus napok. Tihany, 2015. október 7-9.
- Takács, P., **Vitál, Z.**, Ferincz, Á., Staszny, Á.: Halbiológiában használt morfometriai módszerek akkurátusságának és szubjektivitásának vizsgálata. LVI. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2014. október 1-3.
- Takács, P., Csoma, E., Erős, T., Specziár, A., **Vitál, Z.**, Sály, P., Bíró, P.: Magyarországi lápi póc - *Umbra krameri* Walbaum, 1792- állományok populációgenetikai viszonyai. IX. Magyar Természetvédelmi Biológiai

Konferencia „Tudományoktól a döntéshozatalig”, 2014. november 20-23., Szeged

Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., **Vítál, Z.**, Nagy, S. A., Erős, T.: Napszakos különbségek egy síkvidéki kisvízfolyás halegyüttes-összetételében. LV. Hidrobiológus Napok Tihany, 2013. október 2-4.

Staszny, Á., Ferincz, Á., **Vítál, Z.**, Takács, P.: A pikkely-morfometriai vizsgálatok akkurátusságának és szubjektívitasának elemzése. LV. Hidrobiológus Napok Tihany, 2013. október 2-4.

B-Béres, V., Kassai, S., **Vítál, Z.**, Szabó, G., Görgényi, J., Gonda, S., Bácsi, I.: A *Monoraphidium pusillum* (Chlorophyta) lipidtermelésének vizsgálata különböző nitrogén-ellátottságú tenyészetekben. LII. Hidrobiológus Napok Tihany, 2010. október 6-8.

Szabó, G., B-Béres, V., Görgényi, J., **Vítál, Z.**, Kassai, S., Gonda, S., Bácsi, I.: A cink hatása a *Monoraphidium pusillum* (Chlorophyta) növekedésére és morfológiájára. LII. Hidrobiológus Napok Tihany, 2010. október 6-8.