



**A pontusi tanúrák (*Limnomysis benedeni* /Czerniavsky, 1882/)
állományfelmérése, populáció-dinamikája és produkciója a
Balatonban**

doktori (PhD) értekezés

SZALONTAI KRISZTINA

Témavezetők: Dr. G.-Tóth László és Dr. Dévai György

Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2008

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem TTK Környezettudományi Doktori Iskola Hidrobiológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem TTK doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2008. december 12.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Szalontai Krisztina doktorjelölt 1999-2003 között a fent megnevezett Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2008. december 12.

a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Szalontai Krisztina doktorjelölt 1999-2007 között a MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Tihany, 2008. december 12.

a témavezető aláírása

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS	1
2. IRODALMI ELŐZMÉNYEK.....	3
2.1. A <i>L. BENEDENI</i> BIOLÓGIÁJÁRÓL.....	3
2.2. A <i>L. BENEDENI</i> ELTERJEDÉSE.....	6
2.3. A <i>L. BENEDENI</i> BETELEPÍTÉSE ÉS ADAPTÁCIÓJA A BALATONI KÖRÜLMÉNYEKHEZ	7
2.4. A BENTIKUS SZERVEZETEK MINTAVÉTELI NEHÉZSÉGEI.....	11
2.5. AZ OXIGÉNFOGYASZTÁS MÉRÉSÉRŐL.....	12
2.5.1. <i>Winkler-módszer</i>	13
2.5.2. <i>Műszeres légzésmérési technikák, Twin-Flow respirometria</i>	13
2.6. TERMELÉSBIOLOGIAI VONATKOZÁSOK.....	18
3. CÉLKITŰZÉSEK	19
4. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	20
4.1. A <i>L. BENEDENI</i> POPULÁCIÓK SZEZONÁLIS VIZSGÁLATA, A MINTAVÉTELI HELYEK ÉS MINTAVÉTELI GYAKORISÁG	20
4.2. MINTAVÉTELI MÓDSZEREK	22
4.3. A GYŰJTÖTT ÁLLATOK TESTHOSSZÁNAK, NEMÉNEK ÉS PETESZÁMÁNAK MEGHATÁROZÁSA	25
4.4. A <i>L. BENEDENI</i> TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSÉNEK MEGHATÁROZÁSA	25
4.5. A <i>L. BENEDENI</i> OXIGÉNFOGYASZTÁSÁNAK MÉRÉSE.....	26
4.5.1. A <i>L. benedeni</i> oxigénfogyasztásának meghatározása kémiai módszerrel (<i>Winkler-módszer</i>)	26
4.5.2. A <i>L. benedeni</i> oxigénfogyasztásának meghatározása <i>Twin-Flow</i> respirométerrel.....	29
4.6. A <i>L. BENEDENI</i> ÖSSZES SZÉNTARTALMÁNAK MEGHATÁROZÁSA	30
4.7. A <i>L. BENEDENI</i> BIOMASSZÁJÁNAK, PRODUKCIÓJÁNAK ÉS ELIMINÁCIÓJÁNAK BECSLÉSE.....	31
4.8. STATISZTIKAI MÓDSZEREK	32
5. EREDMÉNYEK	34
5.1. A <i>L. BENEDENI</i> ÁLLOMÁNYA ÉS POPULÁCIÓ-DINAMIKÁJA A BETONOZOTT PART MENTÉN THANYNÁL.....	34
5.2. A <i>L. BENEDENI</i> ÁLLOMÁNYA HÍNÁROSBAN A BALATON NÉGY PONTJÁN.....	44
5.3. A <i>LIMNOMYSIS BENEDENI</i> TESTHOSSZAINAK ÖSSZEHASONLÍTÁSA A KÉTFÉLE ÉLŐHELYEN ILLETVE A NÉGY HÍNÁROSBAN	
5.4. A <i>LIMNOMYSIS BENEDENI</i> TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSE ÉS OXIGÉNFOGYASZTÁSA A TESTHOSSZ FÜGGVÉNYÉBEN WINKLER-MÓDSZERREL MÉRVE.....	
5.5. A <i>L. BENEDENI</i> OXIGÉNFOGYASZTÁSA A HŐMÉRSÉKLET FÜGGVÉNYÉBEN WINKLER-MÓDSZERREL MÉRVE.....	52

5.6. A <i>L. BENEDENI</i> OXIGÉNFOGYASZTÁSA A TESTHOSSZ ÉS A HŐMÉRSÉKLET FÜGGVÉNYÉBEN <i>TWIN-FLOW RESPIROMÉTERREL</i>	
5.7. A WINKLER-MÓDSZER ÉS A <i>TWIN-FLOW RESPIROMETRIA</i> EREDMÉNYEINEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA.....	57
5.8. A <i>L. BENEDENI</i> ÖSSZES SZÉNTARTALMA	58
5.9. A <i>L. BENEDENI</i> FAJLAGOS ÉS NAPI LÉGZÉSI SZÉNVESZTESÉGE.....	59
5.10. A <i>L. BENEDENI</i> NETTÓ ÉS BRUTTÓ PRODUKCIÓJÁNAK ÉS SZÉNFORGALMÁNAK BECSLÉSE	63
6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA.....	67
6. 1. A <i>L. BENEDENI</i> ÁLLOMÁNYA ÉS POPULÁCIÓ DINAMIKÁJA A BETONOZOTT PART MENTÉN TIHANYNÁL ÉS A BALATON NÉGY PONTJÁN HÍNÁROSBAN	67
6. 2. A <i>L. BENEDENI</i> TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSE ÉS OXIGÉNFOGYASZTÁSA A TESTHOSSZ FÜGGVÉNYÉBEN.....	73
6. 3. A <i>L. BENEDENI</i> OXIGÉNFOGYASZTÁSA A HŐMÉRSÉKLET FÜGGVÉNYÉBEN	74
6. 4. A WINKLER-MÓDSZER ÉS A <i>TWIN-FLOW RESPIROMETRIA</i> EREDMÉNYEINEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA.....	75
6.5. A BALATONI <i>L. BENEDENI</i> ÖSSZES SZÉNTARTALMA	75
6.6. A BALATONI <i>L. BENEDENI</i> FAJLAGOS ÉS NAPI LÉGZÉSI SZÉNVESZTESÉGE	76
6.7. A BALATONI <i>L. BENEDENI</i> BIOMASSZAJA, PRODUKCIÓJA ÉS SZÉNFORGALMA	77
7. ÖSSZEFOGLALÁS.....	80
8. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK FELSOROLÁSA	83
9. SUMMARY	84
10. IRODALOM	87
11. SZALONTAI KRISZTINA TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉGÉNEK JEGYZÉKE	
101	
11.1. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT REFERÁLT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE	101
11.2. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT NEM REFERÁLT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE	101
11.3. EGYÉB MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE	101
11.4. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN ELHANGZOTT ELŐADÁSOK JEGYZÉKE.....	102
11.5. EGYÉB ELŐADÁSOK JEGYZÉKE	102
11.6. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT POSZTER-ELŐADÁSOK JEGYZÉKE	102
11.7. EGYÉB POSZTER-ELŐADÁSOK JEGYZÉKE	103
12. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	104

1. BEVEZETÉS

Disszertációm a Balatonba 1950-ben (WOYNÁROVICH 1955) betelepített pontusi tanúrák [*Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882)] mennyiségéről, anyagcseréjéről, populáció-dinamikájáról és produkciójáról, valamint a tóban elfoglalt anyagforgalmi szerepéről szól. Felmértem jelenlegi állományát a Balaton több pontján, megállapítottam évszakos populáció-dinamikáját, életciklusát, s ezekkel párhuzamosan mértem az oxigénfogyasztását, amiből becsültem a légzési szénvesztességét. Mindezek ismeretében becsültem a *L. benedeni* bruttó produkcióját. Munkámmal arra az érdekes kérdésre igyekeztem választ adni, hogy miképp illeszkedik e faj, a Balaton-kutatásban eddig mellőzött hasadtlábú rák, a Balaton ökológiai rendszerébe fél évszázaddal a betelepítése után?

A *L. benedeni* a Kaszpi- és a Fekete-tenger endemikus rákfaja (BĂCESCU 1954, MAUCHLINE 1980), rendkívül invazív (REINHOLD & TITTIZER 1998, KELLEHER ET AL. 1999, VAATE ET AL. 2002), ugyanakkor a társulások többi fajának egyedeivel nem konkurál a táplálékért, viszont a növendékhalak számára nem elhanyagolható táplálékforrást jelent (WOYNÁROVICH 1958, TÖLG 1962). TÖLG (1960, 1961, 1962) szerint a süllőivadék fejlődésében a plankton-fogyasztásról a halzsákmányolásra való áttérés átmeneti stádiumában nem álltak rendelkezésre elegendő mennyiségben az 5-10 mm-es Cladocera-k és az 5-20 mm-es rovarlárvák, így a süllők növekedése jelentősen lelassult az apró halak fogyasztására alkalmas méret eléréséig.

Az elmúlt száz évben több, ponto-kaspikus eredetű gerinctelen fajt behurcoltak a Balatonba. Ilyen a *Corophium curvispinum* (G. O. Sars, 1895) és a *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (SEBESTYÉN 1934, 1938, 1958), melyek néhány év alatt elterjedtek, s ma már alapvetően meghatározzák a balatoni gerinctelen fauna arculatát (SEBESTYÉN 1934, ENTZ 1943, 1947, PONYI 1957, BÍRÓ & GULYÁS 1974, B. MUSKÓ 1989, 1990).

A Balaton gerinctelen faunáját alkotó fajok életmódjáról, ökológiai szerepéről mind a hazai, mind a nemzetközi irodalomban évtizedek óta írnak (pl. SEBESTYÉN 1958, ZÁNKAI 1966, PONYI & ZÁNKAI 1979, 1982, PONYI 1956, 1957, DÉVAI 1993, B. MUSKÓ & BAKÓ 2002, 2005), a *L. benedeni*-nek azonban csupán a nevét

említették a faunisztikai vizsgálatok és a balatoni halak táplálkozási szokásainak vizsgálata kapcsán (pl. PONYI ET AL. 1982, PONYI 1997, SIPKAY & HUFNAGEL 2006). BĂCESCU (1940), ZHURAVEL (1959), és MAUCLINE (1980) foglalkoztak más Mysidacea fajok mellett a *L. benedeni* biológiájával, taxonómiájával, morfológiájával a Fekete – és Kaszpi-tengerben, valamint az ezekbe torkolló folyókban; mások az 1990-es évektől nyomon követik ugyan terjedését (pl. RASINKOVAS 1996, CRISTESCU & HEBERT 2005, AUDZIJONYTE ET AL. 2006), de ezen túlmenően nem áll rendelkezésünkre ismeretanyag anyagcseréjével és ökológiai szerepével kapcsolatban. Más édesvízi és sósvízi Mysidacea fajokkal meglehetősen gyakran találkozhatunk nemzetközi publikációkban, leginkább állományuk (MCKENNEY & CELESTIAL 1996, BRANSTRATOR 2000), légzési anyagcseréjük (THIENEMANN 1920, RANTA & HAKALA 1978, DYE 1980, SANDERS & CHILDRESS 1990), táplálkozásuk (BOWERS & GROSSNICKLE 1978, CHIGBU 2004) és térhódításuk (WITTMANN 1992, WAATE ET AL. 2002) leírásával.

Fent leírtak alapján mindenképpen indokolt ennek a betelepített fajnak a balatoni körülmények közötti kondícióját, életsiklusát, autökológiáját jobban megismerni és szerepét a balatoni anyagforgalomban megbecsülni.

2. IRODALMI ELŐZMÉNYEK

2.1. A *L. benedeni* BIOLÓGIÁJÁRÓL

A *Limnomysis benedeni* Czerniavsky a felsőrendű rákok (Malacostraca) alosztályának 15. rendjét képező hasadtlábú rákok (Mysidacea) sokáig egyetlen hazai képviselője volt (WOYNÁROVICH 1952), mely az eddigi irodalmak szerint hazánkban a Dunában, a Tiszában és a Balatonban található meg (DUDICH 1947, 1948, PONYI 1956, WOYNÁROVICH 1955, 1958, VAATE et al. 2002, JUHÁSZ et al. 2006, KISS et al. 2006). Az utóbbi években azonban két újabb ponto-kaszpikus eredetű hasadtlábú rákfaj jelent meg a magyar faunában (BORZA, 2007).

A hasadtlábú rákok rendjét közel 800 faj képviseli (MAUCHLINE 1980, KETELAARS et al. 1999). Többségük tengeri, és csak 25 faj él édesvízi tavakban, folyókban és tölcsértorkolatokban (KETELAARS et al. 1999).

A hasadtlábú rákok rendjébe tartozó fajok taxonómiáját, morfológiáját, biogeográfiáját és biológiáját korábban több szerző tárgyalta (BĂCESCU 1940, 1954, MAUCHLINE 1980, PAULY 1957, ZHURAVEL 1959).

A kifejlett *L. benedeni* testhossza 6–15 mm között változik, színe lehet sötétbarna, de átlátszó is (SCHULZE 1926, BĂCESCU 1954, MAUCHLINE 1980, PRICE 1982, KELLEHER et al. 1999). A hasadtlábú rákok teste hosszú, elnyújtott, oldalirányban lapított (*1. és 2. ábra*). Torszelvényeik lágy fejtorpáncéllal borítottak, potrohuk erősen fejlett. Nyolc torlábukból hat teljesen az előrehaladó mozgás szolgálatában áll és tipikus hasadtlábak, úszómozgásra és örvényléskeltésre alkalmasak, míg az első kettő állkapocslábbá alakult. A portoh végtagjai (pleopoda) a Mysidacea fajoknál, így a *L. benedeni*-nél is erősen visszafejlődtek. A 6. torszelvény lábai kétágúak, lemezalakúak és egy belső lemezben ún. sztatocisztát tartalmaznak (ez az egyensúly érzékelés szerve), mely a telsonnal (felső lemez) együtt nagy egységes úszófelületet alkot (*2. ábra*). A hímek 4. pár potrohlába fejlettebb a nőstényekénél, melyek párzáskor játszanak szerepet, de a spermiumok átvitelére nem alakult ki külön képződmény. A nőstények fejlődő utódaikat a torlábak tövéből eredő költőerszényben hordozzák (innen az angol „opossum

shrimp” elnevezés, PRICE 1982, ROAST et al. 1998), ami a legtöbb fajnál két párból álló lebeny. Az itt megtermékenyített peték embrionális fejlődésen keresztül, szabad lárváállapot nélkül válnak újszülöttekké, vagyis a felnőttekhez hasonló alakban hagyják el az erszényt. Az ivari dimorfizmus egyéb szerveknél, pl. az antennáknál is megmutatkozik (2. ábra), nevezetesen a hímek antennája hosszabb, körben szőrök borítják, vége hegyes, és befelé hajlik, utolsó íze pedig mozgatható (PAULY 1957). Az eddigi irodalmi adatok szerint a *L. benedeni* márciustól novemberig szaporodik, egy évben 3–4 generációjuk jelenik meg (BĂCESCU 1954, ZHURAVEL 1959). A nőstények általában 12–40 petét hordoznak, a peték száma a nőstény méretével emelkedik (BĂCESCU 1954, MAUCHLINE 1980, KELLEHER et al. 1999). Más Mysidacea fajok évenkénti generációinak száma szintén 3-4, ami a földrajzi szélesség függvényében az Egyenlítőhöz közeledve növekszik (MAUCHLINE 1980, PEZZACK & COREY 1979, VIÑAS ET AL. 2005). A reprodukciós időszak hossza szintén az Egyenlítőtől való távolság függvénye, például az Argentín-tengerben élő *Neomysis americana* egész évben folyamatosan szaporodik.

A *L. benedeni* az évezredek során jól adaptálódott az édesvizek alacsony sótartalmához. A mai populációk többsége az 5‰-nél kisebb sótartalmú, kisebbik része a 6–12‰ sótartalmú vizekben él. A lassú áramlású, nyugodt vizeket kedveli, 0,4 cm s⁻¹ maximális áramlási sebességgel (WITTMANN 1995). Ez a növényzetet kedvelő állat gyakran csoportosul a parti vegetációban, de ahol nincs növényzet, ott a kemény, ritkábban a lágy felületeken is megtalálható (KELLEHER et al. 1999). A *L. benedeni* nagyobb sűrűségben él a fénygazdag, 0–0,5 méter mélységű vízterületeken, ami pozitív fototropizmusra enged következtetni (KELLEHER et al. 1999), ellenben PAULY (1957) éjszakai életformáról ír, amire hosszú antennájukból és nagy szemekből következtet.

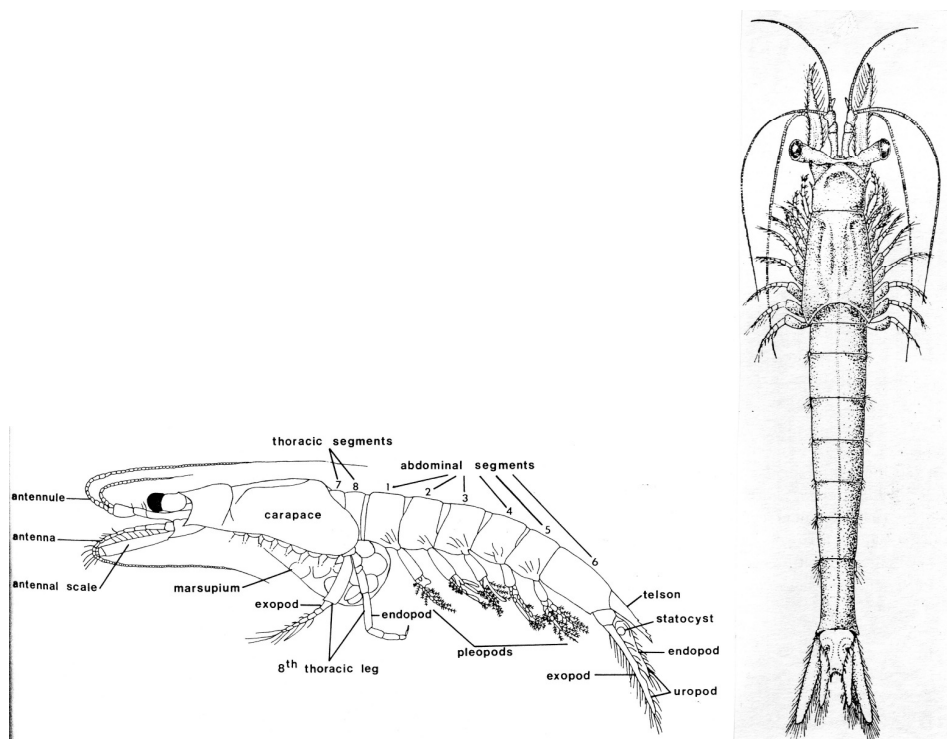
Emésztőcsatornájuk szájra, nyelőcsőre, gyomorra, közép-és utóbélre tagolódik, melyhez máj is csatlakozik. WITTMANN és ARIANI (2000) vizsgálatai szerint a *L. benedeni* laboratóriumi körülmények között mindenevőnek bizonyult, míg a vadon gyűjtött egyedek gyomrában fonalas algákat és detrituszt találtak. ZHURAVEL (1959) szerint fonalas algákkal táplálkozik, amit előfordulási helyének leírásával magyaráz: iszapos alzat, élőbevonatos kövek és makrofiton. BĂCESCU (1954) megerősíti ezt:

köveken és vízi növényzeten található planktonikus és fonalas algákon él. Mások szerint a rendbe tartozó fajok mindenevők, élő és holt növényi és állati anyagokat, detrituszt egyaránt fogyasztanak (KELLEHER et al. 1999). A nagyobb méretű *Neomysis integer* viszont ragadozó, főként zooplankton fajok egyedeit fogyasztja (BREMER & VIJVERBERG 1982). A *Hemimysis anomala* szintén ragadozó, s inváziója a Rajna hollandiai szakaszán drámai hatással volt a zooplankton összetételére és mennyiségére, így a bentikus fauna és a haltársulások is módosultak (KETELAARS et al. 1999). A *L. benedeni*-nek, mint detritusz- és algafogyasztó haltápláléknak fontos összekötő szerepe van a bentikus és a pelagikus társulások közötti táplálékapcsolat megteremtésében (COREY 1988, GAL et al. 2006, KELLEHER et al. 1999, MAUCLINE 1980, ROAST et al. 1998, VIÑAS et al. 2005), ezért az Aral-tóba és a Balti-tenger mellékfolyóiba is betelepítették (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI 1979, LEPPÄKOSKI 1984).

Néhány Mysidacea faj különösen érzékeny a kémiai szennyezőanyagokra (BRANDT et al. 1993), így a '70-es évek elejétől terjedőben van alkalmazásuk toxicitási tesztekben, környezeti monitorozásokban (DE LISLE & ROBERTS 1988, KHAN et al. 1992, ROAST et al. 1998).



1. ábra. Kifejlett *Limnomysis benedeni* Czerniavsky



2. ábra. A *Limnomysis benedeni* oldal-és felülnézeti képe TATTERSALL & TATTERSALL 1951 nyomán

2.2. A *L. BENEDENI* ELTERJEDÉSE

DUDICH (1947) szerint a hazai Duna-szakaszon élő *L. benedeni* a Szarmata-tenger brakkvízi vagy nyílttengeri faunájának visszamaradt tagja, így kézenfekvő volt számára, hogy vagy eredetileg is ott élt az adott folyószakaszon vagy behurcolták oda, tekintve, hogy erősebb árral szemben nem tud úszni. A WOYNÁROVICH (1955) által kibővített reliktumelmélet szerint az Ős-Duna a felső miocén és az alsó pliocén határán (5,2 millió évvel ezelőtt) kiemelkedett magyar középhegységen áttörte magát, mely a mai Kis-Alföld területén kiédesülő tengert vezette le, és a mai Alföldet elborító félsós Pannon-tengerbe ömlött. Amikor a Pannon-tenger még szoros összeköttetésben állt a Szarmata-síkságon elterülő

tengerrel (tehát a Déli-Kárpátok még nem emelkedtek ki), de a Kis-Alföldről már visszahúzódott, akkor terjedhetett el a *L. benedeni* a mai Kárpát-medence területén.

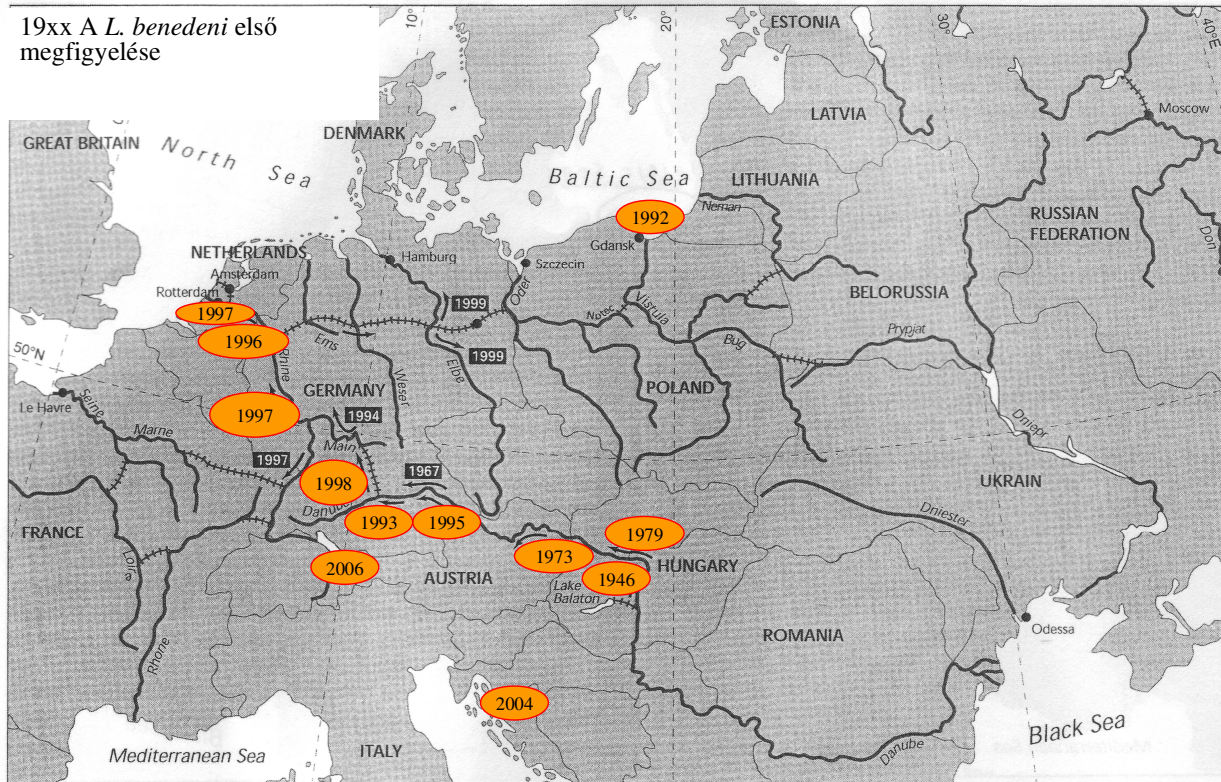
BĂCESCU (1966) szintén tárgyalta a ponto-kaspikus édesvízi Mysidacea fajok terjedését. Terjedésük útvonalára szerint nincs egyértelmű magyarázat, például arra, hogy a Dunában, Bécsnél fellelhető a *L. benedeni*, de a Don folyóban miért nem találni. Fejtegetéseit azzal a gondolattal zárja, hogy egy alapos fosszília-vizsgálat vetne véget a bizonytalanságnak.

WEISH és TÜRKAY (1975) munkájában azt olvashatjuk, hogy a Szarmata-tengernek a késő miocénban volt a legnagyobb a kiterjedése, melynek határvonalát követte terjedésével a *L. benedeni*. Ez lényegében megegyezik WOYNÁROVICH (1955) korábbi elméletével. Szerintük sem kizárható, hogy a *L. benedeni* a miocén idején bevándorolt az akkori Szarmata-tenger peremvidékére és napjainkig azon a területen maradt. Időrendben követve terjedését a múlt századtól napjainkig, az útvonal a Kaszpi-tengertől észak-nyugati irányba halad (3. ábra) (BĂCESCU 1966, WEISH & TÜRKAY 1975, VAATE et al. 2002).

Napjainkban fellelhető a Fekete- és Kaszpi-tenger legtöbb brakkvizében és a beléjük ömlő folyókban (Ural, Volga, Dnyeper, Bug, Dnyeszter), az Adriai-tenger, a Tirrén-tenger és a Balti-tenger több folyódeltájában és litorális zónájában. A Duna magyarországi szakaszán 1946-ban találták meg (WOYNÁROVICH 1955), 1973-ban a Duna Bécs feletti szakaszán (WEISH & TÜRKAY 1975), 1979-ben leírták a Duna szlovákiai szakaszán (MORDUKHAI-BOLTOVSKOI 1979), 1992-ben a Balti-tengerben (KÖHN et al. 1992), 1995-ben Passaunál (WITTMANN 1995), 1997-ben a holland Rajna-torkolatban akadtak rá (KELLEHER et al. 1999), 1998-ban a franciaországi Rajnában jelent meg (WOOLDRIDGE 2000, VAATE et al. 2002). Horvátországban pedig 2004 nyarán találtak először *L. benedeni* példányokat (BOGUT ET AL. 2007), végül 2006-ban a németországi Bodeni-tóban fedezték fel (GERGS et al. 2007) (3. ábra).

A mai napig vitatott, hogy a *L. benedeni* aktív vándorlásra képes-e, vagy más migrációt segítő tényezők járulnak-e hozzá terjedésükhöz. Legvalószínűbb, hogy hajók aljára kapaszkodva jutnak el a folyók folyásával szemben újabb vízterületekre (WITTMANN 1995).

19xx A *L. benedeni* első
megfigyelése



3. ábra. A *Limnomysis benedeni* Czerniavsky terjedésének útvonala

2.3. A *L. benedeni* BETELEPÍTÉSE ÉS ADAPTÁCIÓJA A BALATONI KÖRÜLMÉNYEKHEZ

WOYNÁROVICH (1958) célszerűnek és kivitelezhetőnek tartotta a *L. benedeni* Dunából való Balatonba betelepítését és így vélekedett: „Jól esnék a mi halainknak és növekedésükkel igen meghálálnák, ha gondoskodnánk arról, hogy a kiadósabb Mysis-félék hozzánk is eljussanak.” Az idézett gondolat megvalósításához a Duna hazai szakaszán is megtalálható *L. benedeni* Balatonba telepítése adódott a legkézenfekvőbbnek. Mivel a pontusi faunaelemek jelenléte balatoni sajátosság (SEBESTYÉN 1958), a *L. benedeni* meghonosításával nem került faunakör-idegen faj a Balatonba. A közeli édesvizeket egymástól elválasztó különböző akadályok sok vízi élőlény terjedését teszik lehetetlenné. Ez a *L. benedeni* esetében is így történhetett, hiszen évezredek óta élt már a Dunában (BĂCESCU 1954, 1966, WOYNÁROVICH 1952, 1958), mégsem tudott eljutni a rómaiak által ásott lecsapoló csatorna utódján, a Sió-csatornán keresztül sem a Balatonba, és a Dunán is csak az elmúlt ötven évben kezdett el terjedni (VAATE et al. 2002).

Woynárovich 1950 augusztusában és szeptemberében helyezte el a Balaton több pontján a tóba az első egyedeket, melyeket a soroksári Duna-ág ráckevei szakaszáról gyűjtött (WOYNÁROVICH 1955). Augusztus 10-én 6 ezer dunai példányt Tihanynál a Biológiai Kutatóintézet mellett, augusztus 12-én 10 ezer példányt Alsóörsnél, augusztus 14-én 12 ezer példányt a balatonföldvári hajóállomásnál, augusztus 17-én 20 ezer példányt Balatonszemesnél, augusztus 25-én ezer példányt a balatonszemesi hajóállomásnál, szeptember 4-én 100 példányt Fonyódnál, végül szeptember 8-án néhány száz példányt a Zala folyó torkolatánál eresztett szabadon. A betelepítés hatékonyságának nyomon követése érdekében később feljegyezte, mikor és hol találtak *L. benedeni*-t a Balatonban. Entz a betelepítés után közel egy hónappal talált egy példányt a tihanyi Kis-öbölben, a Biológiai Kutatóintézet mellett, 1951 őszén pedig az északi partszakasz vizsgálatakor lelt nagy mennyiségben gyűjthető *L. benedeni* példányokat a part mentén mindenütt. 1951 áprilisában Woynárovich Elek gyakran gyűjtött *L. benedeni*-t Alsóörsnél az alámerülő vízinövényzetről. 1952 áprilisában pedig már a parttól néhány száz méterre is találtak egyedeket. Már ezekben az években mindenütt, ahol vízinövényzetet gyűjtöttek a Balatonban,

találtak *L. benedeni*-t a nádasok szélén és az alámerülő vízinövényzetben is. Megfigyelték őket homokos és kövezett parton is, 1953 nyarán pedig behatolt a Zala-folyóba (WOYNÁROVICH 1955).

PONYI (1956, 1957) a balatoni hínárosok rákjainak vizsgálatakor szintén több helyütt talált *L. benedeni*-t, így Keszthelynél, Tihanynál, Aszófőnél, Balatonfűzfőnél és a Sió-csatornában. A szerző az ún. hínárlakók csoportjába sorolta, amely a hínárral csak laza kapcsolatban áll [nem úgy, mint pl. a hínárbevonatban élő tegzes bolharák (*Corophium curvispinum*)]. WOYNÁROVICH (1955) szerint az 1950-es évek elején alkalmanként már kimutatták egyes balatoni halak béltartalmából, mint pl. a dévérkeszegben (*Abramis brama*). Ebben a cikkében kijelentette, hogy a *L. benedeni* betelepítése sikeres volt és megemlítette, hogy ahol a *L. benedeni* előfordul, ott a legjobb halhús. Tölg István említett ugyan *L. benedeni*-t, mint a 25–30 mm hosszúságú süllőivadék egyik táplálékát, azonban gyomrukban csak szórványosan találta meg őket, akárcsak a *Tubifex* és *Gammarida*-k fajainak egyedait, így szerinte még mindig komoly hiányt jelent egy nagyobb testű balatoni planktonikus táplálékszervezet (TÖLG 1959, 1962). A szerző szerint ennek az lehet az oka, hogy a *L. benedeni* a fiatal ragadozó halak által nehezen vadászható a vízi növényzetben.

A hetvenes évek elején a Balaton hét pontján vizsgálták a nádasokban élő gerincteleneket. Ebben az időszakban a *L. benedeni* egyedszáma a Keszthelyi-öböl nádasaiban volt a legtöbb, de kisebb egyedszámmal állandó tagnak volt tekinthető a vizsgált hínárosokban is (BÍRÓ & GULYÁS 1974).

A tóból kirepülő árvaszúnyog-lárvák jelentősen csökkentik a magasabb rendű szervezetek táplálékforrását és ezt a veszteséget hivatott enyhíteni a betelepített *L. benedeni* (WOYNÁROVICH 1958). Későbbi hal gyomortartalom vizsgálatok igazolták Woynárovich Elek elgondolását. 1970-ben TÁTRAI és PONYI (1976) elenyésző mennyiségű (0–2,3%-ban) *L. benedeni*-t találtak a 11–60 mm nagyságú süllőivadék gyomrában, az 51–60 mm-esekében pedig a legtöbb *L. benedeni*-t (36,7%). 1972-ben megállapították, hogy a *L. benedeni* a vágódurbincs szórványosan fogyasztott tápláléka, amely összfel néhány százalékot (0,3–2,1%) tesz ki a béltartalomban, nyár elején pedig néhány 25 mm-es példány belében kiugróan magas százalékban (25,2%) fordult elő (PONYI et al. 1972).

1974-ben a balatoni angolna (*Anguilla anguilla* L.) emésztőcsatornájának tartalma 0,7–30,5%-ban *L. benedeni* volt (BÍRÓ 1974), valamint PAULOVITS és BÍRÓ (1988) vizsgálatai szerint az angolna nyáron a parti sáv halait és rákjait, így a *L. benedeni*-t is fogyasztotta. Az 1970-es és 1990-es években a folyami géb (*Neogobius fluviatilis* Pallas) táplálékát vizsgálták, s minden esetben kb. 1% arányban találtak *L. benedeni* -t a béltartalmakban (BÍRÓ 1995). SPECZIÁR és BÍRÓ (2003) 1996 és 2001 között vizsgálták a kősüllő táplálkozási szokásait. Az 50-100 mm nagyságúak táplálékának 32,4%-át, a 100–150 mm nagyságúakénak 28,4%-át tették ki a *L. benedeni* példányok, és elvétele a 150 mm-nél nagyobb halak gyomrában is találtak *L. benedeni* -t. SPECZIÁR (2005) kimutatta, hogy 1999 és 2003 között a parti övből fogott süllők lényegesen nagyobb arányban (56–100%) fogyasztották a *L. benedeni*-t, mint a nyílt vízben fogottak (4–29%).

A közelmúltban SIPKAY ÉS HUFNAGEL (2006) tárták fel a Badacsonyi-öböl makrogerinctelen együttesének szezonális folyamatait, s az általuk vizsgált mindhárom évben a *L. benedeni* került elő a legnagyobb mennyiségben a víztestből.

2.4. A BENTIKUS SZERVEZETEK MINTAVÉTELI NEHÉZSÉGEI

A korábbi évtizedekben tehát a balatoni rákfajok és a vízi növényzet gyűjtésekor már mindenütt találkoztak *L. benedeni* példányokkal, de szisztematikus mintavételezések nem történtek, mint ahogy erre kidolgozott mintavételi módszer sem létezett. Mintavételi eljárásom kidolgozásához figyelembe kellett vennem a *L. benedeni* életmódját és a Balaton sajátosságait.

PONYI (1956) hínárlakónak nevezte a *L. benedeni*-t, PAULOVITS és BÍRÓ (1988) bevonatlakó rákként említették, RAZINKOVAS (1996) inkább planktonikus fajnak tartotta. FELFÖLDY (1981) szerint a vízfenék a meder vízzel érintkező felülete, ami részben a parti tájékhoz tartozik. A litorálisban zajló elsődleges szervesanyag-termelést a fitoplankton mellett hínárállományok és fenéklakó algaegyüttesek (fitobentosz) végzik (FELFÖLDY 1981). Ez utóbbi szerint és a 2.1. fejezetben több szerző (BĂCESCU 1954, ZHURAVEL 1959, ROAST et al. 1998) által leírt előfordulási helye szerint a *L. benedeni*-t leginkább az alzaton élő társulások (benton) tagjának tekinthetjük.

A bentikus állatok gyűjtése, nehezebb, így nagyobb körütekintést igényel, mint a zooplanktoné, egyrészt a mobilitásuk miatt, másrészt minden négyzetméteren más és más lehet az alzat jellege (EDMONDSON & WINBERG 1971). Ez a produkció számításakor – különösen az erősen mozaikos előfordulású fajoknál, mint amilyen a *L. benedeni* is – pontatlanságot is okozhat. A mozaikos elterjedés és a gyűjtési nehézségek általában a produkció alulbecslését okozzák (MORIN et al. 1987).

MAUCHLINE (1980) szerint a hasadtlábú rákokat egyik hagyományos mintavevő-eszközzel sem lehet hatékonyan gyűjteni, mert sokuk hirtelen helyváltoztatásra képes, vagy az üledék felületén marad, néhány faj pedig leássza magát az üledékbe. Sekély tavakban megnehezíti a háló húzását a hínár jelenléte. Leginkább elterjedt mintavételi mód a keretbe foglalt háló vontatása az üledék felszínén (BRANSTRATOR 2000, BREMER & VIJVERBERG 1982, CHIGBU & SIBLEY 1996, EDMONDSON & WINBERG 1971, MAUCHLINE 1980, ROAST et al. 1999). Mi a 8. ábrán látható nyeles planktonhálót alkalmaztuk.

Alámerülő vízi növényzetben a növényzet teljes vízoszlopból történő kiemeléséhez a mintavevő eszköz egy felül zárható, zsák alakú, 300 µm pórusátmérőjű planktonháló volt, melynek átmérője 44,5 cm, hossza pedig 97,5 cm (BÍRÓ & GULYÁS 1974, B. MUSKÓ & BAKÓ 2005).

2.5. AZ OXIGÉNFOGYASZTÁS MÉRÉSÉRŐL

A mintavételezésből becsült biomassa értékek változása alapján számolható a vizsgált faj populációjának nettó produkciója. Az oxigénfogyasztás és a nettó produkció ismeretében kalkulálható a populáció bruttó produkciója. Az oxigénfogyasztás az anyagcsereintenzitás legfőbb mutatója (KARLSON 1975, ALIMOV 1983). Anyagcserének az asszimiláció és disszimiláció folyamatainak összehangolt rendszerét nevezzük (DÉVAI et al. 1977). A tápanyagok elégetésének útja a jól ismert glikolízis, citrátkör és terminális oxidáció lépéseiből épül fel (KARLSON 1975). A felvett oxigén a terminális elektrontranszportban lép be a folyamatba, amely az eukariota-knál a mitokondriumok belső membránjában

lokalizált. Itt az oxigén a végső elektronakceptor szerepét tölti be és vízzé alakul, miközben még a citrátkörben szén-dioxid szabadul fel (KARLSON 1975). A szén-dioxid termelés és az oxigénfogyasztás arányos, tehát a légzést szénben kifejezve a szervezet minimális táplálékigényét kapjuk meg.

2.5.1. Winkler-módszer

A Winkler-módszer egy világszerte elterjedt klasszikus analitikai kémiai mérési módszer, mellyel vizes oldatok oldott oxigén-koncentrációját határozhatjuk meg (WINKLER 1888). Az eredeti módszert többen adaptálták a kísérleti állatok oxigénfogyasztása következtében kialakuló oldott oxigén-koncentráció különbségek kimutatására (AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION 1965, RANTA & HAKALA 1978, WEISSE & RUDSTAM 1989). A mérés lényege, hogy az előzőleg meghatározott nemű, méretű adaptált kísérleti állatokat légmentesen zárható, ismert térfogatú, vízzel teli edénybe helyezzük meghatározott időre, kontrollált laboratóriumi körülmények mellett, s ezzel egy időben állatok nélküli lombikokat (kontroll) is inkubálunk. Az inkubációs idő kezdetén és elteltével titrálással meghatározzuk az oldatok oxigén-koncentrációját. Végül a kontroll oldat eredeti oxigén-koncentrációjából kivonjuk az inkubációs idő végén meglévő oxigén-koncentrációt, illetve az állatokat tartalmazó oldatok végső oxigén-koncentrációját. Az eredményt időegység alatti száraztömegre vonatkoztatott oxigénfogyasztással fejezzük ki.

2.5.2. Műszeres légzésmérési technikák, Twin-Flow respirometria

A Winkler-módszert csak rövidtávú (néhány óras) mérésként használhatjuk, hogy az oxigén fogyása elhanyagolható legyen a kísérleti állat számára. Éppen az inkubációs idő rövidege miatt azonban napi ritmust és különböző szerek, környezeti feltételek (hőmérséklet, sótartalom) akut hatását folyamatában körülményes lenne mérni e módszerrel. Ezt hivatottak pótolni a folyamatosan fejlesztett újabb polarográfiás mérési technikák (DALLA VIA 1985, HALCROW & BOYD 1967, KAMLER 1969, SUTCLIFFE et al. 1975). Összegezve fentieket, a

Winkler-módszer és a mai mérési technikák együttes alkalmazása igen megbízható pontosságúak és így alkalmazásukkal feltárható a különböző környezeti feltételek hatása is a légzésre.

A mai mérési technikák közül az automatizált respirométer használata a legkorszerűbb. A legkorábbi respirométert FERNANDES fejlesztette ki 1923-ban, amiben az oxigénfogyasztást elektrolitikus módszerrel mérték (KLEKOWSKI & ZAJDEL 1972). A Cartesius-féle manometrikus gazométer állandó térfogat mellett a nyomásváltozást mutatja (LINDERSTROM-LANG 1937). A volumetrikus mikrorespirométer pedig állandó nyomás mellett a gáz térfogatának változását jelzi. A kísérleti állat által kilélegzett szén-dioxidot NaOH-os itatópapírral nyelték el, így az oxigénfogyás pontosan nyomonkövethető (KLEKOWSKI 1975).

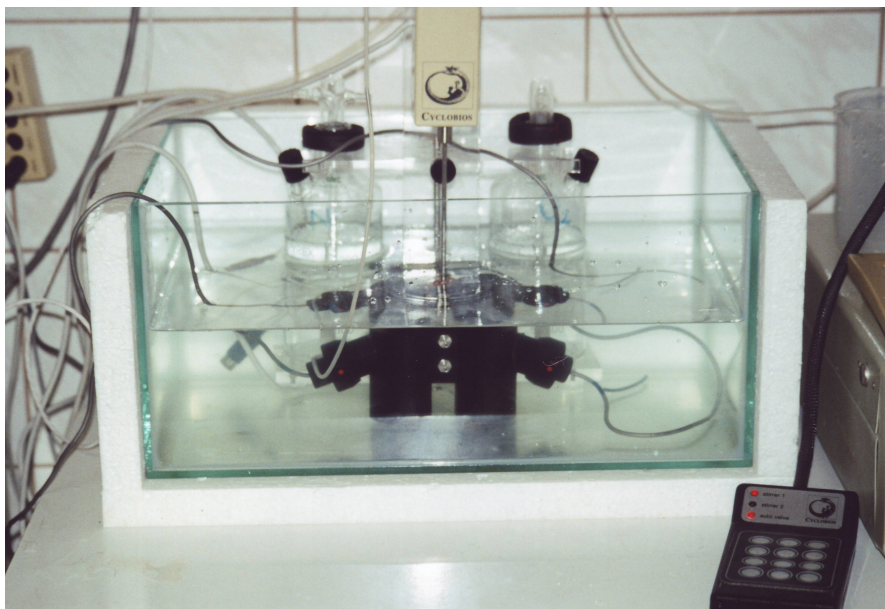
A '70-es években a polarográfiás elektródok alkalmazása terjedt el, melyet napjainkban a számítógép vezérelt, ezüst-katódos respirométer váltotta fel. Ennek egyik legkorszerűbb típusa az ún. Twin-Flow respirométer (4. ábra).



4. ábra. A Twin-Flow respirométer TF 20 és a hozzá csatlakozó elemek

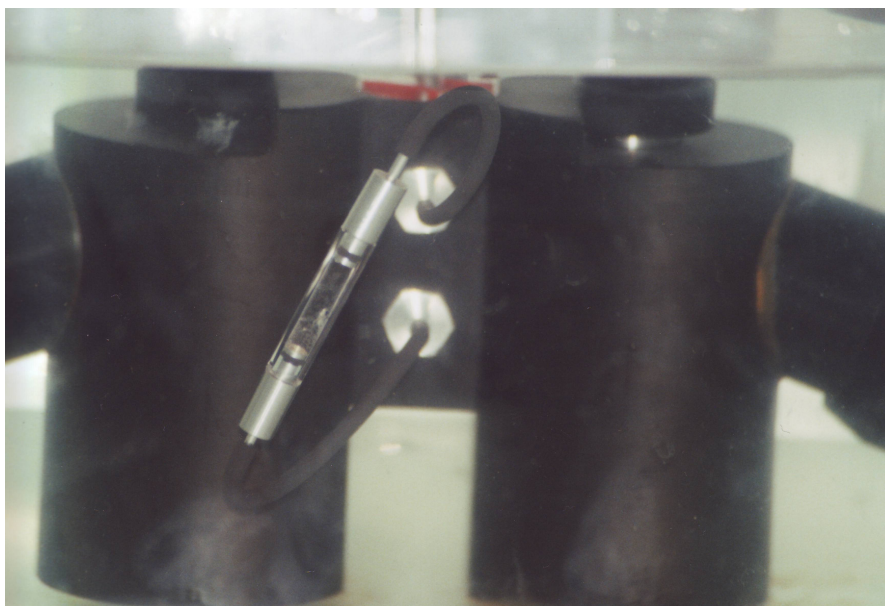
Nyitott átfolyású rendszere állandó oxigénszint mellett teszi lehetővé az oxigénfogyasztás long-term regisztrálását. A mérés lényege, hogy a kísérleti állat oxigénfogyasztását átfolyó rendszerben folyamatosan mérjük, két elektróddal egyidejűleg. Az egyik elektród az állathoz befolyó (kalibráló pozíció), a másik elektród az állattól elfolyó (mérő pozíció) víz oxigénkoncentrációját méri. A kettő különbségéből adódik az állat oxigénfogyasztása. A két elektród szerepe egy mérés során egy négyutas szelep elfordulásával rendszeres időközönként megcserélődik, így mintegy egymást kalibrálják, s ezáltal megbízhatóbbá válik a mérés. A megfelelően beállított, állandó sebességű vízáramlás és egyéb változók ismeretében a regisztrált értékekből szoftver segítségével számolható és ábrázolható a vizsgált állat oxigénfogyasztásának időbeli alakulása. A műszer érzékenysége $0,001 \mu\text{mol O}_2 \text{ liter}^{-1}$. Legfőbb előnye a korábbi respirométerekkel szemben, hogy állandó környezetet biztosít a kísérleti állat számára, illetve nagymértékben automatizálható.

A Cyclobios cég által kifejlesztett Twin-Flow respirométer TF20 (Ausztria, Innsbruck) (4. ábra) inkubációs és szenzor-egysége az állandó hőmérséklet biztosítása érdekében egy temperált vízzel teli 50 literes üveg akváriumba merül (5. ábra). Ehhez egy hűtő-fűtő termosztát csatlakozik.



5. ábra. A vízfürdő a két víztartállyal és az elektródházzal

Az állatkamra egy 2-10 ml térfogatú üvegcső (6. ábra), mely többféle méretben létezik. Két végéhez egy-egy ún. Viton gumicső csatlakozik, melyek a két elektródnál keringő médiumot vezetik be, illetve ki; anyaga pedig megakadályozza az oxigén átdiffundálását.



6. ábra. Az elektródház az állatkamrával, benne egy *L. benedeni* egyed

Két 500 cm³ térfogatú üvegpalack (víztartály) szolgál a médium (pl. csapvíz, szűrt tóvíz vagy mesterséges édesvíz) befogadására, melyet a rendszerben keringetni akarunk (5. ábra). A két víztartály lehetővé teszi, hogy akut hatásvizsgálatként egy mérés során egymást váltva kétféle médiummal dolgozzunk.

Az elektródház egy műanyagból és teflonból álló, hermetikusan teljesen zárt rendszer (6. ábra), amelyen csak a médium áramlik át. A nyitható részeket mindenütt gumigyűrűk tömítik. Alapvető követelmény, hogy a rendszer mindenütt teljesen légmentes legyen. Az elektródok polarográfiás oxigén szenzorok (Polarographic Oxygen Sensors, POS), melyek működésének fizikai-kémiai hátteréről GNAIGER és FORSTNER (1983) írtak könyvükben részletesen.

A közvetlenül az elektródok alatt található, teflonnal bevont, állítható sebességű mágneses keverők biztosítják, hogy az elektródoknál ne alakuljon ki oxigénkoncentráció-gradiens.

Egy *perisztaltikus pumpa* pumpálja át a vizet a mérőkamrán a víztartálytól. Az áramlási sebességet úgy kell beállítani, hogy egyensúlyba tartsa az állatok oxigénfogyasztását a bevitt oxigénnel. Így elkerülhető a környezet oxigén koncentrációjának változása által kiváltott stressz.

A mérőprogram (Datgraf, CYCLOBIOS) rögzíti, a monitoron pedig kijelzi az aktuális értékeket, úgymint oxigénkoncentráció, vízhőmérséklet és légnyomás. Szintén a Datgraf segítségével értékeljük ki az eredményeket.

A respirométer zárt rendszerében könnyen kialakulnak mikrobiális filmek, amelyek oxigénfogyasztása számottevő hibát okoz. Ez a probléma különösen hosszú idejű, több napos kísérleteknél lép fel, amikor nincs lehetőség a rendszer tisztítására. A mai gyakorlatban leginkább bevált módszer a respirométerben a használat során idővel állandósuló mikrobiális filmek légzésének figyelembe vétele (DALLA VIA 1985). A rendszer belső felületének kísérlet előtti fertőtlenítésével elérhetjük, hogy csak a kísérleti állatról és a médiumból inokuláljunk mikroorganizmusokat. Utóbbi csökkenthető a tesztmédium (pl. tóvíz) előzetes szűrésével steril 0,45 µm pórusátmérőjű filterrel (DALLA VIA 1985).

2.6. TERMELÉSBIOLOGIAI VONATKOZÁSOK

Produkción az élő rendszerek által időegység alatt létrehozott, illetve átszajátított élőanyag-mennyiséget értjük, amelyet meghatározott időegységre vonatkoztatunk (BALOGH 1953), más szavakkal egy adott időtartam alatt, egységnyi térfogatban vagy területen mért biomassa-változás (PONYI 1992). Termelésbiológiai értelemben meghatározott időegységen populációk esetében a populáció generációs idejét értjük (DÉVAI et al. 1977). A populáció bruttó produkciója alapvetően a nettó produkció és a légzési szénveszteség összegéből adódik (ALIMOV 1983, WINBERG 1971b).

Kohorszon (korcsoporton) egy fajnak olyan – azonos korú egyedeket magában foglaló – állatcsoportját értjük, mely limitált időperióduson belül elkülöníthető egy vagy több másik korcsoportjától (EDMONDSON & WINBERG 1971b).

Olyan fajok esetében, ahol tisztán elkülöníthetők a kohorszok, általában Allen módszerével számolnak produkciót, mint például az *Ephemerella argo* kérészlárvánál (BENKE 1993), vagy a *Chironomus gr. plumosus* árvaszúnyog-lárvánál (SPECZIÁR 2000). Olyan fajok esetében viszont, ahol a kohorszok időben átfednek egymással, és a populáció sűrűsége kicsi, a produkció számításához a méreteloszlás (size-frequency method, SF) módszerét ajánlják (BENKE 1993, MORIN et al. 1987, HAMILTON 1969). Ezzel a módszerrel számolt LEJEUSNE & CHEVALDONNÉ (2005), SELL (1982) valamint BREMER & VIJVERBERG (1982) más Mysidacea fajok éves produkciójának számításakor.

3. CÉLKITŰZÉSEK

A balatoni *L. benedeni*-ről rendelkezésre álló korábbi ismeretek és a kutatási lehetőségek szerint az alábbi célokat kívántam megvalósítani.

1. A *L. benedeni* populációjának állományfelmérése a tihanyi betonozott parti övben és a Balaton négy pontján hínárosban.
2. A *L. benedeni* évszakos populáció dinamikájának leírása, életsiklusának megállapítása, és generációik számának meghatározása.
3. A *L. benedeni* biomassza becslése a Balaton összes betonfal-felületén és a teljes hínárállományban.
4. A *L. benedeni* testhossz-testtömeg, valamint száraztömeg-széntartalom összefüggésének meghatározása. Napi légzési szénvesztességének meghatározása az oxigénfogyasztásából, valamint nettó és bruttó produkciójának becslése.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A *L. benedeni* POPULÁCIÓK SZEZONÁLIS VIZSGÁLATA, A MINTAVÉTELI HELYEK ÉS MINTAVÉTELI GYAKORISÁG

Állományfelméréskor egy faj populációjának összegyedszámát, egyedsűrűségét, kor- és nembeli összetételét vizsgáljuk (WINBERG 1971**b**). Mysidacea fajok állományfelméréséhez egy-két éven keresztül kettő-négyhetente szükséges gyűjteni a vizsgált faj egyedeit, lehetőség szerint élőhelyük több reprezentatív pontjáról (BORGHOUTS 1978, GRABE et al. 2004, VORSTMAN 1951, VIÑAS et al. 2005, LASENBY & LANGFORD 1972). A Balatonban két eltérő habitusú élőhelyet választottam: a víz alá merült makrofitont, ami esetünkben különböző hínárfajokat jelentett (továbbiakban „hínáros”) (7. ábra), ahonnan 2000-ben és 2001-ben 3-3 alkalommal gyűjtöttünk Balatonalmádi, Tihany, Szigliget és Keszthely közelében, illetve a betonozott parti zónát a tihanyi hajóállomás közelében, kb. 200 méterre a hajóforgalomtól. A parti mintavételezéskor ez a betonfal bizonyult a legmegbízhatóbbnak, legstabilabbnak az időjárás változásainak kitettség és a *L. benedeni* egyedek rendszeres előfordulása szempontjából.

A tihanyi hajóállomás mellől származó mintáimat 2000 júliusától 2002 júniusáig kb. 3 hetes gyakorisággal, összesen 28 alkalommal gyűjtöttem. Egy gyűjtést az egy és két mélységből származó húzás esetén is egy mintaként dolgoztam fel. (1. táblázat). A vízállásnál fogva egy méternél mélyebb víztér nem volt a parti zónában az általam gyűjtött helyen.

1. táblázat. A *Limnomysis benedeni* gyűjtésének adatai a betonozott partról

Gyűjtési idő (év, hónap, nap)	Vízállások (cm)	Hálózás mélysége (m)	Hálózás hossza (m)	Tavi összes betonfal felület (m ²)
2000.07.05.	10	0,5	12,5	44859
2000.08.18.	25	0,5	12,5	48400
2000.08.31.	10	0,5	8,5	44859
2000.10.10.	10	0,5	28	44859
2000.11.23.	5	0,5	28,5	43678
2001.01.10.	15	0,5	43,2	46039
2001.02.02.	15	0,5	48,2	46039
2001.03.08.	15	0,5	16,5	46039
2001.04.03.	5	0,5	43,2	43678
2001.04.26.	5	0,5	26	43678
2001.05.22.	15	0,5	26	46039
2001.06.22.	15	0,5	26	46039
2001.07.13.	15	0,5	21,6	46039
2001.08.03.	20	0,5	12	47220
2001.08.22.	10	0,5	24	44859
2001.09.19.	10	0,5	21,6	44859
2001.10.15.	5	0,5	21,6	43678
2001.11.08.	5	0,5	21,6	43678
2001.11.30.	5	0,5	21,6	43678
2002.01.08.	63	2 x 0,5	2 x 4	56664
2002.01.29.	65	2 x 0,5	2 x 4	57844
2002.02.18.	68	2 x 0,5	2 x 43,2	59025
2002.03.13.	72	2 x 0,5	2 x 43,2	59025
2002.03.28.	72	2 x 0,5	2 x 43,2	59025
2002.04.25.	76	2 x 0,5	2 x 43,2	60205
2002.05.16.	77	2 x 0,5	2 x 43,2	61386
2002.06.03.	69	2 x 0,5	2 x 43,2	59025
2002.06.19.	66	2 x 0,5	2 x 43,2	57844

Hínárosból származó mintáimat két év során (2000 és 2001), három-három alkalommal (május és október között), a Balaton négy különböző pontjáról gyűjtötték kollégáim (B. MUSKÓ & BAKÓ 2005), mely helyek paramétereit a 2. és 3. táblázatban tüntettem fel.

2. táblázat. A *Limnomysis benedeni* gyűjtési adatai vízi növényzetben 2000-ben. (*P. p.* = *Potamogeton perfoliatus*, *M. sp.* = *Myriophyllum spicatum*, *N. m.* = *Najas marina*, *C. d.* = *Ceratophyllum demersum*)

Gyűjtési hely és idő	Koordináták	Hínárfajok (%) június 09.	Hínárfajok (%) július 17.	Hínárfajok (%) október 13.
Keszthelyi-medence	É: 46° 45' 50,1"; K: 17° 16' 10,2"	<i>P. p.</i> : 100,00	<i>P.p.</i> : 83,52±28,54 <i>M.sp.</i> :16,48±28,54	<i>M.sp.</i> : 93,73±4,26 <i>N. m.</i> : 6,27±4,26
Szigligeti-medence	É: 46° 47' 39,9"; K: 17° 24' 56,4"	<i>P. p.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 80,60±16,43 <i>C. d.</i> : 19,40±16,43	<i>M. sp.</i> : 100,00
Tihany, BLKI előtt	É: 46° 54' 45,6"; K: 17° 53' 37,3"	<i>M.sp.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 100,00	<i>M. sp.</i> : 98,73±4,26 <i>P. p.</i> : 1,27±2,20
B.almádi, kikötő	É: 47° 01' 45,2"; K: 18° 01' 36,9"	<i>P.p.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 100,00	<i>M. sp.</i> : 97,54±2,20 <i>P. p.</i> : 2,46±2,21

3. táblázat. A *Limnomysis benedeni* gyűjtési adatai vízi növényzetben 2001-ben. (*P. p.* = *Potamogeton perfoliatus*, *M. sp.* = *Myriophyllum spicatum*, *N. m.* = *Najas marina*, *C. d.* = *Ceratophyllum demersum*)

Gyűjtési hely és idő	Koordináták	Hínárfajok (%) május 25.	Hínárfajok (%) július 18.	Hínárfajok (%) szeptember 04.
Keszthelyi-medence	É: 46° 45' 50,1"; K: 17° 16' 10,2"	<i>M. sp.</i> : 100,00	<i>M. sp.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 64,18 <i>M. sp.</i> 35,82
Szigligeti-medence	É: 46° 47' 39,9"; K: 17° 24' 56,4"	<i>M. sp.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> 52,02 <i>M. sp.</i> : 47,98	<i>M. sp.</i> : 79,73 <i>C. d.</i> : 20,27
Tihany, BLKI előtt	É: 46° 54' 45,6"; K: 17° 53' 37,3"	<i>M.sp.</i> : 100,00	<i>M. sp.</i> : 100,00	<i>M. sp.</i> : 100,00
B.Almádi, kikötő	É: 47° 01' 45,2"; K: 18° 01' 36,9"	<i>M. sp.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 100,00	<i>P. p.</i> : 100,00



7. ábra. A mintavétel során gyűjtött hínárfajok: (a) *Myriophyllum spicatum*, (b) *Najas marina*, (c) *P. perfoliatus*

4.2. MINTAVÉTELI MÓDSZEREK

A betonozott part mentén a mintákat 0,5 x 0,5 m-es keretbe foglalt, 300 μ m lyukbőségű nyeles planktonhálózattal gyűjtöttem (8. ábra). Mivel a vízi növényzet az alzáton rendszerint nehezítette a háló húzását, a kövek között pedig az állatok nagy része elmenekült, így a tihanyi hajóállomás mellett két móló víz alá merülő függőleges beton oldala mentén húztam a hálót az adott évben aktuális vízszint szerint. Magasabb vízálláskor (100-150 cm vízmélység a helyszínen) a felső 0,5 méteres, majd ellenkező irányból az alatta lévő 0,5 méteres vízrétegből, alacsonyabb vízálláskor (50-100 cm vízmélység a helyszínen) az alsó fél méteres sávban. A húzás hosszát feljegyeztem (1. táblázat), a helyszínen vödörrel merített kevert tóvíz hőmérsékletét higanyos hőmérővel megmértem. A mintát 5%-os végkoncentrációjú formaldehid-oldattal (REANAL) a helyszínen tartósítottam, majd fénytől védve laboratóriumba szállítottam, számolás előtt 70%-os etil-alkoholban (REANAL) átmostam. Az érintett partszakasz hosszát a hálókör 0,5 méteres hosszával

beszorozva alzatfelületre számoltam az állatok sűrűségét. A mintavételi időpontokat az irodalmak szerint 2-4 hétnek választottam meg, amit az időjárás időnként módosított (erősen hullámozó vízben nehézségekbe ütközik a háló húzása, illetve a *L. benedeni* a parttól távolabbi területekre húzódik). A hálózások hosszát az aktuálisan szabadon rendelkezésre állott mólóhossz determinálta.

Ugyanezzel a hálóval gyűjtöttem a kísérleti állatokat a testhossz-testtömeg összefüggés meghatározásához a BLKI mólójánál, 2000. július 26.-án és augusztus 12.-én.



8. ábra. A keretbe foglalt nyeles planktonháló



9. ábra. A hínármintavevő

A vízi növényzetet egy felül zárható, zsák alakú, 300 μm pórusátmérőjű hálóval bűvár emelte ki a vízoszlopból (9. ábra). A háló átmérője 44,5 cm, hossza pedig 97,5 cm (BÍRÓ & GULYÁS 1974, B. MUSKÓ & BAKÓ 2005). A vízi növényzetre helyezett zsák alakú planktonháló nyílását a bűvár az alzatig nyomta, majd elvágta a hínárszálakat, a zsák száját pedig összehúzta. Az ily módon nyert növényzetről laboratóriumba szállítás után alaposan lemostam az állatokat, melyeket ezt követően 70%-os metil-alkoholban fajok szerint különválogattam és tartósítottam. Mivel a mintavételi háló nyitott szájának területe 0,1554 m^2 volt, így a későbbiekben mintánként 6,44-gyel szoroztam az állatok számát, hogy az egyedsűrűséget egyed m^{-2} alzatfelületre kapjam (B. MUSKÓ & BAKÓ 2005).

4.3. A GYŰJTÖTT ÁLLATOK TESTHOSSZÁNAK, NEMÉNEK ÉS PETESZÁMÁNAK MEGHATÁROZÁSA

Vizsgálataim során összesen mintegy 3000 *L. benedeni* testhosszát és nemét, illetve közel 300 petésnek a peteszámát állapítottam meg. Az alkoholos atmoszféra követően minden gyűjtött állat testhosszát a páncél elejétől a telson végéig sztereomikroszkóp alatt mértem, milliméterpapír segítségével (LEJEUSNE & CHEVALDONNÉ 2005, HOFER et al. 1980, KETELAARS et al. 1999, SELL 1982, VIÑAS et al. 2005).

A testhosszak mérésével egyidejűleg sztereomikroszkóp alatt megállapítottam az állatok nemét a 4. potrohláb mérete alapján, illetve a nőtények erszéyének állapota alapján (LEJEUSNE & CHEVALDONNÉ 2005, MAUCLINE 1980) csoportosítottam őket nőtény, hím, petés nőtény és juvenilis kategóriákba. A nőtényenkénti peteszámot (fekunditás) a petés nőtény testhosszával együtt feljegyeztem. Juvenilisnek tekintettem azokat a példányokat, amelyeknek másodlagos nemi jellegét a fejletlen 4. potrohláb miatt ily módon nem tudtam megállapítani (BORGHOUTS 1978). Ezeket évszaktól függően az 5-6 mm méretű és ennél kisebb állatok jelentik. A petés nőtények erszéyéből óvatosan kiemeltem a petéket vagy embriókat és ezeket is megszámoltam.

4.4. A *L. BENEDENI* TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSÉNEK MEGHATÁROZÁSA

A rendszeres gyűjtéseket megelőzően két alkalommal nyáron (2000 július 26. és 2000 augusztus 12.) gyűjtöttem *L. benedeni*-t a testhossz-testtömeg összefüggés meghatározásához a BLKI mólójánál. A begyűjtött egyedeket milliméterenként növekvő, összesen 7 méretcsoportra válogattam. A méretcsoportok a következők voltak: 2, 3, 4, 5, 6, 7 és 8 mm hosszúságúak. Méretcsoportonként 10-10 egyedet külön alufóliákba csomagolva 24 órára 60 °C-os szárítószekrénybe (HERAEUS UT 12) helyeztem és szárítottam. Ezután a mintákat 24 órán keresztül exikkátorban tároltam szobahőmérsékleten. Harmadnap analitikai mérlegen (SCALTEC) 0,0001 grammos pontossággal lemértem az egyes csoportok és az egyedek átlagos száraztömegét. Méretcsoportonként öt párhuzamot mértem. A kapott adatokat Excel programban grafikusán ábrázoltam, s a logaritmikus, exponenciális és

hatványgörbék ráillesztése után az R érték alapján kiválasztottam a legpontosabban illeszkedő trendvonalat. A továbbiakban az oxigénfogyasztás számolásakor a kísérleti állatok testhosszának lemérése után ezt az összefüggést használtam az egyedek száraztömegének meghatározására.

4.5. A *L. benedeni* OXIGÉNFOGYASZTÁSÁNAK MÉRÉSE

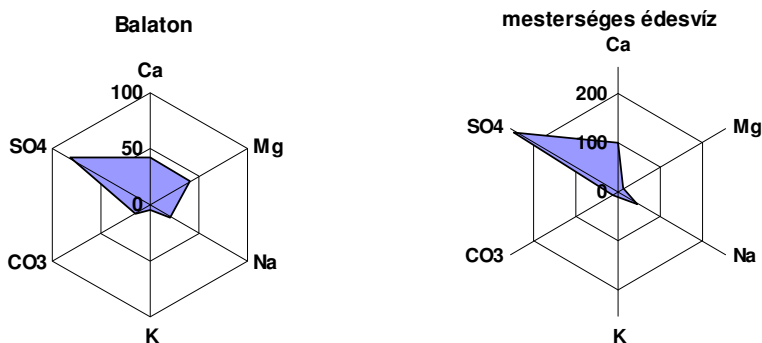
4.5.1. A *L. benedeni* OXIGÉNFOGYASZTÁSÁNAK MEGHATÁROZÁSA KÉMIAI MÓDSZERREL (WINKLER-MÓDSZER)

Vizsgálataim során összesen mintegy 3000 *L. benedeni* légzését mértem a FELFÖLDY (1987) által módosított Winkler-módszerrel (WINKLER 1888). A kísérleti állatokat a tihanyi hajóállomás melletti betonozott parti zónából gyűjtöttem nyeles planktonhálójával. Az állatokat azonnal laboratóriumba szállítottam és az adott évszakban előforduló különböző méretű egyedeket szabad szemmel, levágott hegyű műanyag pipetta segítségével milliméterenként növekvő méretcsoportokba válogattam szét, 2-13 mm között. Az állatokat mérés előtt 24 órán át előinkubáltam 0,45 µm pórusátmérőjű GF/B (WHATMAN) üvegszűrőn átszűrt, előzetesen oxigénnel telített (levegőztetett) Balaton-vízben, hogy adaptáljam a laborkörülményekhez, és kiürüljön a bélcsatornájuk. Minden alkalommal az éppen aktuális tóhőmérséklethez képest maximum $\pm 0,5$ °C-kal eltérő hőmérsékletet alkalmaztam adaptációkor és a kísérlet során is, hogy az ezzel járó stresszt lehetőleg csökkentsem az állatok számára. A tisztára mosott, száraz, csiszoldugóval légmentesen zárható, pontosan ismert térfogatú Erlenmeyer-lombikokat oxigénnel telített mesterséges édesvízzel töltöttem fel, mivel a Winkler-módszer csak elhanyagolható mennyiségű szerves anyagot tartalmazó vízben használható (FELFÖLDY 1987). A mesterséges édesvizet előzetesen az aktuális tóhőmérsékleten temperáltam. Mindegyik feltöltött lombikba 10-10 darab, 1 mm-en belül azonos méretű állatot tettem (a 2-3 mm-esekből a pontosabb meghatározás érdekében 20 állatot helyeztem lombikonként). A mesterséges édesvizet a következő recept szerint készítettem HARRIS és B. MUSKÓ (1999) után, akiknek korábbi vizsgálataik szerint a *Corophium curvispinum*-on ez az összetétel nem okozott élettani stresszt:

- 250 ml, 1,36 g l⁻¹ koncentrációjú CaSO₄-oldat
- 2,5 ml, 10,01 g l⁻¹ koncentrációjú KHCO₃-oldat,
- 50 ml, 20,03 g l⁻¹ koncentrációjú MgCl₂ x 6 H₂O-oldat,
- 20 ml, 5,84 g l⁻¹ koncentrációjú NaCl-oldat,

melyet ioncserélt vízzel 1000 ml-re töltöttem fel.

A balatonvíz és a kísérletekben felhasznált mesterséges édesvíz ionarányait a csillagdiagramm (10. ábra) és ionösszetételét a 4. táblázat mutatja.



10. ábra. A balatonvíz és a mesterséges édesvíz ionarányai csillagdiagrammon (mg l⁻¹)

4. táblázat. A balatonvíz (HERODEK et al. 1988) és a mesterséges édesvíz ionarányai

	balatonvíz (mg l ⁻¹)	mesterséges édesvíz (mg l ⁻¹)
Ca ²⁺	42,37	100
Mg ²⁺	40,5	12
Na ⁺	21	46
K ⁺	5,6	9,75
CO ₃ ²⁻	14,75	15
SO ₄ ²⁻	81,6	240

A légzés intenzitását hat hőmérsékleten (0, 5, 10, 15, 20 és 23 °C), 8,4 pH-n mértem Winkler-módszerrel, három párhuzamban és két ismétléssel. A 0 °C-ot jeges vízfürdővel biztosítottam, folyamatos jégutánpótlással (így maximum 0,5 °C-ra

emelkedett az inkubációs hőmérséklet), a kísérleteket magasabb hőmérsékleteken (5, 10, 15, 20 és 23 °C) termosztát-szekrényben (LIEBHERR, AQUA-LITIC) kiviteleztem. A Balaton-víznek megfelelő, enyhén lúgos kémhatást (pH = 8,4) 0,1 M-os AMPSO (SIGMA) pufferrel állítottam be. A légmentes lezárás pillanatától stopperórával mértem az inkubációs időt, melyet az állatok számának és a rendelkezésükre álló térfogatnak az ismeretében minden hőmérsékleten egységesen 6 órának választottam meg.

Kontrollként állatokat nem tartalmazó, oxigénnel telített, azonos hőmérsékletű oldatokat inkubáltam. A 6 óra inkubációs idő elteltével az inkubáló edényekbe a feltöltés sorrendjében pipettáztam a leállító oldatokat (1 ml 2 M-os MnSO_4 és 1 ml 1,25 M-os KOH-os KI-oldat). A lombikokat légmentesen visszazártam, majd az így kezelt oldatokat legalább fél órán keresztül állni hagytam, időnként megrázogattam, hogy a mangán (II)-hidroxid csapadék kiválása teljesen lejártszódjon. Ezt követően 1 ml tömény kénsavat pipettáztam a csapadékos oldatba, melyet alapos összerázás után még 10 percig állni hagytam. Az így kapott és a kiváló jódtól intenzív sárga színű, csapadékmentes ún. törzsoldatokból 25 ml-t pipettáztam Erlenmeyer-lombikba, 3-3 párhuzamban. Pár csepp keményítő hozzáadása után nátrium-tioszulfát-oldattal elszíntelenedésig titráltam az oldatokat.

Az oldatok oxigénkoncentrációjának számolása az alábbi képletek alapján történt (FELFÖLDY 1987):

$$c = \frac{n \times F \times f \times 1000}{2 \times V} \times \frac{V'}{V' - 2} \times 16 \quad [1]$$

ahol c: oxigénkoncentráció mg l⁻¹-ben,

n: a nátrium-tioszulfát fogyása ml-ben,

F: a nátrium-tioszulfát normalitása,

f: a nátrium-tioszulfát faktora,

V: a titrált minta térfogata ml-ben,

V': a kísérleti edény térfogata ml-ben.

Az edényekre vonatkoztatott oxigéntartalmat (c' , mg O_2) a kísérleti edények térfogatának ismeretében számoltam ki:

$$c' = V' / 1000 \quad [2]$$

Végül az egységnyi száraztömegre vonatkoztatott, időegység alatti oxigénfogyasztás [R , mg O_2 mg⁻¹ sz.tömeg h⁻¹] kiszámolása:

$$R = \frac{V' \times (c_{\text{kontroll}} - c)}{m_{\text{sz}} \cdot t} \quad [3]$$

ahol m_{sz} : az állat száraztömege mg-ban,

$t = 6$ óra.

4.5.2. A *L. benedeni* oxigénfogyasztásának meghatározása Twin-Flow respirométerrel

A 2.5.2. fejezetben ismertetett teljes apparátus összeszerelése után feltöltöttem a rendszert 0,45 µm pórusátmérőjű GF/B (WHATMAN) üvegszűrőn átszűrt, oxigénnel telített balatonvízzel. Az előkísérletekben használt mesterséges édesvíztől a rendszer belső falán sók váltak ki, ami lehetetlenné tette a mérést. Összesen 51 darab 7-12 mm-es *L. benedeni* oxigénfogyasztását mértem egyenként, 2-5 párhuzamban 5, 10, 15, 21 és 23 °C-on, 48 órán keresztül. 23 °C-nál magasabb hőmérsékleten a mikroorganizmusok szaporodása olyan gyors volt, hogy oxigénfogyasztásuk már 12 óra után meghaladta a vizsgálandó állatét. Előkísérletekben megállapítottam a *L. benedeni* számára optimális átfolyási sebességet, amit a perisztaltikus pumpa biztosít. Minden egyes állat légzésmérése előtt, miután a kívánt változók (hőmérséklet, elektródjelek) stabilan beálltak – ez rendszerint több napot is igénybe vett –, megmértem a mikrobiális háttérlégzést, kísérleti állatok nélkül. A görbe stabilizálódása után, ami egy-két napig tartott, az 5

ml-es kamrába helyeztem az előzőleg Balatonból gyűjtött, majd a tóvíz hőmérsékletén 24 órán át adaptált állatot. A mérés és az adaptáció hőmérsékletét az éppen aktuális tóvíz hőmérsékletéhez minél közelebbi értéknek választottam meg ($\pm 0,5$ °C). A mikrobiális oxigénfogyasztást a 23. órától mértem egy órán keresztül, az állat eltávolítása után. A kísérleti állat ezalatt az általam adott algaport fogyasztotta. Az állatot újabb 23 órára visszahelyeztem az állatkamrába és folytattam a légzésének mérését. A 47. órában kivettem az állatot, pontosan lemértem a testhosszát. A mérés befejező mozzanata egy utolsó egyórás bakteriális légzésmérés volt (47-48. óra). A három mikrobiális légzésmérés során mértem az áramlási sebességet és feljegyeztem a légnyomást.

A Datgraf kiértékelő program (CYCLOBIOS) az online elmentett adatokat, vagyis az állatkamrából kifolyó víz folyamatosan regisztrált oxigénkoncentrációját és a légnyomást, egyidejűleg dolgozza fel: az oldott oxigén koncentrációját az aktuális légnyomásértékekkel korrigálja. A program mindkét elektródnak a mérési szakaszait értékeli. A kalibrációs szakaszok a légnyomásértékek görbéjére való illesztéshez kellene. Az állat oxigénfogyasztása a teljes oxigénfogyasztás és a mikrobiális oxigénfogyasztás különbségéből adódott. Legvégül az állat oxigénfogyasztását a folyási sebesség és az állat száraztömegének ismeretében $\mu\text{g O}_2 \text{ mg sz}^{-1} \text{óra}^{-1}$ mértékegységben fejeztem ki.

4.6. A *L. BENEDENI* ÖSSZES SZÉNTARTALMÁNAK MEGHATÁROZÁSA

Összesen 76 darab 2-8 mm testhosszúságú *L. benedeni* széntartalmát mértem. A gyűjtött állatokat 24 órás éheztetés után (a béltartalom kiürülése végett) szárítószekrényben 60 °C-on 24 óra alatt megszáritottam, majd analitikai mérlegen, a szükséges előmérések alapján, annyit mértem belőlük ónkapszulákba, hogy az egyes minták összes széntartalma a tömegspektrometriai standard anyagmennyiséghez (205,6 μg szén) a lehető legközelebb legyen. A kapszulákat légmentesen becsomagoltam és egy automata mintaelőkészítővel ellátott, folyamatos működésű tömegspektrométerrel (Automated Nitrogen/Carbon Analyzer – Mass Spectrometer, ANCA-MS System, Europa Scientific, UK) leucin standarddal

szemben, meghatároztam összes széntartalmukat. A műszer működési elvét és részletes technikai leírását PRESTON & BARRIE (1991) és BARRIE & LEMLEY (1989) közleménye tartalmazza.

4.7. A *L. benedeni* BIOMASSZÁJÁNAK, PRODUKCIÓJÁNAK ÉS ELIMINÁCIÓJÁNAK BECSLÉSE

A *L. benedeni* éves átlag száraz biomasszáját az általam kapott testhossz-száraztömeg összefüggés felhasználásával számoltam a gyűjtési adatokból.

A *L. benedeni* éves nettó produkcióját, a többi Mysidacea fajoknál használtakhoz hasonlóan (BREMER & VIJVERBERG 1982, LEJEUSNE & CHEVALDONNÉ 2005, SELL 1982), a méreteloszlás módszerével becsültem HAMILTON (1969) nyomán.

$$P_{\text{nettó}} = i \sum_{j=1}^i (n_j - n_{j+1}) [(L_j + L_{j+1}) 0,5]^3 \quad [5]$$

ahol

$P_{\text{nettó}}$: a becsült éves nettó produkció térfogat-egységre (mg szt m⁻³ év⁻¹),

n_j : átlagos egyedszám a j-edik méretcsoportban

L_j : j-edik méretcsoport átlagos testhossza (mm)

i: a méretcsoportok száma (*L. benedeni*-nél i=9 (2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, és 10 mm) értékkel számoltam).

A térfogategységre kapott produkcióértékeket átszámoltam száraztömeg m⁻² nap⁻¹ egységre. A testhosszakat a 4.4. fejezetben leírt módon meghatározott összefüggéssel számoltam át száraztömegre.

A *L. benedeni* bruttó produkcióját szénre vonatkoztatva (mg C m⁻² nap⁻¹) a szénre vonatkoztatott nettó produkciója (mg C m⁻² nap⁻¹) és légzési szénvesztesége ($R_{\text{szénveszteség}}$, mg C m⁻² nap⁻¹) összegéből számoltam (ALIMOV 1983, PONYI 1992, WINBERG 1971a). A *L. benedeni* exkréciós és vedlési szénveszteségét ezidáig senki

nem határozta meg, így ezeket figyelmen kívül kellett hagynom. A légzési szénveszteséget az oxigénfogyasztás értékekből számoltam a következő arányok alapján: 1 mg ellélegzett oxigén 0,35 mg szénnek felel meg (WINBERG 1971a).

$$P_{\text{bruttó}} = P_{\text{nettó}} + R_{\text{szénveszteség}}$$

[6]

A populáció eliminációját (E , mg C m⁻²) WINBERG (1971b) elmélete alapján számoltam, miszerint abban az ideális esetben, amikor a populáció minden tagja életben marad és testtömegük gyarapodik, a biomassa hatványgörbe szerint növekszik. Ezzel egyidejűleg a különböző méretű állatok valós egyedszámának figyelembe vételével ábrázoltam a biomassa alakulását. Az ideális és a valós biomassa értékek különbsége adja az elimináció mértékét, melyet ily módon mg C m⁻² mértékegységben fejeztem ki.

$$E = B_{\text{ideális}} - B_{\text{valós}} \quad [7]$$

A Balaton összes betonfalára vonatkozó produkció becsléséhez a parti öv esetén az aktuális vízállási adatokra (VITUKI honlapja: www.hydroinfo.hu/html.archivum/archiv) számolt víz alatti beton kikötő falak összes felületét (G.-TÓTH 2008) vettem figyelembe, a tavi összes hínármennyiséget TÓTH ÉS HERODEK (2002, 2008) becslése alapján számoltam, miszerint a Balaton teljes felületének (596 km²) kb. 2,5%-a lehet hínármező. A Balaton hínárállományáról a mai napig nem áll rendelkezésünkre pontos mennyiségi becslés (dr. Tóth Viktor szóbeli közlés). Az összes betonfelület és a becsült összes hínáros terület összegét tekintettem alapul a *L. benedeni* tavi állományának becsléséhez és tavi produkciójának számolásához. A száraztömegben kifejezett értékeket WINBERG 1971a szerint (a zooplankton fajok testének 90%-a víz) számoltam át nedves tömegre is, hogy összevethessem más balatoni fajok és társulások nedves tömegben megadott biomassa és produkció értékeivel.

4.8. STATISZTIKAI MÓDSZEREK

A *L. benedeni* populáció egyedeinek átlagos testhossza és a vízhőmérséklet időbeli alakulásának összefüggését ($n=27$), valamint a Winkler-módszer és Twin-Flow respirometria eredményeit egyaránt regresszióanalízissel vizsgáltam, 95%-os megbízhatósági szinten (SVÁB 1981).

Az oxigénfogyasztás meghatározására alkalmazott két légzésmérési módszer közötti különbségek elemzése során számoltam két független változó hatásával: az állatok méretével, valamint a kísérleti hőmérséklettel. A különbségek statisztikai értékelésénél faktoriális kovarianciaanalízist alkalmaztam, de ebben az esetben mindkét független változó hatását figyelembe vettem 95%-os megbízhatósági szinten (SVÁB 1981).

Az oxigénfogyasztás hőmérsékletfüggését ANOVA teszttel elemeztem méretcsoportonként, szintén 95%-os megbízhatósági szinten.

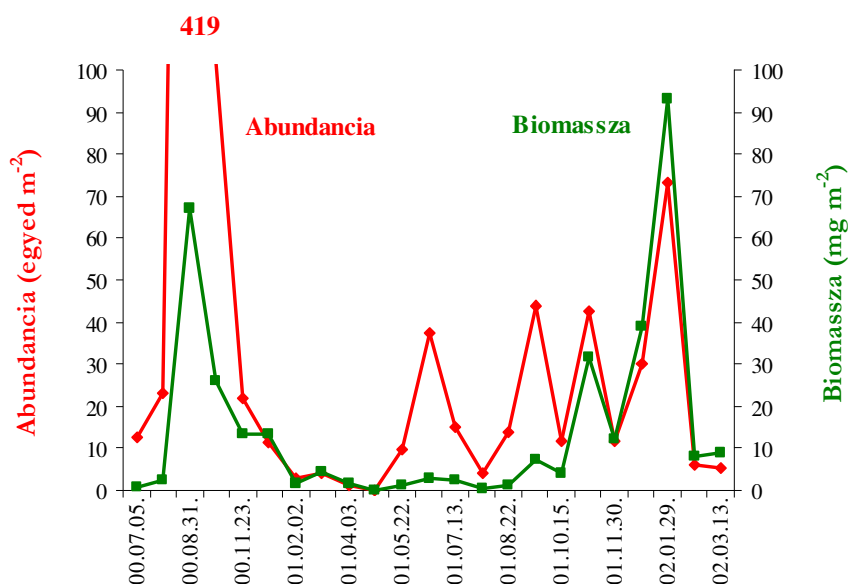
A testhosszak közötti különbséget a kétféle élőhelyen t-teszttel, a négy hínárosban Tukey-Kramer teszttel vizsgáltam 95%-os megbízhatósági szinten (Kyplot program).

5. EREDMÉNYEK

5.1. A *L. benedeni* ÁLLOMÁNYA ÉS POPULÁCIÓ-DINAMIKÁJA A BETONOZOTT PART MENTÉN THANYNÁL

A *L. benedeni* populációsűrűsége 2000-ben átlagosan 116 egyed m^{-2} , 2001-ben 15 egyed m^{-2} , 2002-ben pedig 17 egyed m^{-2} volt (11. ábra és 5. táblázat).

2000, 2001 és 2002 nyarán négyzetméterenként rendre átlagosan 151, 16,5 és 13 egyedet találtam, melyek zöme 3-5 mm hosszúságú volt. Télen a 10 mm feletti állatok domináltak átlagosan 12 és 30 egyed m^{-2} sűrűséggel (11. ábra). Az egyedszám alakulásában két nagyobb és több kisebb csúcsot figyeltem meg a teljes vizsgált időszakban. 2000 augusztusában találtam a legtöbb *L. benedeni* egyedet, 2001-ben az év második felében három kisebb csúcs adódott (egy nyár közepi, egy kora, illetve késő őszi), amik kisebbek, mint a 2002-es téli végi nagyobb csúcs.

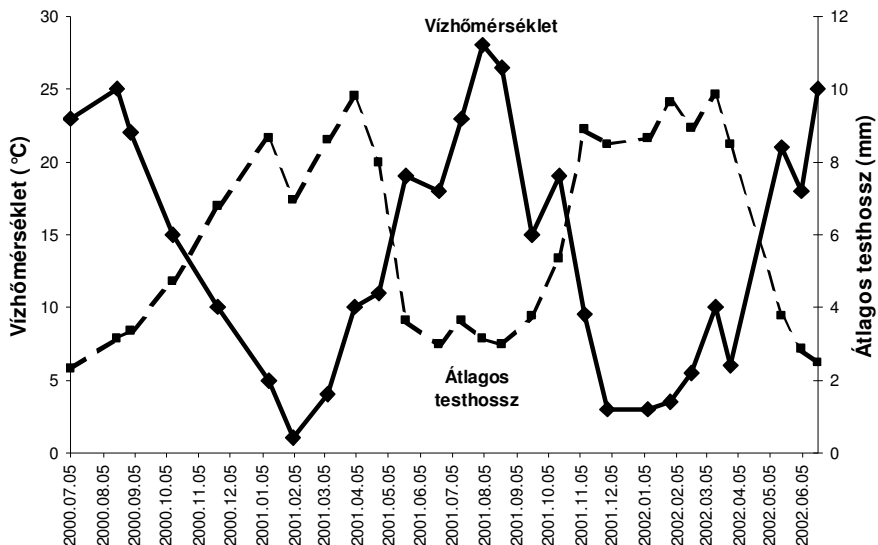


11. ábra. A *Limnomysis benedeni* szezonális abundanciája és biomassza (száraztömeg) változása 2000 és 2002 tavasza között a betonozott part mentén Tihanyban

5. táblázat. A *Limnomysis benedeni* szezonális abundanciája és biomasszája (száraz tömeg) 2000 júliusa és 2002 júniusa között a tihanyi parti övben (egy érték egy-egy gyűjtés eredményét tükrözi)

Időpont (év, hónap, nap)	Víz hőmérséklet (C°)	Abundancia (egyed m⁻²)	Biomassza (mg szt m⁻²)
2000.07.05.	23	12,5	0,65
2000.08.18.	25	23,2	2,6
2000.08.31.	22	419	67,2
2000.10.10.	15	102	26,0
2000.11.23.	10	22,0	13,6
2001.01.10.	5	12,3	13,25
2001.02.02.	1	2,7	1,8
2001.03.08.	4	4,3	4,56
2001.04.03.	10	1,0	1,48
2001.04.26.	11	<1	<1
2001.05.22.	19	9,9	1,4
2001.06.22.	18	36,6	2,96
2001.07.13.	23	15,1	2,37
2001.08.03.	24	4,2	<1
2001.08.22.	26,5	13,5	1,28
2001.09.19.	15	44,0	7,15
2001.10.15.	19	11,74	4,14
2001.11.08.	9,5	42,6	31,82
2001.11.30.	3	11,76	12,0
2002.01.08.	3	30,0	39,2
2002.01.29.	3,5	73,0	93,2
2002.02.18.	5,5	6,25	8,16
2002.03.13.	10	6,6	8,86
2002.03.28.	6	<1	1,82
2002.04.25.	15,5	0	0
2002.05.16.	21	15,4	1,34
2002.06.03.	18	16	1,67
2002.06.19.	25	9,5	0,915

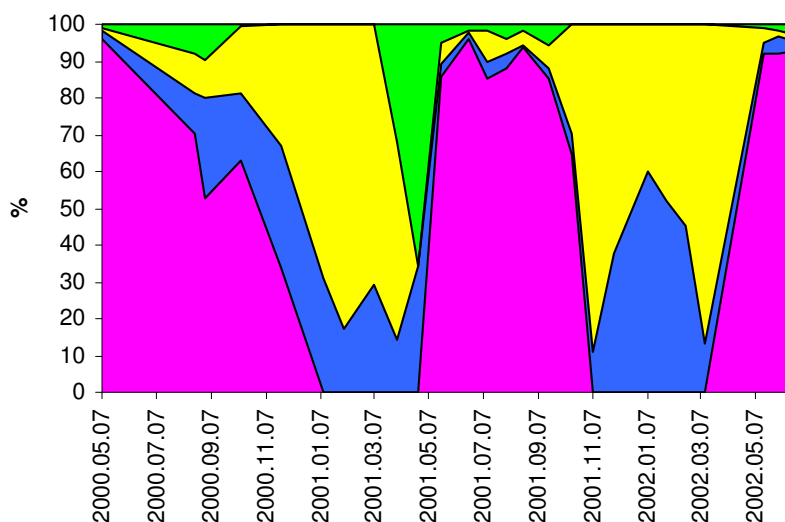
Az állatok átlagos testhosszának szezonális alakulása szignifikáns ($p < 0,0001$, $r = -0,88432$) negatív korrelációt mutatott a víz hőmérséklet változásával (12. ábra). A gyűjtési napokon 2001 január és március, illetve 2001 december és 2002 február között mértem a legalacsonyabb víz hőmérsékletet (1-5°C között), az állatok átlagos testhossza ekkor volt a legnagyobb (8,6-9,83 mm). 2000 július-augusztusában és 2001 augusztus és 2002 júniusában volt a víz hőmérséklete a legmagasabb (25-28 °C), az átlagos testhossz pedig a legkisebb (2,33 és 2,97 mm).



12. ábra. A *Limnomysis benedeni* átlagos testhosszáinak (szaggatott vonal) és a víz hőmérsékletének (folytonos vonal) alakulása 2000 júliusa és 2002 júniusa között

A nemek megoszlásának vizsgálata alapján a petések %-os aránya az összes egyedszámhoz viszonyítva, illetve a nőstény:hím arány nem mutatott egyértelmű tendenciát a három év vizsgált időszakában. A nőstények augusztusban voltak jelen a legkisebb arányban a hímekhez képest (átlag=63,5%) (13. ábra és 6. táblázat). A petés nőstények aránya tavasszal volt a legnagyobb, majd egy csökkenést követően nyár közepére ért el egy kisebb maximumot. (2001. 04. 26-án a gyűjtött nőstények mind petések voltak, ezért hiányzik két adat a 6. táblázatból). Tavasztól őszig a gyűjtött egyedek 52-96 %-át a juvenilis példányok tették ki. Minél nagyobb volt a fiatalok aránya, annál kisebb arányú volt a hímek jelenléte a populációban.

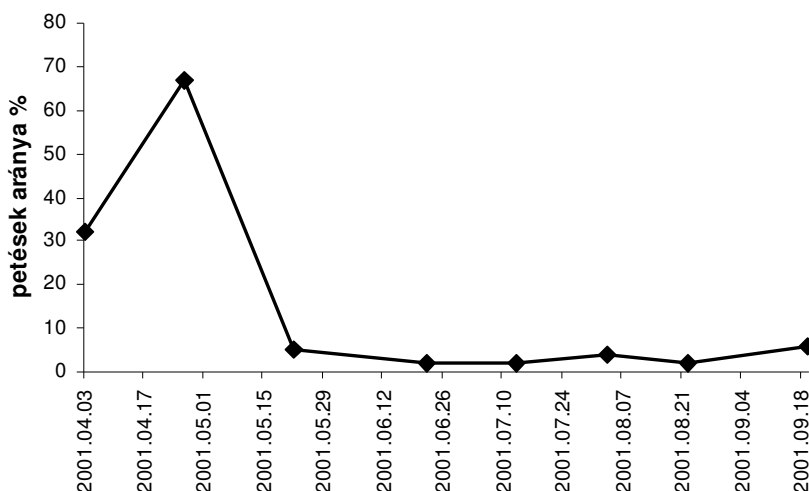
2001 április elején a gyűjtött egyedek 32 %-a, április közepén a gyűjtött egyedek 67%-a volt petés. Ezt követően mindvégig 6 % alatt maradt a petések aránya, amely csupán szeptember közepére ért el ismét egy kisebb maximumot (14. ábra). A befogott példányok kis száma miatt 2002. április 25-én nem volt értékelhető a gyűjtési eredmény.



13. ábra. A *Limnomysis benedeni* százalékos összetétele a tihanyi parti övben a teljes vizsgálati periódusban (Rózsaszín = juv., kék = hím, sárga = nőstény, zöld = petés)

6. táblázat. A *Limnomysis benedeni* petés nőstények %-os aránya az összes egyedszámhoz, a nőstényekhez és a hímekhez viszonyítva, valamint átlagos testhosszuk és peteszámuk a vizsgált reprodukciós időszakokban, a tihanyi parti övben

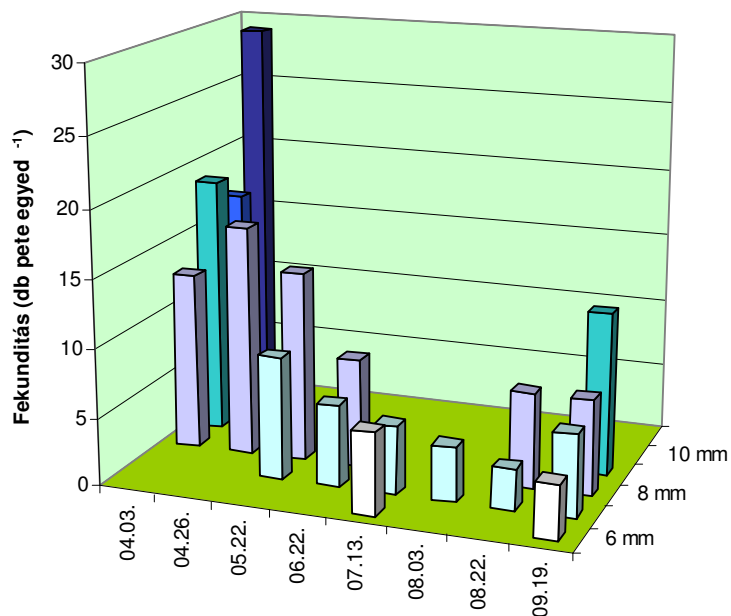
Időpont (év,hó-nap, nap)	Víz- hőmér- séklet (°C)	Petés/ összeged- szám arány(%)	Petés/ nőstény arány (%)	Nőstény/ hím arány (%)	Petések átlagos hossza (mm)	Átlagos peteszám/ nőstény
2000.07.05.	23	0,63	66,67	44,7	6	3
2000.08.18.	25	4,5	41,4	65,0	6,27	3,03
2000.08.31.	22	2,7	49,6	29,8	6,47	3,94
2000.10.10.	15	0,16	3,0	50,9	6,5	4,5
2001.04.03.	10	31,7	37,0	85,9	9,5	19,5
2001.04.26.	11	67,0	-	-	8,0	17,0
2001.05.22.	19	5,24	48	75	7,5	11,5
2001.06.22.	18	1,86	75	58,5	7,8	7,0
2001.07.13.	23	1,84	17,65	70,8	6,5	5,5
2001.08.03.	24	4,0	0,5	50,0	6,0	5,0
2001.08.22.	26,5	1,86	33,33	90	7,5	5,0
2001.09.19.	15	5,80	49	79,2	7,9	7,25
2002.05.16.	21	1,0	17,6	65,4	8,33	14
2002.06.03.	18	1,44	41,6	42,8	7,2	6
2002.06.19.	25	3,16	66,67	60,0	8,5	6



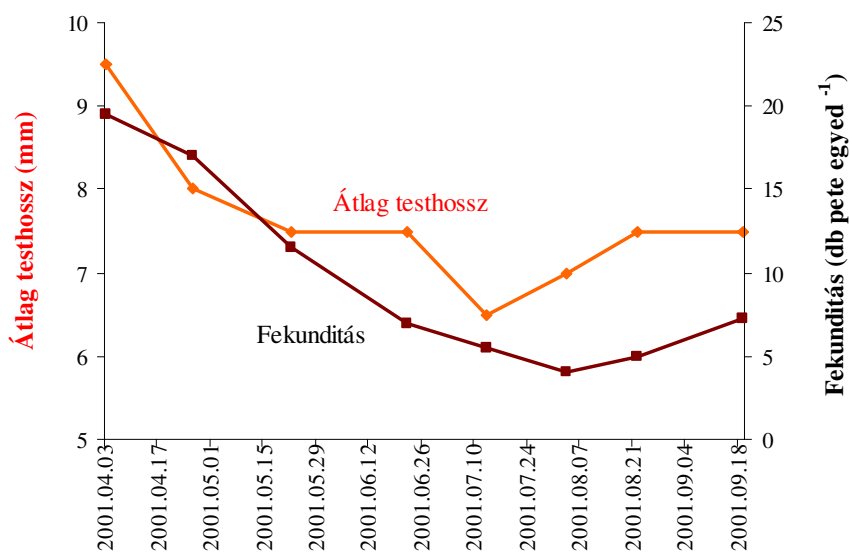
14. ábra. A petés nőstények aránya a teljes egyedszám százalékában a tihanyi parti övben 2001-ben

A nőstények április elejétől október elejéig hordoztak petét. A 2001-ben vizsgált petés nőstények fekunditása a testhossz növekedésével nőtt (15. és 16. ábra). A tavaszi petések nagyobb méretűek voltak és kétszer-háromszor annyi petét hordoztak, mint a nyári kelésű, kisebb méretű petések, ugyanakkor egy-egy méretcsoporton belül a teljes reprodukciós időszakban a tavaszi petések fekunditása nagyobb volt, mint az őszié. A petések átlagos testhossza áprilistól július közepéig, a peteszám áprilistól augusztus elejéig csökkent, ezt követően augusztus közepétől szeptember közepéig enyhén növekedett mindkettő (15. és 16. ábra).

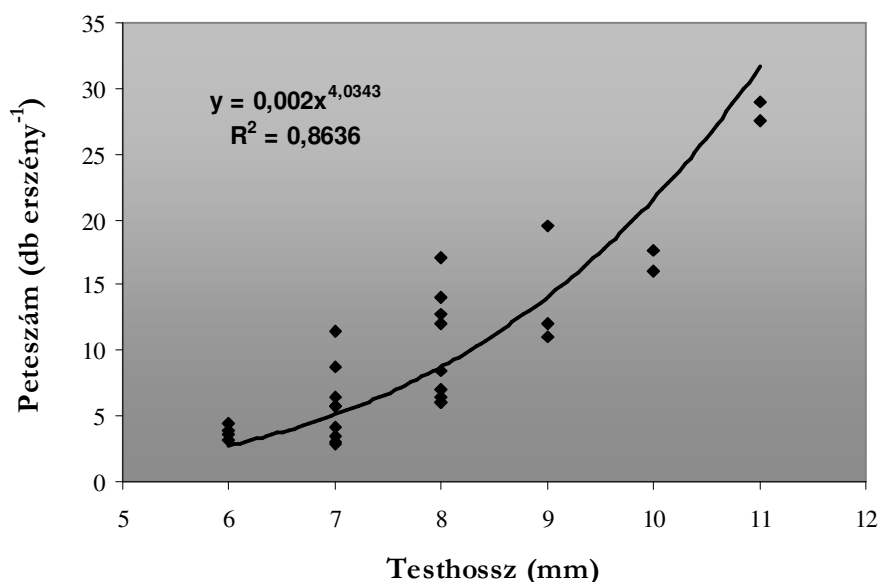
A legkisebb petések 6 mm hosszúságúak, a legnagyobbak 11 mm hosszúságúak voltak a teljes vizsgálati periódusban. A balatoni *L. benedeni* fekunditása a testhossz növekedésével hatványgörbe szerint növekedett (17. ábra). A legkisebb petések átlagosan 5, a legnagyobb méretűek átlagosan 27 petét hordoztak.



15. ábra. A különböző méretű nőstények fekunditása a tihanyi parti övben, 2001-ben



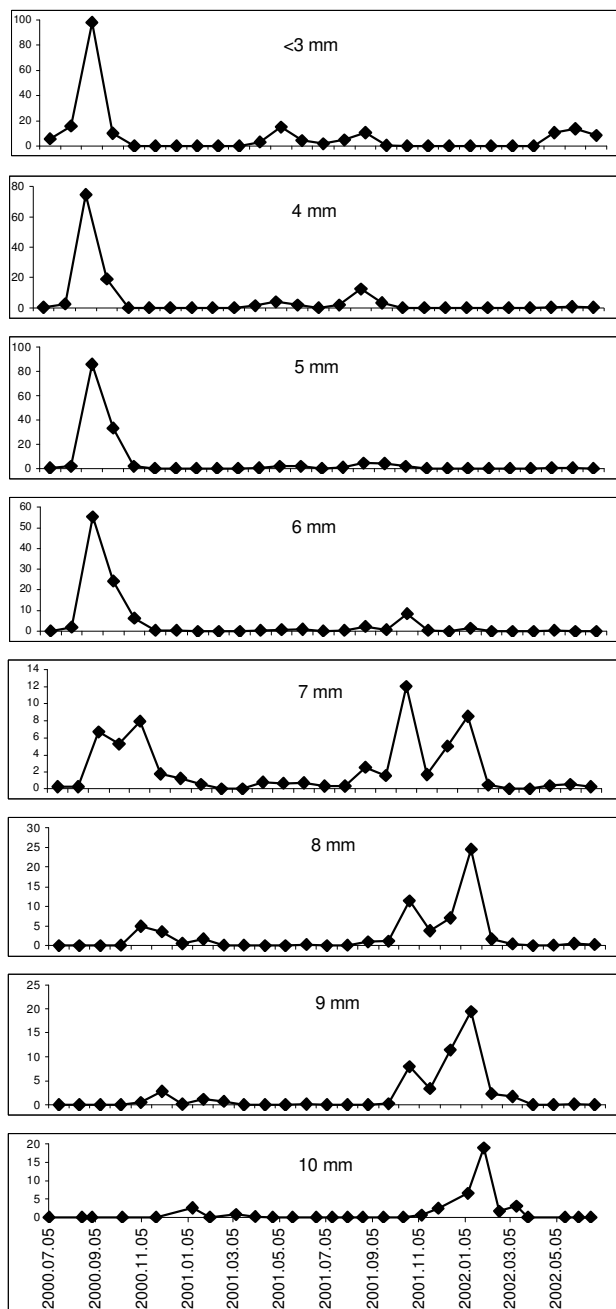
16. ábra. A *Limnomysis benedeni* petések átlag testhosszának és fekunditásának alakulása 2001-ben



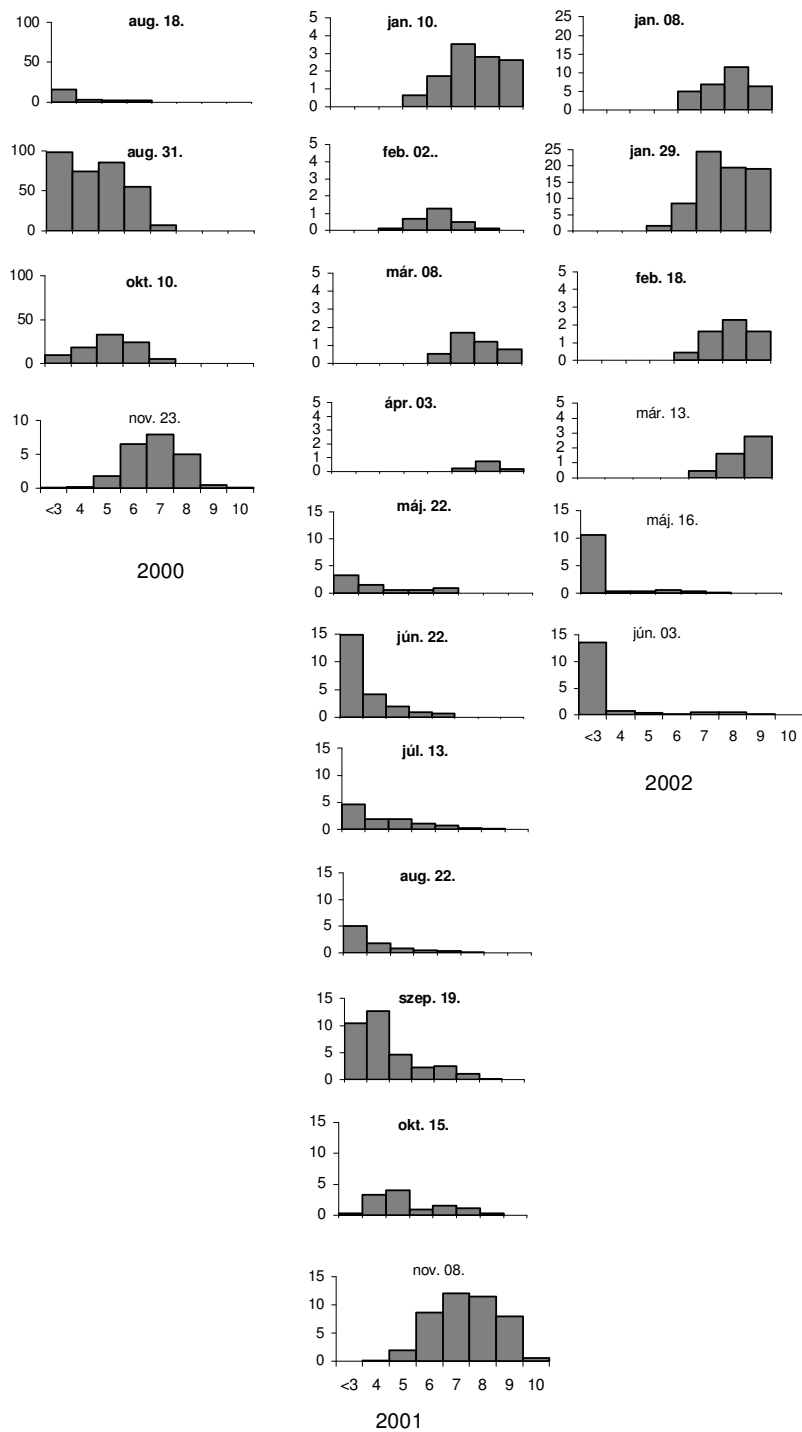
17. ábra. A *Limnomysis benedeni* átlagos peteszáma a testhossz függvényében (n = 28)

A Balatonban a *L. benedeni* populációjának 2001-ben két generációja fejlődött ki (18. ábra). Ivadékokat május elejétől október végéig találtam, júniusban és szeptemberben volt megfigyelhető két nagyobb csúcs (18. és 19. ábra). Az első generáció májusban jelent meg és augusztus végére vált ivaréretté. A tőlük származó második generáció augusztus végén –szeptember elején jelent meg, és ezek csak a következő év tavaszán reprodukáltak. Mindkét generációból származó nőtények átteleltek, s az első generáció nőtényei, miután reprodukáltak tavasszal, elpusztultak.

2000 nyarán nem találtam 8 mm-nél nagyobb állatokat; a 2-4 mm-es egyedek domináltak, 2001 nyarán szintén (19. ábra). A közepes méretűek, vagyis az 5-8 mm-esek leginkább ősszel és télen fordultak elő. Ezek a tavaszi és nyári kelésűek voltak. 9 mm felettieket kizárólag ősz végétől tavaszig találtam a populációban. Ezek voltak az áttelelők. 12 mm hosszúságú példányokra csak elvétve akadtam.

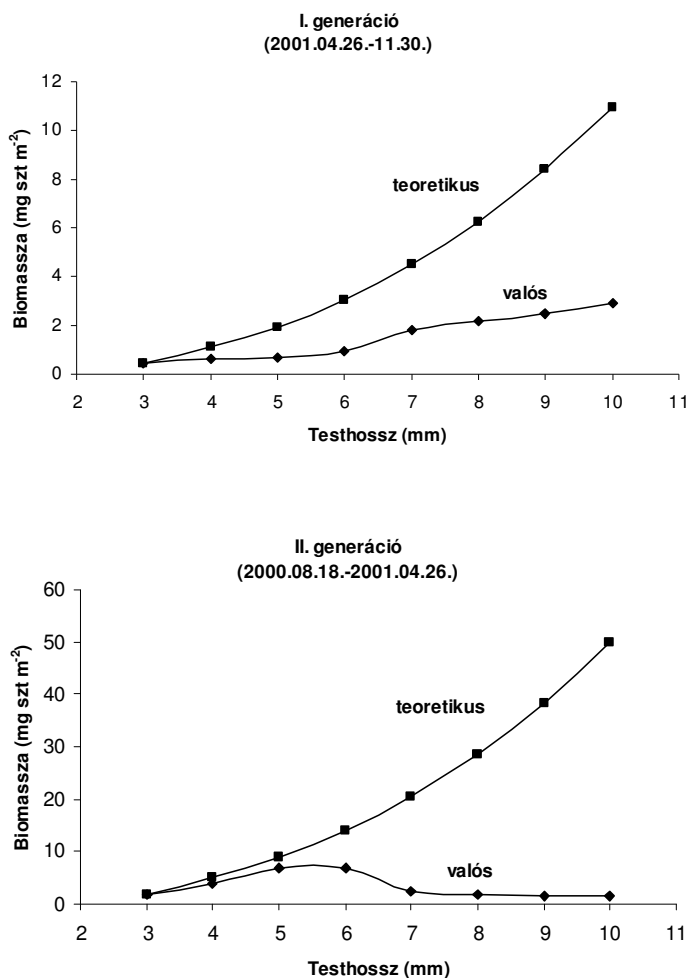


18. ábra. A *Limnomysis benedeni* méreteloszlása a tihanyi betonozott parti övben 2000 júliusa és 2002 júniusa között



19. ábra. A *Limnomysis benedeni* méreteloszlása a tihanyi betonozott parti övben 2000 augusztusa és 2002 júniusa között

A 2001. év első generációjának valós biomasszája mintegy 32,8 %-a volt a nulla mortalitást feltételezett, maximális biomasszájának (20. ábra). Ez az arány a 2000. év nyári, áttelelő generációjánál csupán 15,8 % volt. Az első generációban a 3 mm-es testhossztól a 10 mm-es testhossz eléréséig a populáció biomasszája enyhén növekedett. A második generációban a 3 mm-es egyedek megjelenésétől a 10 mm-es testhossz eléréséig a populáció biomasszája egy enyhe növekedést követően csökkenni kezdett, s április végére közel olyan kicsi lett, mint a generáció megjelenésének idején.



20. ábra. A *Limnomysis benedeni* két generációjának eliminációja 2000-ben és 2001-ben a tihanyi betonozott parti övben

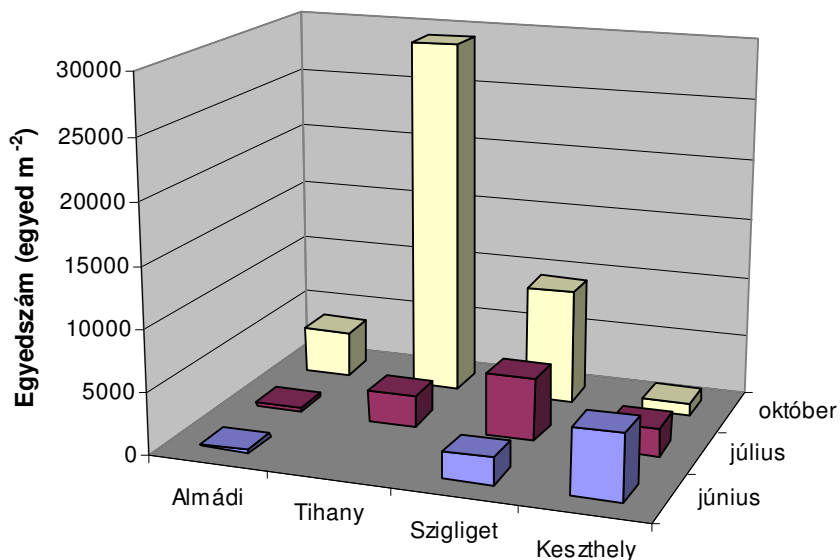
5.2. A *L. benedeni* ÁLLOMÁNYA HÍNÁROSBAN A BALATON NÉGY PONTJÁN

Hínárosokban a *L. benedeni* populációsűrűség 2000-ben Almádiban 275–3778 egyed m^{-2} (átlag 1454 egyed m^{-2}), Tihanyban 2541–29195 egyed m^{-2} (átlag 15868 egyed m^{-2}), Szigligeten 2190–9411 egyed m^{-2} (átlag 5573 egyed m^{-2}) és Keszthelyen 992–5352 egyed m^{-2} (átlag 2879 egyed m^{-2}) között változott (21. ábra és 7. táblázat). 2001-ben Almádiban 55,8–12923 egyed m^{-2} (átlag 4417 egyed m^{-2}), Tihanyban 326,4–3263 egyed m^{-2} (átlag 1471 egyed m^{-2}), Szigligeten 360,5–3160 egyed m^{-2} (átlag 1791 egyed m^{-2}) végül Keszthelyen 1238–5684 egyed m^{-2} (átlag 3204 egyed m^{-2}) között változott (22. ábra és 8. táblázat). A négy gyűjtési pontból összevont éves átlag 2000-ben 5587 egyed m^{-2} , 2001-ben 2721 egyed m^{-2} volt. A legnagyobb populáció-sűrűséget 2000-ben Tihanynál (29195 egyed m^{-2}), októberben, 2001-ben Balatonalmádinál (12923 egyed m^{-2}), szeptemberben találtam. (21. és 22. ábra). E két kiugróan magas értéket kivéve az egyedszám minden mintavételezéskor 6000 egyed m^{-2} alatt maradt. A *L. benedeni* egyedsűrűsége a Balaton négy különböző pontján található hínárosokban nem különbözött számottevően egymástól. A populáció időbeli változását tekintve ősszel a keleti medencében (Tihany és Balatonalmádi), nyáron pedig a nyugati medencében (Szigliget és Keszthely) volt a legmagasabb az egyedszám mindkét évben.

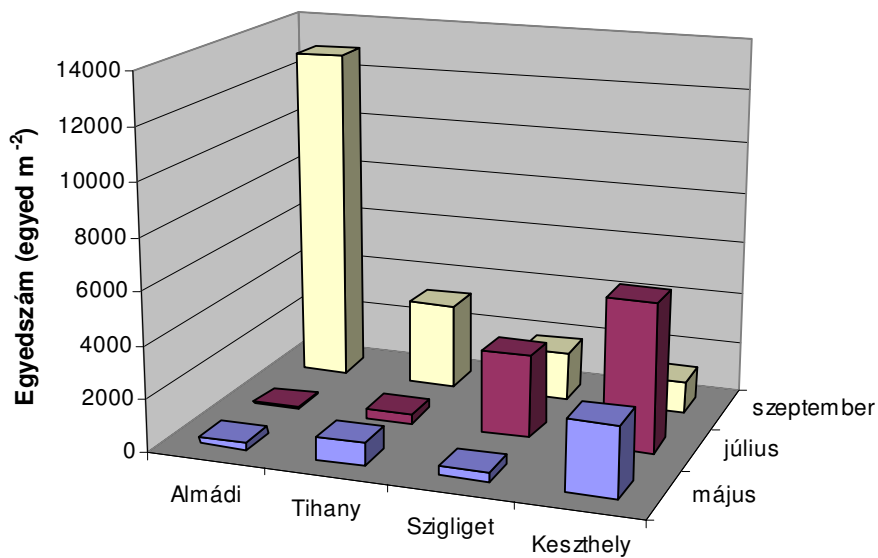
2000 június 9-én a tihanyi mintában csak néhány testdarabot találtam, amely így értékelhetetlen volt (7. és 8. táblázat).

A *L. benedeni* száraz biomasszájának alakulása a hínárosokban követte az egyedszám változásának tendenciáját. 2000-ben a száraz biomassa 111 és 9126 mg szt m^{-2} között (átlag = 1930,5 mg szt m^{-2}), 2001-ben 18 és 7165 mg szt m^{-2} között változott (átlag = 1319,8 mg szt m^{-2}).

A petések összegyedszámhoz és a nem petések egyedszámához viszonyított százalékos aránya 2000-ben és 2001-ben egyaránt nyáron volt a legnagyobb. (9. és 10. táblázat). A petés és nem petés nőtények összes egyedsűrűsége sokszorosa volt a hímek egyedsűrűségének egy gyűjtést kivéve minden gyűjtési időpontban és helyen. A hínárosban gyűjtött petések peteszámát nem állapíthattam meg, mert azok egy részét az állatok a növényzet kiemelésekor és lemosásakor is abortálták.



21. ábra. A *Limnomysis benedeni* összes egyedszáma 2000-ben a Balaton négy hínárosában



22. ábra. A *Limnomysis benedeni* összes egyedszáma 2001-ben a Balaton négy hínárosában

7. táblázat. A *Limnomysis benedeni* abundanciája és biomasszája (száraztömeg) 2000-ben a balatoni hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Vízhőmérséklet (°C)	Abundancia (egyed m ⁻²)	Biomassza (mg szt m ⁻²)
B.almádi	06.09.	26	275	130,3
B.almádi	07.17.	21	309	111
B.almádi	10.13.	15	3778	2026
Tihany	06.09.	16	---	---
Tihany	07.17.	18,5	2541	2130
Tihany	10.13.	15	29195	9126
Szigliget	06.09.	21,5	2190	443
Szigliget	07.17.	18	5118	2677
Szigliget	10.13.	15	9411	4682
Keszthely	06.09.	22	5352	1267
Keszthely	07.17.	18,5	2292	302
Keszthely	10.13.	16	992	272

8. táblázat. A *Limnomysis benedeni* abundanciája és biomasszája (száraztömeg) 2001-ben a hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Vízhőmérséklet (°C)	Abundancia (egyed m ⁻²)	Biomassza (mg szt m ⁻²)
B.almádi	05.25.	19,5	274	153,5
B.almádi	07.18.	23	56	18
B.almádi	09.04.	20	12923	7165
Tihany	05.25.	20	824,6	497
Tihany	07.18.	25	326,4	149,7
Tihany	09.04.	21,5	3263	1600
Szigliget	05.25.	18,5	360,5	256,7
Szigliget	07.18.	22	3160	1157
Szigliget	09.04.	18,6	1853	739
Keszthely	05.25.	21	2688	462
Keszthely	07.18.	22,5	5684	3120
Keszthely	09.04.	19,8	1238	669,4

9. táblázat. A *Limnomysis benedeni* petés nőstények %-os aránya az összes egyedszámhoz, a nőstényekhez és a hímekhez viszonyítva, valamint átlagos testhosszuk 2000-ben a hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Víz-hőmérséklet (°C)	Petés/összes egyedszám arány (%)	Petés/nőstény arány (%)	Nőstény/hím arány (%)	Petések átlagos hossza (mm)
B.almádi	06.09.	26	0	0	148	---
B.almádi	07.17.	21	0	0	149	---
B.almádi	10.13.	15	4,6	7	166	7,3
Tihany	06.09.	16	---	---	---	---
Tihany	07.17.	18,5	4,83	8	100	7
Tihany	10.13.	15	0	0	611	---
Szigliget	06.09.	21,5	25,6	84,7	404	7,11
Szigliget	07.17.	18	30,86	46	379	6,72
Szigliget	10.13.	15	4,56	5,75	2129	7,43
Keszthely	06.09.	22	9,5	74	158	7,34
Keszthely	07.17.	18,5	9,46	13,4	287	6,6
Keszthely	10.13.	16	0	0	3981	---

10. táblázat. A *Limnomysis benedeni* petés nőstények %-os aránya az összes egyedszámhoz, a nőstényekhez és a hímekhez viszonyítva, valamint átlagos testhosszuk 2001-ben a hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Víz-hőmérséklet (°C)	Petés/összes egyedszám arány (%)	Petés/nőstény arány (%)	Nőstény/hím arány (%)	Petések átlagos hossza (mm)
B.almádi	05.25.	19,5	72	90	995	10
B.almádi	07.18.	23	3,6	50	23,5	7
B.almádi	09.04.	20	4,6	19,7	320	7,5
Tihany	05.25.	20	0	0	300	---
Tihany	07.18.	25	61,4	92,7	687,5	7,75
Tihany	09.04.	21,5	5,37	8,33	545	7,4
Szigliget	05.25.	18,5	0	0	166	---
Szigliget	07.18.	22	6,7	17,5	446	7,4
Szigliget	09.04.	18,6	10	21,4	233	7,7
Keszthely	05.25.	21	8,4	52	289	7,42
Keszthely	07.18.	22,5	2,4	7,25	305	7
Keszthely	09.04.	19,8	10,8	20	265	7,5

5.3. A *LIMNOMYSIS BENEDENI* TESTHOSSZAINAK ÖSSZEHAISONLÍTÁSA A KÉTFÉLE ÉLŐHELYEN ILLETVE A NÉGY HÍNÁROSBAN

5.3.1. A *L. benedeni* testhosszainak összehasonlítása a kétféle élőhelyen (a betonozott parti és a hínárosból származó mintákban Tihanynál)

A t-tesztel végzett statisztikai összehasonlítás szerint mindkét évben szignifikáns különbség volt a *L. benedeni* egyedek átlagos testhossza között: a hínárosban bizonyultak nagyobbak. A legnagyobb különbség 2001 szeptemberében adódott (11. táblázat).

11. táblázat. A *Limnomysis benedeni* testhosszai összehasonlításának statisztikai eredményei Tihanyban 2000-ben és 2001-ben a betonozott parti övben illetve hínárosban

2000 június	Nem volt értékelhető gyűjtési adat	-
2000 július	-12,031	($P \leq 0.001$)
2000 október	-23,290	($P \leq 0.001$)
2001 május	-8,108	($P \leq 0.001$)
2001 július	-5,814	($P \leq 0.001$)
2001 szeptember	-26,506	($P \leq 0.001$)

5.3.2. A *L. benedeni* testhosszainak összehasonlítása a négy hínárosban

A négy helyről származó hínár-mintákban 2000 júniusában az almádi és szigligeti, valamint az almádi és keszthelyi minták között, júliusban az almádi és tihanyi minták között nem volt szignifikáns különbség az átlagos testhosszakban, míg októberben minden esetben szignifikáns különbség adódott (12. táblázat). Nem figyelhető meg sem térbeli, sem időbeli tendencia az egyes hínárosokból gyűjtött állatok átlag testhosszainak különbségeiben.

12. táblázat. A *Limnomysis benedeni* testhosszai összehasonlításának statisztikai eredményei a négy hínárosban 2000-ben (a negatív értékek jelzik, hogy az első oszlop helyszíneinek átlag testhosszai kisebbek, mint a 3., 4. vagy 5. oszlop helyszíneinek átlag testhosszai)

2000 június	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		Nem volt értékelhető gyűjtési adat	-1.06731323 N.S. (P>0.05)	0.4235338631 N.S. (P>0.05)
Szigliget				3.387281948 (P≤0.01)

2000 július	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		-2.077056533 N.S. (P>0.05)	8.168571626 (P≤0.001)	4.853702808 (P≤0.001)
Tihany			14.48748907 (P≤0.001)	8.538406975 (P≤0.001)
Szigliget				-3.341407767 (P≤0.01)

2000 október	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		18.88798033 (P≤0.001)	12.48408899 (P≤0.001)	-6.790774554 (P≤0.001)
Tihany			-8.045373589 (P≤0.001)	-21.07033255 (P≤0.001)
Szigliget				-16.44172012 (P≤0.001)

2001 májusában az almádi és tihanyi, júliusában a tihanyi és szigligeti, illetve a tihanyi és keszthelyi mintákban, szeptemberben szintén a tihanyi és keszthelyi mintákban nem volt szignifikáns a testhosszak közötti különbség (13. táblázat). 2001-ben sem figyelhető meg sem térbeli, sem időbeli tendencia az egyes hínárosokból gyűjtött állatok átlag testhosszainak különbségeiben.

13. táblázat. A *Limnomysis benedeni* testhosszai összehasonlításának statisztikai eredményei a négy hínárosban 2001-ben (a negatív értékek jelzik, hogy az első oszlop helyszíneinek átlag testhosszai kisebbek, mint a 3., 4. vagy 5. oszlop helyszíneinek átlag testhosszai)

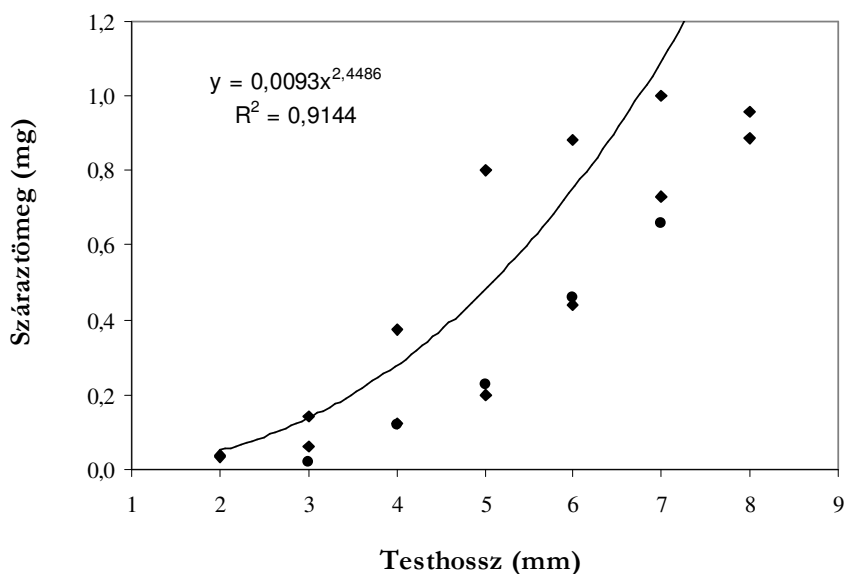
2001 május	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		-0,988569 N.S. (P>0.05)	5,1915503 (P≤0.001)	-10,86252 (P≤0.001)
Tihany			6,6818059 (P≤0.001)	-10,69916 (P≤0.001)
Szigliget				-21,06778 (P≤0.001)

2001 július	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		8,1173284 (P≤0.001)	8,6117098 (P≤0.001)	8,1935977 (P≤0.001)
Tihany			-0,263395 N.S. (P>0.05)	-0,355181 N.S. (P>0.05)
Szigliget				-2,62864208 (P≤0.05)

2001 szeptember	Almádi	Tihany	Szigliget	Keszthely
Almádi		48,09312609 (P≤0.001)	33,40091907 (P≤0.001)	39,37837309 (P≤0.001)
Tihany			-7,394701634 (P≤0.001)	0,6290525876 N.S. (P>0.05)
Szigliget				6,967511982 (P≤0.001)

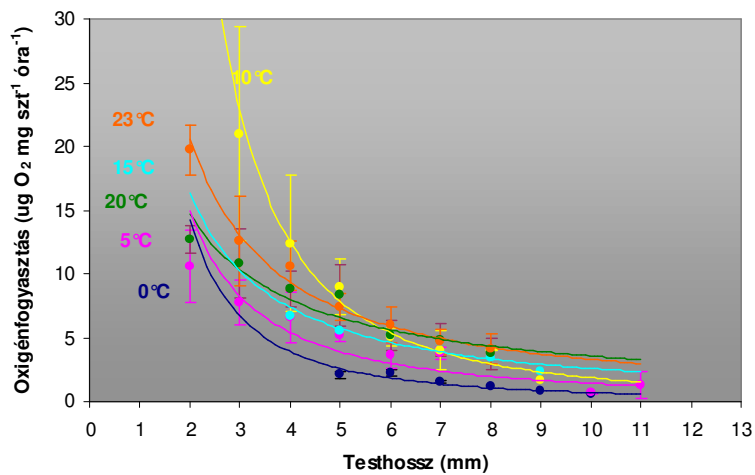
5.4. A *LIMNOMYSIS BENEDENI* TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSE ÉS OXIGÉNFOGYASZTÁSA A TESTHOSSZ FÜGGVÉNYÉBEN

A balatoni *L. benedeni* egyedi átlagos száraztömege a testhossz növekedésével növekedett. A testhossz-testtömeg összefüggés legjobb közelítéssel hatványgörbével volt leírható: $Y=0,0093 x^{2,4486}$ ($n=35$) (23. ábra). Ennek ismeretében a légzésmérési kísérletek végén a kísérleti állatok és az állományfelméréshez gyűjtött állatok testhosszának lemérése után számoltam ki egyedi száraztömegüket, illetve összes száraz biomasszájukat.



23. ábra. A *Limnomysis benedeni* testhossz-testtömeg összefüggése

Az oxigénfogyasztás-testhossz összefüggés legjobb közelítéssel hatványgörbével volt leírható: $Y = a x^b$ (24. ábra és 14. táblázat), ahol Y az oxigénfogyasztás, x a testhossz, a és b állandók. A kisebb állatok fajlagos oxigénfogyasztása minden hőmérsékleten magasabbnak bizonyult, mint a nagyobb testtömegű idősebb egyedeké. Jóllehet magasabb hőmérsékleten általában nagyobb oxigénfogyasztási értékeket kaptam, a görbék alakulása a kisebb méretű állatoknál nem mutatott összefüggést a hőmérséklet változásával. Nagyobb méretű állatoknál az oxigénfogyasztási értékek a hőmérséklet emelkedésével arányosan növekednek.



24. ábra. A *Limnomysis benedeni* fajlagos oxigénfogyasztása a testhossz függvényében (Winkler-módszer)

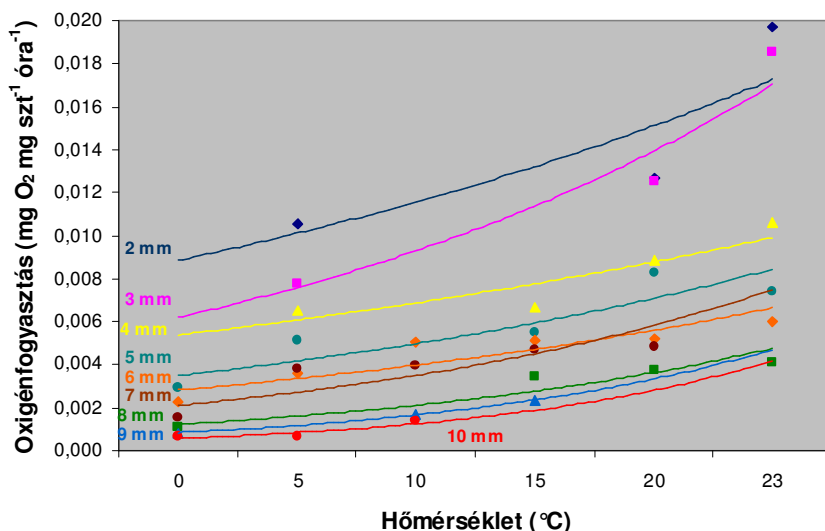
14. táblázat. A *Limnomysis benedeni* oxigénfogyasztása és testhossza közötti összefüggés együtthatói

Hőmérséklet (°C)	a	b	R ²
0	0,1630	-2,4245	0,7856
5	0,0488	-1,5366	0,6464
10	0,3116	-2,3251	0,7554
15	0,0452	-1,2197	0,5610
20	0,0323	-0,9956	0,7025
23	0,0519	-1,2081	0,7830

5.6. A *L. benedeni* OXIGÉNFOGYASZTÁSA A HŐMÉRSÉKLET FÜGGVÉNYÉBEN

5.6.1. A *L. benedeni* oxigénfogyasztása a hőmérséklet függvényében Winkler-módszerrel

A különböző méretcsoportok oxigénfogyasztásának hőmérséklet-függését exponenciális összefüggés jellemezte legjobban: $Y = a e^{bt}$, ahol Y az oxigénfogyasztás, t a hőmérséklet, a és b állandók (25. ábra és 15. táblázat). 23 °C hőmérséklet-emelkedésre a fiatal állatok (2, 3, 4 és 5 mm hosszúságúak) mintegy kétszeres, a 7 és 8 mm-esek háromszoros, a 9 mm-esek ötszörös oxigénfogyasztással reagáltak.



25. ábra. A *Limnomysis benedeni* fajlagos oxigénfogyasztásának hőmérsékletfüggése (Winkler-módszer)

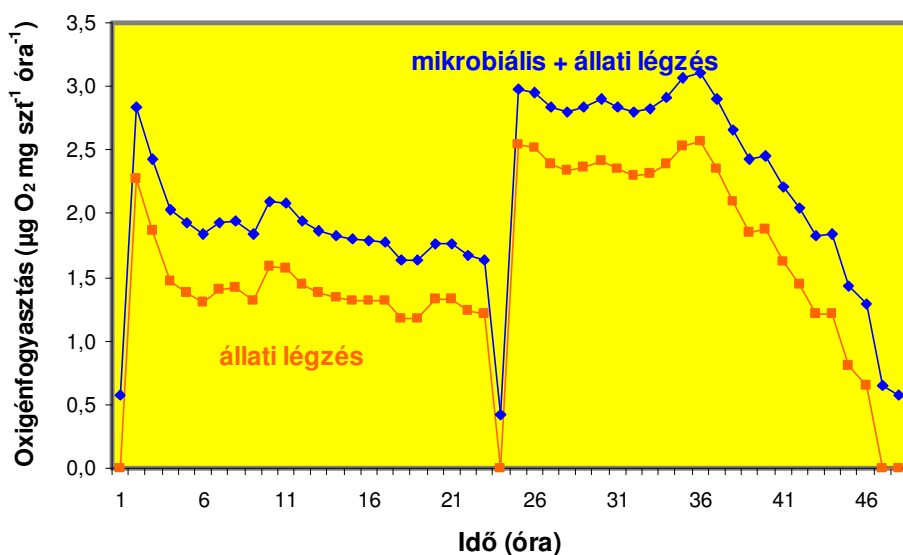
A statisztikai elemzés szerint a hőmérséklet emelkedése minden méretcsoportban szignifikáns növekedést okozott a *L. benedeni* oxigénfogyasztásában (15. táblázat).

15. táblázat. A *Limnomysis benedeni* oxigénfogyasztásának hőmérsékletfüggése ($Y = a e^{bt}$): az egyenletek változói és statisztikai adatai (ANOVA) méretcsoportonként

Testhossz (mm)	a	b	R ²	df	p
2	0,0006	0,1518	0,8672	11	0,0008
3	0,0025	0,0667	0,6747	27	0,0300
4	0,0022	0,0682	0,6561	33	0,0257
5	0,0039	0,0373	0,7450	42	0,0132
6	0,0022	0,0485	0,8400	40	0,0078
7	0,0021	0,0422	0,7080	53	0,00002
8	0,0011	0,0573	0,9574	29	0,0021
9	0,0007	0,0771	0,9680	16	0,0018
10	0,0007	0,0719	0,7973	7	0,0023

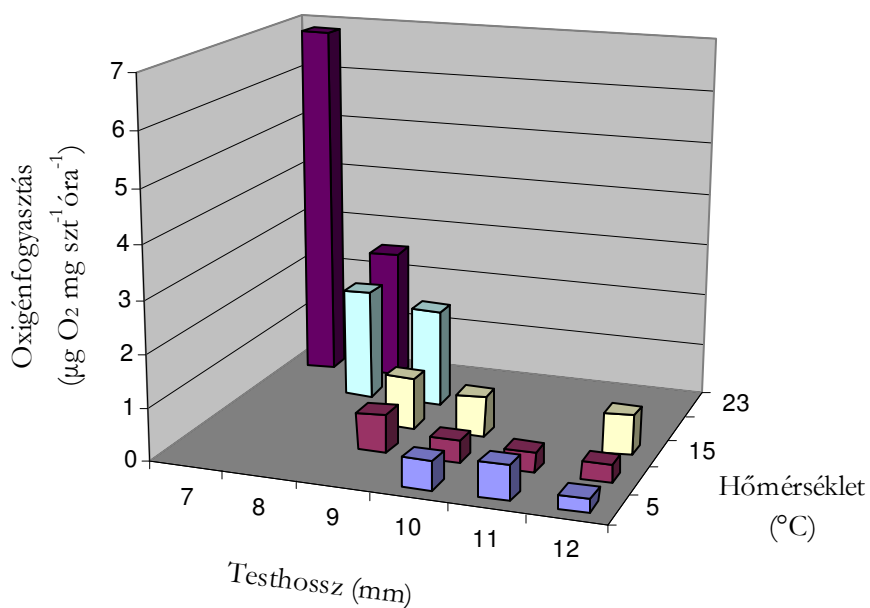
5.6.2. A *L. benedeni* oxigénfogyasztása a testhossz és a hőmérséklet függvényében Twin-Flow respirométerrel

A Twin-Flow respirométerrel kapott 48 órás oxigénfogyasztási tartományban az állat oxigénfogyasztása a teljes oxigénfogyasztás és a mikrobiális háttér-oxigénfogyasztás különbsége (26. ábra). Az állatok oxigénfogyasztása a mérés kezdetén hirtelen nőtt, majd csökkent, végül egy alacsonyabb értéken stabilizálódott. A két nap második felében (a 12. és a 36. órától) az állat oxigénfogyasztása fokozatosan csökkent.



26. ábra. Egy 12 mm-es *Limnomysis benedeni* és a mikrobiális háttér oxigénfogyasztásának 48 órás alakulása 15 °C-on (Twin-Flow respirométerrel)

A Twin-Flow respirométerrel kapott oxigénfogyasztás-tartomány 0,24-6,85 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ órá}^{-1}$ volt (27. ábra és 16. táblázat). Az évszakoknak megfelelően alacsony hőmérsékletű tóvízben a kis méretű, magasabb hőmérsékletű tóvízben pedig a nagy méretű *L. benedeni* egyedek hiányoztak a populációból.



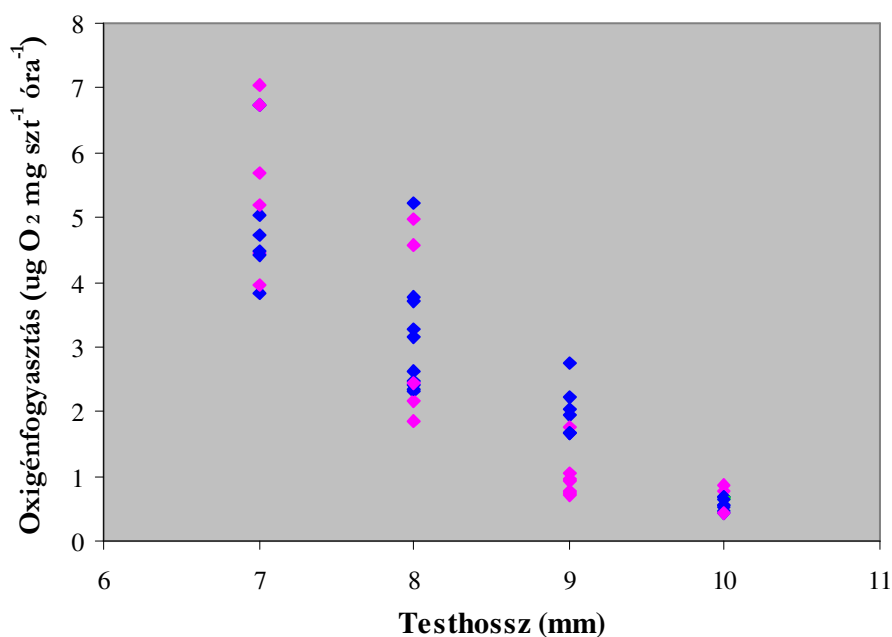
27. ábra. A 7-12 mm-es *Limnomysis benedeni* egyedek fajlagos oxigénfogyasztásának átlagértékei 5, 10, 15, 20 és 23 °C-on (Twin-Flow respirométerrel), n=51

16. táblázat. A *L. benedeni* fajlagos oxigénfogyasztásának átlagértékei Twin-Flow respirométerrel ($\mu\text{g O}_2 \text{ mg sz}^{-1} \text{ óra}^{-1}$)

	5°C	10°C	15°C	20°C	23°C
7 mm	---	---	---	---	6,85±0,083 (n=5)
8 mm	---	---	---	2,1±0,023 (n=3)	2,5±0,035 (n=3)
9 mm	---	0,72±0,004 (n=3)	0,96±0,027 (n=3)	1,85±0,024 (n=2)	---
10 mm	0,54±0,090 (n=4)	0,43±0,053 (n=5)	0,77±0,020 (n=3)	---	---
11 mm	0,65±0,043 (n=3)	0,36±0,027 (n=4)	---	---	---
12 mm	0,24±0,012 (n=5)	0,32±0,027 (n=5)	0,76±0,062 (n=3)	---	---

5.7. A WINKLER-MÓDSZER ÉS A TWIN-FLOW RESPIROMETRIA EREDMÉNYEINEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

A két módszerrel kapott fajlagos oxigénfogyasztások tartománya azonos (28. ábra), de a statisztikai elemzés szignifikáns különbséget mutatott ki a két mérési módszer eredményei között az egyes hőmérsékleteken belül (17. táblázat). 5 °C-on a Twin-Flow respirométerrel alacsonyabb oxigénfogyasztási értékeket, 23 °C-on magasabb oxigénfogyasztási értékeket kaptam, mint Winkler-módszerrel.



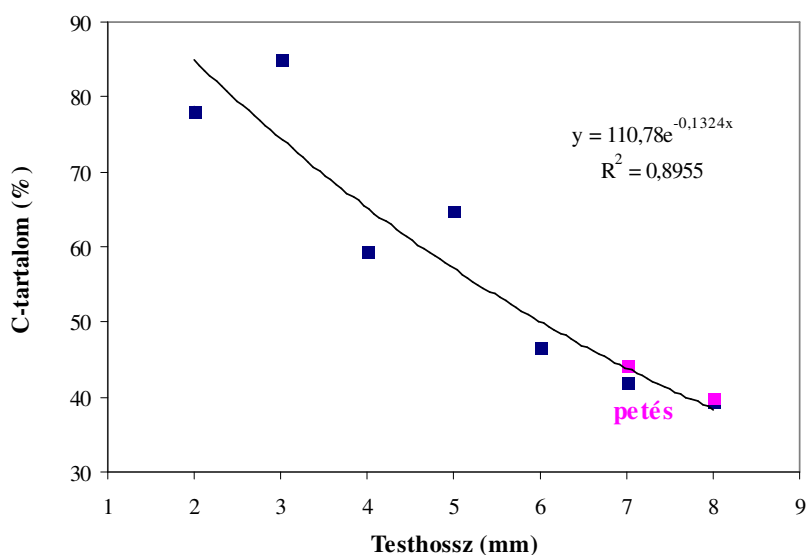
28. ábra. A *Limnomysis benedeni* oxigénfogyasztási adatai 5, 10, 15 és 23 °C-on.
Kék szín: Winkler-módszer, rózsaszín: Twin-Flow respirometria (n=61)

17. táblázat. A két légzésmérési módszer statisztikai összehasonlításának összefoglaló táblázata

	SS	df	MS	F	P
Korrigált A	100,0	1	100,1	39,75	<0,0001
Korrigált B	10,85	1	10,85	4,31	0,04
Korrigált AxB	0,03	1	0,03	0,01	0,920
Korrigált hiba	304,6	121	2,52		

5.8. A *L. benedeni* ÖSSZES SZÉNTARTALMA

A *L. benedeni* száraztömegének átlagos széntartalma 39,73 és 85,24 % között változott; a testhossz növekedésével csökkent (29. ábra és 18. táblázat). Az összefüggésre leginkább az exponenciális egyenlet illett ($y=110,78 e^{-0,1324x}$, $R^2=0,8955$). A nőtények és hímek széntartalma között nem mutatkozott különbség, s ugyanígy a petések széntartalma sem különbözött a nem petések széntartalmától.



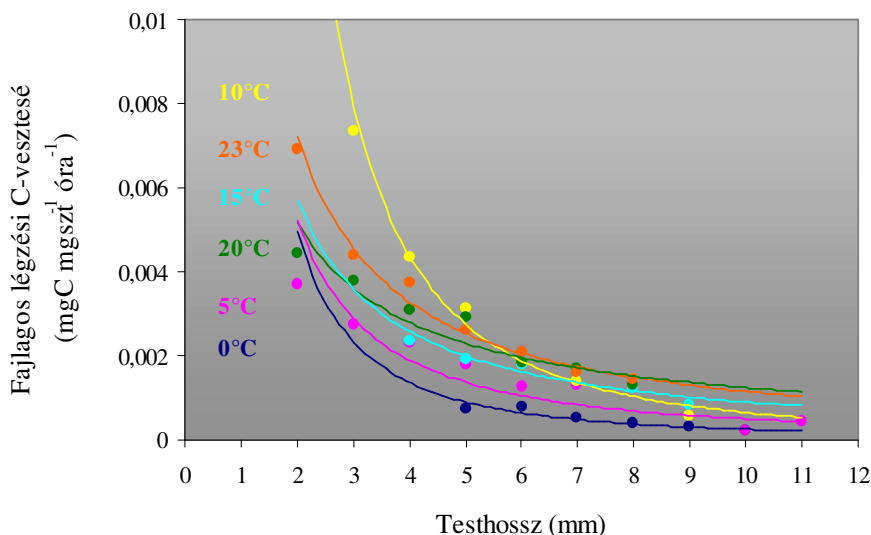
29. ábra. A *Limnomysis benedeni* testhossza és száraztömegének széntartalma közötti összefüggés

18. táblázat. A különböző testhosszúságú *L. benedeni* egyedek száraztömegre vonatkoztatott átlagos széntartalma

Testhossz (mm)	Átlag C- tartalom (%) ⁻¹	±S.D.	n (db egyed kapszula ⁻¹)
2 mm	78,2	4,3	10,10
3 mm	85,24	5,5	2,3
4 mm	59,43	1,8	2,2
5 mm	64,82	2,86	3,3,4
6 mm	46,64	0,91	3,4,1,1,1,1,1
7 mm	43,36	4,4	3,2,1,1,1,1,1
8 mm	39,73	0,38	1,1,1,1
petés 7 mm	44,33	1,26	3,3,1,1
petés 8 mm	39,84	2,5	2,1

5.9. A *L. BENEDENI* FAJLAGOS ÉS NAPI LÉGZÉSI SZÉNVESZTESÉGE

A *L. benedeni* fajlagos légzési szénveszteségét 0, 5, 10, 15, 20 és 23°C-on a testhossz függvényében az oxigénfogyasztás alakulásából adódóan hatványgörbével írtam le: $C = a x^b$ (30. ábra és 19. táblázat), ahol C a fajlagos légzési szénveszteség, x a testhossz, a és b állandók. A fajlagos légzési szénveszteség értékek egy hőmérsékleten belül a testhossz növekedésével csökkentek, azonban a hőmérséklet növekedése nem volt összefüggésben a fajlagos légzési szénveszteség alakulásával.



30. ábra. A *Limnomysis benedeni* fajlagos légzési szénvesztése a testhossz függvényében 0, 5, 10, 15, 20 és 23 °C-on

19. táblázat A *Limnomysis benedeni* fajlagos légzési szénvesztése és a testhossz összefüggése egyenleteinek együttthatói 0, 5, 10, 15, 20 és 23 °C-on

Hőmérséklet (°C)	a	b	R ²
0	0,0798	-2,1124	0,915
5	0,0409	-1,613	0,88
10	0,0688	-2,93	0,944
15	0,0136	-0,7182	0,80
20	0,012	-0,4941	0,73
23	0,0213	-0,7964	0,98

A *L. benedeni* populációk napi légzési szénvesztését a betonozott parti zónában 2000-ben 0,246 – 20,5 mg C m⁻² nap⁻¹ (átlag = 8,1), 2001-ben 0,002 – 0,236 mg C m⁻² nap⁻¹ (átlag = 0,248), 2002-ben pedig 0,005 – 0,75 mg C m⁻² nap⁻¹ között (átlag = 0,198) becsültem (20. táblázat). Hínárosban 2000-ben 6,9 – 300 mg C m⁻² nap⁻¹ (átlag = 79), 2001-ben pedig 0,82 – 246,4 mg C m⁻² nap⁻¹ (átlag = 51,7) értékek között becsültem. (21. és 22. táblázat).

20. táblázat. A *Limnomysis benedeni* becsült napi légzési szénvesztése a teljes vizsgálati időszakban a tihanyi betonozott parti övben

Dátum (év, hónap, nap)	Napi légzési C- vesztés (mg C m ⁻² nap ⁻¹)	Biomassza C-tartalom (mg m ⁻²)	Napi légzési C- vesztés biomassza C- tartalom (%) ⁻¹
2000.07.05.	0,246	0,47	52,3
2000.08.18.	1,5	2,05	73,2
2000.08.31.	20,5	38,6	53,1
2000.10.10.	3,5	13,0	27
2000.11.23.	1,32	14,07	9,4
2001.01.10.	0,10	13,25	0,755
2001.02.02.	0,03	1,8	1,67
2001.03.08.	0,044	4,5	0,98
2001.04.03.	0,013	1,516	0,857
2001.04.26.	0,002	0,0946	2,1
2001.05.22.	0,066	1,4	4,7
2001.06.22.	0,153	3,171	4,82
2001.07.13.	0,131	2,375	5,5
2001.08.03.	0,037	0,49	7,55
2001.08.22.	0,133	1,27	10,5
2001.09.19.	0,236	7,15	3,3
2001.10.15.	0,173	4,137	4,18
2001.11.08.	0,50	31,8	1,57
2001.11.30.	0,117	12,03	0,97
2002.01.08.	0,37	13,4	2,76
2002.01.29.	0,75	27,87	2,7
2002.02.18.	0,094	2,7	3,48
2002.03.13.	0,11	2,74	4
2002.03.28.	0,005	0,03	16,67
2002.05.16.	0,096	0,816	11,76
2002.06.03.	0,075	0,873	8,69
2002.06.19.	0,082	0,513	16

A *L. benedeni* populációk napi légzési szénvesztése a tihanyi betonozott parti övben 2000-ben a száraz biomasszája széntartalmának 9,4-73,2%-a (átlag = 35,45%), 2001-ben 0,755-10,5%-a (átlag = 3,53%) és 2002-ben 2,7-16,67%-a (átlag = 8,26%) volt 1 m² tófelületre. A teljes vizsgálati periódus átlaga 9,9 % volt 1 m² tófelületre, vagyis a szén turnover idő átlagosan 10 nap. A napi légzési szénvesztés hínárosban a száraz biomassza széntartalmának minimálisan 3,74, maximálisan 7,6 %-a volt 2000-ben (átlag = 6,23 %), 2001-ben pedig minimálisan

2,62 %, maximálisan 8,9 %-a volt (átlag = 6,17 %), ami átlagosan 16 nap turnover idő szénre vonatkoztatva. A magasabb értékek a reprodukciós időszakban adódtak, amikor a nagyszámú utódok miatt a relatív alacsony biomassza értékekhez magasabb vízhőmérsékleten magasabb oxigénfogyasztás társult.

21. táblázat. A *Limnomysis benedeni* becsült napi légzési szénvesztesége 2000-ben a hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Napi légzési szénveszteség (mg C m ⁻² nap ⁻¹)	Biomassza C- tartalom (mg C m ⁻²)	Napi légzési C-veszteség biomassza C-tartalom (%) ⁻¹
B.almádi	06.09.	8	114,8	6,96
B.almádi	07.17.	6,9	111,7	6,17
B.almádi	10.13.	299	5441	5,5
Tihany	07.17.	16,2	259,7	6,23
Tihany	10.13.	57,6	1537	3,74
Szigliget	06.09.	23	302,7	7,6
Szigliget	07.17.	103,3	1650,6	6,26
Szigliget	10.13.	166	2637	6,3
Keszthely	06.09.	67	968,2	6,92
Keszthely	07.17.	109	1620	6,72
Keszthely	10.13.	12,36	199,4	6,2

22. táblázat. A *Limnomysis benedeni* becsült napi légzési szénvesztesége 2001-ben a hínárosokban

Gyűjtési hely	Időpont (hónap, nap)	Napi légzési C- veszteség (mg C m ⁻² nap ⁻¹)	Biomassza C- tartalom (mg szt m ⁻²)	Napi légzési C-veszteség biomasszaC-tartalom (%) ⁻¹
B.almádi	05.25.	4,92	133,9	3,67
B.almádi	07.18.	0,82	16,48	4,97
B.almádi	09.04.	246,4	6531	4,05
Tihany	05.25.	19,65	332,8	5,9
Tihany	07.18.	7,565	94,85	7,97
Tihany	09.04.	81,6	954,6	8,55
Szigliget	05.25.	6,8	259,66	2,62
Szigliget	07.18.	57,2	746,9	7,66
Szigliget	09.04.	30,5	477,55	6,38
Keszthely	05.25.	23,15	356	6,5
Keszthely	07.18.	114,2	1285,4	8,9
Keszthely	09.04.	27,4	399,15	6,86

5.10. A *L. benedeni* BIOMASSZÁJÁNAK, NETTÓ ÉS BRUTTÓ PRODUKCIÓJÁNAK VALAMINT SZÉNFORGALMÁNAK BECSLÉSE

A *L. benedeni* biomasszája 0,1-93,2 mg szt m⁻² között változott a tihanyi betonozott parti övben a teljes vizsgálati periódus alatt. A betonfalakon becsült összes tavi biomassza az aktuális vízállás szerinti összes betonfelület figyelembe vételével 2000-ben átlagosan 986 g szt, 2001-ben 270 g szt és 2002-ben 1119 g szt volt (23. táblázat).

2000-ben a tihanyi betonozott parti övben az átlag nettó produkció szénben kifejezve 13,98 mg C m⁻² év⁻¹, 2001-ben 4,04 mg C m⁻² év⁻¹, végül 2002-ben 0,615 mg C m⁻² év⁻¹ volt. Ezek a tó összes betonfelületére számolva 2000-ben 633,73 g C

év⁻¹, 2001-ben 182,25 g C év⁻¹ és 2002-ben 36,22 g C év⁻¹. Nedves tömegben kifejezve ezek az értékek rendre: 10,56 kg év⁻¹, 3,6 kg év⁻¹ és 0,6 kg év⁻¹.

A tavi nettó produkció 20,3 – 506 g C között változott az egyes generációs időkben. Az egyes generációk produkcióját a 24. táblázat tartalmazza.

A hínárosokban általam kapott biomassa adatokból kalkulált állomány-nagyság az egész tóra becsülve 2000-ben átlagosan 31,3 tonna száraztömeg, 2001-ben pedig 20 tonna száraztömeg lehetett. Tavi szinten a *L. benedeni* állománya átlagosan 25,65 tonna száraztömeg volt, ami 3,4%-a a zooplankton mennyiségnek, illetve 28,5%-a a litorális gerinctelenek száraz biomasszájának.

A betonozott parti övben kapott produkcióértékeket besorozva a fent említett hínárállomány és a betonfelületek átlagos nagyságával, a *L. benedeni* tavi produkciója átlagosan 1,2 tonna nedves tömeg év⁻¹ lehetett, ami a PONYI (1992) után kapott éves bentikus produkciónak (11 ezer t nedves tömeg) a 0,011%-a, a G.-TÓTH (2008) után kapott éves zooplankton produkciónak (átlag 60 ezer tonna nedves tömeg) a 0,002%-a.

A *L. benedeni* éves szénforgalma (nettó produkció + légzési szénveszteség) a betonozott parti övben 2000-ben a szénben kifejezett éves biomasszájának 1,64-szerese, 2001-ben 0,45-szöröse és 2002-ben 0,82-szerese volt. A szezonális szénforgalom 2000-ben a nettó produkció 1,16-szorosa, 2001-ben 4,2-szerese és 2002-ben 1,74-szerese volt.

23. táblázat. A *Limnomysis benedeni* becsült biomasszája és a Balaton összes betonfelülete

Időpont (év, hónap, nap)	Biomassza (mg szt m⁻²)	Tavi összes betonfal felület (m²)	Biomassza (összes betonfelületre, g szt)
2000.07.05.	0,65	44859	29
2000.08.18.	2,6	48400	126
2000.08.31.	67,2	44859	3014
2000.10.10.	26,0	44859	1166
2000.11.23.	13,6	43678	594
2001.01.10.	13,25	46039	610
2001.02.02.	1,8	46039	83
2001.03.08.	4,56	46039	210
2001.04.03.	1,48	43678	65
2001.04.26.	0,1	43678	4,4
2001.05.22.	1,4	46039	64
2001.06.22.	2,96	46039	136
2001.07.13.	2,37	46039	109
2001.08.03.	0,5	47220	24
2001.08.22.	1,28	44859	57
2001.09.19.	7,15	44859	321
2001.10.15.	4,14	43678	181
2001.11.08.	31,82	43678	1390
2001.11.30.	12,0	43678	524
2002.01.08.	39,2	56664	2221
2002.01.29.	93,2	57844	5391
2002.02.18.	8,16	59025	481
2002.03.13.	8,86	59025	523
2002.03.28.	1,82	59025	107
2002.04.25.	0	60205	0
2002.05.16.	1,34	61386	82
2002.06.03.	1,67	59025	99
2002.06.19.	0,915	57844	53

24. táblázat. A *Limnomysis benedeni* vizsgált generációinak nettó és bruttó produkciója, tavi nettó produkciója, légzési szénvesztése, tavi légzési szénvesztése, átlag biomasszája és a P/B hányadosok a tihanyi betonozott parti övben

	P_{nettó} (mg C m ⁻² generációs idő ⁻¹)	Tavi P_{nettó} (g C gen. idő ⁻¹)	Légzési C- vesztés (mg C m ⁻² gen. idő ⁻¹)	Tavi légzési C- vesztés (g C gen. idő ⁻¹)	P_{bruttó} (mg C m ⁻²)	Tavi P_{bruttó} (g C gen. idő ⁻¹)	B (mg C m ⁻²)	P_{nettó}/B
2000. I. gen. (júl.-aug.)	10,85	506,0	22,25	1037	33,1	1543	13,55	0,8
2000. II. gen. (aug.-ápr.)	4,56	204,5	5	224,3	9,56	428,8	12,39	0,37
2001. I. gen. (máj.-aug.)	0,76	35,0	0,52	24,0	1,28	59	1,46	0,52
2001. II. gen. (szept.-márc.)	2,12	110,1	2,355	122,3	4,475	232,4	14,15	0,15
2002. I. gen. (máj.-jún.)	0,3425	20,3	0,253	15,0	0,6	35,3	0,734	0,47

EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

6. 1. A *L. benedeni* ÁLLOMÁNYA ÉS POPULÁCIÓ DINAMIKÁJA A BETONOZOTT PARTMENTÉN TIHANYNÁL ÉS A BALATON NÉGY PONTJÁN HÍNÁROSOKBAN

A balatoni *L. benedeni* első generációja májusban, második generációja augusztus végén jelent meg, melynek nőtényei következő év tavaszán válnak petésekké. Ezt bizonyítja, hogy májusban és júniusban még találtam 7-8 mm-es petéseket, és folyamatosan gyűjtöttem a 2 mm-es fiatalokat is. A *Neomysis americana*-nak évente három generációja van (VIÑAS et al. 2005), *Mysis relicta*-nál ugyancsak három generációt figyeltek meg mind egy sarkkörü (Char-tó), mind egy mérsékelt övi tóban (Stony-tó) (LASENBY & LANGFORD 1972). BREMER és VIJVERBERG (1982) a *Neomysis integer* három generációjáról számol be a holland Frisian-tóban. LEJEUSNE és CHEVALDONNE (2005) a Marseilles közelében található Jarre Island barlangban élő *Hemimysis margalefi* négy generációját írták le. Az évenkénti generációk száma függ a szélességi foktól (MAUCHLINE 1980, PEZZACK & COREY 1979). Az Egyenlítőhöz közelebb három, távolabb csak kettő generációja fejlődik ki a *Neomysis americana*-nak (VIÑAS et al. 2005). A Balaton vízhőmérséklete kb. áprilistól októberig optimális a *L. benedeni* szaporodásához, ez az időtartam két generáció kifejlődéséhez elegendő. A *L. benedeni* generációs ideje becslésem szerint 4 hónap a tavaszi és 8 hónap az áttelelő generáció esetén, jóllehet ZHURAVEL (1959) és BĂCESCU (1954) 3-4 generációt ír a Kaszpi- és Fekete-tengerben élő *L. benedeni*-nél. A holland Veere illetve Den Inkel tavakban a *Neomysis integer* populációinál a balatoni *L. benedeni*-hez hasonlóan két generációt figyeltek meg: egy tavaszt és egy áttelelő nyárit (BORGHOUTS 1978), akárcsak a *Neomysis intermedia*-nál a Kasumigaura tóban (TODA et al. 1982). Az áttelelő *N. integer* és *N. intermedia* nőtények ugyancsak nagyobbak, mint az ősziak. A szintén holland Frisian-tóban a *N. integer* (BREMER & VIJVERBERG 1982) és az Amsterdamtól északra található Ysselmeer-ben a *Neomysis vulgaris* reprodukciója (VORSTMAN 1951) október és március között a balatoni *L. benedeni*-hez hasonlóan szünetel, míg az Argentín-tengernél élő *N. americana* egész évben folyamatosan szaporodik, generációs ideje a tavasziaknál és a nyáriaknál 1,5 hónap, az áttelelőknél

4,9 hónap (VIÑAS et al. 2005). Fentiekből arra következtethetünk, hogy a Mysidacea rendbe tartozó fajok populáció dinamikája igen eltérő lehet, amit nagymértékben befolyásol a földrajzi elhelyezkedés.

Vessük össze a *L. benedeni* életciklusát Balatonban élő más gerinctelenek életciklusával. A *L. benedeni*-hez hasonló életciklust figyelt meg B. MUSKO (1992) a tegzes bolharáknál (*C. curvispinum*): egy évben két generációját lehet követni. Első generációja május-júniusban jelenik meg és augusztusban válik ivaréretté, a második generáció augusztus-szeptemberben kel ki és a következő évben éri el az ivarérettséget (B. MUSKO 1992). Míg az 5-6 mm maximális testhosszal rendelkező, bevonatlakó *C. curvispinum* évente két generációt hoz létre, addig az 1-2 mm-re növő planktonikus *Eudiaptomus gracilis*-nál (G. O. Sars) a Balatonban évente 9-11 generációt lehet nyomon követni (PONYI & ZÁNKAI 1979, ZÁNKAI 1978). A *L. benedeni*-hez hasonló testméretű és bentikus társuláshoz tartozó Chironomida *Tanytus punctipennis* életciklusának vizsgálata során SPECZIAR (2000) évenkénti kettő generációt írt le. Mindezeket összevetve úgy tűnik, hogy a földrajzi adottság és az életmód hasonlósága nagyobb mértékben határozza meg a Crustacea fajok életciklusának hasonlóságát, mint taxonómiai rokonságuk.

Vízinövényzetet 2000-ben és 2001-ben is három-három alkalommal gyűjtöttek kollégáink (B. MUSKÓ & BAKÓ 2005), a *L. benedeni* állomány meghatározása során populációdinamikai vizsgálatok helyett itt a populáció-szerkezet analízisére nyílt lehetőségem. A petések részesedése a nőstényekhez képest (nem petések) mindkét élőhelyen hasonló arányt mutatott. A nőstény és hím egyedek aránya az általam vizsgált balatoni *L. benedeni* populációkban általában egész évben a nőstények javára alakult, különbség volt azonban a hínáros és a betonozott parti övben. Partközelen az ivarérett egyedeknek általában több mint a fele nőstény, a hínárosban viszont a nőstények száma sokszorososa (akár 39,8-szorososa) volt a hímekének. A petések aránya az összes egyedszámhoz képest szintén a hínárosokban bizonyult nagyobbak. Ilyen jellegű összehasonlítást eddig nem közölt sem a hazai, sem a nemzetközi irodalom. Általános tendencia, hogy a hínárosokban mintegy 10-szer annyi *L. benedeni* egyedet találtam négyzetméterenként, mint a betonozott part mentén. Ezt a különbséget okozhatja egyrészt a hínáros halak ellen

nyújtott védelme, másrészt hogy a hínáros fajlagos felülete többszöröse a sima betonfalénak. Mindebből arra a következtetésre jutottam, hogy a balatoni *L. benedeni* a sűrű vízi növényzetet preferálja a fedetlen alzattal szemben. Mindez feltehetően az utódok védelmét is szolgálja, hiszen így nehezebben válnak a halak prédájává. A hínárosban gyűjtött petések peteszámát nem állapíthattam meg, mert azok egy részét az állatok a növényzet kiemelésekor és lemosásakor is abortálták.

BĂCESCU (1954), MAUCHLINE (1980), és KELLEHER et al. (1999) szerint a Kaszpi-és Fekete-tengeri kifejtett *L. benedeni* testhossza 6-15 mm között változik. A Balatonban élő *L. benedeni* egyedek között 13 mm hosszúságú példányt is csak elvétve találtam. A Balatonban a *L. benedeni* egyedek maximális testhossza télen 13 mm, nyáron 7 mm. A holland Frisian tóban élő *Neomysis integer* nyáron 15 mm-re, télen 19 mm-re nő meg (BREMER & VIJVERBERG 1982), a Marseillesnél található barlangban élő *Hemimysis margalefi* nyáron 4,5 mm-re, télen pedig 6 mm-re nő meg (LEJEUSNE & CHEVALDONNE 2005). A szintén északi féltekén található Stony-tóban a *Mysis relicta* nyáron 14 mm, télen 19 mm maximális testhosszot ér el (LASENBY & LANGFORD 1972). Ezzel szemben a déli féltekén elterülő Argentín-tenger torkolatában a *Neomysis americana* nyáron nagyobbra nő, mint télen (VIÑAS et al. 2005), s földrajzi helyzetéből adódóan a tengervíz hőmérséklete nyáron minimumot, télen maximumot ér el. A Bodeni-tóban a nőstények átlagos testhossza májusban 9,4 mm, júliusban 6,7 mm volt (GERGS ET AL. 2008), az általam végzett mérések szerint a Balatonban májusban 7,9 mm, júliusban 6,7 mm volt, tehát az áttelelő nőstények nagyobb méretűek a Bodeni-tóban, mint a Balatonban.

Az átlagos testhosszak statisztikai összehasonlítása szerint a *L. benedeni* szignifikánsan nagyobb méretű a hínárosokban, mint a parti övben.

Eredményeim szerint a balatoni *L. benedeni* átlagos testhosszának változása fordított arányban van a víz hőmérsékletének változásával. Ugyanerre a megállapításra jutott LEJEUSNE ES CHEVALDONNÉ (2005) a barlanglakó *Hemimysis margalefi* átlagos testhossza és a vízhőmérséklet időbeli alakulását nyomonkövetve, valamint VIÑAS et al. (2005) az Argentín-tenger torkolatában élő *Neomysis americana* vizsgálatakor.

Eredményeim szerint a *L. benedeni* petések fekunditása egyenes arányban van a testhosszal. Ez megegyezik más Mysidacea fajoknál kapott fekunditás-testhossz összefüggéssel (BREMER & VIJVERBERG 1982, BORGHOUTS 1978, GERGS ET AL. 2008, KELLEHER et al. 1999, MAUCLINE 1980, TODA et al. 1982, VORSTMAN 1951). A Bodeni-tóban vizsgált *L. benedeni* áttelelő nőstényei közel 30%-kal nagyobbak és több mint 3-szor annyi petét hordoznak, mint a nyáriak (GERGS et al. 2008). A petések mérete és fekunditása a Balatonban is ilyen arányokat mutatott. Vizsgálataim szerint a *L. benedeni* peteszám a Balatonban 3-18 pete/erszény között változott, egyetlen esetben érte el a 29 pete/erszény értéket. BĂCESCU (1954), MAUCLINE (1980) és KELLEHER et al. (1999) 12-40 petét figyeltek meg a Fekete- és Kaszpi-tengerben, valamint a holland Rajnában élő *L. benedeni* populációk vizsgálata során. GERGS és munkatársai tavasszal átlagosan 28, nyáron 9 petét találtak erszényenként a Bodeni-tóban élő petés *L. benedeni* egyedekben (GERGS et al. 2008), ami – különösen tavasszal – szintén magasabb, mint a balatoni populációk fekunditása, viszont kisebb, mint a sós és brakkvizekben élő fajtársaiké. BREMER ÉS VIJVERBERG (1982) összefüggést találtak a sókoncentráció és a *N. integer* petéinek száma között. A sókoncentráció csökkenésével csökken az erszényben található peték száma és az utódok mérete is (BREMER ÉS VIJVERBERG 1982). Ez a tény is hozzájárulhat a balatoni *L. benedeni* populációk alacsony fekunditás értékeihez és kisebb egyedi méreteihez.

Tehát mind az évenkénti generációk száma kevesebb, mind a maximális testhossz és a fekunditás kisebb a balatoni *L. benedeni* esetében, mint máshol élő fajtársainál. Ezért úgy tűnik, hogy a *L. benedeni* ugyan sikeresen elszaporodott a betelepítést követően, a környezeti adaptáció eredményeként a balatoni populáció kondíciója kevésbé jó, mint a származási helyén élő populációké. Ezt látszik alátámasztani TÖLG (1961) korábbi megfigyelése tíz évvel a *L. benedeni* betelepítése után, miszerint a Balaton süllőállománya rossz minőségű, amit azzal indokol, hogy a süllőivadék táplálékbázisa még mindig nem kielégítő (Tölg a nyílt vízből gyűjtött süllőket vizsgálta). Specziár (2005) vizsgálatai szerint viszont a parti övből fogott süllők nagy arányban fogyasztották a *L. benedeni*-t, szemben a nyílt vízben fogottakkal. Mindez arra enged következtetni, hogy a süllő táplálékbázisa a

parti övben kielégítő, a hínárosban élő *L. benedeni* populációk kondíciójára pedig nem lehet a süllők emésztőcsatornájának vizsgálati eredményei alapján messzemenő következtetéseket levonni, mivel egyrészt a hínárosban a halak nehezen tudják megfogni, másrészt a süllő élőhelye a „fenékrégió” (Tölg 1962). Az általam kapott vizsgálati eredmények szerint a hínárosban minden esetre jobb a *L. benedeni* populációk kondíciója, mint a parti övben.

A balatoni *L. benedeni* populációk gyenge kondíciójának okát feltehetően a Balaton sekély mivoltában kell keresnünk, melynek következtében a szél által erősen hullámzik, felkeveredik. PONYI (1992) vizsgálatai szerint a bentikus állatok produkciója alacsony a Balatonban, amit arra vezet vissza, hogy a gyakori üledékfelkeveredések nem kedveznek az ott élő állatoknak. A Balaton erős hullámszásakor egyetlen alkalommal sem tudtam *L. benedeni* példányokat gyűjteni, mert feltehetően ilyenkor mélyebb területekre húzódnak. Itt a gyengébb fényviszonyok miatt a bevonatot alkotó alga, mint táplálékforrás kisebb mennyiségben áll rendelkezésükre. Szeles időben az üledékfelkeveredés miatt a *L. benedeni* emésztőcsatornájába szervesetlen lebegőanyag is jut, ami jelentősen rontja a táplálkozás hatékonyságát (ún. ballasztevés). Ez a tipikus balatoni jelenség a *Daphnia* fajok táplálkozását is alapvetően befolyásolja (G.-TÓTH 1984). Továbbá a tó erős turbulenciája is inkább a kistestű zooplanktonnak kedvező (BARANYAI & G.-TÓTH 2007). A turbulencia kevésbé hat a *L. benedeni*-re a hínárnövényzet védelmében.

6. 2. A *L. benedeni* TESTHOSSZ-TESTTÖMEG ÖSSZEFÜGGÉSE

Az általam kapott testhossz-testtömeg összefüggés hatványgörbéje *L. benedeni* esetében ($Y = 0,0093 \cdot x^{2,4486}$) megfelel a korábbi irodalmi adatoknak Crustacea fajokra (pl. *Daphnia* spp., *Chironomus plumosus*) (EDMONDSON & WINBERG 1971, WINBERG 1971b). A *Neomysis integer* testhossz-testtömeg összefüggése a holland Frisian-tóban $Y = 0,00391 \cdot x^{2,48}$ értéknek adódott (BREMER & VIJVERBERG 1982), s ezen összefüggés ismeretében kalkulálták a *N. integer* biomasszáját. LASENBY ÉS LANGFORD (1972) a mérsékelt övi Stony-tóban és a sarkkörüi Char-tóban egyaránt élő *Mysis relicta* növekedését, életciklusát és légzését vizsgálták, s az állat testhossz-testtömeg összefüggésére hasonló értékeket határoztak meg a mérsékelt övi tóban: $Y = 0,00345 \cdot x^{2,84}$. SELL (1982) szintén a *Mysis relicta* testhossz-testtömeg összefüggését állapította meg a Michigan-tóban. Az általa kapott egyenlet: $Y = 0,00176 \cdot x^{3,02}$. GERGS et al. (2008) a Bodeni-tóban vizsgálták a *L. benedeni* autökológiáját, így testhossz-testtömeg összefüggését is. Az általuk kapott egyenlet: $y = 0,0017x^{3,2447}$.

6. 3. A *L. benedeni* OXIGÉNFOGYASZTÁSA A TESTHOSSZ FÜGGVÉNYÉBEN

A *L. benedeni* fajlagos oxigénfogyasztásának változását a testhossz függvényében a hatványgörbe jellemezte leginkább, mint ahogy azt más szerzők is leírták (EDMONDSON & WINBERG 1971, MARSHALL et. al. 2003, MAUCHLINE 1980, SIMMONS & KNIGHT 1975, SUTCLIFFE 1984). A *L. benedeni* általánosan mért fajlagos oxigénfogyasztása ($0,24-30 \mu\text{g O}_2 \text{ mg sz}^{-1} \text{ óra}^{-1}$ között) alig volt magasabb, mint a balatoni bevonatlakó Amphipoda fajoké (B. MUSKÓ et al. 1995) és közel kétszer akkora volt, mint a nagyobb méretű *Mysis relicta*-é (LASENBY & LANGFORD 1972), a *Neomysis integer*-é (ROAST et al. 1999), a *Neomysis intermedia*-é (SIMMONS & KNIGHT 1975), illetve a *Gastrosaccus brevifissura*-é (MARSHALL et al. 2003). Nagyságrendileg a nyíltvízi balatoni zooplankton fajlagos oxigénfogyasztásához áll legközelebb a *L. benedeni* fajlagos oxigénfogyasztása (G.-TÓTH & DRITS 1991). Mindezt magyarázhatjuk részint azzal, hogy a *L. benedeni* kisebb méretű, mint bármelyik más Mysidacea faj egyedei, másrészt az összehasonlításban felsorolt Mysidacea fajok mindegyike brakkvízben vagy sósvízben él, és a sótartalom emelkedésével csökken az oxigénfogyasztás (DALLA VIA 1985, ROAST et al. 1999, MARSHALL et al. 2003, SIMMONS & KNIGHT 1975). A következő egyszerűsített energiamérleg egyenlete is igazolja a *L. benedeni* 6.1. fejezetben kifejtett alacsony produktivitását: $P=A-R$, ahol P a nettó produkció, A az asszimiláció vagy bruttó produkció és R a légzés, vagyis a fokozott légzés csökkenést okoz a populáció produktívójában (ALIMOV 1983, DALLA VIA 1985, PONYI 1992).

ROAST et al. (1999) szerint szignifikáns kölcsönhatás van a *Neomysis integer* neme és oxigénfogyasztása között: a hímek általában több oxigént fogyasztottak, mint a nőstények. SIMMONS és KNIGHT (1975) szintén a hímek légzését találták intenzívebbnek. Szerintük ez a különbség részint azon alapul, hogy a hímek egységnyi tömegre jutó oxigénfogyasztása nagyobb, mert kisebb a méretük. COULL és VERNBERG (1970) azzal magyarázzák az általuk vizsgált petés Copepoda fajok egyedeinek alacsonyabb metabolizmusát, hogy a peték jelenléte miatt lassabb a mozgásuk. Ugyanezzel a jelenséggel magyarázza a nemek oxigénfogyasztása közötti

különbséget MOSHIRI és CUMMINS (1969) *Leptodora kindtii* esetén. RAYMONT et al. (1966) szerint a peték magas lipidtartalma csökkentheti a *Neomysis integer* petéseinek metabolizmusát, míg más fajoknál éppen a költőerszény anyagcseréje indukálhat egy magasabb oxigénfogyasztást (RAYMONT 1959). Szintén a *N. integer* légzésvizsgálata vezetett más szerzőknél fentiekkel ellentétes eredményre: nem találtak szignifikáns különbséget a nemek oxigénfogyasztása között (WEISSE & RUDSTAM 1989). Ugyancsak ezt figyelték meg más Crustacea fajoknál is (BULNHEIM 1974, DIMOCK & GROVES 1975). Mivel petésekre más testhossz-testtömeg összefüggést kaptam volna, illetve a respirométer mérőkamrájában a mozgáslehetőség az állat számára korlátozott, a fenti szerzők megoszló véleményeit is figyelembe véve nem tartottam indokoltnak a különböző nemű *L. benedeni* egyedek légzése közötti különbség vizsgálatát.

6. 4. A *L. BENEDENI* OXIGÉNFOGYASZTÁSA A HŐMÉRSÉKLET FÜGGVÉNYÉBEN

A nagyobb méretű *L. benedeni* egyedek érzékenyebben reagáltak a hőmérséklet emelkedésére, azaz a hőmérséklet emelkedésével nagyobb mértékben növekedett az oxigénfogyasztásuk, mint a kisebbeké (SZALONTAI et al. 2003). Ehhez hasonlóan ugyanezt figyelték meg a *Neomysis intermedia* egyedeinél is a kaliforniai Sacramento-San Joaquin folyóban 1970 és 1973 között (SIMMONS & KNIGHT 1975). A hőmérséklet emelkedése mellett az elfogyasztott táplálék mennyisége is okozhat növekedést az oxigénfogyasztásban. Nevezetesen RAYMONT et al. (1966) szerint a *Neomysis integer* légzésének magas értékei az elsődleges termelés nagyságával mutattak összefüggést. Ugyanígy a *Neomysis intermedia* magas oxigénfogyasztása tükrözheti nyáron a kovaalgák megnövekedett mennyiségét (SIMMONS & KNIGHT 1975).

6. 5. A WINKLER-MÓDSZER ÉS A TWIN-FLOW RESPIROMETRIA EREDMÉNYEINEK ÖSSZEHASONLÍTÁSA

A Twin-Flow respirométerrel kapott oxigénfogyasztás tartománya 0,24-6,85 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ óra}^{-1}$, a Winkler-módszerrel kapott oxigénfogyasztása tartománya pedig 1-6,8 $\mu\text{g O}_2 \text{ mg}^{-1} \text{ óra}^{-1}$ 5, 10, 15 és 23 °C-on és 7-12 mm között mérve. Jóllehet, a mérési tartományok hasonlóak, a két módszer statisztikai elemzése szignifikáns különbséget mutatott az egyes hőmérsékletekhez rendelt értékek között. 5 °C-on a Twin-Flow respirométerrel alacsonyabb oxigénfogyasztási értékeket, 23 °C-on magasabb oxigénfogyasztási értékeket kaptam, mint Winkler-módszerrel. Ennek oka nagy valószínűséggel a respirométerben magasabb hőmérsékleten gyorsabban szaporodó mikrobiális film légzése lehet. Ezen kívül okozhat csekély különbséget, hogy a Winkler-módszer mesterséges édesvízzel dolgozik, ha magas a természetes víz szervesanyag-tartalma, míg a respirométerben szűrt Balaton-víz volt a médium. Előkísérletek során használtam a respirométerben mesterséges édesvizet, azonban annak a Balaton-víznél magasabb kalcium-és szulfáttartalma következtében a négyutas szelep néhány óra után nem működött a kiváló sók miatt.

A klasszikus és modern oxigénfogyasztás-mérés összevetésének eredménye végeredményben arra enged következtetni, hogy mindkét módszernek megvan a maga előnye és hátránya a mérési idő hosszúságát, a környezeti paraméterek minőségének és állandóságának biztosítását tekintve, így ezek ismeretében igényeink szerint alkalmazhatjuk a számunkra megfelelőbb módszert.

6.6. A BALATONI *L. benedeni* ÖSSZES SZÉNTARTALMA

A *L. benedeni* száraztömegének átlagos széntartalma testhossztól függően 39,73 és 85,24 % között változott, a testhossz növekedésével csökkent. Az illesztett exponenciális görbére szorosan illeszkedik a 7 és 8 mm-es petések átlag széntartalma. DRITS et al. (1991) egy antarktisi rák, az *Euphausia superba* Dana szárazanyagra vonatkoztatott széntartalmát 50 %-nak határozták meg. GOROKHOVA és HANSSON (2000) a Balti-tengerből gyűjtött *Mysis mixta* ivadéknál 43 %, nem ivarérett hím és nőstény esetén egyaránt 41 % és ivarérett egyedeknél mindkét

nemnél 39 % átlag széntartalmat állapítottak meg. HAKALA (1979) a finnországi Pääjärvi-tóban élő *Mysis relicta* felnőtt egyedeiben 45-58 % szezonális széntartalmat mért. TODA et al. (1987) a japán Kasumigaura-tavi *Neomysis intermedia* testében átlagosan 45,2 % szenet találtak, NONOMURA et al. (2005) pedig 43-45,1 %-ot mértek szezonálisan a Japán déli partjainál élő *Archaeomysis vulgaris*-ban. RAYMONT et al. (1966) a *Neomysis integer* széntartalmát szezonálisan vizsgálták az angliai Test folyóban felnőtt egyedeken. Méréseik szerint a *N. integer* széntartalma 22 és 35 % között változott, ami éves átlagban 29,2 %. A juvenilis széntartalma a balatoni *L. benedeni* esetén a legmagasabb. Az idősebb egyedek széntartalma az említett fajok mindegyikénél meglehetősen hasonló. Az általam kapott regressziós egyenlettel kalkulált szárazanyagra vonatkoztatott széntartalom 10 mm-es *L. benedeni* esetén 29,5 %, ami a *N. integer* széntartalmához áll a legközelebb.

6.7. A BALATONI *L. BENEDENI* FAJLAGOS ES NAPI LEGZESI SZÉNVESZTESÉGE

A *L. benedeni* fajlagos légzési szénveszteségét 0, 5, 10, 15, 20 és 23°C-on a testhossz függvényében az oxigénfogyasztás alakulásából adódóan hatványgörbével írtam le. A fajlagos légzési szénveszteség értékek egy hőmérsékleten belül a testhossz növekedésével csökkentek, azonban a hőmérséklet növekedése nincs összefüggésben a fajlagos légzési szénveszteség alakulásával. Ezen adatok ismeretében megkapjuk a *L. benedeni* minimális táplálékigényét szénre nézve. Fajlagos légzési szénveszteség értékeket *L. benedeni*-re eddig nem közölt a világirodalom.

A *L. benedeni* populációk napi légzési szénvesztesége a betonozott parti zónában 2000-ben átlag $8,1 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$, 2001-ben átlag $0,248 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$, 2002-ben pedig átlag $0,198 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ volt. Hínárosban 2000-ben átlag $79 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$, 2001-ben átlag $51,7 \text{ mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ között volt.

A *L. benedeni* populációk napi légzési szénvesztesége a tihanyi betonozott parti övben 2000-ben a száraz biomasszája széntartalmának 9,4-53,1%-a (átlag = 35,45%), 2001-ben 0,755-10,5%-a (átlag = 3,53%) és 2002-ben 2,7-16,67%-a (átlag

= 8,26%) volt 1 m² tófelületre. A teljes vizsgálati periódus átlaga 9,9 % volt 1 m² tófelületre, ami átlagosan 10 nap szén-turnover időt jelent. A napi légzési szénveszteség hínárosban a száraz biomassa széntartalmának minimálisan 3,74, maximálisan 7,6 %-a volt 2000-ben (átlag = 6,23 %), 2001-ben pedig minimálisan 2,62 %, maximálisan 8,9 %-a volt (átlag = 6,17 %). Ez átlagosan 16 nap szén-turnover idő. A magasabb értékek a reprodukciós időszakban adódtak, amikor a nagyszámú utódok miatt a relatív alacsony biomassa értékekhez magasabb vízhőmérsékleten magasabb oxigénfogyasztás társult. Hínárosban a napi légzési szénveszteség a nagyobb egyedsűrűség következtében mintegy tízszer akkora volt, mint a betonozott parti zónában.

A légzési szénveszteség tavi szinten a betonozott parti övben 2000-ben átlagosan 350 g, 2001-ben átlagosan 9,5 g, 2002-ben 93 g volt, míg hínárosban 2000-ben átlagosan 2 tonna, 2001-ben átlagosan 1,23 tonna volt.

6.8. A BALATONI *L. benedeni* BIOMASSZAJA, PRODUKCIOJA ES SZENFORGALMA

A balatoni *L. benedeni* biomasszája a tihanyi betonozott parti övben 0,1 és 67,2 mg szt m⁻² között, hínárosokban 18 és 9126 mg szt m⁻² között változott a teljes vizsgálati időszakban. *Mysis relicta* biomasszája 110-1110 mg szt m⁻² között változott (BOWERS & GROSSNICKLE 1978), ami alacsonyabb a balatoni *L. benedeni* esetén hínárosban becsült értékeknél, viszont meghaladja a betonozott parti övben kapott értékeket.

Tavi szinten a *L. benedeni* állománya 2000-ben átlagosan 31,3 tonna száraztömeg, 2001-ben pedig 20 tonna száraztömeg lehetett, ami átlagosan 3,4%-a a G.-TÓTH és mtsai (2008) által kapott zooplankton mennyiségnek, illetve 28,5%-a a litorális gerinctelenek (*D. polymorpha* héj nélkül és *C. curvispinum*) száraz biomasszájának (BALOGH et al. 2008).

2000-ben a tihanyi betonozott parti övben a nettó produkció szénben kifejezve 13,98 mg C m⁻² év⁻¹, 2001-ben 4,04 mg C m⁻² év⁻¹, végül 2002-ben 0,615 mg C m⁻² év⁻¹ volt. A produkció egyik évről a másikra többszörös különbséget mutathat (PONYI 1992), aminek egyik oka magában a gyűjtésben rejlik, a másik ok pedig a *L. benedeni* erősen mozaikos elterjedése lehet. A *L. benedeni* tavi produkciója

átlagosan 1,2 tonna nedves tömeg év^{-1} lehetett, ami a PONYI (1992) után kapott éves bentikus produkciónak (11 ezer t nedves tömeg) a 0,011%-a, a G.-TÓTH (2008) után kapott éves zooplankton produkciónak (átlag 60 ezer tonna nedves tömeg) a 0,002%-a. Vagyis a bentikus produkciónak is meglehetősen kis hányadát teszi ki a *L. benedeni* produkciója. A kapott arányon csak kis mértékben javíthat az a feltételezés, hogy az általam kapott tavi biomassa és produkcióértékek alulbecsültek, mivel *L. benedeni* nyilván nemcsak a betonfalakon és a hínárosban fordul elő, illetve a tavi produkciót a betonfalakról gyűjtött egyedek időbeli alakulásából kalkuláltam, jöllehet a hínárosban gyorsabban és kisebb eliminációval szaporodhat, mint a parti övben.

A Michigan - és a Huron-tóban vizsgált *Mysis relicta* éves produkciója 250-3200 mg szt $\text{m}^{-2} \text{év}^{-1}$ között változott (BOWERS & GROSSNICKLE 1978), ami meghaladja a betonozott parti övben kapott értékeinket. A holland Frisian-tóban élő *N. integer* éves produkciója 10 mg szt $\text{m}^{-2} \text{év}^{-1}$, amit 1980 májusa és októbere közötti gyűjtésekből kalkuláltak (BREMER & VIJVERBERG 1982). Ez egy nagyságrenddel kisebb, mint a nagytavakban élő *M. relicta* (SELL 1982) produkciója és hasonló a balatoni *L. benedeni* éves produkciójához. Összegzés képpen elmondhatjuk, hogy a *L. benedeni* produkciója azonos tartományba esett más balatoni gerinctelen és más Mysidacea faj produkciójával, ám produktivitásukra alacsony értékeket számoltam. Az egyik ok a *L. benedeni* térben és időben mozaikos elterjedésében keresendő, ami által erősen változó, hogy mennyire reprezentatívak az adott időpontban a mintáink.

Az első generációk napi produkciója és átlagos biomassa értéke 2000-ben és 2001-ben is mintegy másfélszerese volt, a második generációk napi produkciójának és átlagos biomassa értékének. Az első generációban lényegesen kisebb az elimináció, mint a másodikban. Az első generáció biomasszája enyhén gyarapodik az ivarérettség elérése után. A második generáció biomasszája az ivarérettség elérése után folyamatosan csökken, mivel ősztől nincs reprodukció, és a halivadék eléri azt a méretet, amivel már fogyasztani tudja a *L. benedeni* egyedeit.

Becsléseim szerint A *L. benedeni* éves szénforgalma (nettó produkció + légzési szénvesztesség) 2000-ben a szénben kifejezett éves biomasszájának 1,64-szerese, 2001-ben 0,45-szöröse és 2002-ben 0,82-szerese volt. Megjegyzendő, hogy 2000-

ben a gyűjtés a reprodukciós időszakra korlátozódott, így a biomassa többször újult meg, azaz nagyobb volt a P/B arány, mint 2001-ben. A szezonális szénforgalom 2000-ben a nettó produkció 1,16-szorosa, 2001-ben 4,2-szerese és 2002-ben 1,74-szerese volt. A balatoni *L. benedeni* szénforgalmára kapott értékek mindkét élőhelyen jóval kisebbek voltak, mint a hálós zooplankton szénforgalma (G.-TÓTH 1992).

PONYI (1992) 6.1. fejezetben említett munkája szerint a gyakori üledékfelkeveredések miatt a balatoni bentikus állatok produkciója alacsony. Ezt feltételezhetjük a *L. benedeni* populációinál is. Ennek egzakt bizonyításához több évre és több mintavételi pontra kiterjedő vizsgálatok szükségesek. Célszerű lenne továbbá a jövőben a bevonatot alkotó algafajok elsődleges termelésének időbeli alakulását az időjárási viszonyok nyomon követésével párhuzamosan összevetni a balatoni *L. benedeni* parti sávban élő populációinak másodlagos termelésével.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A *L. benedeni* a hasadtlábú rákok (Mysidacea) sokáig egyetlen hazai képviselője volt, mely az eddigi irodalmak szerint hazánk területén a Dunában, a Tiszában és a Balatonban található meg. A *L. benedeni*-nek, mint detritusz- és algafogyasztó haltápláléknak fontos összekötő szerepe van a bentikus és a pelagikus társulások közötti táplálékapcsolat megteremtésében, ezen kívül táplálékbázisul szolgál a süllőivadék számára. Mivel a pontusi faunaelemek jelenléte balatoni sajátosság, a *L. benedeni* meghonosításával nem került faunakör-idegen faj a Balatonba, tehát betelepítését nem tartjuk elhibázottnak ökológiai szempontból. A hasadtlábú rákok rendjébe tartozó fajok taxonómiáját, morfológiáját, biogeográfiáját és biológiáját korábban több szerző tárgyalta, ám a *L. benedeni* ökológiai szerepéről világirodalmi szinten is kevés információ áll rendelkezésünkre, a Balatonban pedig ezidáig senki nem vizsgálta életciklusát, produkcióját és táplálékhálózatban betöltött szerepét.

A *L. benedeni* populációk abundanciája a teljes vizsgálati időszakban átlagosan 10-szer akkora volt a hínárosokban, mint a part mentén. A petések aránya az összes egyedszámhoz képest a legtöbb esetben hínárosban nagyobb volt, mint a betonozott parti övben. Az állatok átlagos testhossza szignifikánsan nagyobb volt a hínárosban, mint a betonozott parti övben. Partközelen az ivarérett egyedeknek általában több mint a fele nőstény, a hínárosokban pedig a nőstények száma sokszorososa (akár mintegy 40-szerese is) volt a hímekének, vagyis a balatoni *L. benedeni* a sűrű vízi növényzetet preferálja a fedetlen alzattal szemben.

Kohorszanalízissel megállapítottam, hogy a Balatonban a *L. benedeni* populációjának 2001-ben két generációja fejlődött ki. A reprodukciós időszak április elejétől október végéig terjedt. Nyáron a 2-6 mm-es egyedek, télen a 10 mm felettiek domináltak. A tavaszi petések nagyobb méretűek és több petét hordoznak, mint a nyári kelésűek.

Vizsgálataim szerint a *L. benedeni* peteszáma a Balatonban 3-18 pete/erszény között változott, ami átlagosan fele a mások által leírt *L. benedeni* populációk fekunditásának. A balatoni *L. benedeni* évenként két generációt produkált, míg más szerzők 3-4 generációról számolnak be írásaikban. Ugyanígy az általam mért

testhosszak sem érték el a világirodalmi értékeket. A balatoni *L. benedeni* sikeres térhódítása ellenére populációjának kondíciója kevésbé jó, mint a származási helyén élő populációké.

Kísérletileg meghatároztam a balatoni *L. benedeni* testhossza és száraztömege közötti összefüggést, melynek egyenlete a további becslésekhez átszámítási alapul szolgált.

Az oxigénfogyasztás az anyagcsere legfőbb mutatója, ezért a *L. benedeni* balatoni táplálékhálózatban betöltött szerepének meghatározásához mértem az oxigénfogyasztásukat különböző hőmérsékleteken. A balatoni *L. benedeni* oxigénfogyasztása közel kétszer akkora volt, mint más Mysidacea fajoké, amit okozhat az a tény, hogy mind közül a *L. benedeni* a legkisebb méretű, illetve édesvízben él. A balatoni *L. benedeni* légzésintenzitása a Balaton nyílt vízében élő zooplankton légzésintenzitásához hasonlít leginkább.

Az analitikai kémiai Winkler-módszer és a mai mérési technikák –mint az általam használt Twin-Flow respirometria – együttes alkalmazása igen megbízható pontosságúak és feltárják a különböző környezeti feltételek hatását is a légzésre. A két módszerrel kapott teljes mért oxigénfogyasztási tartomány $0,24\text{--}30\ \mu\text{g O}_2\ \text{mg sz}^{-1}\ \text{óra}^{-1}$ volt. A klasszikus és modern oxigénfogyasztás-mérés összevetésének eredménye végeredményben arra engedett következtetni, hogy mindkét módszernek megvan a maga előnye és hátránya a mérési idő hosszúságát, a környezeti változók minőségének és állandóságának biztosítását tekintve, így ezek ismeretében igényeink szerint alkalmazhatjuk a számunkra megfelelőbb módszert.

Meghatároztam a *L. benedeni* száraztömegének átlagos széntartalmát testhossztól függően, ami 39,73 és 85,24 % között változott, a testhossz növekedésével csökkent. A kapott értékek alapján illesztett exponenciális görbe egyenletével számolható a nagyobb méretű *L. benedeni* egyedek átlagos széntartalma, ami jól korrelál a nemzetközi irodalomban szereplő más Mysidacea egyedek széntartalmával.

Meghatároztam a *L. benedeni* fajlagos szénvesztesége és testhossza közötti összefüggést különböző hőmérsékleten, így a gyűjtési adatokból becsülhetővé vált a *L. benedeni* minimális táplálékigénye a balatoni táplálékhálózatban.

A *L. benedeni* populációk napi légzési szénvesztesége a tihanyi betonozott parti övben a száraz biomasszája széntartalmának átlagosan 9,9%-a a teljes vizsgálati időszakban 1 m² tőfelületre, ami 10 nap turnover időt jelent szénben kifejezve. A napi légzési szénveszteség hínárosban 2000-ben a száraz biomassza széntartalmának átlag 6,23%-a, 2001- ben pedig átlag 6,17%-a négyzetméterenként, ami átlagosan 16 nap szén turnover időt jelent. A magasabb értékek a reprodukciós időszakban adódtak.

A légzési szénveszteség tavi szinten a betonozott parti övben 2000-ben átlagosan 350 g, 2001-ben átlagosan 9,5 g, 2002-ben 93 g volt, míg hínárosban 2000-ben átlagosan 2 tonna, 2001-ben átlagosan 1,23 tonna volt.

Az első generációk napi produkció és átlagos biomassza értékei meghaladták a második generációk produkció és átlagos biomassza értékeit mindkét reprodukciós időszakban. Világirodalmi szinten kevés adat van a Mysidacea fajok produkció értékeire vonatkozóan. Minden esetre a *L. benedeni* produkciója nem tér el számottevően sem más Mysidacea fajok, sem a balatoni gerinctelen fajok produkciójától, ám egész tóra vetítve mind a bentikus, mind a nyíltvízi zooplankton termeléséhez képest elenyészően kicsi. A *L. benedeni* tavi produkciója átlagosan 1,2 tonna nedves tömeg év⁻¹ lehetett, ami az éves bentikus produkciónak csupán a 0,011%-a.

Vizsgálataim fényt derítettek a balatoni körülményekhez adaptálódott *L. benedeni* populációinak állapotára. A két eltérő habitusú élőhelyen a *L. benedeni* populációknak mind az egyedsűrűsége, mind átlagos testhossza és a nőtény: hím arány is a hínárosban nagyobb, mint a fedetlen, betonozott parti övben. Összességében elmondhatjuk, a *L. benedeni* noha el tudott szaporodni a Balatonban, populációinak kondíciója elmarad a sós és brakk vizekben élő fajtársaikhoz képest. Jóllehet, betelepítése nem hatott kedvezőtlenül az érintett életközösségek funkciójára és több halfaj rendszeresen fogyasztja, a betelepítéséhez fűzött reményeket nem váltotta maradéktalanul valóra.

8. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK FELSOROLÁSA

1. Kísérletileg meghatároztam és hatványgörbével leírtam a *L. benedeni* testhossza és száraztömege közötti összefüggést. A fajlagos oxigénfogyasztás számolásakor e regressziós egyenlet együtthatóival számoltam ki a lemért testhosszak alapján a száraztömegeket.
2. A *L. benedeni* populációk abundanciája a teljes vizsgálati időszakban átlagosan 10-szer akkora volt a hínárosokban, mint a part mentén. Az átlagos testhosszak nem különböztek egymástól szignifikánsan a négy hínárosban, viszont a hínárosban szignifikánsan nagyobb méretűek voltak az állatok, mint a betonfalon. A nemek megoszlása szintén azt bizonyítja, hogy a balatoni *L. benedeni* a hínárost preferálja a fedetlen alzattal szemben.
3. Megállapítottam hossz-frekvencia analízissel, a *L. benedeni* reprodukciós idejét, kohorszanalízissel az évenkénti generációinak számát és a generációs idejét. A reprodukciós idő május elejétől október végéig tartott. A Balatonban a *L. benedeni* populációjának 2001-ben két generációja fejlődött ki. A *L. benedeni* generációs ideje becslésem szerint 4 hónap a tavaszi és 8 hónap az áttelelő generáció esetén. A *L. benedeni* peteszáma a Balatonban 3-18 pete/erszény között változott.
4. Megmértem különböző korú balatoni *L. benedeni* egyedek oxigénfogyasztásának hőmérsékletfüggését Winkler-módszerrel, illetve Twin-Flow respirométerrel. Elsőként vettem össze a klasszikus és modern légzésmérési módszer eredményeit, melyek értéktartománya megegyezett.
5. Elsőként határoztam meg a *L. benedeni* fajlagos légzési szénvesztése és testhossza közötti összefüggést különböző hőmérsékleteken, amely által lehetővé vált a *L. benedeni* minimális táplálékigényének becslése a balatoni táplálékhálózatban.
6. Elsőként határoztam meg a különböző testhosszúságú balatoni *L. benedeni* egyedek szárazanyagra vonatkoztatott átlagos széntartalmát.
7. Elsőként becsültem a *L. benedeni* szénforgalmát a Balatonban, ami lényegesen kisebb, mint a hálós zooplankton szénforgalma.

9. SUMMARY

The *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky 1882) was the only representative of the Mysidacea in Hungary for long that according to the present publications can be found only in River Danube and Tisza and Lake Balaton in Hungary. *L. benedeni* as fish food consuming detritus and algae has an important connecting role in food chains as a link between the benthic and pelagic systems and is a food basis for pike perch offspring in Lake Balaton. Presence of the Pontocaspian fauna elements is a feature of Lake Balaton, in this way, no fauna unfamiliar member got into Lake Balaton with the introduction of *L. benedeni*, we do not consider its introduction unreasonable. Many publications write about taxonomy, morphology, biogeography and biology of Mysidacea but we have slight information about the ecological role of *L. benedeni* in the international literature too and nobody has examined its life cycle, production and its role in the food chain in Lake Balaton.

The density of *L. benedeni* populations was about 10 fold higher in submerged macrophyte than in concreted shore line. Proportion of the breeding females was greater in most cases in submerged macrophyte than in concreted shore line. The average body length of the animals were significantly greater in submerged macrophyte than in concreted shore line. More than half of mature specimen were female in concreted shore line and were multiple than males in submerged macrophyte so *L. benedeni* prefers the submerged macrophyte as against uncovered stand.

I established with cohorts analysis that two generations of *L. benedeni* developed in Lake Balaton in 2001. The reproduction period lasted from April to October. The dominating body length was 2-6 mm in summer and 10-12 mm in winter. Breeding females had greater body length and fecundity in spring than in summer.

The number of eggs was 3-18/marsupium in Lake Balaton which is about half of *L. benedeni* populations in other places of occurrence. *L. benedeni* had two generations per year in Lake Balaton while in other waters it had 3-4 generations. Also, the average body length was smaller in Lake Balaton than elsewhere. In

spite of the successful expansion of the *L. benedeni* population in Lake Balaton, its condition was less fit than that of the populations in their places of origin.

I determined the relation between body length and dry body mass of *L. benedeni*, the equation of which functioned as basis for further estimation.

The oxygen consumption is the principal index of metabolism therefore I measured the oxygen consumption of *L. benedeni* at different temperatures to determine its role in the food web of Lake Balaton. The oxygen consumption of *L. benedeni* was about two fold than that of other Mysidacea. The reason can be that the *L. benedeni* is the smallest Mysidacea in the world and it lives in fresh water. The respiration of *L. benedeni* was mostly similar to respiration of zooplankton in Lake Balaton.

Application of the Winkler method and the modern measuring techniques such as Twin-Flow respirometry are reliable and correct and reveal the effect of different environmental conditions to respiration. The measured interval of oxygen consumption was $0.24\text{--}30\ \mu\text{g O}_2\ \text{mg dw}^{-1}\ \text{h}^{-1}$.

The result of the comparison of two methods can lead us to the conclusion that both have their own advantages and disadvantages considering the length of measuring time and assurance of quality and constancy of environmental parameters, therefore in the knowledge of these we can apply the suitable method to our claim.

I determined the average carbon content of dry body mass of *L. benedeni* which ranged from 39.73 to 85.24 % of different body length. It decreased with increased body length. The average carbon content of bigger *L. benedeni* specimen can be calculated with the given equation that correlates properly with carbon content of other Mysidacea in international publications.

I determined the connection between specific carbon loss and body length of *L. benedeni* at different temperatures therefore the minimal food demand of *L. benedeni* can be calculated from the collection data.

The average daily carbon loss of *L. benedeni* population was $9.9\%\ \text{m}^{-2}$ lake surface of carbon content of dry biomass in concreted shore line in whole period that means 10 days turnover time expressed in carbon. The average daily carbon

loss was 6,23% m⁻² lake surface in submerged macrophyte in 2000, and 6,17% in 2001 that means 16 days turnover time expressed in carbon. The higher values were in the reproduction period.

The production and average biomass of the second generations were higher than the second ones in both reproduction periods. There are few data about production values of Mysidacea in the world, at any rate, the production of *L. benedeni* is similar to production of other Mysidacea and production of any invertebrate species in Lake Balaton. The average production of *L. benedeni* was 1,2 ton wet weight year⁻¹, which is just 0,011% of bentic production.

My observations during the two year examination threw light on the condition of *L. benedeni* acclimatized to the circumstances of Lake Balaton. On the whole we can state that, though *L. benedeni* could reproduce in Lake Balaton, the condition of populations underdeveloped to other *L. benedeni* living in salt and brackish water. Although its introduction did not affect unfavourably the function of the associations in Lake Balaton and more fish species consume it regularly, *L. benedeni* did not fully carry out the expectations to its introduction.

10. IRODALOM

- ALEWELL, C., 2001. Predicting reversibility of acidification: The European sulfur story. – *Water Air and Soil Poll.* 130(1-4):1271-1276.
- ALIMOV, A. F., 1983. Energy Flows in Populations and Communities of Aquatic Animals. – *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 68, 1: 1-12.
- AMERICAN PUBLIC HEALTH ASSOCIATION, AMERICAN WATER WORKS ASSOCIATION, AND WATER POLLUTION CONTROL FEDERATION. 1965. – Standard methods for the examination of water and wastewater. 12th ed. New York, N.Y. 769 p.
- AUDZIJONYTE, A., DANELIYA, E. & VÄINÖLÄ, R., 2006. Comparative phylogeography of Ponto-Caspian mysid crustaceans: isolation and exchange among dynamic inland sea basins. – *Molecular Ecology* 15: 2969-2984.
- BĂCESCU, M., 1940. Les Mysidacés des eaux roumaines, étude taxonomique, morphologique, biogéographique et biologique. – *Ann. Sc. Univ. Jassy* 26: 453-803. (Thèse).
- BĂCESCU, M., 1954. Mysidacea. – Editura Acad. Rep. Pop. Romine Bucuresti. (Fauna Republicii Populare Romine: Crustacea 4/3).
- BĂCESCU, M., 1966. Die kaspische Reliktfauna in pontoasowschen Becken und in anderen. – *Gewässern. Kieler Meeresforschungen*, XXII. 2. 176-188.
- BALOGH, J., 1953. A zoocönológia alapjai. – Akadémiai Kiadó, Budapest, 1-248.
- BARANYAI, E. & G.-TÓTH, L. 2007. Az egyes zooplankton fajok és fejlődési stádiumainak viszonya a könnyen felkeveredő Balaton turbulenciájával. – *Hidrol. Közl.* 87(6): 14-16.
- BARRIE A., LEMLEY M. (1989) Automated $^{15}\text{N}/^{13}\text{C}$ analysis of biological materials. – *American Laboratory* 21 (8).
- BENKE, A. C., 1993. Concepts and patterns of invertebrate Production in running waters. – *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 15-38.
- BÍRÓ, K. & GULYÁS, P., 1974. Zoological investigations in the open water *Potamogeton perfoliatus* stands of Lake Balaton. – *Annal. Biol. Tihany*, 41: 181-203.

- BÍRÓ, P., 1974. Observations on the food of eel (*Anguilla anguilla* L.) in Lake Balaton. – *Annal. Biol. Tihany*, 41: 133-152.
- BÍRÓ, P., 1995. A folyami géb (*Neogobius fluviatilis* Pallas) növekedése és tápláléka a Balaton parti övében. – *Halászat* 88(4): 175-184.
- B. MUSKÓ, I., 1989. Amphipoda (Crustacea) in the littoral zone of Lake Balaton (Hungary). Qualitative and quantitative studies. – *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 74:195-205.
- B. MUSKÓ, I., 1990. Qualitative and quantitative relationships of Amphipoda (Crustacea) living on macropytes in Lake Balaton. – *Hydrobiologia* 191: 269- 274.
- B. MUSKÓ, I., 1992. A *Corophium curvispinum* G. O. Sars (Crustacea: Amphipoda) életciklusa balatoni hínárosban. – *Hidrológiai Közlöny* 72/5-6: 300-304.
- B. MUSKÓ, I., G.-TÓTH, L. & SZABÓ, E., 1995. Respiration and respiratory electron transport system (ETS) activity of two Amphipods: *Corophium curvispinum* G. O. Sars and *Gammarus fossarum* Koch. – *Pol. Arch. Hydrobiol.* 42/4: 547-558.
- B. MUSKÓ, I. & BAKÓ, B., 2002. A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*) denzitása, biomasszája és légzési szénvesztése balatoni hínárosban. – *Hidrológiai Közlöny* 82: 12-14.
- B. MUSKÓ, I. & BAKÓ, B., 2005. The density and biomass of *Dreissena polymorpha* living on submerged macrophytes in Lake Balaton (Hungary). – *Arch. Hydrobiol.* 162., 2: 229-251.
- BOGUT, I., GALIR, A., CERBA, D. & VIDA KOVIC, J., 2007. The Ponto-Caspian invader, *Limnomysis benedeni* (Czerniavsky, 1882), a new species in the fauna of Croatia. – *Crustaceana* 80 (7): 817-826.
- BORGHOUTS, C. H. 1978. Population structure and life-cycle of *Neomysis integer* (Leach) (Crustacea, Mysidacea) in two types of inland waters. – *Verh. Int. Verein. Limnol.* 20: 2561- 2565.
- BORZA, P., 2007. New data to the distribution of the recently appeared representatives of the order Mysida (Crustacea) in the Hungarian fauna: *Katamysis warpachowskyi* G. O. Sars 1893 and *Hemimysis anomala* G. O. Sars 1907. – *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung* 16: 39-45.
- BOWERS, J. A. & GROSSNICKLE, N. E., 1978. The herbivorous habits of *Mysis relicta* in Lake Michigan. – *Limnol. Oceanogr.* 23(4): 767-776.

- BRANDT, O. M., FUJIMURA, R. W. & FINLAYSON, B. J., 1993. Use of *Neomysis mercedis* (Crustacea: Mysidacea) for estuarine toxicity tests. – Transactions of the American Fisheries Society 122: 279-288.
- BRANSTRATOR, D. K., 2000. Measuring life-history omnivory in the opossum shrimp, *Mysis relicta*, with stable nitrogen isotopes. – Limnol. Oceanogr. 45(2): 463- 467.
- BREMER, P. & VIJVERBERG, J., 1982. Production, population biology and diet of *Neomysis integer* (Leach) in a shallow Frisian Lake (The Netherlands). – Hydrobiologia 93: 41-51.
- BULNHEIM, H.-P., 1974. Respiratory metabolism of *Idotea balthica* (Crustacea, Isopoda) in relation to environmental variables, acclimation processes and moulting. – Helgoländer wiss. Meeresunters. 26: 464-480.
- CHIGBU, P., 2004. Assesment of the potential impact of the mysid shrimp, *Neomysis mercedis*, on *Daphnia*. – J. of Plankton Res. 26/3: 295-306.
- CHIGBU, P. & SIBLEY, T. H., 1996. Biometrical relationships, energy content and biochemical composition of *Neomysis mercedis* from Lake Washington. – Hydrobiologia 337: 145-150.
- COREY, S., 1988. Quantitative distributional patterns and aspects of the biology of the Mysidacea (Crustacea: Peracarida) in the zooplankton of the Bay of Fundy region. – Can. J. Zool. 66: 1545-1552.
- COULL, B.C. & VERNBERG, W.B., 1970. Harpacticoid copepod respiration: *Enhydrosoma propinquum* and *Longipedia helgolandica*. – Mar. Biol. 5: 341-344.
- CRISTESCU, M. E. A. & HEBERT, P. D. N., 2005. The “Crustacean Seas” – an evolutionary perspective on the Ponto-Caspian peracarids. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 62: 505-517.
- DALLA VIA, G. J., 1985. Energetics and osmoregulation in shrimps. (Untersuchungen zur Energetik und Osmoregulation von Garnelen). Dissertation, Universität Innsbruck, Austria.
- DE LISLE, P. F. & ROBERTS, M. H. JR., 1988. The effect of salinity on cadmium toxicity to the estuarine mysid *Mysidopsis bahia*: role of chemical speciation. – Aquatic Toxicology, 12: 357-370.
- DÉVAL, GY., DÉVAL, I., WITTNER, I. ÉS BONDÁR, E., 1977. Gondolatok a biológiai termelésről. – Acta Biol. Debrecina, 14: 9-20.

- DÉVAI, GY. (ED.), 1984. Balatoni és zalai üledékek ökológiai hatásvizsgálata az árvaszúnyogok (Diptera:Chironomidae) példáján. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 1: 1-183.
- DÉVAI, GY., 1988. Emergence patterns of chironomids in Keszthely-basin of Lake Balaton (Hungary) (Diptera, Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 14: 201-211.
- DÉVAI, GY., 1990. Ecological background and importance of the change of chironomid fauna (Diptera: Chironomidae) in shallow Lake Balaton. – Hydrobiologia 191: 189-198.
- DÉVAI, GY., 1993. Production studies on the larvae of *Chironomus balatonicus*. – Abstracta Botanica 17(1-2): 261-265.
- DIMOCK, R. V. JR. & GROVES, K. H., 1975. Interaction of temperature and salinity on oxygen consumption of the estuarine crab *Panopeus herbstii*. – Marine Biology 33: 301-308.
- DRITS, A.V., SEMENOVA, T. N., & G.-TÓTH, L., 1991. Feeding of *Euphausia superba* Dana in the region of Southern Shetland Islands – First Polish-Soviet Antarctic Symposium, „Arctowski ‘85”, Pol. Acad Sci. II. Div. Biol. Sci. Warshaw: 97-102.
- DUDICH, E., 1947. Die höheren Krebse (Malacostraca) der Mittel-Donau. – Fragmenta Faunistica Hung. 10/1-4: 125-132.
- DUDICH, E., 1948. A Duna állatvilága. –Természettudomány 3 (6): 166-180.
- DYE, A. H., 1980. Aspects of the respiratory physiology of *Gastrosaccus psammodytes* Tattersall (Crustacea: Mysidacea). – Comp. Biochem. Physiol. 65A 187-191.
- EDMONDSON, W. T. & G. G. WINBERG, 1971. A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. – IBP Handbook No 17. 1-358.
- ENTZ, B., 1943. Adatok a magyarországi *Corophium curvispinum* G. O. Sars forma devium Wundsch alaktanához és biológiájához. – Magyar Biol. Kut. Munk. 1-39.
- ENTZ, B., 1947. Qualitative and quantitative studies in the coatings of *Potamogeton perfoliatus* and *Myriophyllum spicatum* in Lake Balaton. – MBKM 17: 17-37.
- FELFÖLDY, L., 1981. A vizek környezettana. – Mezőgazdasági Kiadó, Budapest.

- FELFÖLDY, L., 1987. A biológiai vízminősítés. – Vízügyi Hidrobiol. 3., VÍZDOK 1-242.
- FOTT, J., PRAZAKOVA, M., STUCHLIK, E. & STUCHLIKOVA, Z., 1994. Acidification of lakes in Sumava (Bohemia) and in the high Tatra Mountains (Slovakia). – Hydrobiologia 274 (1-3): 37-47.
- GAL, G., RUDSTAM, L. G., MILLS, E. L., LANTRY, J. R., JOHANSSON, O. E., GREENE, C. H., 2006. Mysid and zooplanktivory in Lake Ontario: quantification of direct and indirect effects. – Can. J. Fish. Aquat. Sci. 63: 2734-2747.
- GERGS, R., HANSELMANN, A. J., EISELE, I. & ROTHHAUPT, K.-O., 2008. Autecology of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 (Crustacea: Mysida) in Lake Constance, Southwestern Germany. – Limnologica 38: 139-146.
- GNAIGER, E. & FORSTNER, H. (Ed.), 1983. Polarographic Oxygen Sensors. – Springer-Verlag, 370.
- GOROKHOVA, E. & HANSSON, S., 2000. Elemental composition of *Mysis mixta* (Crustacea: Mysidacea) and energy costs of reproduction and embryogenesis under laboratory conditions. – J. of Exp. Mar. Biol. and Ecol. 246: 103-123.
- GRABE, S. A., PRICE, W. W., ABDULQADER, E. A. A. & HEARD, R. W., 2004. Shallow-water Mysida (Crustacea: Mysidacea) of Bahrain (Arabian Gulf): species composition, abundance and life history characteristics of selected species. – Journal of Natural History 38: 2315-2329.
- G.-TÓTH, L. 1984. Feeding behaviour of *Daphnia cucullata* Sars in the easily stirred up Lake Balaton as established on the basis of gut content analyses. – Arch. Hydrobiol. 101/4: 531-553.
- G.-TÓTH, L., 1992. A hálós zooplankton respirációs elektrontranszport rendszer (ETS)-aktivitása és szénforgalma a Balatonban. – 100 éves a Balaton-kutatás (ed. Bíró P.): 172-179.
- G.-TÓTH, L. & ZLINKSZKY, J., 1989a. The importance of self-oxidation in decomposition and its dependence on the pH of the environment. – Water, Air and Soil Pollution 46: 213-219.
- G.-TÓTH, L. & ZLINKSZKY, J., 1989b. The importance of self-oxidation in matter-energy flow in lake ecosystems and its pH dependence. – In: Conservation and Management of Lakes (Eds. Salánki, J. Herodek, S.) Symp. Biol. Hung. 38: 209-215.

- G.-TÓTH, L. & DRITS, A. V., 1991. Respiratory energy loss of zooplankton in Lake Balaton (Hungary) estimated by ETS-activity measurements. – Verh. Internat. Verein. Limnol. 24: 993-996.
- G.-TÓTH, L. 2008. A vízszint ingadozás hatása a vízalatti litorális felületek kiterjedésére a Balatonban. – NKFP által támogatott 3B022_04 BALÖKO projekt zárójelentése (7. feladat) 1-19.
- HAKALA, I., 1979. Seasonal variations in the carbon and energy contents and assimilation of a *Mysis relicta* population in Pääjärvi, southern Finland. – Ann. Zool. Fennici 16: 129-137.
- HALCROW, K. & BOYD, C. M., 1967. The oxygen consumption and swimming activity of the Amphipod *Gammarus oceanicus* at different temperatures. – Comp. Biochem. Physiol. 23: 233-242.
- HAMILTON, A. L., 1969. On estimating annual production. – Limnol. Oceanogr. 14: 771-782.
- HARRIS, R. R. & I. B. MUSKÓ, 1999. Oxygen consumption, hypoxia and tube-dwelling in the invasive amphipod *Corophium curvispinum*. – Journal of Crustacean Biology 19: 224-234.
- HAVAS, M. & ROSSELAND, B. O., 1995. Response of zooplankton, benthos and fish to acidification: An overview. – Water Air and Soil Poll. 85 (1): 51-62.
- HERODEK, S., LACKÓ, L. & VIRÁG, Á., 1988. Lake Balaton. –Nexus, Sl. pp. 110.
- HOFER, R., DALLA VIA, J. & OBERMÜLLER, B., 1980. Ökologische Untersuchungen an *Palaemonetes antennarius* im Gardasee. – Arch. Hydrobiol. 90 (2): 197-209.
- HOOPER, A. B. & DISPIRITO, A. A. 1985. In bacteria which grow on simple reductants, generation of a proton gradient involves extracytoplasmic oxidation of substrate. – Microbiol. Reviews 49 (2) : 140-157.
- JUHÁSZ, P., KOVÁCS, K., SZABÓ, T. & CSIPKÉS, R. 2006. Faunistical results of the Malacostraca investigations carried out in the frames of the ecological survey of the surface waters of Hungary (ECOSURV) in 2005. – Folia Historico Naturalia Musei Matraensis 30: 319-323.
- KAMLER, E., 1969. A comparison of the closed-bottle and flowing-water methods for measurement of respiration in aquatic invertebrates. – Pol. Arch. Hydrobiol. 16 (29): 31-49.
- KARLSON, P. 1975. Biokémia. – Medicina, Budapest

- KELLEHER, B., VAN DER VELDE, G., WITTMANN, K. J., FAASSE, M. A. & BIJ DE VAATE, A., 1999. Current status of the freshwater Mysidae in the Netherlands, with records of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882, a Pontocaspian species in Dutch Rhine Branches. – Bull. Zoöl. Mus. 16 (13).
- KETELAARS, H. A. M., LAMBREGTS-VAN DE CLUNDERT, F. E., CARPENTIER, C. J., WAGENVOORT, A. J. & HOOGENBOEZEM, W., 1999. Ecological effects of the mass occurrence of the Ponto-Caspian invader, *Hemimysis anomala* G. O. Sars, 1907 (Crustacea:Mysidacea), in a freshwater storage reservoir in the Netherlands, with notes on its autecology and new records. – Hydrobiologia 394: 233-248.
- KHAN, A., BARBIERI, J., KHAN, S. & SWEENEY, F., 1992. A new short-term mysid toxicity test using sexual maturity as an endpoint. – Aquatic Toxicology 23: 97-105.
- KISS, B., JUHÁSZ, P., MÜLLER, Z., NAGY, L. & GÁSPÁR, Á. 2006. Summary of the Ecological Survey of Surface Waters of Hungary (ECOSURV) (sampling locations, methods and investigators). – Folia Historico Naturalia Musei Matraensis 30: 299-304.
- KLEKOWSKI, R. Z., 1975. Constant-pressure volumetric microrespirometer for terrestrial invertebrates -In: Methods of Ecological Energetics (eds Grodzinski, W. and R. Z. Klekowski): 201-225.
- KLEKOWSKI, R. Z. & ZAJDEL, J. W., 1972. Capacity electrolytic respirometer KZ-CER-01T with review and discussion of electrolytic respirometry. – Pol. Arch. Hydrobiol. 19/4: 475-504.
- KÖHN, J., M. B. JONES & MOFFAT, A. (EDS.), 1992. Taxonomy, biology and ecology of (Baltic) Mysids (Mysidacea: Crustacea). – International Expert Conference, Sept. 1991, Hiddensee, Germany, Universität Rostock, Rostock, 1-126.
- LASENBY, D. C. & LANGFORD, R. R., 1972. Growth, Life History, and Respiration of *Mysis relicta* in an Arctic and Temperate Lake. – J. Fish. Res. Bd. Can. 29: 1701-1708.
- LE CREN, E. D. & R.H. LOWE-MCCONNEL, 1980. The functioning of freshwater ecosystems – IBP22, Cambridge University Press: 1-588.
- LEJEUSNE, C. & CHEVALDONNÉ, P., 2005. Population structure and life history of *Hemimysis margalefi* (Crustacea: Mysidacea), a ‘thermophilic’ cave-dwelling species benefiting from the warming of the NW Mediterranean. – Mar. Ecol. Prog. Ser. Vol. 287: 189-199.

- LEPPÄKOSKI, E., 1984. Introduced species in the Baltic Sea and its coastal ecosystems. – *Ophelia* Suppl. 3: 123-135. Copenhagen.
- LINDERSTROM-LANG, K., 1937. Principle of the Cartesian diver applied to gasometric technique. – *Nature*, 140: 108.
- MARSHALL, D. J., PERISSINOTTO, R. HOLLEY, J-F., 2003. Respiratory responses of the mysid *Gastrosaccus brevifissura* (Peracarida: Mysidacea), in relation to body size, temperature and salinity. *Comp. Biochem. and Physiol.* Vol. 134 (2): 257-266.
- MAUCHLINE, J., 1980. The biology of Mysids. – *Advances in Marine Biology* vol. 18. 1-369.
- MCKENNEY, C. L. & CELESTIAL, D. M., 1996. Modified survival, growth and reproduction in an estuarine mysid (*Mysidopsis bahia*) exposed to a juvenile hormone analogue through a complete life cycle. – *Aquat. Toxicology* 35: 11-20.
- MORDUKHAI-BOLTOVSKOI, P. D., 1979. Composition and Distribution of Caspian Fauna in the Light of Modern Data. – *Int. Rev. ges. Hydrobiol.* 64(1): 1-38.
- MORIN, A., MOUSSEAU, T. A. & ROFF, D. A., 1987. Accuracy and precision of secondary production estimates. – *Limnol. Oceanogr.* 32(6): 1342-1352.
- MOSHIRI, G. A. & CUMMINS K. W., 1969. Respiratory energy expenditure by the predaceous zooplankter *Leptodora kindtii* (Focke) (Crustacea: Cladocera). – *Limnol. Oceanogr.* 14: 475-484.
- NONOMURA, T., HAYAKAWA, Y., SUDA, Y. & OHTOMI, J., 2005. Practical identification of the sand-burrowing mysid, *Archaeomysis vulgaris* (Crustacea: Mysidacea) and its biological characteristics. – *Plankton Biol. Ecol.* 52(1): 48-57.
- OVČARENKO, I., AUDŽIJONYTE, A. & GASIUNAITE, Z. R., 2006. Tolerance of *PARAMYSIS LACUSTRIS* and *Limnomysis benedeni* (Crustacea, Mysidacea) to sudden salinity changes: implications for ballast water treatment. – *Oceanologia*, 48 (S): 231-242.
- PAULOVITS, G. & BÍRÓ, P., 1988. Balatoni angolnák tápláléka és növekedése. – 29. Georgikon Napok, Keszthely: 213-226.
- PAULY, V. L., 1957. Opredelitel' mizid chernomorsko-azovskogo basseina [Determiner of Mysids of Black Sea and Azov Sea basins. Morphological outline.] – *Trudy Sevastopolskoi Biologicheskoi Stantsii Akademii Nauk SSSR* 9: 113-165.

- PETERSON, R. H., 1984. Influence of varying pH and some inorganic ions on the perivitelline potential of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*). – Can. J. Fish Aquat. Sci. 41: 1066-1069.
- PEZZACK, D. S. & COREY, S., 1979. The life history and distribution of *Neomysis americana* (Smith). Crustacea, Mysidacea. Can. J. Zool. 57: 785-793.
- PONYI, J., 1956. A balatoni hínárosok Crustaceáinak vizsgálata [Investigation of Crustacea of reed-grass in Lake Balaton]. – Állattani Közlemények, XLV. 3-4.
- PONYI, J., 1957. Untersuchungen über die Crustaceen der Wasserpflanzenbestände im Plattensee. – Arch. Hydrobiol. 53(4): 537-551.
- PONYI, J., 1992. Másodlagos termelés a Balatonban. – Hidrológiai Tájékoztató, 31-33.
- PONYI, J., 1997. Egy balatoni növényzetes partszakasz (tihanyi Kis-öböl) rákállományának vizsgálata. – Állattani Közlemények 82: 81-85.
- PONYI, J., BÍRÓ, P. & MURAI, É., 1972. A balatoni vágódurbincs (*Acerina cernua* L.) táplálékáról, növekedéséről és belső parazita férgeiről. – Parasit. Hung. 5: 383-408.
- PONYI, J. & ZÁNKAI, P. N., 1979. Az *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) populációdinamizmusa, biomasszája és biomassza produkciója a Balaton két – trofikus viszonyaiban eltérő – vízterületén. – Acta Biol. Debrecina 16: 17-36.
- PONYI, J. & ZÁNKAI, P. N., 1982a. Population dynamics, biomass and biomass production of *Eudiaptomus garacilis* (G. O. Sars) in two water areas of differing trophic state of Lake Balaton (Hungary). – Acta Hydrochim. Hydrobiol. 10 (6) : 597-610.
- PONYI, J., PÉTER, I. H. & ZÁNKAI, P. N., 1982b. Daily changes in population structure and production of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) (Copepoda, Calanoida) during summer in a shallow lake (Balaton, Hungary). – J. of Plankton Res. 4(4): 913-925.
- PRESTON, T. & BARRIE, A. 1991. Recent progress in continuous flow isotope ratio mass spectrometry. – American Laboratory 23 (11).
- PRICE, W. W., 1982. Key to the shallow water Mysidacea of the Texas coast with notes on their ecology. -Hydrobiologia 93: 9-21.
- RANTA, E. & HAKALA, I., 1978. Respiration of *Mysis relicta* (Crustacea, Malacostraca). – Arch. Hydrobiol. 83(4): 515-523.

- RAZINKOVAS, A., 1996. Spatial distribution and migration patterns of the Mysids in the Curonian Lagoon. – Proceedings of the 13th Symposium of the Baltic Marine Biologists: 117-120.
- RAYMONT, J. E. G., 1959. The respiration of some planktonic copepods. III. The oxygen consumption of some American species. – Limnol. Oceanogr. 4: 479-491.
- RAYMONT, J. E. G., AUSTIN, J. & LINFORD E., 1966. Biochemical studies on marine zooplankton. III. Seasonal variation in the biochemical composition of *Neomysis integer*. In: Some Contemporary Studies in Marine Science (Ed. By Barnes H.), George Allen and Unwin, London, 597-605.
- REINHOLD, M. & TITTIZER, T., 1998. *Limnomysis benedeni* Czerniavsky 1882 (Crustacea: Mysidacea), ein weiteres pontokaspisches Neozoon im Main-Donau-Kanal. – Lauterbornia H. 33: 37-40.
- ROAST, S. D., THOMPSON, R. S., WIDDOWS, J. & JONES, M. B., 1998. Mysids and environmental monitoring: a case for their use in estuaries. – Mar. Freshwater Res. 49: 827-832.
- ROAST, S. D., WIDDOWS, J. & JONES, M. B., 1999. Respiratory responses of the estuarine mysid *Neomysis integer* (Peracarida: Mysidacea) in relation to a variable environment. – Marine Biology 133: 643-649.
- SANDERS, N. K., & CHILDRESS, J. J., 1990. Adaptations to the Deep-Sea Oxygen Minimum Layer: Oxygen Binding by the Hemocyanin of the Bathypelagic Mysid, *Gnathophausia ingens* Dohrn. – Biol. Bull. 178: 286-294.
- SEBESTYÉN, O., 1934. A vándorkagyló (*Dreissena polymorpha* Pall.) és a szövőbolharák (*Corophium curvispinum* G. O. Sars forma devium Wundsch) megjelenése és rohamos térfoglalása a Balatonban. – Magyar Biol. Kut. Munk. 7: 190-204.
- SEBESTYÉN, O., 1938. Colonization of two new fauna-elements of Pontus-origin (*Dreissensia polymorpha* Pall. and *Corophium curvispinum* G. O. Sars forma devium Wundsch) in Lake Balaton. – Verh. Int. Ver. Limnol. 8: 169-181.
- SEBESTYÉN, O., 1958. A Balaton-kutatás harminc éve Tihanyban. – Annal. Biol. Tihany, 25: 9-27.
- SELL, D.W., 1982. Size-frequency estimates of secondary production by *Mysis relicta* in Lakes Michigan and Huron. – Hydrobiologia 93: 69-78.

- SIMCIC, T. & BRANCELJ, A., 2006. Effects of pH on electron transport system (ETS) activity and oxygen consumption in *Gammarus fossarum*, *Asellus aquaticus* and *Niphargus sphagnicolus*. – Freshwater Biology 51 (4): 686-694.
- SIMMONS, M. A. KNIGHT, A. W., 1975. Respiratory response of *Neomysis intermedia* (Crustacea: Mysidacea) to changes in salinity, temperature and season. – Comp. Biochem. Physiol. 50A: 181-193.
- SIPKAY, CS. & HUFNAGEL, L., 2006. Szezonális dinamikai folyamatok egy balatoni makrogerinctelen együttesben. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. 14: 211-222.
- SKJELKVALE, B. L., EVANS, C., LARSEN, T., HINDAR, A. & RADDUM, G. G., 2003. Recovery from acidification in European surface waters: A view to the future. – AMBIO 32 (3): 170-175.
- SPECZIÁR, A., 2000. A makrobentosz területi megoszlása, időbeni változásai és haltáplálkozásbeli szerepe a Balatonban, különös tekintettel a Chironomidae lárvákra. – Doktori értekezés, p. 133.
- SPECZIÁR, A. & BÍRÓ, P., 2003. Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae) in Lake Balaton. – Hydrobiologia 506-509: 503-510.
- SPECZIÁR, A., 2005. First year ontogenetic diet patterns in two coexisting Sander species, *S. lucioperca* and *S. volgensis* in Lake Balaton. – Hydrobiologia 549: 115-130.
- SCHULZE, P., 1926. Schizopoda. – Biologie der Tiere Deutschlands. 17. (17.): 18.
- SUTCLIFFE, D. W., 1984. Quantitative aspects of oxygen uptake by Gammarus (Crustacea, Amphipoda): a critical review. – Freshwater biology 14: 443-489.
- SUTCLIFFE, D. W., CARRICK, T. R. & MOORE, W. H., 1975. An automatic respirometer for determining oxygen uptake in crayfish (*Austropotamobius pallipes* (Lereboullet)) over periods of 3-4 days. – J. exp. Biol. 63: 673-688.
- SVÁB, J., 1981. Biometriai módszerek a kutatásban. – Mezőgazdasági Kiadó, Bp. pp. 557.
- SZABÓ, M., G.-TÓTH, L., LAKATOS, GY. & WEBB, D., 1999. A pH hatása hal embriók légzésének biokémiájára. – Hidrol. Közl. 79(6): 376-377.
- SZALONTAI, K., G.-TÓTH, L., B. MUSKÓ, I. (2003). Oxygen consumption of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 (Crustacea: Mysidacea), a

- Pontocaspian species in Lake Balaton, Hungary – *Hydrobiologia* 506-509: 407-411.
- TATTERSALL, W. M. & TATTERSALL, O. S. (1951). The British Mysidacea. – Ray Society. London. 460 pp.
- TÁTRAI, I. & PONYI, J., 1976. On the food of pike-perch fry (*Stizostedion lucioperca* L.) in Lake Balaton in 1970. – *Annal. Biol. Tihany* 43: 93- 104.
- THIENEMANN, A., 1928. *Mysis relicta* im sauerstoffarmen Tiefenwasser der Ostsee und das Problem der Atmung im Salzwasser und Süßwasser. – *Zool. Jahrb.* 45 (Bd.), Abt. Für Allgemeine Zool. Und Physil. Der Tiere, p. 371-383.
- TODA, H., ARIMA, T., TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S., 1987. Physiological evaluation of temperature effect on the growth processes of the mysid, *Neomysis intermedia* Czerniavsky. – *J. Plankton Res.* 9, 51-63.
- TODA, H., TAKAHASHI, M. & ICHIMURA, S., 1982. Abundance and life history of *Neomysis intermedia* Czerniavsky in Lake Kasumigaura. – *Hydrobiologia* 93, 31-39.
- TÓTH, V. & HERODEK, S. 2002. A fény hatása a hínárok elterjedésére a Balatonban. – *Hidrológiai Közlöny* 82: 137-139.
- TÓTH, V. & HERODEK, S. 2008. A hínáros békaszőlő (*Potamogeton perfoliatus*) fotoszintézisének szezonálisitása. – *Hidrológiai Közlöny* 88(6): 215-217.
- TÖLG, I., 1959. Hogyan táplálkozik a balatoni süllőivadék? – *Halászat*, 6(5): pp. 99.
- TÖLG, I., 1960. Tíz éves vendég a Balatonban... – *Halászat*, 7(8): pp. 149.
- TÖLG, I., 1961. Über die Ursache des Nahrungsmangels des Balaton-Zanders (*Lucioperca lucioperca* L.) und Begründung des Nahrungsersatz-Planes. – *Annal. Biol. Tihany* 28: 179-195.
- TÖLG, I., 1962. A balatoni fogassüllő táplálékhiányának oka és a táplálékpótlás tervének indoklása. – *Állattani Közl.* 49: 131-140.
- VAATE, BIJ DE, A., JAZDZEWSKI, K., KETELAARS, H. A. M., GOLLASCH, S. & VAN DER VELDE, G., 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. – *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59: 1159-1174.
- VIÑAS, M. D., RAMÍREZ, F. C. & MIANZAN, H. W., 2005. Annual population dynamics of the opossum shrimp *Neomysis americana* Smith, 1873

- (Crustacea: Mysidacea) from an estuarine sector of Argentine Sea. – Sci. Mar. 69 (4): 493-502.
- VORSTMAN, A. G., 1951. A year's investigations on the life-cycle of *Neomysis vulgaris* Thompson. Verh. int. Verein. Limnol. 11: 437-445.
- WEISH, P. & TÜRKAY, M., 1975. *Limnomysis benedeni* in Österreich mit Betrachtungen zur besiedlungsgeschichte (Crustacea: Mysidacea). – Arch. Hydrobiol./Suppl. 44(4): 480-491.
- WEISSE, T. & RUDSTAM, L. G., 1989. Excretion and respiration rates of *Neomysis integer* (Mysidaceae): effects of temperature, sex and starvation. – Hydrobiologia 178: 253-258.
- WINBERG, G. G., 1971a. Symbols, units conversion factors in studies of freshwater productivity. – IBP Central Office, Cable Printing Services, London.
- WINBERG, G. G. (Ed.), 1971b. Methods for the Estimation of Production of Aquatic Animals. – Academic Press London and New York, XII, pp. 175.
- WINKLER, L. W., 1888. Die Bestimmung des im Wasser gelösten Sauerstoffes. – Chem. Ber., 21: 2843-2854.
- WITTMANN, K. J., 1992. Morphogeographic variations in the genus *Mesopodopsis* Czerniavsky with description of tree new species (Crustacea, Mysidacea). – Hydrobiologia 241: 71-89.Durdrecht.
- WITTMANN, K. J., 1995. Zur Einwanderung potamophiler Malacostraca in die obere Donau: *Limnomysis benedeni* (Mysidacea), *Corophium curvispinum* (Amhipoda) und *Atyaephyra desmaresti* (Decapoda). – Lauterbornia H. 20: 77-85.
- WITTMANN, K. J. & ARIANI, A. P., 2000. *Limnomysis benedeni*: Mysidacé Ponto-Caspien nouveau pour les eaux douces de France (Crustacea, Mysidacea). – Vie et Milieu 50(2): 117-122.
- WOYNÁROVICH, E., 1952. Pontusi tanurák (*Limnomysis benedeni*) (A tudomány új eredményei). – Természet és technika 111(5): 306-307.
- WOYNÁROVICH, E., 1955. Vorkommen der *Limnomysis benedeni* Czern. in ungarischen Donauabschnitt. - Acta Zool. Acad. Sci. Hung.: 1: 177-185.
- WOYNÁROVICH, E., 1958. Megelégedhetünk-e vizeink haltáplálék-szervezeteivel? – Halászat 5(8): 155.

- ZÁNKAI, P. N., 1966. On pH conditions of the alimentary canals of some Crustaceans. – Annal. Biol. Tihany 33: 217-231.
- ZÁNKAI, P. N., 1978. The duration of development of *Eudiaptomus gracilis* (G. O. Sars) (Copepoda) in Lake Balaton. – Acta Biol. Debrecina 15: 183-198.
- ZHURAVEL, P. A., 1959. Nekotorie dannie o biologii ekologii mizid, vselenni v Opitnom poriadke vodohranilish I drugie vodoemi ukraini dlia Obogashcheniya kormovoi bazi rib. [On the biology and ecology of mysids experimentally introduced into water reservoirs and other bodies of water of the Ukraine in order to enrich the food provision of fishes]. – Zoologicheskij Zhurnal, 38(7): 987-990.

11. SZALONTAI KRISZTINA TUDOMÁNYOS TEVEKENYSÉGEINEK JEGYZÉKE

11.1. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT REFERÁLT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

Szalontai K., G.-Tóth L., Szabó T., B. Muskó I. (2000): A balatoni *Limnomysis benedeni* Czern. (Crustacea: Mysidacea) testhossz-testtömeg összefüggése és oxigénfogyasztása. – Hidrol. Közl. 80/5-6: 348-349.

Szalontai K., G.-Tóth L., B. Muskó I. (2002): A pontusi tanúrák (*Limnomysis benedeni*) mennyisége és anyagforgalma a Balaton északi partjai mentén. – Hidrol. Közl. 82: 153-156.

Szalontai, K., G.-Tóth, L., B. Muskó, I. (2003): Oxygen consumption of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky, 1882 (Crustacea: Mysidacea), a Pontocaspian species in Lake Balaton, Hungary – Hydrobiologia 506-509: 407-411.

11.2. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT NEM REFERÁLT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

Szalontai K., G.-Tóth L. és B. Muskó I. (2000): A balatoni *Limnomysis benedeni* Czern. (Crustacea: Mysidacea) oxigénfogyasztása különböző kémhatáson és hőmérsékleten. – Acta Biol. Debr. Oecol. Hung. Fasc. 11/1, 2000, p. 148.

11.3. EGYÉB MEGJELENT VAGY KÖZLÉSRE ELFOGADOTT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE

G.-Tóth L., Szabó M., **Szalontai K.,** Kirjasniemi J., Kirjasniemi M., D. J. Webb (1997): "Környezetszennyező anyagok hatásának vizsgálata a balatoni halak embrionális fejlődésére és korai lárva stádiumaira (Permethrin és pH)" című témában a Permethrin szúnyogirtószer hatásának vizsgálata hazai halfajok embriogenezisére. – Jelentés a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, a Földművelődésügyi Minisztérium Műszaki Fejlesztési és Oktatási Főosztálya, valamint a Központi Környezetvédelmi Alap (KKA) számára - (BLKI, Tihany)

Szabó M., G.-Tóth L., **Szalontai K.,** Tölg L. (1998): A Reslin Super ULV szúnyogirtószer hatása halak embriogenezisére és korai lárva stádiumaira. – Hidrol. Közl. 79/6: 353-355.

Szabó M., **Szalontai K.,** Tölg L., Webb D.J. (1998): Környezetszennyező anyagok hatásának vizsgálata a halak embrionális fejlődésére és korai lárva stádiumaira (pH és permethrin). – Salánki J. és Padisák J. (eds): A

Balaton kutatásának 1997-es eredményei. MTA és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém.: 149-153.

G.-Tóth L., B. Muskó I., **Szalontai K.**, Langó Zs. (1999): Az eutrofizáció hatása a planktonikus és a bentikus gerinctelen állatvilág táplálkozására, produkciójára és anyagforgalmára a Balatonban. – A Balaton kutatásának 1998-as évi eredményei, MTA- MeH, Veszprém, p. 76-80.

G.-Tóth L., B. Muskó I., **Szalontai K.** (2000): A rákközösségek szerepe a fitoplankton eliminációjában és a halak táplálék ellátásában a Balatonban. – A Balaton kutatásának 1999. évi eredményei, MTA - MeH, Budapest, p. 45-53.

Parpala, L., G.-Tóth, L., Zieveci, V., **Szalontai, K.**, Németh, P. (2003): The summer zooplankton structure and productivity in Lake Balaton. – Hydrobiologia 506-509: 347-351.

Kovács W. A., **Szalontai K.**, Üveges V., Présing M., Vörös L. (2006): A Cladophora fonalas zöldalga fotoszintézisének hőmérséklet-és fényfüggése a Balatonban II. (Módszertani megközelítés). – Hidrol. Közl. 86/6: 69-72.

11.4. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN ELHANGZOTT ELŐADÁSOK JEGYZÉKE

Szalontai K., G.-Tóth L., Szabó T., B. Muskó I. (1999) : A balatoni *Limnomysis benedeni* Czern. (Crustacea: Mysidacea) testhossz-testtömeg összefüggése és oxigénfogyasztása. –XLVII. Hidrobiológus napok:"Vízi ökoszisztémák (taxonómia, biodiverzitás, biomonitorozás, élőhelyek fragmentációja, inváziós fajok biológiája)". 1999. október 6-8., Tihany

11.5. EGYÉB ELŐADÁSOK JEGYZÉKE

G.-Tóth, L., Szabó, M., **Szalontai, K.** (1999): The effect of the pyrethroids S-Deltamethrine and Permethrine on the embryogenesis and the terminal electrontransport system (ETS)-activity of nine species of freshwater fish, 10th International Symposium on Biomonitoring, September 28-October 1, 1999, Karlsruhe

11.6. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN KÉSZÜLT POSZTER-ELŐADÁSOK JEGYZÉKE

Szalontai K., G.-Tóth L. és B. Muskó I. (2000): A balatoni *Limnomysis benedeni* Czern. (Crustacea: Mysidacea) oxigénfogyasztása különböző kémhatáson és hőmérsékleten. – V. Magyar Ökológus Kongresszus, 2000. október 25-27., Debrecen

Szalontai K., G.-Tóth L., B. Muskó I.(2001): A pontusi tanúrák (*Limnomysis benedeni*) mennyisége ésanyagforgalma a Balaton északi partjai mentén. – XLIII. Hidrobiológus Napok: "Vizeink ökológiai állapota: természetvédelem, vízhasznosítás". 2001. október 3-5., Tihany

Szalontai, K., G.-Tóth, L., Muskó, I. B. (2001): Matter-energy flux of *Limnomysis benedeni* Czern. Crustacea: Mysidacea) in a mesotrophic area of Lake Balaton, Hungary. – Fifth International Crustacean Congress, 9-13 July 2001, Melbourne

Szalontai, K., G-Tóth, L., B. Muskó, I. (2002): Oxygen consumption of *Limnomysis benedeni* Czerniavsky,1882 (Crustacea: Mysidacea), a Ponto-Caspian species in Lake Balaton, Hungary – International Conference on Limnology of Shallow Lakes 2002, Balatonfüred hónap nap

11.7. EGYÉB POSZTER-ELŐADÁSOK JEGYZÉKE

Parpala, L., G.-Tóth, L., Zievici, V., **Szalontai, K.,** Németh, P. (2002): The summer zooplankton structure and productivity in Lake Balaton. – International Conference on Limnology of Shallow Lakes 2002, Balatonfüred

Kovács W. A., **Szalontai K.,** Üveges V., Présing M., Vörös L. (2005): A *Cladophora* fonalas zöldalga fotoszintézisének hőmérséklet-és fényfüggése a Balatonban II. (Módszertani megközelítés). – XLVII. Hidrobiológus Napok: "Vizeink élővilágát érintő környezeti változások".2005. október 5-7.

12. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Elsősorban gyermekeimnek köszönöm a türelmüket, valamint páromnak, dr. Kovács Attilának a türelmét és szakmai segítségét egyaránt.

Köszönet illeti témavezetőimet, dr. G.-Tóth Lászlót (MTA BLKI) szakmai támogatásáért, tanácsaiért, és dr. Dévai Györgyöt (DE TTK Hidrobiológiai Tanszék), hogy a távolság ellenére is lelkiismeretesen ellátott értékes tanácsaival, észrevételeivel. Hálásan köszönöm dr. B. Muskó Ilonának, hogy mindig segítőkészen támogatta előrehaladásomat. Dr. Farkas Annát a statisztika rejtelseibe való bevezetésemért illeti hálás köszönet. Köszönetemet fejezem ki dr. Balogh Csillának az átadott fényképekért és a hínáros mintavétel adataiért. Köszönetet mondok dr. Présing Mátyásnak értékes tanácsaiért és a szénttartalom meghatározásáért valamint Horváth Teréziának a technikai segítségéért. Köszönet illeti még dr. Tóth Viktort sokrétű szakmai tanácsaiért és technikai segítségéért.

Ezúton is köszönöm szépen Kiss Rózsának az irodalmazásban nyújtott segítségét, amivel sok értékes időt és fáradságot takaríthattam meg.

Hálás köszönet illeti innsbrucki kollégáimat, dr. Martin Ortnert, dr. Nikolaus Medgyessyt és Manfred Krotthammert, akik időt nem kímélve tanítottak a respirométer használatára.

Végül de nem utolsó sorban köszönettel tartozom a MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet korábbi igazgatójának, dr. Herodek Sándornak, amiért lehetővé tette kutatási munkám és tanulmányaim megvalósulását.

**A pontusi tanúrák (*Limnomysis benedeni* /Czerniavsky, 1882/) állományfelmérése,
populáció-dinamikája és produkciója a Balatonban**

Értekezés a doktori (PhD) fokozat megszerzése érdekében a
Környezettudományok/Hidrobiológia tudományágban

Írta: Szalontai Krisztina okleveles kémia-környezettan szakos tanár

Készült a Debreceni Egyetem Környezettudományi Doktori Iskolája (Hidrobiológia
programja) keretében

Témavezetők: Dr. Dévai György és Dr. G.-Tóth László

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:	Dr.....	
tagok:	Dr.....	
	Dr.....	

A doktori szigorlat időpontja: 2005. május 22.

Az értekezés bírálói:

Dr.....	
Dr.....	
Dr.....	

A bírálóbizottság:

elnök:	Dr.....	
tagok:	Dr.....	
	Dr.....	
	Dr.....	
	Dr.....	

Az értekezés védésének időpontja: 2009. november 02.