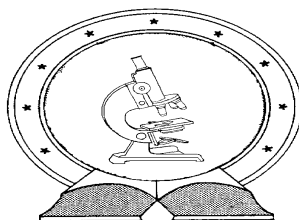


DE TTK



1949

**A növényzet szerepe az árvaszúnyogok (Diptera:
Chironomidae) tér- és időbeli előfordulásában**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Tóth Mónika

Témavezetők:

Dr. Dévai György

Dr. Móra Arnold

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2012

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

Debrecen, 2012. augusztus 17.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Tóth Mónika doktorjelölt 2006–2009 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2012. augusztus 17.

a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Tóth Mónika doktorjelölt 2006–2009 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2012. augusztus 17.

a témavezető aláírása

A növényzet szerepe az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli előfordulásában

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

Írta: Tóth Mónika okleveles biológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája
(Hidrobiológia programja) keretében

Témavezetők:
Dr. Dévai György
Dr. Móra Arnold

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:	Dr. Szabó József	
tagok:	Dr. Csabai Zoltán	
	Dr. Grigorszky István	

A doktori szigorlat időpontja: 2012. május 3.

Az értekezés bírálói:

Dr.		
Dr.		
Dr.		

A bírálóbizottság:

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

Az értekezés védésének időpontja: 2012.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
2. Célkitűzések	3
3. Irodalmi áttekintés	5
3.1. Az árvaszúnyogok és életciklusuk	5
3.2. A növényzet között élő makrogerinctelenek előfordulását befolyásoló tényezők	7
3.3. Növényállományok árvaszúnyog-együtteseinek vizsgálata	9
4. Anyag és módszer	12
4.1. A mintavételi területek jellemzése	12
4.1.1. <i>Boroszló-kerti-Holt-Tisza (Gulács)</i>	12
4.1.2. <i>Nagy-morotva (Rakamaz és Tiszanagyfalu)</i>	13
4.1.3. <i>Három-ágú (Poroszló)</i>	14
4.1.4. <i>Hordódi-Holt-Tisza (Poroszló)</i>	16
4.2. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon	17
4.2.1. <i>A mintavételek módja, a minták feldolgozása</i>	17
4.2.2. <i>Az adatok értékelése</i>	20
4.3. Az árvaszúnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban	22
4.3.1. <i>A mintavételek módja, a minták feldolgozása</i>	22
4.3.2. <i>Az adatok értékelése</i>	23
4.4. A növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek jellemzése	27
5. Eredmények	28
5.1. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon	28
5.1.1. <i>A vizsgált holtmedrek árvaszúnyog-együttesei</i>	28

5.1.2. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogtaxonok előfordulásában	32
5.1.3. A különböző növényfajok szerepe a táplálkozási csoportok előfordulásában	41
5.2. Az árvaszúnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban	46
5.2.1. A vizsgált holtmedrek összehasonlítása	46
5.2.2. A vizsgált holtmedrek árvaszúnyog-együttesei	49
5.2.3. A növényállományok szerkezete és az árvaszúnyog-együttesek előfordulása közötti összefüggés	53
5.2.4. A növényállományok szerkezetének szerepe a taxonok és a táplálkozási csoportok szintjén	58
5.3. A növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek jellemzése	62
6. Értékelés	71
6.1. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon	71
6.1.1. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogok térbeli előfordulásában	71
6.1.2. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogok időbeli előfordulásában	74
6.2. Az árvaszúnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban	76
6.2.1. A növényállományok szerkezete és az árvaszúnyog-együttesek előfordulása közötti összefüggés	76
6.2.2. A növényállományok szerkezetének szerepe a taxonok és a táplálkozási csoportok szintjén	78
6.3. A növényzet és más tényezők szerepe az árvaszúnyog-együttesek előfordulásában	82
6.4. Az új tudományos eredmények összefoglalása	84

6.4.1. Az árvaszűnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő külső megjelenésű növényfajokon	84
6.4.2. Az árvaszűnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban	84
6.4.3. A növényzet között élő árvaszűnyog-együttesek jellemzése	85
7. Összefoglalás	86
8. Summary	88
9. Köszönetnyilvánítás	90
10. Irodalomjegyzék	91
10.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke	91
10.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke	103
10.2.1. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impaktos publikációk jegyzéke	103
10.2.2. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke	103
10.2.3. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott nem referált publikációk jegyzéke	104
10.2.4. Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke	104
10.2.5. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke	105
10.2.6. Egyéb előadások jegyzéke	106
10.2.7. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke	108
10.2.8. Egyéb poszterelőadások jegyzéke	110
10.2.9. Az értekezés témakörében készített szakmaspecifikus alkotások jegyzéke	111

1. Bevezetés

Az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) a vízi életközösségek fontos részét képezik, egyrészt hatalmas egyedszámuk, másrészt a táplálékláncban betöltött meghatározó szerepük miatt. A fejlődési alakok közül a lárvák elsősorban, mint haltáplálék jelentősek, a bábbőrök és az imágók pedig a madarak számára jelenthetnek táplálékbázist (Armitage *et al.* 1995; Ferrington 2008).

Ismert, hogy az azonos fajhoz tartozó árvaszúnyogok egyedei általában közel azonos időpontban, szinkronban bújnak és hatalmas rajokat képezve repülnek (Armitage *et al.* 1995). A vízből nagy tömegben kirepülő árvaszúnyogok nemcsak felhasználják a vízben és az üledékben lévő szerves anyagokat, hanem kirepüléskor a vízből jórészt el is távolítják azokat. Ezáltal nagy jelentőségük van a vizek anyagforgalmában (pl. Dévai 1988, 1993).

Ugyanakkor egy-egy tömeges kirepülés anyagforgalmi szerepe mellett negatív hatással is bírhat (pl. Armitage *et al.* 1995; Ferrington 2008). Egyrészt a pozitív fototaxissal rendelkező, ezáltal fényre repülő imágók (kifejlett egyedek) zavarást jelenthetnek az ember által lakott területeken, illetve az üdülőövezetekben (pl. Armitage *et al.* 1995). A hatalmas tömegben repülő rovarok egyrészt az emberek szájába, szemébe repülve okoznak kellemetlenséget, másrészt az épületek (műemlékek, lakóépületek) falán és a járműveken megtelepedve esztétikai zavarást okoznak (Ali 1991). Ez a zavarás olyan mértékű lehet, különösen az erősen beépített és sűrűn lakott vízparti területeken, ami már jelentős gazdasági és turisztikai problémákat is felvet (pl. Ali *et al.* 1992; Hirabayashi és Okino 1998). Másrészt bizonyos taxonok lárváiban (pl. *Chironomus* génusz) megtalálható, az állatok légzését segítő hemoglobin, ami az imágókba is továbbadódva, allergiás reakciókat (pl. asztma, rhinitis, pörpir) válthat ki az arra érzékenyeknél, amennyiben a bőrrel érintkeznek, vagy óvatlanul belélegzik őket (pl. Ali 1991; Armitage *et al.* 1995). Továbbá egyes fajok gazdaszervezetei, illetve szállítói lehetnek bizonyos patogén baktériumoknak (pl. Armitage *et al.* 1995; Broza és Halpern 2001; Broza *et al.* 2005; Ferrington 2008).

Mindezek alapján belátható, hogy az árvaszúnyogok vizsgálata mind anyagforgalmi, mind gazdasági, vagy akár közegészségügyi szempontokat figyelembe véve is fontos lehet. Ugyanakkor az ilyen szempontú vizsgálatok kivitelezéséhez és a kapott eredmények megfelelő értékeléséhez elengedhetetlen az állatok biológiájának, ökológiájának pontosabb megismerése.

Jelentőségük ellenére a hazai árvaszúnyog-fauna, illetve az egyes fajok hazai elterjedése kevésbé ismert (Móra és Dévai 2004). Ez részben taxonómiai problémákra vezethető vissza (pl. Dévai *et al.* 1983a, 1984; Dévai és Preczner 1985; Pinder 1986). Az árvaszúnyogok fejlődési alakjai közül ugyan valamennyi (a lárva, a visszamaradt bábbőr és az imágó egyaránt) alkalmas a faji szintű elkülönítésre (pl. Wiederholm 1983, 1989; Langton 1991), a morfológiai bélyegek alkalmazhatóságával kapcsolatban számos probléma merül fel, különösen a lárvák esetében (Dévai *et al.* 1983a, 1984; Dévai és Preczner 1985; Armitage *et al.* 1995). Így például számos, hazai vizeinkben rendkívül gyakori árvaszúnyogtaxon (pl. *Chironomus*, *Glyptotendipes* genusz) revízióját csak modern taxonómiai módszerekkel sikerült elvégezni (Keyl és Keyl 1959; Dévai *et al.* 1984; Michailova 1995). Egy lehetséges és széles körben alkalmazott módszert jelent az állatok nyálmirigyében található óriás-kromoszómák (politén kromoszóma) sávmintázatának tanulmányozása (Dévai *et al.* 1984). Ezekkel az úgynevezett kariológiai vizsgálatokkal hazánkban Dévai és munkatársai figyelemreméltó eredményeket értek el, amit a Magyarországról tudományra új fajként leírt *Chironomus balatonicus* példája is jól bizonyít (Dévai *et al.* 1983b). A faj kariológiai és enzimológiai leírását követően lehetőség nyílt az alkalmazható morfológiai bélyegek felismerésére és használatára is (Dévai *et al.* 1983b; Vallenduuk és Moller Pillot 2002).

2. Célkitűzések

Annak ellenére, hogy az árvaszúnyogok a metafitikus élőlényközösségeknek is jelentős alkotóelemei (Pinder 1986, Armitage *et al.* 1995) a hazai kutatások eddig döntően a nyíltvízi üledékre irányultak. Dolgozatom célja épp ezért a kevésbé ismert, növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek tér- és időbeli előfordulásának tanulmányozása. Külön hangsúlyt helyezve a különböző növényállományok nyújtotta, eltérő szerkezetű habitatok jellemzésére. Reményeim szerint eredményeim hozzájárulhatnak az árvaszúnyogok ökológiájának, illetve élőhelyi igényeinek pontosabb megismeréséhez. Ezáltal lehetőségünk nyílik a vízi ökoszisztémák szerkezetének és működésének jobb megértésére és a csoport szélesebb körben is elérhetővé válhat az ökológiai minősítésben.

Dolgozatomban külön tanulmányozom a vegetáció hatását az árvaszúnyogok mennyiségi előfordulására a növényfajok és a növényállományok szintjén. Ezek alapján céljaim három fő részre oszthatóak.

1. Vizsgálom az árvaszúnyog-együttesek tér- és időbeli előfordulásának különbségeit eltérő külső megjelenésű növényfajokon (nagyértékben tiszta növényállományokban), amelynek során arra keresem a választ, hogy:

- a növényzet közt élő árvaszúnyogok térbeli előfordulását milyen mértékben befolyásolhatják az eltérő megjelenésű növényfajok;
- az egyes növényfajok állományainak kifejlődésével összefüggésben változhat-e az árvaszúnyogok szezonális előfordulása;
- a várt tér- és időbeli különbségek megjelennek-e a táplálkozási csoportok szintjén is.

2. Tanulmányozom a vegetáció szerkezeti különbségeinek lehetséges hatásait az árvaszúnyog-együttesek előfordulására, a növényállományok nagyfokú változatossága mellett, amelynek során arra keresem a választ, hogy:

- a hasonló szerkezetű és taxonómiai összetételű növényállományokat hasonló árvaszűnyog-együttesek népesítik-e be;
- az együttesek diverzitása összefügghet-e a növényzet diverzitásának növekedésével;
- melyek azok a növényzeti változók, amelyek befolyásolhatják a köztük előforduló domináns árvaszűnyogtaxonok és táplálkozási csoportok mennyiségi viszonyainak alakulását.

3. Saját megfigyeléseim és irodalmi adatok alapján jellemzem a növényzet között előforduló árvaszűnyog-együttesek taxonómiai és táplálkozási csoportokon alapuló szerkezeti jellemzőit és változatosságát.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Az árvaszúnyogok és életciklusuk

Az árvaszúnyogok (Chironomidae) a kétszárnyúak (Diptera) rendjébe, azon belül a fonalascsapú kétszárnyúak (Nematocera) alrendjébe tartozó rendkívül elterjedt és fajgazdag rovarcsalád. Képviselőik minden zoogeográfiai régióban, valamennyi klimatikus zónában megtalálhatóak (Armitage *et al.* 1995; Ferrington 2008). Világszerte összesen 11 alcsaládból mintegy 15000 árvaszúnyogfajt ismerünk (Cranston 1995), amelyek közül hazánkból eddig 6 alcsalád (Podonominae, Tanypodinae, Diamesinae, Prodiamesinae, Orthoclaadiinae és Chironominae) több mint 300 fajának előfordulását jelezték (Móra 2009a).

Az árvaszúnyogfajok nagy többségére az ivaros szaporodás jellemző, de előfordul szűznemzés (parthenogenesis) is (Armitage *et al.* 1995). Teljes átalakulással fejlődnek, azaz egyedfejlődésük során tojás - lárva - báb - imágó alakokon mennek keresztül. Életciklusuk hossza fajtól, élőhelytől és a környezeti tényezőktől függően néhány naptól néhány évig változhat. Az imágók (kifejlett egyedek) élettartama rövid, szinte csak a szaporodásra korlátozódik. A nőtények tojásaikat közvetlenül a vízfelszínre vagy valamilyen szilárd felszínhez rögzítve rakják le, egyesével vagy csomókban, gyakran több száz tojást tartalmazó nyálkás burokokban (Pinder 1986; Armitage *et al.* 1995).

A kikelő lárva négy stádiumon (I-IV.) keresztül fejlődik, melyek hossza fajonként változó. A lárvafejlődés hosszát számos tényező befolyásolhatja, úgymint a tojásoknál is meghatározó hőmérséklet, vagy a rendelkezésre álló táplálék mennyisége és minősége. Az árvaszúnyoglárva minden víztípusban megtalálhatóak, a folyó- és állóvizektől kezdve a kövek, növények felszínén megmaradó néhány mm-es vízhártyáig, de ismerünk szárazföldi fajokat is. Életmódjukat tekintve leginkább üledéklakóként ismertek, de nagy számban találhatunk lárvákat a növényzet között, valamint a növények szárában és levelében (aknázók), és ismerünk más élőlényeken élő ektoparazita fajokat is (Pinder 1986; Armitage *et al.* 1995; Ferrington 2008).

Táplálkozásuk rendkívül változatos és a legtöbb faj maga is többféle táplálkozást folytathat, azaz térben és időben akár más táplálkozási csoportokba is tartozhat. Táplálkozási szokásaikat jelentősen befolyásolhatja a lárva testmérete, fejlődése, változhat évszakosan, illetve hozzáférhető táplálék minőségével, mennyiségével, és az üledék összetételével összefüggésben (Armitage *et al.* 1995). Általánosságban Moog (2002) tíz táplálkozási típust különít el a szájszervek formája, a béltartalom és az állatok táplálkozási szokásai alapján. A leggyakoribb táplálkozási módokat az aprítók („shredders”; amelyek lehullott levelekkel, növényi szövetekkel táplálkoznak), a legelők („grazers”; amelyek élőbevonatot, algagyepéket fogyasztanak), a törmelékevők („detritus feeders”; amelyek elhalt élőlények felaprózódott és leülepedett maradványait fogyasztják), a ragadozók („predators”; amelyek más állatokat zsákmányolnak) és a szűrő táplálkozásúak képviselik. Ez utóbbiaknak két típusát különítjük el, attól függően, hogy a vízáramból passzívan (pl. hálóval) vagy aktívan nyerik ki a szuszpendált táplálékreszecsskéket, előbbieket passzívan szűrőknek („passive filter-feeders”), utóbbiakat aktívan szűrőknek („active filter-feeders”) nevezzük. Kevésbé gyakori táplálkozási módot képviselnek a faanyagevők („xylophagous”; amelyek élő vagy holt faanyaggal, pl. vízbe hullott faágakkal táplálkoznak), a paraziták („parasites”; amelyek gazdaszervezeteken élősködnek), az aknázók („miners”; amelyek növényi részekbe, elsősorban a levelekbe és a szárukba, járatokat fúrnak) és az egyéb táplálkozásúak („other feeding types”; amelyek a fenti kategóriák egyikébe sem sorolhatók be).

A IV. stádiumot követően a lárva bebábozódik. Az báb aktív helyváltoztató mozgásra képes. Fejlődése végéhez közeledve a felszínre úszik, majd a tor Y-alakú repedésén keresztül kibújik az imágó, mely szinte azonnal röpképes. A hátrahagyott bábőr (exuvium) még pár napig a víz felszínén lebeg, majd lebomlik (Langton 1991). A kifejlett egyedek általában nektárt vagy pollent szívogatnak, bizonyos esetekben nem táplálkoznak. Az egyes fajok egyedei szinkronban, nagyjából egyszerre bújnak és nagy, jellegzetes rajokat képezve repülnek (Armitage *et al.* 1995).

3.2. A növényzet között élő makrogerinctelenek előfordulását befolyásoló tényezők

A makrovegetáció a vízi életközösségek számára rendkívül fontos és összetett életteret jelent, jelentősen befolyásolva az ott élő együttesek összetételét, mennyiségét és diverzitását (pl. Cheruvilil *et al.* 2002; Balci és Kennedy 2003; Bogut *et al.* 2007; Papas 2007; Cremona *et al.* 2008; Bogut *et al.* 2010). A növényzet egyrészt élőhelyet és búvóhelyet biztosít az ott élő állatoknak a ragadozókkal és a zavarással szemben, másrészt felületet nyújt az epifitikus alga együttesek megtelepedésére, amelyek fontos táplálékforrást jelentenek a vízi szervezetek számára (Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Papas 2007; Bogut *et al.* 2010). Csak az előbbieken felsorolt dolgozatokat figyelembe véve is kitűnik, hogy a makrovegetáció számos módon befolyásolhatja a rajta, illetve részben az alatta lévő üledékben élő állatközösségek mennyiségét és taxonómiai összetételét (Papas 2007).

Növényfajok szintjén jelentős különbségek mutakozhatnak például az egyes fajok külső megjelenésében. A morfológiai különbségek alapján általánosságban gyakran alkalmazzák az összetett (osztott, szeldelt levelekkel, ágas-bogas szárral; pl. *Ceratophyllum demersum*), átmeneti (osztatlan levelekkel, hosszú szárral; pl. *Potamogeton* spp.) és egyszerű (csupasz szárral, vagy nagy, osztatlan levelekkel; pl. emerz mocsári vegetáció) felépítésű növénytípusok szerinti elkülönítést (pl. Cattaneo *et al.* 1998; Cremona *et al.* 2008). Az eltérő felépítés és növényborítás együttesen jelentős mértékben meghatározzák a növényzet teremttete környezeti viszonyokat. Az egyszerű felépítésű növények között kedvezőbbek a fényviszonyok, intenzívebb a tápanyagok kicserélődése, amivel összefüggésben jelentősebb lehet az epifiton fejlődése, mint az összetett felépítésű növények között (pl. Cheruvilil *et al.* 2002; Cremona *et al.* 2008). Ugyanakkor az összetett felépítés nagyobb felületet biztosít és több védelmet jelent a ragadozókkal szemben (pl. Marklund *et al.* 2001; Papas 2007). Mindezek alapján tehát a növények tagoltságának (pl. Kreckner 1939; Andrikovics 1973a; Cheruvilil *et al.* 2002; Strayer *et al.* 2003; Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008; Hansen *et al.* 2010a) és ezáltal a kolonizálható növényi felület méretének (pl. Dvořák és Best

1982; Tarkowska-Kukuryk 2010) jelentős hatása lehet a növényzet között élő makrogerinctelen közösségek előfordulására.

Továbbra is a növényfajok szintjén, meghatározó lehet a növények kémiai természete is, ami részben az egyes fajok által kiválasztott másodlagos anyagcseretermékek jelenlétével, illetve azok tulajdonságaival jellemezhető. Ismerünk olyan növényeket (pl. *Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum*, *Chara* spp.), amelyek a felületükön egyébként kialakuló epifiton képződését gátló anyagokat választanak ki (Ervin és Wetzel 2003). Közvetve ezek az anyagcseretermékek hatással lehetnek a makrogerinctelen közösségek előfordulására és összetételére is, mivel számukra az epifiton igen jelentős táplálékforrást jelent (pl. Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Papas 2007; Tessier *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a).

A növényállományok szintjén szintén meghatározó különbségek figyelhetők meg például az állomány összetételében (dőntően emerz, úszó levelű, vagy alámerült fajok jelenléte; pl. Cattaneo *et al.* 1998; Cremona *et al.* 2008; Papas 2007), diverzitásában (monospecifikus vagy heterogén összetétel; pl. Friday 1987; Cheruvilil *et al.* 2002; Bogut *et al.* 2007), vagy szerkezeti felépítésében (pl. denzitás, borítás, növényzeti folt mérete, vízmélység; pl. Andrikovics 1973a; Čerba *et al.* 2010; Tóth *et al.* 2012). Számos példa ismert arra vonatkozóan, hogy az összetett szerkezetű, alámerült (pl. a *Ceratophyllum demersum* vagy a *Myriophyllum spicatum* dominanciájú) növényállományok több táplálékot és nagyobb védelmet jelentenek az ott élő gerinctelen szervezetek számára. Így ezen állományokban a makrogerinctelen közösségek egyedsűrűsége, biomasszája és diverzitása egyaránt jelentősebb, mint az egyszerű szerkezetű, emerz vagy kiterülő levelű állományokban (pl. Ali *et al.* 2007; Papas 2007; Cremona *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a). Ugyanakkor más szempontból az összetett szerkezet hátrányt is jelenthet. A nagyobb borítású, sűrű állományok bizonyos esetekben, olyan mértékben módosíthatják az alattuk lévő vízoszlop, illetve az üledék tulajdonságait, ami már kedvezőtlené teheti a feltételeket (pl. kisebb oxigén koncentráció, csökkent fényviszonyok által) az ott élő állatok számára (pl. Kornijów *et al.* 1990; Cattaneo *et al.* 1998; Cheruvilil *et al.* 2002). Így a növényállományok belsejében, illetve

a sűrű állományokban tapasztalható valóban kisebb predációs nyomás ellenére a makrogerinctelenek mennyisége gyakran mégis a növényzeti folt szélén, illetve a felszínéhez közel a nagyobb (pl. Marklund *et al.* 2001; Cheruvilil *et al.* 2002). Hasonló összefüggések ismerhetők fel a növényállományok egyéb szerkezeti tulajdonságai, például a vegetáció mintázatának szezonális változásai (pl. Scheffer *et al.* 1984; Bogut *et al.* 2010) vagy a növényzet biomasszája (pl. van den Berg *et al.* 1997; Tarkowska-Kukuryk 2010) és a növényzet között élő makrogerinctelen közösségek mennyiségi viszonyainak alakulásában is.

Ugyanakkor fontos figyelembe vennünk, hogy a vegetáció tulajdonságai mellett az epifitikus együttesek, mint táplálékforrás, mennyisége és minősége (pl. Cyr és Downing 1988; Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Bogut *et al.* 2010; Hansen *et al.* 2010a), valamint a növényzettel borított élőhelyek fizikai-kémiai tulajdonságai, például a vízmélység (pl. Bogut *et al.* 2010; Čerba *et al.* 2010), a pH (pl. Friday 1987) és a trofitás (pl. Pieczyńska *et al.* 1999; Bogut *et al.* 2007), szintén meghatározóak lehetnek a vízi gerinctelen szervezetek előfordulásában.

3.3. Növényállományok árvaszúnyog-együtteseinek vizsgálata

Mindamellet, hogy a növényzet között élő makrogerinctelenek előfordulását meghatározó környezeti tényezők feltárásával számos munka foglalkozik, az ilyen jellegű vizsgálatok taxonómiai felbontása gyakran korlátozott. Különösen szembetűnő ez az árvaszúnyogok esetében, amelyek ugyan meghatározó tagjai a vízi makrogerinctelen közösségeknek és az egyes fajok igen eltérő mértékben kötődnek a különböző aljzattípusokhoz (Armitage *et al.* 1995), a vizsgálatok nagy részében mégis csak család, vagy alcsalád szintjén szerepelnek. Korábbi vizsgálataink alapján (Móra *et al.* 2008) ugyanakkor elmondható, hogy az árvaszúnyogok faj, vagy legalább génusz szintű azonosítása meghatározó lehet a makrogerinctelen közösségek szintjén is, a térbeli előfordulási mintázatok pontosabb leírásához. Faji szintű azonosítás hiányában a vízi ökoszisztémát jellemző finom kölcsönhatások és folyamatok sem tárhatók fel részleteiben, ugyanakkor a nem kellő

pontosságú taxonómiai azonosítás téves következtetésekhez vezethet (pl. Lenat és Resh 2001; Heiri és Lotter 2010).

Az árvaszúnyogok különböző aljzatokhoz való kötődését többek között Pinder (1986) foglalta össze, aki a vízi növényzetet a legfontosabb aljzattípusok közé sorolta. Emellett más szerzők is pozitív összefüggést találtak a vízi makrovegetáció egyes tulajdonságai, valamint az árvaszúnyogok mennyisége és diverzitása között (pl. Soszka 1975a–b; Dvořák és Best 1982; Kornijów *et al.* 1990; Kornijów és Gulati 1992b; Cattaneo *et al.* 1998; Woodcock *et al.* 2005; Tarkowska-Kukuryk 2006; Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008; Čerba *et al.* 2010).

A korábbi vizsgálatokból kitűnik, hogy az árvaszúnyogok mennyiségére és fajgazdagságára elsősorban a makrovegetáció denzitása, borítása és tagoltsága (pl. Dvořák és Best 1982; Friday 1987; van den Berg *et al.* 1997; Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008; Čerba *et al.* 2010; Tarkowska-Kukuryk 2010) lehet meghatározó akár szezonálisan, akár hosszabb időléptékben vizsgálva (pl. Brodersen *et al.* 2001). Emellett a szezonális, ami részben a növényzet, részben az egyes árvaszúnyogfajok fenológiai sajátosságain keresztül is hathat, szintén jelentősen befolyásolhatja a növények között élő árvaszúnyog-együttesek összetételét és mennyiségi viszonyait (pl. Soszka 1975b; Drake 1982; Kornijów 1989; Kornijów és Gulati 1992a–b; van den Berg *et al.* 1997; Strayer *et al.* 2003; Tarkowska-Kukuryk 2006; Čerba *et al.* 2010). Emellett ismertek arra utaló eredmények is, hogy bizonyos árvaszúnyogfajok eltérő mértékben kötődhetnek a különböző növényfajokhoz, illetve vegetáció-típusokhoz (pl. Soszka 1975a; Kornijów *et al.* 1990; Kornijów és Gulati 1992a–b; Woodcock *et al.* 2005), és különösen az aknázó életmódú (a növények leveleinek és szárának epidermisze alatt élő) lárvák előfordulását befolyásolja jelentősen az egyes növényfajok morfológiája (pl. Berg 1950; Urban 1975; Linhart 1999; Tarkowska-Kukuryk 2006). Az eddigiekben tárgyalt források rendszerint homogén (monospecifikus) vagy pontosan nem jellemzett összetételű növényállományok vizsgálatára támaszkodtak. Ugyanakkor azt, hogy a vegetáció taxonómiai összetételének állományon belüli változatossága miként befolyásolja az árvaszúnyogok előfordulását, nem ismerjük.

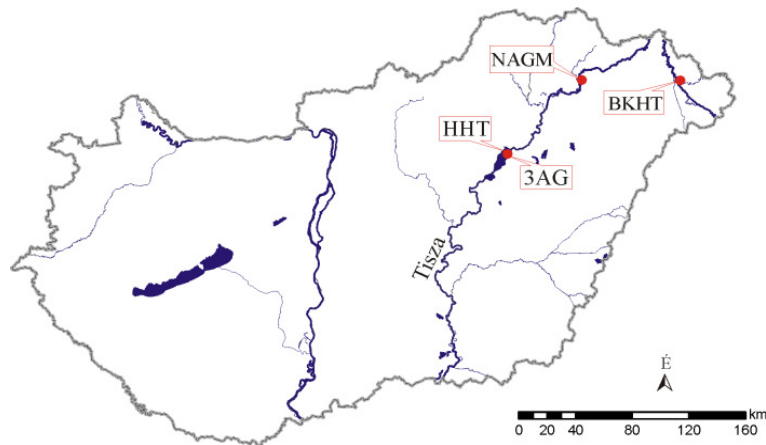
A magyarországi, árvaszúnyogokra vonatkozó kutatásoknak csak a kisebb hányada irányul a növényzet között élő fajok, illetve együttesek vizsgálatára (Móra 2009b). Ezek egy része elsősorban növényvédelmi és mezőgazdasági szempontokat vesz figyelembe. Így számos, a rizs rovarkártevőiről, azok biológiájáról és az ellenük való védekezés lehetőségeiről szóló munkával találkozhatunk (pl. Berczik 1971, 1973; Szító 1984, 1985, 1999). Ugyanakkor kimondottan a hazai vízterek természetes növényállományainak vizsgálatával foglalkozó dolgozat viszonylag kevés született. Ezek egy része, a külföldi szakirodalomban tapasztaltakhoz hasonlóan, család, illetve alcsalád szintjén említi az árvaszúnyogokat (pl. Entz 1947; Andrikovics 1973a–b; Bíró és Gulyás 1974; Móra *et al.* 2003; Tóth *et al.* 2005). A növényzet között élő árvaszúnyogfajok (esetleg génuszok) előfordulásával foglalkozó munkák nagyobb része is elsősorban faunisztikai jellegű (pl. Surányi 1942, 1943; Móra *et al.* 2004, 2006; Tóth *et al.* 2006a) és csak részben irányulnak az árvaszúnyog-együttesek mennyiségi viszonyainak összehasonlítására (pl. Szító *et al.* 1996; Tóth *et al.* 2006b, 2008a–b; Árvai *et al.* 2009, 2011; Tóth *et al.* 2011, 2012). A növényzet szerkezete és az azt benépesítő árvaszúnyog-együttesek kapcsolatának mélyebb vizsgálata azonban eddig nem történt meg.

4. Anyag és módszer

4.1. A mintavételi területek jellemzése

4.1.1. Boroszló-kerti-Holt-Tisza (Gulács)

A Gulács mellett elterülő Boroszló-kerti-Holt-Tisza (1–2. ábra; K 22°24'45", É 48°05'10") kopolya típusú holtmedernek tekinthető, amelyet az 1860-as évek elején vágtak le a Tiszáról a folyószabályozási munkálatok során. Az átvágott mederrészlet középső részén, mintegy 2 km hosszan helyezkedik el a kettős kanyart leíró Boroszló-kerti-Holt-Tisza. A holtmeder hullámtéri elhelyezkedésű, országos jelentőségű, „szentély” jellegű víztér (Dévai et al. 1995, 1999).



1. ábra. A vizsgált holtmedrek elhelyezkedése a Tisza mentén (BKHT = Boroszló-kerti-Holt-Tisza; NAGM = Nagy-morotva; HHT = Hordódi-Holt-Tisza; 3AG = Három-ágú).

A mintavételek idején jelentősebb kiterjedésű nyílt vízfelület csak a holtmeder két vége közelében volt található, amelyek egyben a víztér legmélyebb részei is. A két part mentén változatos felépítésű mocsári- és hínárnövényzet húzódott széles sávban, amelyben az uralkodó növényzeti típust a gyökerező, felszínen kiterülő levelű hínárnövényzet képviselte. Ezen belül legnagyobb borítása a sulyomnak (*Trapa natans* L.) és a fehér tündérrózsának (*Nymphaea alba* L.) volt, emellett a meder keleti végén a sárga tavirózsa (*Nuphar lutea* (L.) Sm.) kis állományai

találkoztunk. A vízfelszínen lebegő hínártársulásokban előfordult a békatutaj (*Hydrocharis morsus-ranae* L.) és egy rencefaj (*Utricularia* sp.). Mennyiségét tekintve jelentős az alámerült hínárnövényzet is, amit túlnyomórészt az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum* L.) alkotott, de kisebb mennyiségben megtalálható volt az üveglevelű békaszőlő (*Potamogeton lucens* L.) és a bodros békaszőlő (*Potamogeton crispus* L.). A holtmeder egy rövid szakaszán a mintavételek idején a kolokán (*Stratiotes aloides* L.) kis állományait találtuk. A mocsárinövényzetet vízi harmatkása (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.), keskenylevelű gyékény (*Typha angustifolia* L.), egyszerű békabuzogány (*Sparganium erectum* L.), tavi káka (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla.), valamint különböző sásfajok (*Carex* spp.) alkották (Dévai et al. 1995).



2. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tisza (Gulács). (Fotó: Miskolczi Margit)

4.1.2. Nagy-morotva (Rakamaz és Tiszanagyfalu)

A Nagy-morotva (1. és 3. ábra; K 21°28'34", É 48°06'46") természetes úton, a Tisza mederformáló tevékenysége során, lefűződéssel alakult ki. A holtmeder a Tisza bal oldali hullámterében helyezkedik el és jelenleg nincs közvetlen kapcsolatban a folyóval. Vízutánpótlása a Tiszából nagy árhullámok esetén, ill. részben mesterségesen, hullámtéri csatornán keresztül történik. Közigazgatásilag Tiszanagyfalu és Rakamaz községekhez tartozik, míg kezelését tekintve magántulajdonban van. Elsődlegesen öntözővíz tárolásra, halászatra és horgászatra használják.

Jelenleg nem áll természetvédelmi oltalom alatt, de védettsége indokolt (Pálfi 2001).



3. ábra. A Nagy-morotva (Rakamaz és Tiszanagyfalu). (Fotó: Kálmán Zoltán)

A mintavételek idején a Nagy-morotva medre erőteljesen feliszapolódott és vízi növényzettel gazdagon benőtt volt. A part menti mocsári vegetációra a vízi harmatkása (*Glyceria maxima*), a keskenylevelű gyékény (*Typha angustifolia*), a tavi káka (*Schoenoplectus lacustris*), a nád (*Phragmites australis* (Cavan.) Trin. et Steud.), az egyszerű békabuzogány (*Sparganium erectum*) és különböző sásfajok (*Carex* spp.) dominanciája volt jellemző. A holtmeder jelentős részét borító hínárnövényzetet az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*), a sulyom (*Trapa natans*), a fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba*) és a kolokán (*Stratiotes aloides*) kiterjedt állományai uralták. A növényzet jellemzően összefüggő, nagy kiterjedésű állományokat alkotott.

4.1.3. Három-ágú (*Poroszló*)

A Tisza-tó (Kiskörei-tározó) területén számos olyan víztest található, amelyek egykor önállóak voltak, mint pl. a Tiszavalki-medence délkeleti részén fekvő Három-ágú, a Hordódi-Holt-Tisza, a Nagy-morotva és a Szartos. Mind a négy víztest a Tisza-tavi Madárrezervátum része, ezáltal egész évben tartózkodási tilalommal óvott, szigorú védelem alatt álló, kiemelt természetvédelmi jelentőségű területek.

A Három-ágú (1. és 4. ábra; K 20°44'45", É 47°39'29") a Tisza szabályozás előtti, mederformáló tevékenységének eredményeként

keletkezett. A mai meder a folyókanyar keleti ágának fokozatos nyugat felé tolódása útján jött létre, ennek eredménye lehet a meder délkeleti végének ujjszerű elágazása is (amiről a víztest a nevét kapta). A Nagymorotva (Poroszló) felől egy keskeny csatornán lehet megközelíteni, amin keresztül a vízkicserélődés egy része is történik. Azonban mivel magasabb partfalak nem zárják körül, vízcseréje a tározótér felé több helyen is végbemehet (Nagy 2005).



4. ábra. A Három-ágú (Poroszló). (Fotó: Tóth Mónika)

A mintavételek idején a Három-ágú északi részét jobbra keskenylevelű gyékény (*Typha angustifolia*), vízi harmatkása (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.) és egyszerű békabuzogány (*Sparganium erectum*) dominanciájú, dús mocsárinövény-állományok szegélyezték, amelyeket kiterjedt sulyomszőnyeg (*Trapa natans*) kísért. A meder közepén azonban az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) nagy kiterjedésű foltjaival tarkított, számottevő nyílt vízfelületet is találtunk, ami egészen a meder déli, vak végződéséig tartott. A meder ujjszerű elágazásait a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum* L.) üveglevelű békaszőlővel (*Potamogeton lucens*) és érdes tócsagazzal (*Ceratophyllum demersum*) tarkított foltjai jellemezték. A Három-ágú domináns hínárállományai a nagy kiterjedésű sulymosok (*Trapa natans*) voltak, amelyekben szigetszerűen elhelyezkedve a fehér tündérrózsának (*Nymphaea alba*) olykor jelentős kiterjedésű és jó állapotban lévő foltjaival találkozhattunk.

4.1.4. Hordódi-Holt-Tisza (Poroszló)

A Hordódi-Holt-Tisza (1. és 5. ábra; K 20°44'42", É 47°39'01") a 19. század második felében végzett szabályozási munkálatok keretében jött létre (Vámosi 1996). A holtmeder megközelítése kizárólag a IX.-öblítőcsatorna és a Kerek-tó felől összeköttetést biztosító, a víz ki- és beáramlását is lehetővé tevő, csatornán keresztül lehetséges. Mivel nehezen megközelíthető, természetközeli állapotát mind a mai napig jól megőrizte. Az utóbbi években azonban feltöltődése egyre jobban felgyorsult, a meder közepén a vízmélység napjainkra a korábbi 5–8 m helyett legfeljebb a 3 m-t éri el. Ennek következtében a hínár- és a mocsári növényzet a meder egyre nagyobb részét borítja, s a korábban jelentős nyíltvízes középső sávban a hínárnövényzet nyár végére szinte teljesen összezáródik (Nagy 2005).



5. ábra. A Hordódi-Holt-Tisza (Poroszló). (Fotó: Tóth M.)

A Hordódi-Holt-Tisza, a Három-ágúhoz hasonlóan a Tisza-tavi Madárrezervátum részeként egész évben tartózkodási tilalommal óvott, szigorú védelem alatt álló terület.

A Hordódi-Holt-Tisza partközeli részeit keskenylevelű gyékény (*Typha angustifolia*), vízi harmatkása (*Glyceria maxima*) és egyszerű békabuzogány (*Sparganium erectum*) dominanciájú, dús mocsárinövény-állományok kísérték. A meder közepén a sulyom (*Trapa natans*) összefüggő foltjait találtuk, amelyeket helyenként megszakítottak a fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba*), az érdes tócsgaz (*Ceratophyllum*

demersum) és a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*) állományai. A meder déli végén az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) és a füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum*) dominanciája volt jellemző szórványosan előforduló üveglevelű békaszőlővel (*Potamogeton lucens*). A nyár vége felé a csatorna bejáratánál, a sulyom (*Trapa natans*) állományok lesüllyedésével egy időben a rucaöröm (*Salvinia natans*) kiterjedt foltjai jelentek meg.

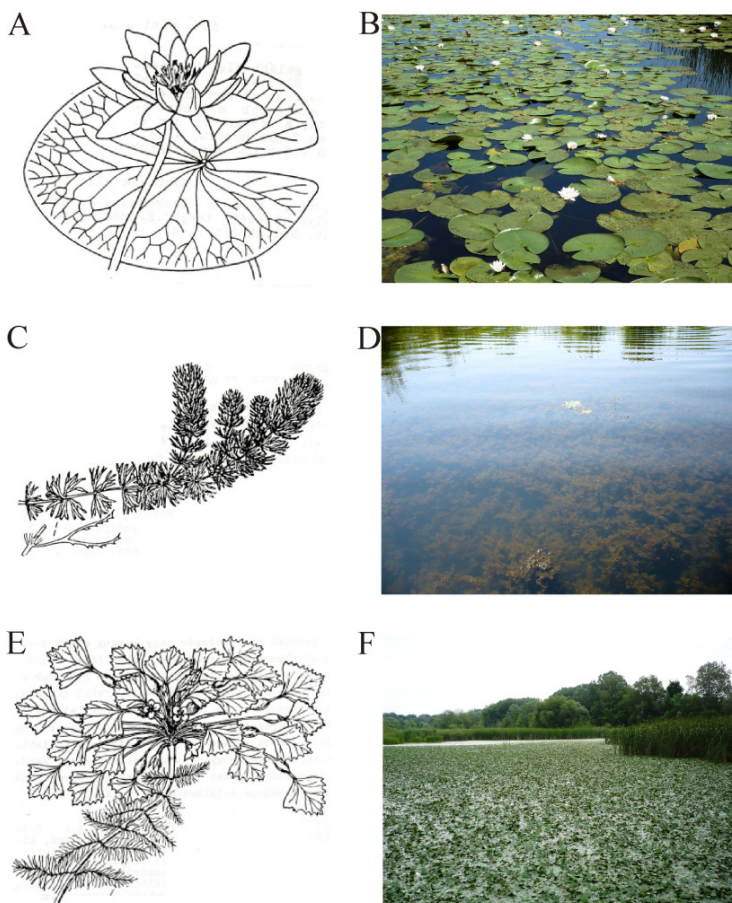
4.2. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon

4.2.1. A mintavételek módja, a minták feldolgozása

A mintavételekre 2007-ben a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában (Gulács), 2008-ban pedig a Hordódi-Holt-Tiszában (Poroszló) és a Három-ágúban (Poroszló) került sor a növényállományok kifejlődésétől (június) azok visszahúzódásáig (augusztus), havi rendszerességgel. A mennyiségi vizsgálatokhoz valamennyi mintavételi helyen közel azonos tömegű növényt ($0,016 \pm 0,009$ kg) emeltünk ki. A mintavételek során részben egy (plexiből készült) doboz alakú mintavevőt (30 x 30 x 20 cm) alkalmaztunk, annak érdekében, hogy a kiemelni kívánt növényeket jól körülzárjuk. A növények kiemelése során a mintavevő alá egy 0,25 mm lyukbőségű kézi hálót tartottunk, hogy az elfolyó vízzel együtt esetleg kisodródó egyedeket ne veszítsük el. Ugyan a mintavevő tesztelése nem történt meg, és feltehetően a gyorsan és jól úszó makrogerinctelen szervezetek (pl. Heteroptera; Odonata) gyűjtésére nem feltétlenül reprezentatív a módszer, de korábbi vizsgálataink során igazoltuk, hogy az árvaszúnyogok a zavarásra (pl. a vegetáció levágására) nem meneküléssel válaszolnak, sokkal inkább megpróbálnak elrejtőzni a növények között (Tóth *et al.* 2008b). A mintavételek során a növényeknek a vízoszlopban lévő részei kerültek kiemelésre, ügyeltünk, hogy lehetőleg ne kavarjuk fel az üledéket.

A mintázott növényállományok ugyan nem voltak minden esetben monospecifikusak, de mindig egy-egy növényfaj dominanciájával voltak jellemezhetőek. Emellett a mintavételekkor törekedtünk arra, hogy azok

az állományok belsejéből, viszonylag „tisztá” (minél kevésbé kevert) foltokból történjenek. Valamennyi növényállományból háromszori ismétléssel történtek mintavételek. Az ismételések során törekedtünk rá, hogy lehetőleg ne egymás közelében elhelyezkedő azonos állományokból történjenek a mintavételek, hanem legalább nyíltvízes folt, vagy másik állomány elválassza őket egymástól.



6. ábra. A *Nymphaea alba* (A), a *Ceratophyllum demersum* (C) és a *Trapa natans* (E) külső morfológiája Felföldy (1990) alapján, valamint a *Nymphaea*- (B), a *Ceratophyllum*- (C) és a *Trapa*-állományok (F) megjelenése a Három-ágúban (Fotó: Tóth M.).

A vizsgált három állomány jelentősen különbözött egymástól megjelenésében, a domináns növényfajok eltérő külső morfológiája

alapján (6. ábra). Az állományalkotó növényfajok (Felföldy 1990) mindhárom holtmederben:

- a hosszú, hengeres levélnyélen ülő, a víz színén úszó, viszonylag nagy felületű, ép szélű levelekkel rendelkező fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba*; 6. ábra: A–B),
- a dúsán elágazó száron örvösen álló, sallangosan szeldelt levelekkel jellemezhető, alámerült érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*; 6. ábra: C–D) és
- a víz felszínén úszó, jellegzetesen fogazott szélű, rombusz alakú levelekből álló levélrózsákkal (amit a hólyagszerűen felfúvódott, levegővel teli levélnyelek tartanak a víz felszínén), illetve gyökérszerű, szeldelt alámerült levelekkel is rendelkező sulyom (*Trapa natans*; 6. ábra: E–F).

A növények közül laboratóriumban, lehetőleg még élő állapotban (24 órán belül), szabad szemmel válogattuk ki az állatokat. A mintaválogatásnál figyelmet fordítottunk arra, hogy a döntően a növények szárában és levelében, az epidermisz alatt élő, aknázó életmódú egyedek is előkerüljenek. Ennek érdekében egyrészt figyeltük, hogy hol találhatóak sötétebb sávok a növények szárán és levelén, mivel ezek az epidermisz alatt elhelyezkedő járatokra utalhatnak, másrészt valamennyi növényt egyenként felvagtunk és alaposan átvizsgáltunk. A mintaválogatást követően a növényeket szárítószekrényben tömegállandóságig 90°C-on szárítottuk, majd lemértük a száraz tömegüket. A későbbiekben erre vonatkoztatva adtam meg az árvaszúnyogok denzitását (egyed/kg).

Az előkerült árvaszúnyoglárvékat és -bábokat 70%-os etil-alkoholban tartósítottuk a későbbi feldolgozásig, amelynek során mikroszkópi preparátumokat készítettünk a fajok megbízható elkülönítéséhez. Preparálás előtt az állatok 24 órára 10%-os KOH-oldatba kerültek, aminek következtében a zsírszövetek és izomzat nagy része kioldódott, így a későbbiekben nem zavarták a preparálást és az azonosítást. A maratás és alapos öblítés után az árvaszúnyogokat 1%-os savanyú fukszinnal festettük és ezt követően 99%-os glicerinben preparátumokat készítettünk.

Az árvaszúnyoglárvákat lehetőség szerint faji szintig azonosítottam, amihez Bíró (1981), Cranston (1982), Janecek (1998), Sæther és munkatársai (2000), Vallenduuk (1999), Vallenduuk és Moller Pillot (1997), illetve Wiederholm (1983) munkáit használtam. A nevezéktan Sæther és Spies (2010) munkáját követi.

4.2.2. Az adatok értékelése

Az elemzésekhez az árvaszúnyogok mennyiségi adatait egyrészt taxonok (fajok és génuszok), másrészt táplálkozási csoportok (guild) szintjén vettük figyelembe.

Az előkerült árvaszúnyogtaxonokat hét táplálkozási csoportba soroltam Moog (2002) alapján. Ezek csoportok az aprítók („shredders”), a legelők („grazers”), az aktívan szűrők („active filter-feeders”), a passzívan szűrők („passive filter-feeders”) a törmelékevők („detritus feeders”), az aknázók („miners”) és a ragadozók („predators”) voltak. Az egyes táplálkozási csoportok mennyiségét az adott guildbe tartozó árvaszúnyogok denzitás adataiból számoltam a következő módon:

$$R_{\text{GRA}} = \frac{\sum \text{GRA}_i \cdot h_i}{\sum h_i}$$

ahol R a vizsgált (jelen esetben GRA = legelő) táplálkozási csoport relatív mennyisége; h_i adott taxon denzitása; GRA_i pedig az adott taxonhoz tartozó pontszám (a jegyzék alapján), jelen esetben a legelő (GRA, „grazers”) táplálkozási csoporton belül (Moog 2002). Értelemszerűen ugyanez a módszer alkalmazható a többi táplálkozási csoport esetében.

Az árvaszúnyog-együttesek teljes denzitása (egyed/kg) és fajgazdagsága alapján varianciaelemzést (ANOVA) végeztünk. Az elemzés célja a három holtmeder (Boroszló-kerti-Holt-Tisza, Hordódi-Holt-Tisza, Három-ágú) eltérő növényállományaiból (*Ceratophyllum*-, *Nymphaea*- és *Trapa*-állományok), különböző időpontokban (június, július, augusztus) gyűjtött együttesek összehasonlítása volt. Az elemzés előtt az árvaszúnyogok teljes denzitását $\log(x+1)$ transzformáltuk. A transzformáció csökkentette a kiugróan magas értékek súlyát, így ezt követően a minták varianciája már homogénnek bizonyult (Hartley F-

max statistic, Cochran C statistic, and the Bartlett Chi-square test; Statistica 8.0 program alkalmazásával) lehetővé téve az ANOVA alkalmazását. A fajgazdagság adatok (az előkerült árvaszúnyogfajok, illetve taxonok számát) varianciájának homogenitása megfelelő volt, így ezeket nem transzformáltuk. Az adatok normalitásának közvetlen vizsgálatára ugyanakkor nem volt mód, mivel vizsgálati csoportonként mindössze három párhuzamos (adott hónap, hely és növény faj) állt rendelkezésünkre. Az ANOVA ugyan robosztus az adatok normális eloszlástól való mérsékelt eltéréseivel szemben, de az esetleges nagyobb eltérések elkerülése érdekében a rezidiumok eloszlását e tekintetben grafikusán elemeztük a Statistica 8.0 program (Statsoft, Inc.) útmutatójának megfelelően. Hasonlóan jártunk el a továbbiakban elvégzett elemzések esetén is.

Következő lépésben a közösség szerkezetében mutatkozó mintázatok vizsgáltuk többtényezős varianciaelemzéssel (MANOVA), amelyben a tényezők szintén a vizsgált holtmedrek (Hely), a mintavételi hónap (Hónap) és a mintázott növényállomány (Növény) voltak. A varianciaelemzések során vizsgáltuk a tényezők közötti interakciókat is (Hely $\times$ Hónap, Hely $\times$ Növény, Hónap $\times$ Növény, valamint Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény). A közösség szintű elemzéseket mind a taxonok, mind a táplálkozási csoportok alapján elvégeztük, azok $\log(x+1)$ transzformált denzitás értékeire vonatkozóan. A közösség szintű MANOVA-t követően, az egyes taxonokra, illetve táplálkozási csoportokra külön-külön ANOVA-kat futtattunk ugyancsak a fentebb említett magyarázó tényezők mentén. Az ANOVA alapfeltételeinek meglétét a fentebb leírtak szerint vizsgáltuk.

Végül azokban az esetekben, ahol a varianciaelemzések szignifikáns különbségeket mutattak az önálló változókkal (Hely, Hónap, Növény), elvégeztük az árvaszúnyogtaxonok, illetve a táplálkozási csoportok páronkénti összehasonlítását Tukey-próbával. A varianciaelemzésekhez (ANOVA, MANOVA), valamint a post hoc teszthez (Tukey-próba) Statistica 8.0 programot használtunk (Statsoft, Inc.).

4.3. Az árvaszűnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban

4.3.1. A mintavételek módja, a minták feldolgozása

A mintavételekre 1999 augusztusában került sor a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában (Gulács) 25, a Nagy-morotvában (Rakamaz és Tiszanagyfalu) pedig 24 növényfoltból. A terepi megfigyelések alapján a mintázott foltok jól reprezentálják a két holtmeder jellegzetes növényegyütteseit. A minták megvételekor a mintavevő belsejében lemértük a vízmélységet, ami az eszköz alapterületének ismeretében lehetővé teszi, hogy megadjuk a minták térfogatát. Így a későbbiekben az előkerült árvaszűnyogok denzitását is a minták térfogatára vonatkoztatva (egyed/m³) adtam meg.

Mintavételeink során lezárasos-kigyűjtéses módszert alkalmaztunk, AQUALEX mintavevő segítségével (Nagy *et al.* 2001), ami egy 5 mm falvastagságú, 1 m magas, 0,5 m² alapterületű alumínium hengerpalást. Amennyiben a vízmélység meghaladja az 1 m-t, egy másik 1 m-es tagot csatlakoztathatunk hozzá. A mintavevő súlyánál és éles pereménél fogva megbízhatóan lehatárol egy adott térfogategységet. A korábbi vizsgálatok alapján kiválóan alkalmas a növényzet között élő makroszkopikus gerinctelenek mennyiségi vizsgálatára (Csabai *et al.* 2001; Nagy *et al.* 2001). Az állatokat kézi háló (lyukbősege 0,25 mm) és vödör segítségével emeltük ki a hengerből.

A mintavételek során a növényállományokra jellemző háttérváltozók kerültek rögzítésre, ezek

- a vízmélység (a minta megvétele előtt a mintavevőben mért érték; cm),
- a folt szélétől való távolság (a mintavételi pontnak a növényzeti folt legközelebb eső szegélyétől mért távolsága; m),
- a foltméret (a mintázott növényi folt teljes kiterjedése; m²),
- a parttól való távolság (a mintavételi pont partvonaltól mért legkisebb távolsága; m),
- a nyíltvíztől való távolság (a mintavételi pont nyíltvíztől mért legkisebb távolsága; m),

- a növényzet borítása (a mintavételi pontban és annak közvetlen közelében a növényállomány borítási értéke; %),
- a növényzet teljes denzitása (a mintából válogatás során kiemelt víz alatti növények összes tömege; g/m^3) és
- az egyes növényfajok denzitása (g/m^3).

Az állatokat élő állapotban, a mintavételtől számított 24 órán belül, válogattuk. Az előkerült árvaszúnyoglárvákat és -bábokat 70%-os etil-alkoholban tartósítottuk a későbbi feldolgozásig. A fajok azonosítását a 4.2.1. fejezetben leírtakkal megegyezően végeztük el.

4.3.2. Az adatok értékelése

Az elemzésekhez az árvaszúnyogok mennyiségi adatait egyrészt taxonok (fajok, és a fajszinten nem azonosítható egyedek esetében génuszok), másrészt táplálkozási csoportok (guild) szintjén vettük figyelembe. Az előkerült árvaszúnyogtaxonokat hat táplálkozási csoportba soroltam Moog (2002) alapján. Az egyes guildek denzitását a korábban leírtaknak megfelelően számoltam (4.2.2. fejezet; Moog 2002).

A növényzeti változókat az elemzések előtt két csoportba soroltuk (9–10. táblázat). Az egyes növényállományok faji összetételére vonatkozó adatok alkotják az első csoportot, az ún. „összetételi” változók csoportját. A mintavételek során előkerült növényfajokból hét kategóriát hoztunk létre: *Ceratophyllum demersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Nymphaea alba*, *Potamogeton* spp. (*P. crispus*, *P. lucens*), *Stratiotes aloides*, *Trapa natans* és az emerz mocsári növényzet (*Phragmites australis*, *Schoenoplectus lacustris*, *Sparganium erectum*, *Typha angustifolia* és *T. latifolia*). Néhány növényfaj esetén azért tartottuk szükségesnek a kategóriákba történő összevonást, mert azok önmagukban nagyon kis mennyiségben vagy csak szórványosan fordultak elő a mintákban.

A mintázott növényfoltok egyéb rögzített változói (a vízmélység, a foltméret, a parttól való távolság, a nyíltvíztől való távolság, a növényzet borítása és a növényzet denzitása) alkotják a második, az ún. „szerkezeti” változók csoportját.

Az árvaszűnyogok mennyiségének és a növényzeti változóknak az átlagait Student's t-tesztel hasonlítottuk össze a két holtmederben, kivéve a növényzet százalékos borításának átlagait. A t-próbát megelőzően F-próbával vizsgáltuk a minták variancia négyzetének egyezőségét, majd ezen eredmények tükrében választottuk ki a megfelelő t-próbát (egyező, illetve nem egyező variancia négyzetek). A borítás adatok nem normális (százalékos) eloszlása miatt a Mann-Whitney U-tesztet alkalmaztunk, PAST programcsomag segítségével (Hammer et al. 2001).

Az árvaszűnyoglárva-adatok varianciáját első lépésben az együttesek szintjén elemeztük. Annak érdekében, hogy feltárjuk, vajon a hasonló összetételű növényállományokban hasonló árvaszűnyog-együttesek fordulnak-e elő, összevetettük az árvaszűnyog-együttesek és a növényállományok relatív gyakorisági adataiból képzett hasonlósági mátrixokat. Az összehasonlításához Bray-Curtis hasonlósági index alapján Mantel-tesztet végeztünk, PAST programcsomagot használva (Hammer et al. 2001). Ezt követően Spearman rank korrelációval összehasonlítottuk az árvaszűnyog-együttesek és a növényállományok Shannon-diverzitását, hogy megvizsgáljuk, vajon a növényállományok nagyobb faji diverzitása összefügg-e az árvaszűnyog-együttesek nagyobb diverzitásával. A korrelációanalízishez Statistica 8.0 programot (Statsoft, Inc.) használtunk.

Ezt követően többváltozós elemzéseket végeztünk az árvaszűnyog-együttesek és a növényfoltok összetétele és szerkezeti jellemzői között esetlegesen fennálló kapcsolatok kimutatására. Az elemzések előtt az árvaszűnyogok mennyiségi adatait $\log(x+1)$ transzformáltuk, míg a fajgazdagság adatokat (az előkerült árvaszűnyogfajok, illetve taxonok számát) nem transzformáltuk. A makrofita-együttesek mennyiségi adatait szintén $\log(x+1)$ transzformáltuk. Ezen kívül a növényzeti folt szerkezetére vonatkozó háttérváltozók közül a vegetáció borításának százalékos értékeit $\arcsin[(x/100)^{0.5}]$ transzformáltuk (Podani 1997), míg a többi változó esetében nem végeztünk transzformációt.

Az árvaszűnyog-együttesek összetételének és a növényzeti változóknak az összehasonlítását kanonikus korrespondencia analízissel (CCA) végeztük CANOCO 4.5 program segítségével (ter Braak és

Šmilauer 1998). A ritka árvaszúnyogfajokat, illetve taxonokat (amelyek kevesebb, mint három mintában fordultak elő) kizártuk az ordinációkból. A ritka fajok kizárását a hozzájuk kapcsolódó magas mintavételi bizonytalanság és a gyakori zéró értékeik által okozott jelentős normálítás-sérülés indokolta. A ritka fajok kihagyása, de minimum alulsúlyozása bevett szokás, elvárás az ordinációs vizsgálatoknál (Lepš és Šmilauer 2003).

Az elemzések előtt Pearson korrelációval teszteltük a változók kollinearitását Statistica 8.0 program segítségével (Statsoft, Inc.). A változók közötti korrelációk alapján a legtöbb változó, beleértve a növényfajok mennyiségi adatait, függetlennek tekinthetők és csak a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában mért vízmélységet zártuk ki a további elemzésekből, mivel erősen korrelált ($R > 0,5$) számos más változóval. A növényzeti változókat magyarázó szerepük sorrendjében „forward stepwise” módszerrel válogattuk és szignifikanciájukat Monte Carlo permutációs teszttel (499 permutációval) állapítottuk meg (12. táblázat). Hasonlóképpen az egyes ordinációs tengelyek és a teljes modell (valamennyi tengelyt beleértve) statisztikai szignifikanciáját is Monte Carlo teszttel (499 permutációval) becsültük.

A Nagy-morotvából származó, árvaszúnyog táplálkozási csoportokon alapuló adatok közül egy minta nagyon jelentősen elkülönült a többitől a CCA során, így ezt a végleges elemzésből kizártuk. A kiugró (outlayer) adatok torzíthatják az elemzést, hiszen esetükben nagyobb a mintavételi bizonytalanság (az általuk reprezentált jelenségek, környezeti grádiens tartományok mintákkal nem kellően lefedettek). Statisztikai elemzéseknél elvárt az adatok mintázatának előzetes elemzése, amely során például a kiugró adatpontok azonosítása is lehetséges (pl. a CCA esetén egy PCA vagy DCA futtatása javasolt), amelyek kihagyása rendszerint javasolt (vagy ha van rá mód meg kell vizsgálni az eltérés okát) (Lepš és Šmilauer 2003). Esetünkben egyetlen kiugró minta volt (49 mintából), amely elhagyása nem okoz jelentős információvesztést, ellenben így sokkal tisztább és korrektebb képet kapunk a fennmaradó mintavételi pontokat jellemző mintázatokról. Megpróbáltuk ezen kihagyott mintavételi pontot, mint semleges pontot (supplementary data) feltüntetni az ordinációs ábrán, ám ezt sajnos a

program nem engedte, mivel a CANOCO esetében csak faj és változó vihető be kiegészítő adatként, minta nem.

Végül annak érdekében, hogy feltárjuk az egyes változócsoporthatásokat (,,összetéti” és „szerkezeti” változók) hatását a domináns árvaszűnyogtaxonokra és a táplálkozási csoportokra, valamint az árvaszűnyog-együttesek fajgazdagságára és teljes denzitására, többszörös lineáris regresszió elemzést (MRA) és variancia particionálást (Borcard *et al.* 2004) alkalmaztunk. Ennek során külön regresszió elemzéseket végeztünk az „összetéti” és a „szerkezeti” változókkal és amennyiben mindkét változócsoporthatás szignifikáns magyarázó értékkel rendelkezett, a két almodellt egyesítettük egy teljes modellben (amely mind „szerkezeti”, mind az „összetéti” almodelleket magában foglalta). A két almodellbe a változócsoporthatásokból azok a változók kerültek be, amelyek szignifikánsnak ($P < 0,05$) bizonyultak, ezek kiválasztásához „forward stepwise” módszert alkalmaztunk. A teljes modellben az almodellek szignifikáns változóit tartottuk meg. A variancia felosztása az „összetéti” és a „szerkezeti” változócsoporthatások között a három MRA-modell (az „összetéti”, a „szerkezeti” és a teljes modell) korrigált („adjusted”) R^2 értékei ($R^2_{adj.}$) alapján történt (Legendre 2008). A kollinearitás kizárása érdekében a vízmélységet a Boroszló-kerti-Holt-Tisza esetében ismét kizártuk az elemzésekből (lásd. fentebb). A többszörös lineáris regresszió elemzéseket Statistica 8.0 programmal végeztük (Statsoft, Inc.).

4.4. A növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek jellemzése

Részben irodalmi adatokat, részben saját eredményeinket alapul véve, általánosságban jellemeztem a jelen dolgozatban leírt árvaszúnyog-együtteseket, élőhelyi igényeik és táplálkozási szokásaik alapján. Ennek érdekében egyrészt összefoglaltam a növényzet között élő árvaszúnyogokkal finomabb taxonómiai felbontásban (faj, illetve génusz szinten) foglalkozó munkákat (14. táblázat), az azokban vizsgált növényfajokat, illetve -állományokat, valamint a rajtuk előforduló, gyakori árvaszúnyogtaxonokat. Ezt követően valamennyi, a jelen dolgozatban előkerült árvaszúnyogtaxonok esetében összefoglaltam, hogy azok milyen élőhelyeken, illetve növényállomány típusokban jelenhetnek meg nagy valószínűséggel és ott milyen táplálkozási módot folytathatnak (15. táblázat).

Saját, korábbi eredményeink közül egy faunisztikai felmérés (Tóth *et al.* 2006a) és a mennyiségi mintavételek eredményeit vettem figyelembe. Ez utóbbiak döntő többségükben Tisza-menti holtmedrek növényállományainak összehasonlításán alapulnak (Tóth *et al.* 2006b, 2008a; Árva *et al.* 2009; Tóth *et al.* 2011, 2012). Kivételt képez a Halápi-tározó (Debrecen) homogén gyékényállományaiban végzett terepi kísérlet, amelynek célja a közvetlen zavarás hatásainak tanulmányozása volt a növényzet között élő árvaszúnyogokra (Tóth *et al.* 2008b). Összességében 13 víztérből [Bagi-szegi-morotva (Vásárosnamény), Báka-szegi-morotva (Olcsvaapáti és Panyola), Bodony-szögi-Holt-Tisza (Komoró), Boroszló-kerti-Holt-Tisza (Gulács), Ducskósi-morotva (Tarpa), Espántai-morotva (Nagyar), Eszternai-morotva (Lónya), Halápi-tározó (Debrecen), Három-ágú (Poroszló), Hordódi-Holt-Tisza (Poroszló), Ispán-szegi-Holt-Tisza (Nagyvarsány), Nagy-morotva (Rakamaz és Tiszanagyfalu), Rózsás-dülői-Holt-Tisza (Mezőladány)] voltak saját vizsgálati eredményeim. Összesen három alcsalád 48 taxonjába tartozó (Tanypodinae: 9, Orthocladinae: 4, Chironominae: 35), több mint 10000 árvaszúnyog egyed faji, illetve génusz szintű azonosítása történt meg.

A felhasznált irodalmak pontos hivatkozásait és az árvaszúnyog-együttesek jellemzését a 14–15. táblázatok tartalmazzák.

5. Eredmények

5.1. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon

5.1.1. A vizsgált holtmedrek árvaszúnyog-együttese

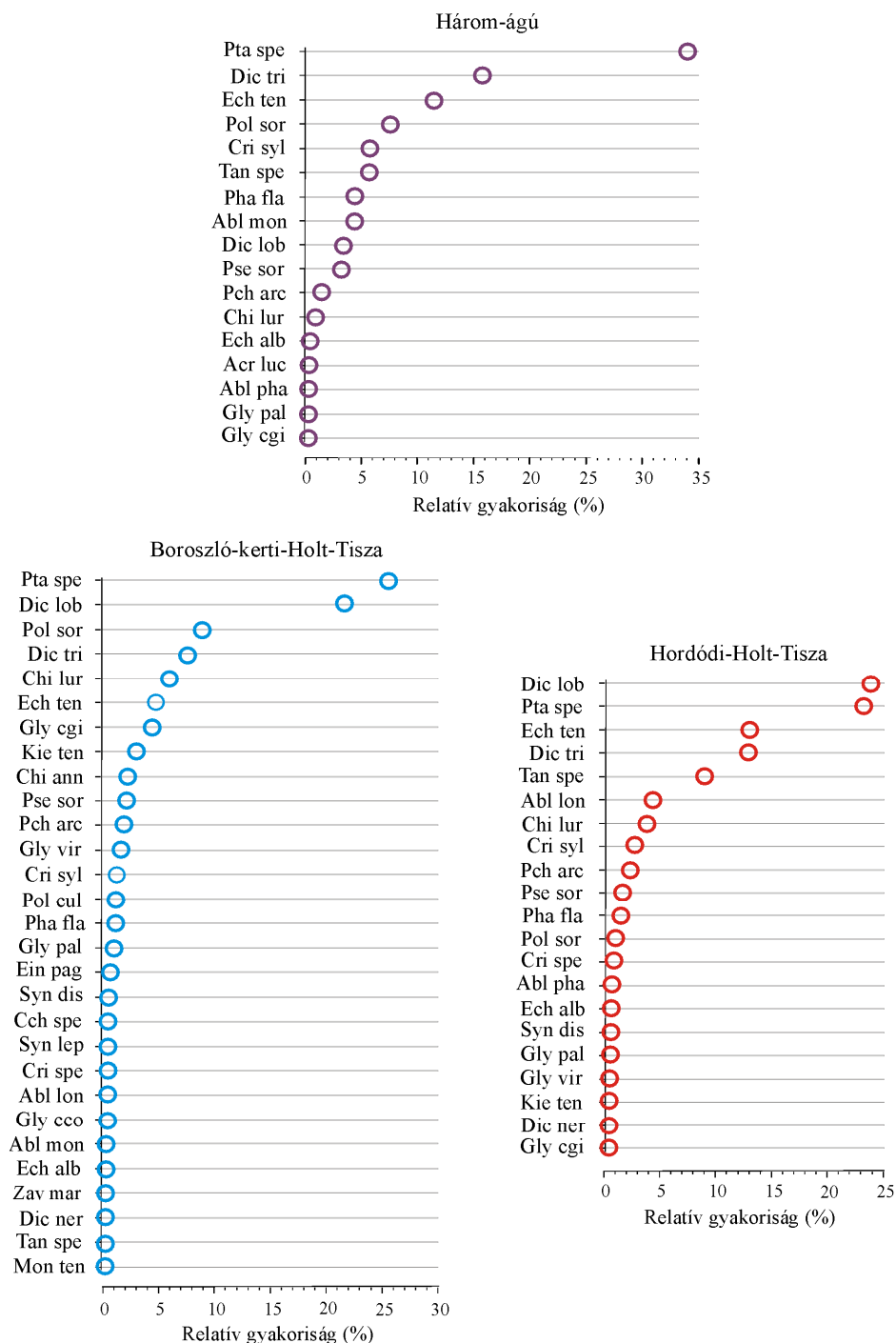
2007-ben és 2008-ban a három vizsgált holtmederből összesen 31 árvaszúnyogtaxont azonosítottam (Boroszló-kerti-Holt-Tisza: 29, Hordódi-Holt-Tisza: 21, Három-ágú: 17), amelyek közül 15 mindhárom holtmederben előfordult, míg 9 taxon csak a Boroszló-kerti-Holt-Tiszából és 1 faj csak a Három-ágúból került elő (1. táblázat). Az előkerült taxonok összesen három alcsaládba (Tanypodinae: 4, Orthocladinae: 4, Chironominae: 23) tartoztak.

Az egyes holtmedrek árvaszúnyog-együtteseit összehasonlítva a Boroszló-kerti-Holt-Tiszára (BKHT) a *Paratanytarsus* sp. (25,5%) és a *Dicrotendipes lobiger* (21,6) dominanciája volt jellemző, emellett viszonylag nagy mennyiségben kerültek elő a *Polypedilum sordens* (8,9%); a *Dicrotendipes tritonus* (7,7%), és a *Chironomus luridus* agg. (6,1%) egyedei (7. ábra). A Hordódi-Holt-Tiszában (HHT) a *Dicrotendipes lobiger* (23,6%), a *Paratanytarsus* sp. (23%), az *Endochironomus tendens* (12,8%), a *Dicrotendipes tritonus* (12,7%) és a *Tanytarsus* sp. (8,8%) voltak a leggyakoribbak, míg a Három-ágúban (3AG) *Paratanytarsus* sp. (34%) és a *Dicrotendipes tritonus* (15,8%) mellett az *Endochironomus tendens* (11,5%) és a *Polypedilum sordens* (7,6%) volt gyakorinak tekinthető (7. ábra). Az árvaszúnyoglárvák átlagos denzitása nagyságrendileg hasonlóan alakult a vizsgált holtmedrekben (BKHT: 2860,5 egyed/kg; HHT: 2737,6 egyed/kg; 3AG: 2333,2 egyed/kg; 1. táblázat).

Taxon		Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Hordódi-Holt-Tisza		Három-ágú	
		Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962	Abl lon	10,13 (36,75)	0-152,02	132,58 (252,64)	0-916,40	0	0
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	Abl mon	5,46 (20,82)	0-98,20	0	0	118,65 (196,31)	0-734,54
<i>Ablabesmyia phatta</i> (Egger, 1863)	Abl pha	0	0	17,89 (48,21)	0-187,73	8,97 (31,18)	0-146,91
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	Mon ten	2,52 (13,11)	0-68,13	0	0	0	0
<i>Acricotopus lucens</i> (Zetterstedt, 1850)	Acr luc	0	0	0	0	9,77 (35,95)	0-158,38
<i>Cricotopus sylvestris</i> gr.	Cri syl	44,76 (123,39)	0-589,22	81,82 (158,09)	0-691,40	154,82 (273,38)	0-797,66
<i>Cricotopus</i> sp.	Cri spe	11,09 (29,30)	0-121,55	23,52 (83,75)	0-410,71	0	0
<i>Psectrocladius sordidellus</i> gr.	Pse sor	73,71 (122,19)	0-456,07	47,81 (114,91)	0-547,61	87,12 (183,21)	0-791,89
<i>Chironomus (Camptochironomus)</i> sp.	Cch spe	19,20 (99,77)	0-518,40	0	0	0	0
<i>Chironomus annularius</i> agg.	Chi ann	76,80 (399,07)	0-2073,61	0	0	0	0
<i>Chironomus luridus</i> agg.	Chi lur	198,77 (408,97)	0-1900,81	115,98 (288,92)	0-1246,46	25,49 (83,50)	0-412,62
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (Kieffer, 1921)	Dic lob	710,28 (842,34)	0-3470,76	742,11 (1260,15)	0-4380,86	91,92 (262,23)	0-1322,17
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Stæger, 1839)	Dic ner	3,60 (18,70)	0-97,17	1,87 (9,70)	0-50,41	0	0
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (Kieffer, 1916)	Dic tri	251,92 (385,86)	0-1555,21	399,68 (1029,00)	0-4928,47	423,24 (1243,34)	0-6381,28
<i>Einfeldia pagana</i> (Meigen, 1838)	Ein pag	26,13 (90,25)	0-437,32	0	0	0	0
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	Ech alb	5,44 (28,29)	0-146,99	16,08 (42,96)	0-153,65	12,57 (37,46)	0-132,94
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	Ech ten	159,25 (261,48)	0-955,46	403,40 (791,74)	0-3318,16	307,67 (510,25)	0-2036,98

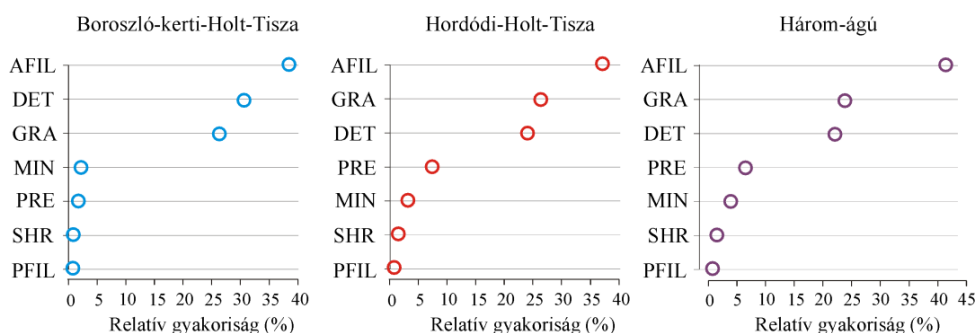
1. táblázat. Az árvaszűnyogtaxonok jegyzéke, a nevek rövidítése; a taxonok átlagos denzitása (egyed/kg; ±szórás) és egyedszám terjedelme (egyed/kg) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban, a 2007–2008. évi gyűjtések alapján.

Taxon		Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Hordódi-Holt-Tisza		Három-ágú	
		Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem
<i>Glyptotendipes caulicola</i> (Kieffer, 1913)	Gly cco	9,98 (37,47)	0-172,80	0	0	0	0
<i>Glyptotendipes viridis</i> (Macquart, 1834)	Gly vir	57,18 (135,74)	0-514,48	3,58 (13,01)	0-54,22	0	0
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913)	Gly cgi	148,33 (395,06)	0-1469,94	1,55 (8,04)	0-41,76	1,57 (8,15)	0-42,32
<i>Glyptotendipes pallens</i> (Meigen, 1804)	Gly pal	36,81 (64,04)	0-259,20	6,01 (17,61)	0-65,48	8,59 (33,10)	0-158,38
<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (Goetghebuer, 1921)	Kie ten	102,30 (496,42)	0-2584,37	2,27 (11,79)	0-61,26	0	0
<i>Parachironomus gracilior</i> gr.	Pch arc	65,87 (119,03)	0-500,61	69,27 (118,42)	0-433,77	39,99 (127,39)	0-587,63
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	Pha fla	41,74 (99,75)	0-385,21	43,05 (84,15)	0-375,88	118,98 (288,20)	0-1263,56
<i>Polypedilum sordens</i> (van der Wulp, 1874)	Pol sor	294,64 (696,05)	0-3344,48	28,26 (49,84)	0-171,48	203,72 (426,76)	0-1994,15
<i>Polypedilum cultellatum</i> Goetghebuer, 1931	Pol cul	42,10 (91,57)	0-261,40	0	0	0	0
<i>Synendotendipes dispar</i> gr.	Syn dis	21,01 (67,55)	0-259,20	7,17 (26,03)	0-108,44	0	0
<i>Synendotendipes lepidus</i> (Meigen, 1830)	Syn lep	19,07 (78,37)	0-393,34	0	0	0	0
<i>Zavreliella marmorata</i> (van der Wulp, 1858)	Zav mar	3,90 (20,24)	0-105,17	0	0	0	0
<i>Paratanytarsus</i> sp.	Pta spe	839,12 (1615,37)	0-7315,88	722,10 (1537,56)	0-5339,17	912,26 (1743,91)	0-7444,83
<i>Tanytarsus</i> sp.	Tan spe	3,18 (16,50)	0-85,76	277,22 (655,69)	0-2348,34	153,52 (389,29)	0-1909,80
Összegyedszám		2860,52 (5254,91)	0-22656,30	2737,63 (5403,34)	0-20036,94	2333,19 (4955,32)	0-24631,07



7. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tiszából, a Hordódi-Holt-Tiszából és a Három-ágúból 2007–2008-ban előkerült árvaszúnyogtaxonok (a nevek rövidítéseit az 1. táblázat tartalmazza) relatív gyakorisága.

Az előkerült árvaszúnyog taxonok hét táplálkozási csoportba (guild) sorolhatók (aprítók, legelők, aktívan szűrők, passzívan szűrők, törmelékevők, aknázók és ragadozók), amelyek közül mindegyik előfordult valamennyi holtmederben. Összességében az aktívan szűrők, a törmelékevők és a legelők domináltak mindhárom vizsgált víztérben. Emellett a ragadozók és az aknázók kerültek még elő nagyobb mennyiségben, míg a passzívan szűrők és az aprítók csak nagyon kis arányban fordultak elő a mintákban (8. ábra).



8. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tiszából, a Hordódi-Holt-Tiszából és a Három-ágúból 2007–2008-ban előkerült táplálkozási csoportok (AFIL = aktívan szűrők; DET = törmelékevők; GRA = legelők; MIN = aknázók; PRE = ragadozók; SHR = aprítók; PFIL = passzívan szűrők) relatív gyakorisága.

5.1.2. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogtaxonok előfordulásában

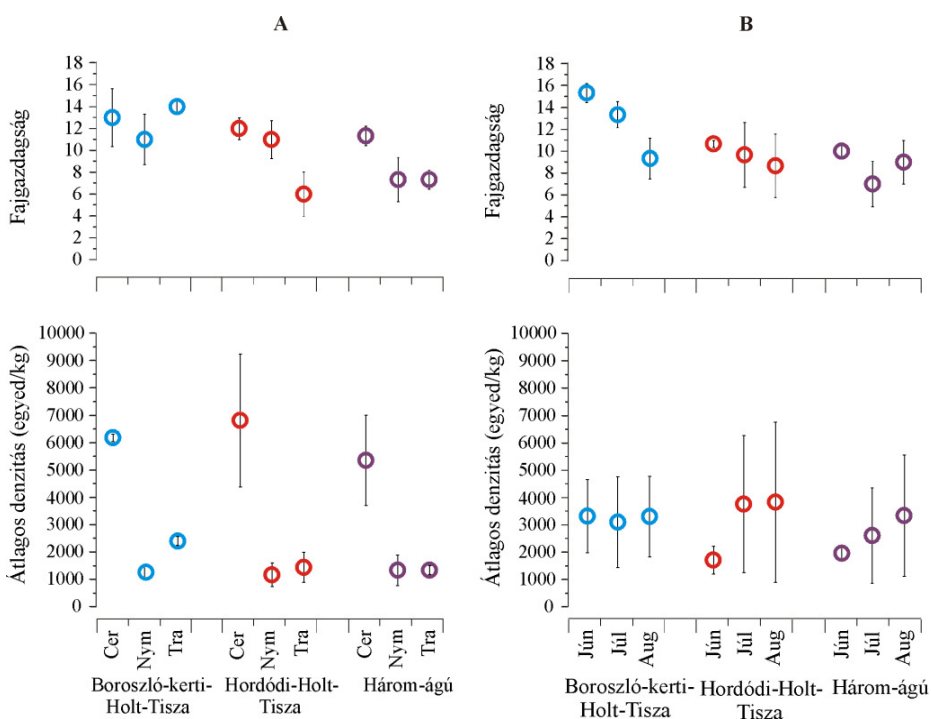
Az együttesek szintjén az ANOVA-k eredményei alapján az árvaszúnyogok átlagos denzitására a növényállománynak ($F_{2, 54} = 23,74$; $P < 0,001$), a mintavételi hónap és a növényállomány (Hónap $\times$ Növény: $F_{4, 54} = 2,63$; $P = 0,044$), valamint a három változó interakcióinak (Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény: $F_{8, 54} = 2,20$; $P = 0,042$) volt szignifikáns hatása. Ezzel szemben a fajgazdagság alakulását a mintavételi hely ($F_{2, 54} = 5,75$; $P = 0,005$) és a növényállomány külön ($F_{2, 54} = 9,70$; $P < 0,001$), valamint ezek együttes hatása (Hely $\times$ Növény: $F_{4, 54} = 4,00$; $P = 0,006$) határozta meg szignifikánsan.

A post hoc teszt (Tukey-próba) eredményeit (2. táblázat) is figyelembe véve elmondható, hogy mind az árvaszúnyogok átlagos denzitása, mind fajgazdagsága a *Ceratophyllum*-állományokban volt a

legnagyobb (9. ábra). Emellett a holtmedrek közül a BKHT-ból került elő a legtöbb és a 3AG-ból a legkevesebb taxon (9. ábra).

2. táblázat. A varianciaanalíziseket követő Tukey-próba szignifikáns eredményei ($P < 0,05$). A post hoc tesztet az önálló változókra (Hely, Hónap, Növény) alkalmaztuk azokban az esetekben, amikor a korábbi ANOVA-k szignifikáns eredményt mutattak (ns = nem szignifikáns összefüggés; BKHT = Boroszló-kerti-Holt-Tisza; 3AG = Három-ágú; Cer = *Ceratophyllum*-; Nym = *Nymphaea*-; Tra = *Trapa*-állomány).

Változók	Hely	Hónap	Növény
Átlagos denzitás	ns	ns	Cer > Nym, Tra
Fajgazdagság	BKHT > 3AG	ns	Cer > Nym, Tra



9. ábra. Az árvaszúnyogok átlagos denzitásának és fajgazdagságának növényállományok közötti (A) és időbeli (B) különbségei a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*-; Nym = *Nymphaea*-; Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus).

A mintákból előkerült gyakori árvaszúnyogtaxonok mennyiségi adatai alapján végzett MANOVA közösségi szinten valamennyi vizsgált változónál, illetve azok interakcióinál is szignifikáns eredményeket mutatott, de legerősebbnek a növényzet hatása bizonyult (3. táblázat).

A MANOVA-t követő, az egyes árvaszúnyogtaxonok denzitásán alapuló ANOVA-k eredményei taxononként igen eltérően alakultak. A változókat egyenként vizsgálva a mintavételi hely, a mintavételi hónap és a növényállományok hatása külön-külön szignifikánsan meghatározónak bizonyult a *Dicrotendipes lobiger*, a *Polypedilum sordens* és az „Egyéb” kategória (<2% relatív gyakoriságú taxonok) esetében. A *Cricotopus sylvestris* gr. és a *Phaenopsectra flavipes* mennyiségi előfordulását a mintavételi hónap és a növényállomány, a *Chironomus luridus* agg. előfordulását a mintavételi hely és hónap, míg a *Tanytarsus* sp. előfordulását a mintavételi hely és a növényállomány határozta meg önállóan. Emellett a növényállomány önmagában a *Psectrocladius sordidellus* gr., a *Dicrotendipes tritonus*, az *Endochironomus tendens* és a *Paratanytarsus* sp. esetében mutatott szignifikáns hatást (4. táblázat).

3. táblázat. Az árvaszúnyogtaxonok denzitása (egyed/kg) alapján végzett MANOVA eredményei (az elemzésbe bevont taxonok az 4. táblázatban láthatók).

Változók	df	df hiba	Wilk's λ	F	P
Hely	22	88	0,13	6,96	<0,001
Hónap	22	88	0,10	8,89	<0,001
Növény	22	88	0,05	13,46	<0,001
Hely $\times$ Hónap	44	170	0,20	2,01	<0,001
Hely $\times$ Növény	44	170	0,17	2,33	<0,001
Hónap $\times$ Növény	44	170	0,29	1,48	0,042
Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény	88	298	0,06	1,85	<0,001

A mintavételi hely és hónap együttes hatása (Hely $\times$ Hónap) a *C. luridus* agg., a *D. lobiger*, a *P. flavipes*, a *P. sordens* és a *Tanytarsus* sp.; a mintavételi hely és a növényállomány interakciója (Hely $\times$ Növény) a *C. luridus* agg., a *D. lobiger*, a *D. tritonus*, az *E. tendens*, a *Tanytarsus* sp. és az „Egyéb” taxonok esetében bizonyult szignifikánsnak. A mintavételi hónap és a növényállományok együttes hatása (Hónap $\times$

Növény) a gyakori taxonok közül csak a *P. flavipes* előfordulását határozta meg. A három változó együttesen (Hely × Hónap × Növény) a *C. luridus* agg., a *D. lobiger*, a *P. flavipes*, a *Paratanytarsus* sp. és a *Tanytarsus* sp. esetén mutatott szignifikáns hatást (4. táblázat).

4. táblázat. Az árvaszúnyogtaxonok denzitása (a nevek rövidítéseit az 1. táblázat tartalmazza; az „Egyéb” kategória a <2% relatív gyakoriságú taxonokat foglalja magába) alapján végzett ANOVA-k eredményei (ns = nem szignifikáns összefüggés).

Változók		Hely	Hónap	Növény	Hely × Hónap	Hely × Növény	Hónap × Növény	Hely × Hónap × Növény
	df	2, 54	2, 54	2, 54	4, 54	4, 54	4, 54	8, 54
Cri syl	F	2,09	8,65	7,23	0,84	0,28	0,64	0,59
	P	ns	<0,001	0,002	ns	ns	ns	ns
Pse sor	F	1,03	0,61	14,52	2,47	2,11	2,17	0,75
	P	ns	ns	<0,001	ns	ns	ns	ns
Chi lur	F	9,38	14,78	1,32	3,02	3,25	0,47	3,95
	P	<0,001	<0,001	ns	0,025	0,019	ns	<0,001
Dic lob	F	33,60	24,10	19,20	2,85	3,92	1,34	3,20
	P	<0,001	<0,001	<0,001	0,032	0,007	ns	0,005
Dic tri	F	0,58	2,07	28,93	1,26	5,58	1,07	0,65
	P	ns	ns	<0,001	ns	<0,001	ns	ns
Ech ten	F	2,19	2,57	78,83	0,91	3,67	1,72	1,84
	P	ns	ns	<0,001	ns	0,010	ns	ns
Pha fla	F	1,69	18,65	15,63	2,76	1,97	2,87	2,68
	P	ns	<0,001	<0,001	0,037	ns	0,031	0,015
Pol sor	F	5,02	5,75	4,38	5,17	1,69	1,10	1,86
	P	0,010	0,005	0,017	0,001	ns	ns	ns
Pta spe	F	2,37	2,19	20,24	1,31	0,48	2,28	2,92
	P	ns	ns	<0,001	ns	ns	ns	0,009
Tan spe	F	14,03	2,01	21,66	5,70	3,85	2,05	3,45
	P	<0,001	ns	<0,001	<0,001	0,008	ns	0,003
Egyéb	F	7,52	12,71	6,40	1,17	3,62	1,85	1,62
	P	0,001	<0,001	0,003	ns	0,011	ns	ns

Általánosságban elmondható, hogy a gyakori árvaszúnyogtaxonok előfordulásában a vizsgált növényállományok sokkal inkább meghatározónak bizonyultak, mint a mintavétel helye és ideje (4.

táblázat). A varianciaanalízis és az elvégzett post hoc tesztek (Tukey-próba) alapján (5. táblázat) a két gyakori Orthoclaadiinae taxon (a *Cricotopus sylvestris* gr. és a *Psectrocladius sordidellus* gr.) és a *Paratanytarsus* sp. előfordulása nagyrészt a *Ceratophyllum*-állományokra volt jellemző, emellett a *C. sylvestris* gr. esetében még júniusi dominancia is mutatkozott (10. és 12. ábra). Ugyanakkor a víztérnek egyik taxon esetében sem volt szignifikáns szerepe.

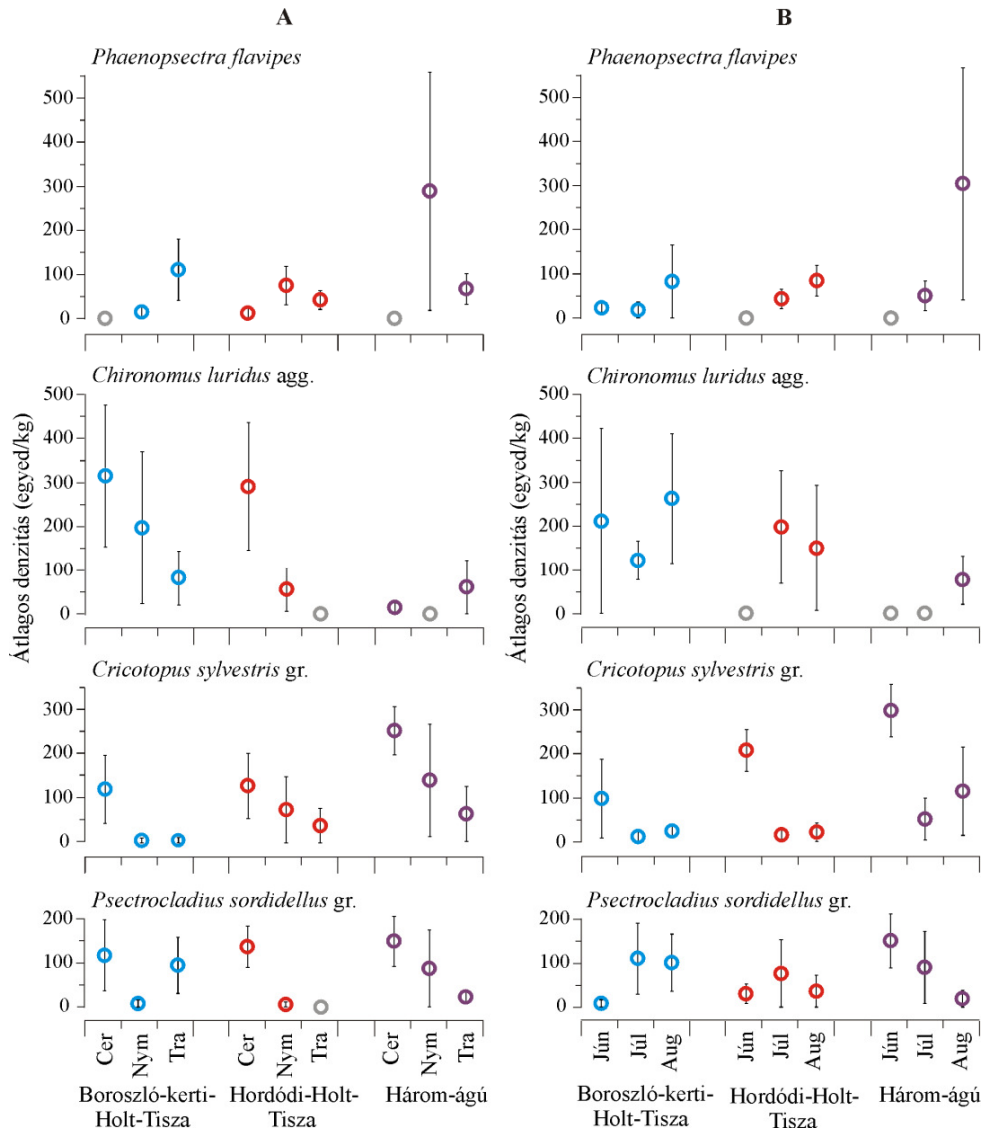
5. táblázat. A variancianalíziseket követő Tukey-próba szignifikáns eredményei ($P < 0,05$) a gyakori árvaszúnyogtaxonok denzitása alapján. A post hoc tesztet az önálló változókra (Hely, Hónap, Növény) alkalmaztuk, azokban az esetekben, amikor a korábbi ANOVA-k (4. táblázat) szignifikáns eredményt mutattak. Az árvaszúnyogtaxonok neveinek rövidítéseit az 1. táblázat tartalmazza (az „Egyéb” kategória a $<2\%$ relatív gyakoriságú taxonokat foglalja magába; ns = nem szignifikáns összefüggés; BKHT = Boroszló-kerti-Holt-Tisza; HHT = Hordódi-Holt-Tisza; 3AG = Három-ágú; Cer = *Ceratophyllum*; Nym = *Nymphaea*; Tra = *Trapa*-állomány).

Változók	Hely	Hónap	Növény
Cri syl	ns	június > július, augusztus	Cer > Nym, Tra
Pse sor	ns	ns	Cer > Nym, Tra
Chi lur	BKHT > HHT, 3AG	július, augusztus > június	ns
Dic lob	HHT > BKHT > 3AG	július, augusztus > június	Cer > Nym > Tra
Dic tri	ns	ns	Cer > Nym, Tra
Ech ten	ns	ns	Tra > Cer, Nym
Pha fla	ns	augusztus > június, július	Tra > Cer
Pol sor	BKHT > HHT	június > augusztus	Cer > Nym
Pta spe	ns	ns	Cer > Nym, Tra
Tan spe	HHT, 3AG > BKHT	ns	Cer > Nym > Tra
Egyéb	BKHT > HHT, 3AG	június > július, augusztus	Cer > Tra

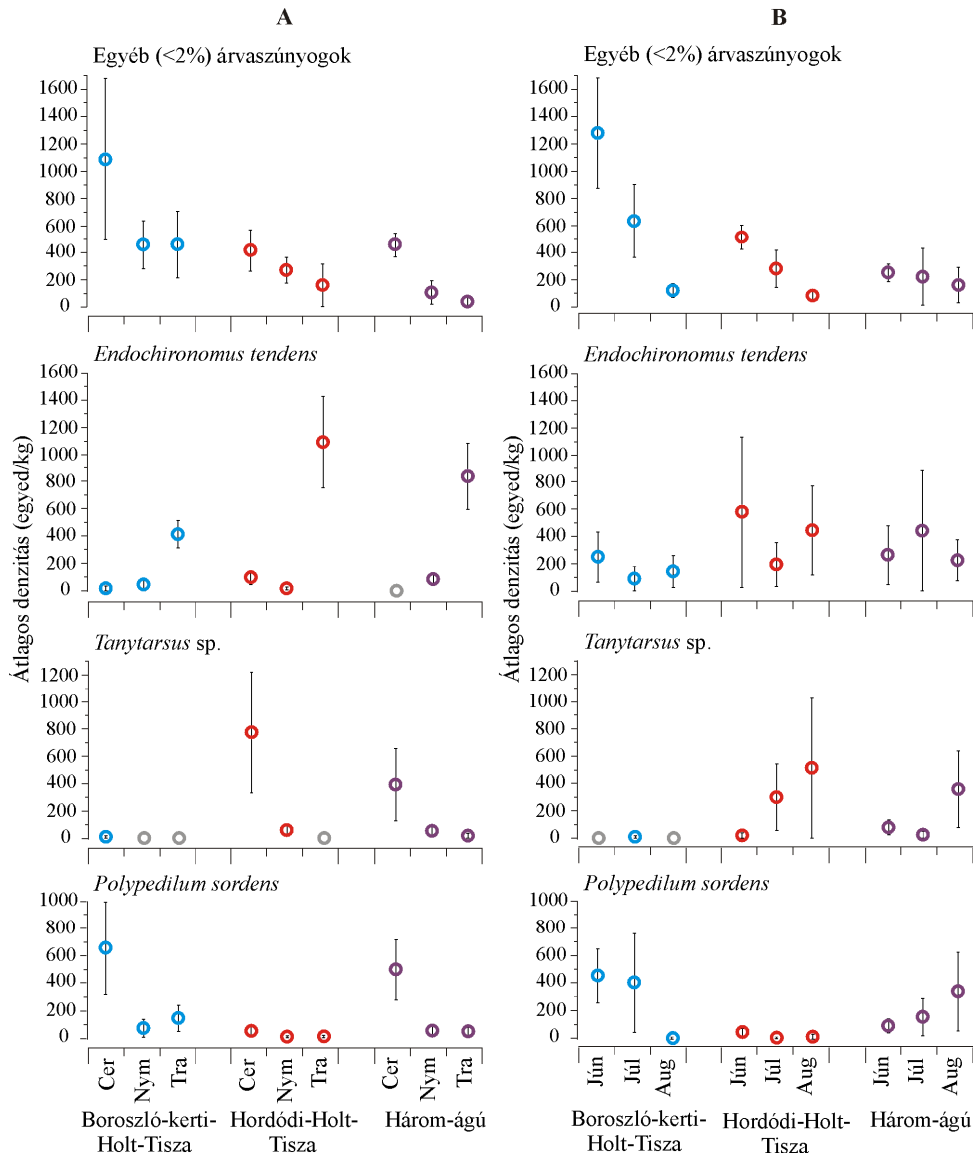
A *Chironomus luridus* agg., a *Polypedilum sordens* és az „Egyéb” taxonok legnagyobb gyakorisággal a BKHT-ből kerültek elő. A felsoroltak közül a *P. sordens* és az „Egyéb” kategória denzitása az alámerült *Ceratophyllum*-állományokban volt a legnagyobb és a *Nymphaea*-, illetve a *Trapa*-állományokban fordultak elő a legkisebb mennyiségben. A *C. luridus* agg. esetében azonban nem találtunk szignifikáns kötődést egyik növényállománnyal sem. Az időbeli előfordulás szempontjából a *P. sordens*, és az „Egyéb” kategória

esetében a júniusi időszak volt meghatározó, a *C. luridus* agg. esetében pedig a július–augusztusi időszak (10–11. ábra). Fontos megjegyeznünk, hogy a minden 2%-nál kisebb relatív gyakoriságú taxont magába foglaló „Egyéb” kategória BKHT-ban, *Ceratophyllum*-állományokban és a júniusi mintákban tapasztalt legnagyobb gyakorisága valószínűleg leginkább azzal függ össze, hogy mind az árvaszúnyogok fajgazdagsága, mind összegyedyszáma (amelyeknek nagy részét az „Egyéb” taxonok adták) szintén ezekben a mintákban volt a legnagyobb.

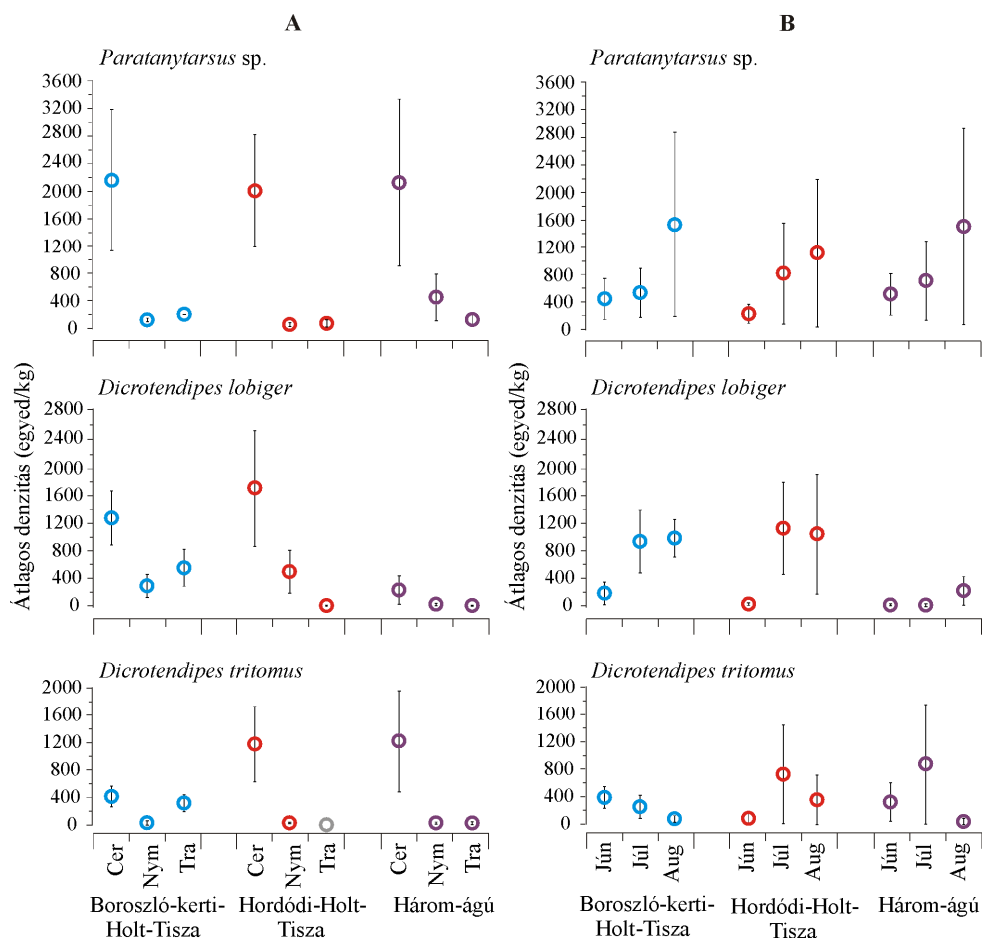
A gyakori árvaszúnyogok közül a *Dicrotendipes lobiger* a HHT-ből, a *Phaenopsectra flavipes* a 3AG-ból, a *Dicrotendipes tritonus*, az *Endochironomus tendens* és a *Tanytarsus* sp. pedig a HHT-ből és a 3AG-ból kerültek elő legnagyobb számban. A felsorolt taxonok térbeli előfordulása alapján a *D. lobiger*, a *D. tritonus* és a *Tanytarsus* sp. denzitása az alámerült *Ceratophyllum*-állományokban volt a legnagyobb és a *Nymphaea*-, illetve a *Trapa*-állományokban fordultak elő a legkisebb mennyiségben. Ezzel szemben az *E. tendens* és a *P. flavipes* a *Trapa*-állományokkal mutattak szignifikáns összefüggést. Időben a *D. lobiger* esetében a július–augusztusi időszak, a *P. flavipes* mennyiségi előfordulásában pedig az augusztusi időszak mutatkozott meghatározónak. A többi taxon (*D. tritonus*, *E. tendens* és *Tanytarsus* sp.) nem mutatott egyértelmű összefüggést a mintavétel idejével (10–12. ábra).



10. ábra. A *Psectrocladius sordidellus* gr., a *Cricotopus sylvestris* gr., a *Chironomus luridus* agg. és a *Phaenopsectra flavipes* átlagos denzitásának (egyes/kg) tér- (A) és időbeli (B) különbségei (a Tukey-próba alapján, 5. táblázat) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*–; Nym = *Nymphaea*–; Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus; szürke kör = nem került elő egyed).



11. ábra. A *Polypedium sordens*, a *Tanytarsus* sp., az *Endochironomus tendens* és az Egyéb (<2% relatív gyakoriságú) taxonok átlagos denzitásának (egyet/kg) tér- (A) és időbeli (B) különbségei (a Tukey-próba alapján, 5. táblázat) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*–; Nym = *Nymphaea*–; Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus; szürke kör = nem került elő egyed).



12. ábra. A *Dicotendipes tritomus*, a *Dicotendipes lobiger* és a *Paratanytarsus* sp. átlagos denzitásának (egyes/kg) tér- (A) és időbeli (B) különbségei (a Tukey-próba alapján, 5. táblázat) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*-; Nym = *Nymphaea*-; Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus; szürke kör = nem került elő egyed).

5.1.3. A különböző növényfajok szerepe a táplálkozási csoportok előfordulásában

Az árvaszúnyogok funkcionális csoportjainak mennyiségi adatai alapján elvégzett MANOVA a három változó interakcióját (Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény) kivéve minden esetben szignifikáns eredményeket adott. Az árvaszúnyogtaxonokhoz hasonlóan itt is a növényállományok hatása bizonyult a legerősebbnek (6. táblázat).

6. táblázat. A táplálkozási csoportok mennyisége alapján végzett MANOVA eredményei (ns = nem szignifikáns összefüggés).

Változók	df	df hiba	Wilk's λ	F	P
Hely	14	96	0,38	4,33	<0,001
Hónap	14	96	0,26	6,48	<0,001
Növény	14	96	0,11	14,29	<0,001
Hely $\times$ Hónap	28	174	0,40	1,83	0,010
Hely $\times$ Növény	28	174	0,20	3,57	<0,001
Hónap $\times$ Növény	28	174	0,32	2,28	<0,001
Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény	56	264	0,25	1,37	ns

Az ezt követő ANOVA-k (7. táblázat) alapján a legelők és az aktívan szűrők előfordulását a mintavételi hely és a növényállomány határozta meg, míg a törmelékevők és a ragadozók előfordulására a mintavételi helynek és a hónapnak volt szignifikáns hatása. Az aknázók mennyiségi viszonyainak alakulásában a növényállomány, míg a mindenhol a legkisebb mennyiségben előforduló aprítók és passzívan szűrők esetében kizárólag a mintavételi hónap bizonyult erősen meghatározónak (7. táblázat).

A mintavételi hely és a hónap interakciója (Hely $\times$ Hónap) az aktívan szűrők, a törmelékevők és a ragadozók mennyiségi viszonyait határozta meg szignifikánsan. A mintavételi hely és a növényállomány együtt (Hely $\times$ Növény) szintén meghatározónak bizonyult az aktívan szűrők és a törmelékevők esetében, valamint ezen kívül a legelők és az aknázók előfordulásában. A mintavételi hónap és a növényállomány (Hónap $\times$ Növény) interakciója a legelők, az aktívan szűrők és a törmelékevők mennyiségi viszonyait befolyásolta. A három változó együttes interakciója (Hely $\times$ Hónap $\times$ Növény) – annak ellenére, hogy a

MANOVA alapján közösségi szinten nem tekinthető szignifikánsnak (6. táblázat) – a legelők és a törmelékevők esetében mégis meghatározónak bizonyult (7. táblázat).

7. táblázat. A táplálkozási csoportok (AFIL = aktívan szűrők; DET = törmelékevők; GRA = legelők; MIN = aknázók; PRE = ragadozók; SHR = aprítók; PFIL = passzívan szűrők) mennyisége alapján végzett ANOVA-k eredményei (ns = nem szignifikáns összefüggés).

Változók		Hely	Hónap	Növény	Hely × Hónap	Hely × Növény	Hónap × Növény	Hely × Hónap × Növény
	df	2, 54	2, 54	2, 54	4, 54	4, 54	4, 54	8, 54
SHR	<i>F</i>	1,68	14,87	1,89	1,52	0,86	1,83	0,89
	<i>P</i>	ns	< 0,001	ns	ns	ns	ns	ns
GRA	<i>F</i>	6,93	0,25	3,63	1,50	5,37	3,45	2,67
	<i>P</i>	0,002	ns	0,033	ns	0,001	0,014	0,015
AFIL	<i>F</i>	3,19	0,13	51,64	2,82	6,32	5,70	2,08
	<i>P</i>	0,049	ns	< 0,001	0,034	< 0,001	0,001	ns
PFIL	<i>F</i>	1,65	12,95	1,85	1,53	0,84	1,86	0,86
	<i>P</i>	ns	< 0,001	ns	ns	ns	ns	ns
DET	<i>F</i>	15,00	8,89	2,15	4,69	4,90	11,84	2,44
	<i>P</i>	< 0,001	< 0,001	ns	0,003	0,002	< 0,001	0,025
MIN	<i>F</i>	2,20	1,60	108,88	2,20	12,35	0,52	1,36
	<i>P</i>	ns	ns	< 0,001	ns	< 0,001	ns	ns
PRE	<i>F</i>	4,26	14,93	2,04	3,69	1,95	0,22	0,50
	<i>P</i>	0,019	< 0,001	ns	0,010	ns	ns	ns

A post hoc tesztek alapján (8. táblázat) az egyes táplálkozási csoportok közül az aknázók, és az aktívan szűrők legnagyobb mennyiségben a *Trapa*-, legkisebb mennyiségben pedig a *Nymphaea*- és a *Ceratophyllum*-állományokban fordultak elő. Az aktívan szűrők esetében az ANOVA ugyan mutatott szignifikáns összefüggést a csoport térbeli előfordulása és a mintavételi hely között is, de a post hoc teszt ugyanezt az összefüggést már nem igazolta ($P = 0,056$) (13–14. ábra).

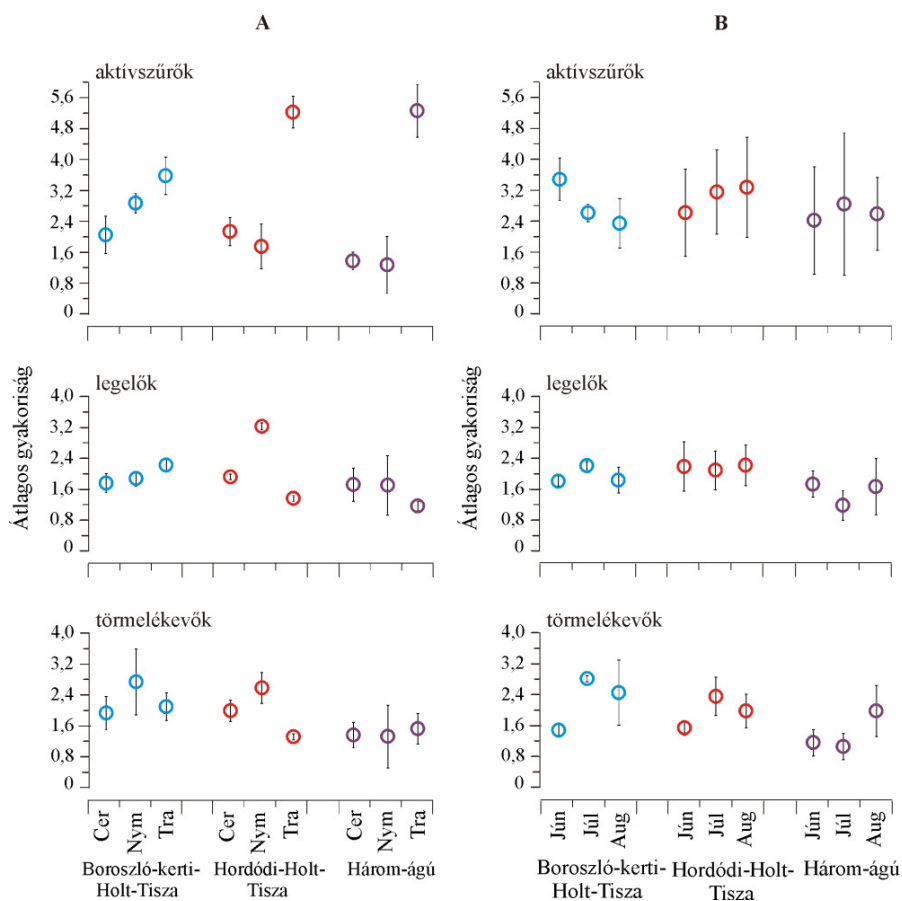
Összességében a mintavételi hely szerepe végül a legelők, a törmelékevők és a ragadozók esetében bizonyult meghatározónak. A felsoroltak közül a legelők és a törmelékevők a BKHT-ból és a HHT-ből, míg a ragadozók a HHT-ből kerültek elő legnagyobb gyakorisággal. A legelők emellett a *Nymphaea*-állományokat részesítették előnyben a

Trapa-állományokkal szemben, a törmelékevők és a ragadozók viszont nem mutattak szignifikáns összefüggést egyik növényállománnyal sem (13–14. ábra). Érdekes, hogy szemben a gyakori árvaszúnyogtaxonokkal, a funkcionális csoportok közül egyik sem mutatott egyértelmű kötődést az alámerülő *Ceratophyllum*-állományokkal (13–14. ábra).

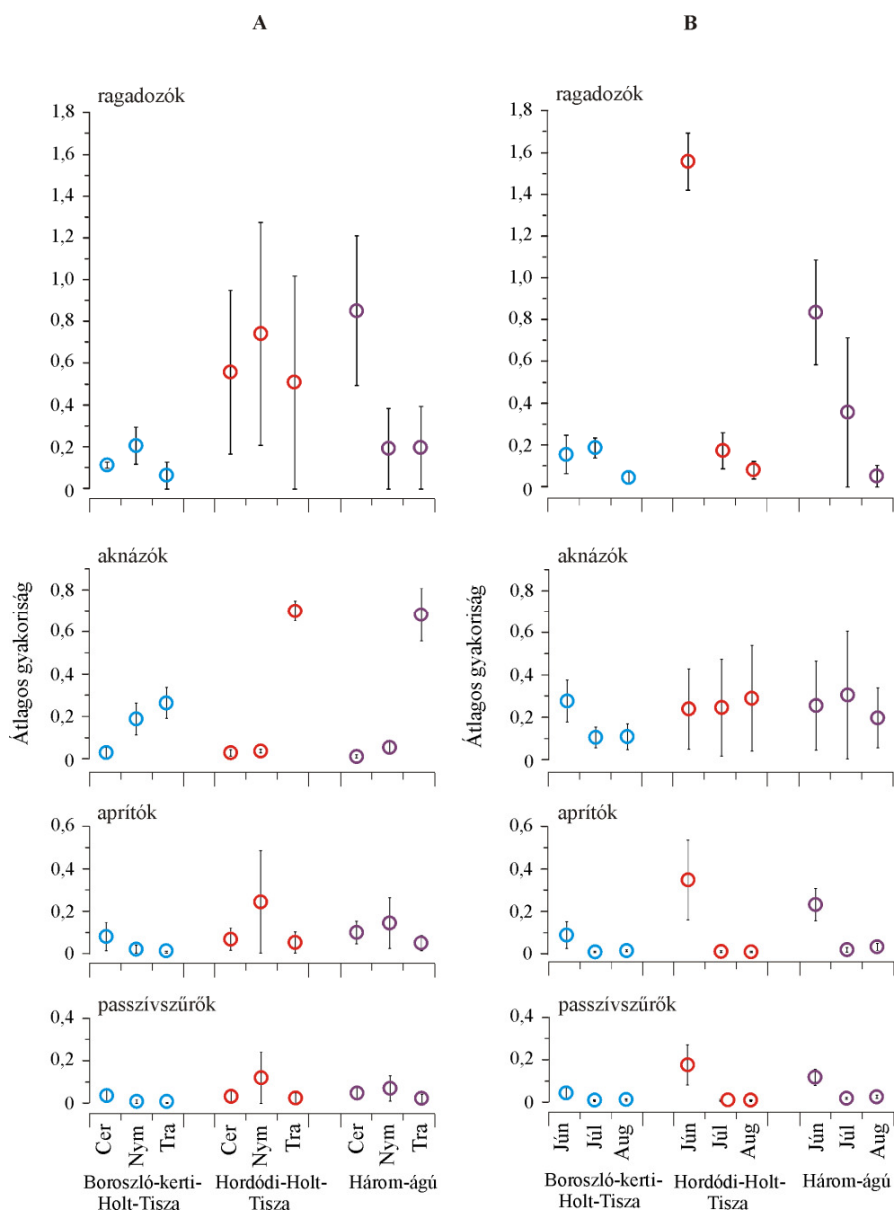
Az időbeli előfordulásokat figyelembe véve az aprítók, a passzívan szűrők és a ragadozók a júniusi, míg a törmelékevők a július–augusztusi időszakban jelentek meg legnagyobb mennyiségben (13–14. ábra).

8. táblázat. A varianciaanalíziseket követő Tukey-próba szignifikáns eredményei ($P < 0,05$) a funkcionális csoportok mennyisége alapján. A post hoc tesztet az önálló változókra (Hely, Hónap, Növény) alkalmaztuk, azokban az esetekben, amikor a korábbi ANOVA-k (7. táblázat) szignifikáns eredményt mutattak (ns = nem szignifikáns összefüggés; BKHT = Boroszló-kerti-Holt-Tisza; HHT = Hordódi-Holt-Tisza; 3AG = Három-ágú; Cer = *Ceratophyllum*; Nym = *Nymphaea*; Tra = *Trapa*-állomány).

Változók	Hely	Hónap	Növény
aprítók	ns	június > július, augusztus	ns
legelők	BKHT, HHT > 3AG	ns	Nym > Tra
aktívan szűrők	ns	ns	Tra > Nym, Cer
passzívan szűrők	ns	június > július, augusztus	ns
törmelékevők	BKHT, HHT > 3AG	július, augusztus > június	ns
aknázók	ns	ns	Tra > Nym, Cer
ragadozók	HHT > BKHT	június > július, augusztus	ns



13. ábra. A törmelékevő, a legelő és az aktívan szűrő funkcionális csoportok átlagos gyakoriságának ($\pm$ SE) tér- (A) és időbeli (B) különbségei (a Tukey-próba alapján, 8. táblázat) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*-, Nym = *Nymphaea*-, Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus).



14. ábra. A passzívan szűrő, az aprító, az aknázó és a ragadozó funkcionális csoportok átlagos denzitásának ($\pm$ SE) tér- (A) és időbeli (B) különbségei (a Tukey-próba alapján, 8. táblázat) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, a Hordódi-Holt-Tiszában és a Három-ágúban (Cer = *Ceratophyllum*-; Nym = *Nymphaea*-; Tra = *Trapa*-állomány; Jún = június; Júl = július; Aug = augusztus).

5.2. Az árvaszűnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban

5.2.1. A vizsgált holtmedrek összehasonlítása

Az 1999-ben végzett mintavételek során rögzített háttérváltozókat összehasonlítva (9. táblázat) csak az átlagos vízmélység (t-teszt, $t = -0,47$; $P = 0,640$) és a mintázott növényállományok mérete (t-teszt, $t = -1,68$; $P = 0,099$) bizonyult hasonlóknak a vizsgált holtmedrekben. Ugyanakkor a többi „szerkezeti” változó, a terepen megfigyelteknek megfelelően, szignifikánsan nagyobb volt a Nagy-morotvában (NAGM), mint a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában (BKHT).

9. táblázat. A szerkezeti változók, rövidítéseik és értékeik (átlag $\pm$ szórás és terjedelem) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában 1999-ben. A változók összehasonlítása a két holtmederben páros t-tesztel, illetve (a borítás esetében) Mann-Whitney U-tesztel történt (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

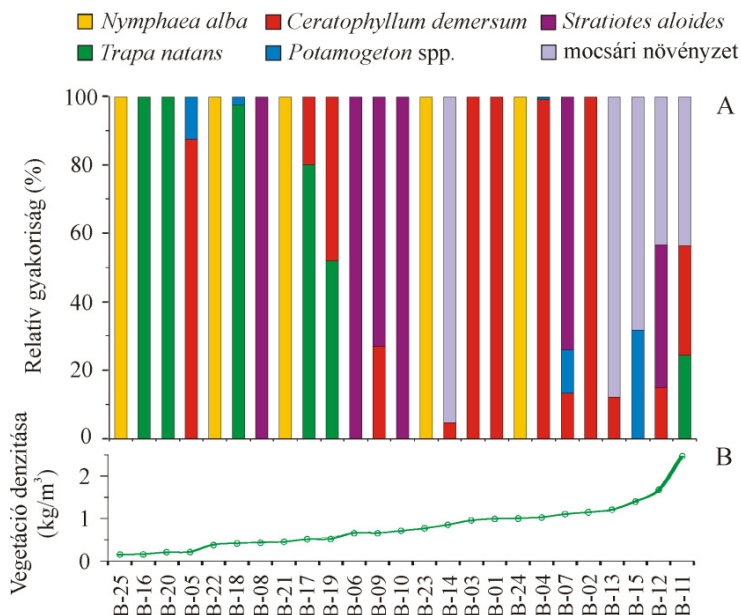
	Rövidítés	Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Nagy-morotva	
		Átlag ($\pm$ szórás)	Terjedelem	Átlag ($\pm$ szórás)	Terjedelem
növényzet tömege (g)	novtom*	846 (583)	135-2480	1368 (950)	325-4270
borítás (%)	novbor**	64 (28)	20-100	85 (14)	40-100
a mintázott növényi folt mérete (m ²)	foltm	56 (112)	1-550	2120 (6138)	12-30000
vízmélység (m)	vizm	0,82 (0,40)	0,31-1,75	0,87 (0,33)	0,22-1,31
parttól való távolság (m)	parttav***	10 (11)	1-40	45 (27)	2-110
legközelebbi nyíltvíztől való távolság (m)	nyvtav*	6 (8)	0-35	38 (56)	1-200

A növényállományok faji összetételét figyelembe véve mindkét holtmederben a *Ceratophyllum demersum* és a *Stratiotes aloides* dominált. A *Potamogeton* spp., a *Schoenoplectus lacustris* és a *Sparganium erectum* csak a BKHT-ban, míg a *Phragmites australis*, a *Typha latifolia* és a *Hydrocharis morsus-ranae* csak a NAGM-ban fordult elő (10. táblázat). Általánosságban elmondható, hogy a mintavételek idején a vizsgált növényfajok mindkét holtmederben fajgazdag, kevert állományokat alkottak, kivéve a *C. demersum* és a *N.*

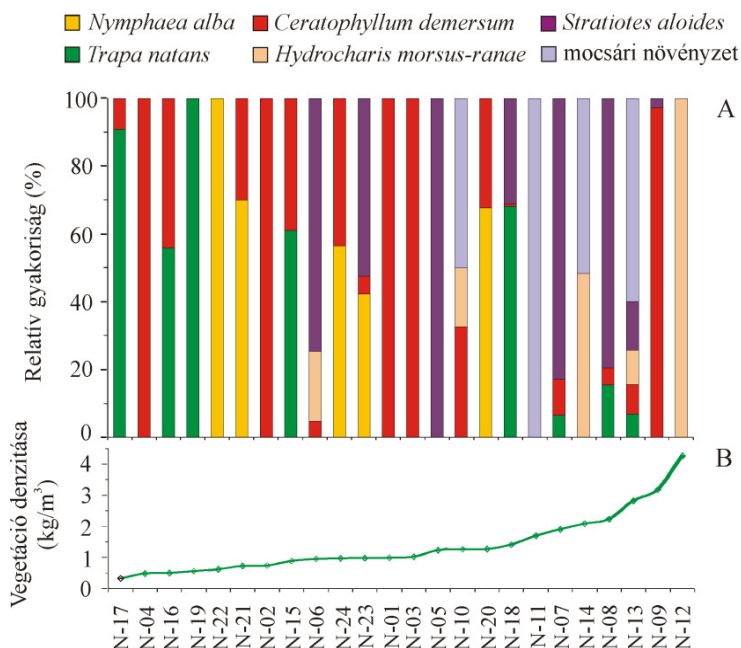
alba egyes állományait, amelyek esetenként monospecifikusnak mutatkoztak mindkét holtmederben (15–16. ábra).

10. táblázat. Az egyes növényfajok denzitása (g/m^3) a vizsgált növényfoltokban, rövidítéseik és értékeik (átlag $\pm$ szórás és terjedelem) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában 1999-ben.

		Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Nagy-morotva	
	Rövidítés	Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem
<i>Ceratophyllum demersum</i>	cer dem	770 (1144)	0-3817	972 (1794)	0-8132
<i>Hydrocharis morsus-ranae</i>	hyd mra	0	0	177 (437)	0-1895
<i>Nymphaea alba</i>	nym alb	151 (352)	0-1379	248 (557)	0-2263
<i>Phragmites australis</i>	mocsar	0	0	258 (1262)	0-6182
<i>Potamogeton crispus</i>	pot spe	3 (16)	0-82	0	0
<i>Potamogeton lucens</i>	pot spe	51 (172)	0-650	0	0
<i>Schoenoplectus lacustris</i>	mocsar	77 (389)	0-1943	0	0
<i>Sparganium erectum</i>	mocsar	524 (1891)	0-8417	0	0
<i>Stratiotes aloides</i>	str alo	607 (1272)	0-4484	592 (1202)	0-4863
<i>Trapa natans</i>	tra nat	189 (414)	0-1538	273 (455)	0-1524
<i>Typha angustifolia</i>	mocsar	268 (1085)	0-5300	183 (623)	0-2371
<i>Typha latifolia</i>	mocsar	0	0	184 (902)	0-4417



15. ábra. A vizsgált növényállományok (B01–25) összetétele (A) a mintázott állományok növekvő denzitása (B) mentén rendezve, a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában.



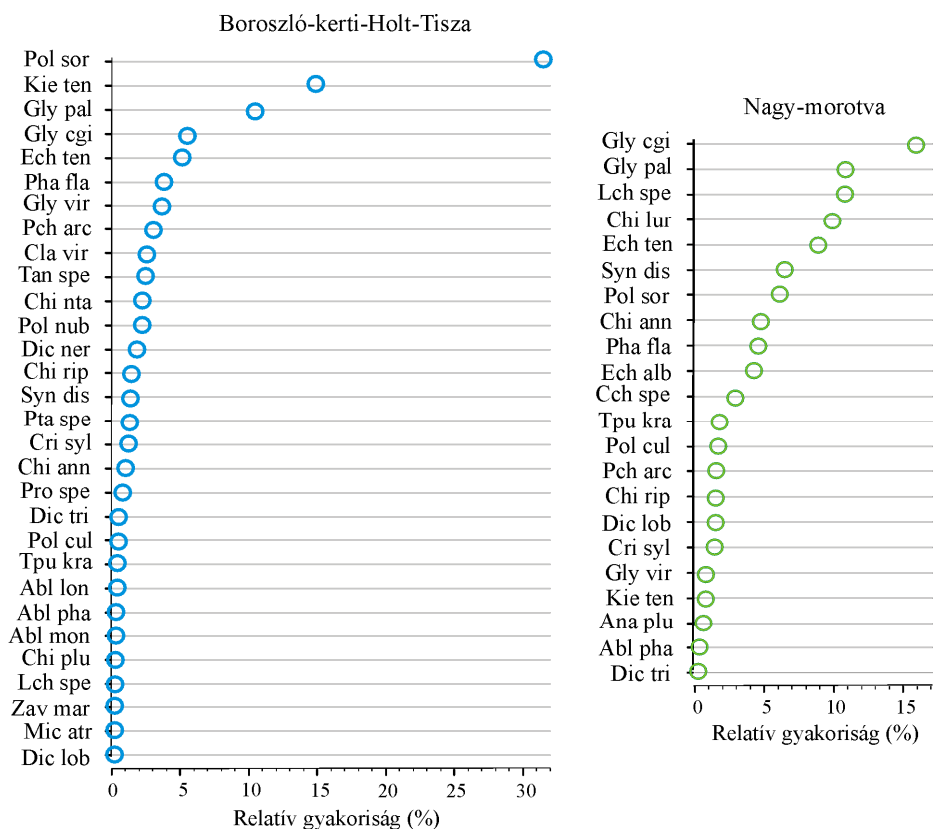
16. ábra. A vizsgált növényállományok (N01–24) összetétele (A) a mintázott állományok növekvő denzitása (B) mentén rendezve, a Nagy-morotvában.

5.2.2. A vizsgált holtmedrek árvaszúnyog-együttese

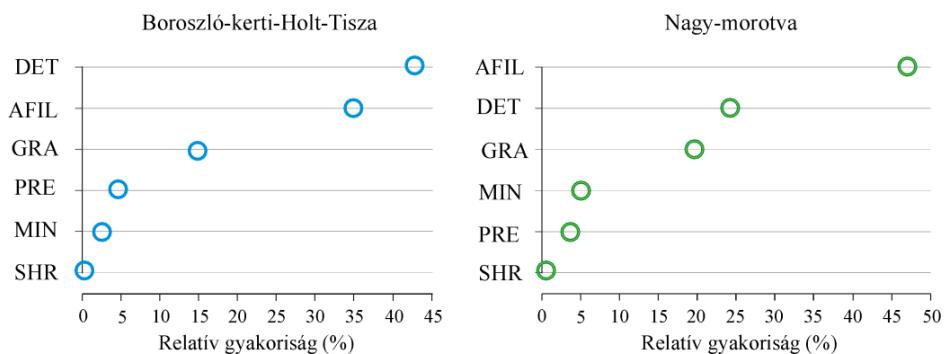
Az 1999-ben végzett mintavételt követően összesen három alcsaládból (Tanypodinae: 6, Orthocladiinae: 1, Chironominae: 27) 34 árvaszúnyogtaxont azonosítottunk (Boroszló-kerti-Holt-Tisza: 30, Nagymorotva: 22). Ezek közül 18 taxon mindkét holtmederben, míg 12 taxon csak a BKHT-ban és 4 taxon csak a NAGM-ban fordult elő (11. táblázat).

A BKHT-ban három árvaszúnyogfaj adta az összegyedszám több mint felét (56%), ezek a *Polypedilum sordens* (30%), a *Kiefferulus tendipediformis* (15%) és a *Glyptotendipes pallens* (11%). A NAGM-ban ugyanakkor a *Glyptotendipes cauliginellus* (14%), az *Endochironomus tendens* (12%), a *Chironomus luridus* gr. (10%), a *Chironomus* (*Lobochironomus*) sp. (11%) és a *Glyptotendipes pallens* (10%) voltak a leggyakoribbak (17. ábra). Összességében az árvaszúnyogok átlagos denzitása több mint kétszer nagyobb volt a BKHT-ban (86 egyed/m³), mint a NAGM-ban (40 egyed/m³), bár ez a különbség nem tekinthető statisztikailag szignifikánsnak (t-teszt, $t = 1,98$; $P = 0,054$) (11. táblázat).

Az előkerült árvaszúnyogok összesen hat táplálkozási csoportba tartoztak (aprítók, legelők, aktívan szűrők, törmelékevők, aknázók és ragadozók), amelyek közül valamennyi előfordult mindkét víztérben. Összességében az aktívan szűrők, a törmelékevők és a legelők domináltak. Emellett a ragadozók és az aknázók kerültek még elő nagyobb mennyiségben, míg az aprítók nagyon kis arányban fordultak csak elő a mintákban (18. ábra).



17. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tiszából és a Nagy-morotvából 1999-ben előkerült árvaszúnyogtaxonok (a nevek rövidítéseit az 11. táblázat tartalmazza) relatív gyakorisága.



18. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tiszából és a Nagy-morotvából 1999-ben előkerült táplálkozási csoportok (AFIL = aktívan szűrők; DET = törmelékevők; GRA = legelők; MIN = aknázók; PRE = ragadozók; SHR = aprítók) relatív gyakorisága.

Taxon		Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Nagy-morotva	
		Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem
<i>Tanypus kraatzi</i> (Kieffer, 1912)	Tpu kra	0,38 (1,31)	0-5	0,76 (3,24)	0-15,79
<i>Procladius</i> (<i>Holotanypus</i>) sp.	Pro spe	0,71 (2,04)	0-7,5	0	0
<i>Anatopynia plumipes</i> (Fries, 1823)	Ana plu	0	0	0,29 (1,03)	0-4,35
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962	Abl lon	0,37 (1,32)	0-5,71	0	0
<i>Ablabesmyia monilis</i> (Linnaeus, 1758)	Abl mon	0,19 (0,96)	0-4,82	0	0
<i>Ablabesmyia phatta</i> (Egger, 1863)	Abl pha	0,19 (0,97)	0-4,88	0,18 (0,89)	0-4,35
<i>Cricotopus sylvestris</i> gr.	Cri syl	1,08 (3,27)	0-14,28	0,62 (1,69)	0-5,31
<i>Chironomus</i> (<i>Camptochironomus</i>) sp.	Cch spe	0	0	1,22 (3,10)	0-12,5
<i>Chironomus annularius</i> agg.	Chi ann	0,89 (2,48)	0-10	1,97 (3,16)	0-9,09
<i>Chironomus luridus</i> agg.	Chi lur	0	0	4,05 (7,54)	0-31,58
<i>Chironomus plumosus</i> agg.	Chi plu	0,15 (0,77)	0-3,85	0	0
<i>Chironomus riparius</i> agg.	Chi rip	1,26 (3,06)	0-12,12	0,65 (1,80)	0-7,69
<i>Chironomus nuditarsis</i> Keyl, 1961	Chi nta	1,95 (3,39)	0-12,19	0	0
<i>Chironomus</i> (<i>Lobochironomus</i>) sp.	Lch spe	0,13 (0,67)	0-3,33	4,41 (6,92)	0-21,05
<i>Cladopelma virescens</i> (Meigen, 1818)	Cla vir	2,23 (3,76)	0-14,81	0	0
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (Kieffer, 1921)	Dic lob	0,1 (0,5)	0-2,5	0,65 (1,42)	0-5,26
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Stæger, 1839)	Dic ner	1,61 (2,60)	0-7,32	0	0
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (Kieffer, 1916)	Dic tri	0,45 (1,41)	0-5,71	0,14 (0,48)	0-1,83
<i>Endochironomus albipennis</i> (Meigen, 1830)	Ech alb	0	0	1,77 (7,19)	0-35,40

11. táblázat. Az árvaszűnyogtaxonok jegyzéke, a nevek rövidítése; átlagos denzitása (egyed/m³; ±szórás) és egyedszám terjedelme (egyed/m³) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában, az 1999. évi gyűjtések alapján.

		Boroszló-kerti-Holt-Tisza		Nagy-morotva	
Taxon		Átlag (±szórás)	Terjedelem	Átlag (±szórás)	Terjedelem
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	Ech ten	4,46 (8,88)	0-40	3,64 (9,01)	0-34,34
<i>Glyptotendipes viridis</i> (Macquart, 1834)	Gly vir	3,18 (8,36)	0-29,79	0,36 (1,15)	0-5,26
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (Kieffer, 1913)	Gly cgi	4,78 (7,59)	0-29,27	6,49 (11,39)	0-36,84
<i>Glyptotendipes pallens</i> (Meigen, 1804)	Gly pal	9,05 (20,16)	0-80	4,43 (9,60)	0-42,10
<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (Goetghebuer, 1921)	Kie ten	12,88 (16,49)	0-52,05	0,36 (1,26)	0-5,26
<i>Parachironomus gracilior</i> gr.	Pch arc	2,65 (5,18)	0-19,51	0,67 (1,38)	0-4,08
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (Meigen, 1818)	Pha fla	3,31 (7,09)	0-34,04	1,89 (4,95)	0-21,92
<i>Polypedilum sordens</i> (van der Wulp, 1874)	Pol sor	27,21 (61,56)	0-275	2,52 (5,07)	0-23
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	Pol nub	1,94 (4,68)	0-19,23	0	0
<i>Polypedilum cultellatum</i> Goetghebuer, 1931	Pol cul	0,45 (1,77)	0-8,51	0,73 (1,65)	0-5,48
<i>Synendotendipes dispar</i> gr.	Syn dis	1,20 (2,66)	0-11,11	2,66 (8,30)	0-31,58
<i>Zavreliella marmorata</i> (van der Wulp, 1858)	Zav mar	0,11 (0,55)	0-2,74	0	0
<i>Micropsectra atrofasciata</i> agg.	Mic atr	0,11 (0,55)	0-2,74	0	0
<i>Paratanytarsus</i> sp.	Pta spe	1,16 (2,73)	0-10,71	0	0
<i>Tanytarsus</i> sp.	Tan spe	2,15 (5,73)	0-19,17	0	0
Összegyedszám		86,35 (105,38)	2,38-407,14	40,49 (43,18)	1,85-210,53

5.2.3. A növényállományok szerkezete és az árvaszúnyog-együttesek előfordulása közötti összefüggés

Az árvaszúnyog-együttesek és a növényállományok hasonlósági mátrixait összevetve az egyes mintavételi helyek között a BKHT-ban szignifikáns korrelációt találtunk (Mantel-teszt, $R = 0,322$; $P < 0,001$), míg a NAGM-ban ugyanez nem volt megfigyelhető (Mantel-teszt, $R = -0,004$; $P = 0,499$). Az árvaszúnyogok és a növényállományok diverzitását összehasonlítva nem találtunk egyértelmű összefüggést sem a BKHT-ban (Spearman rank korreláció, $R = 0,119$; $P = 0,057$), sem a NAGM-ban (Spearman rank korreláció, $R = 0,073$; $P = 0,730$).

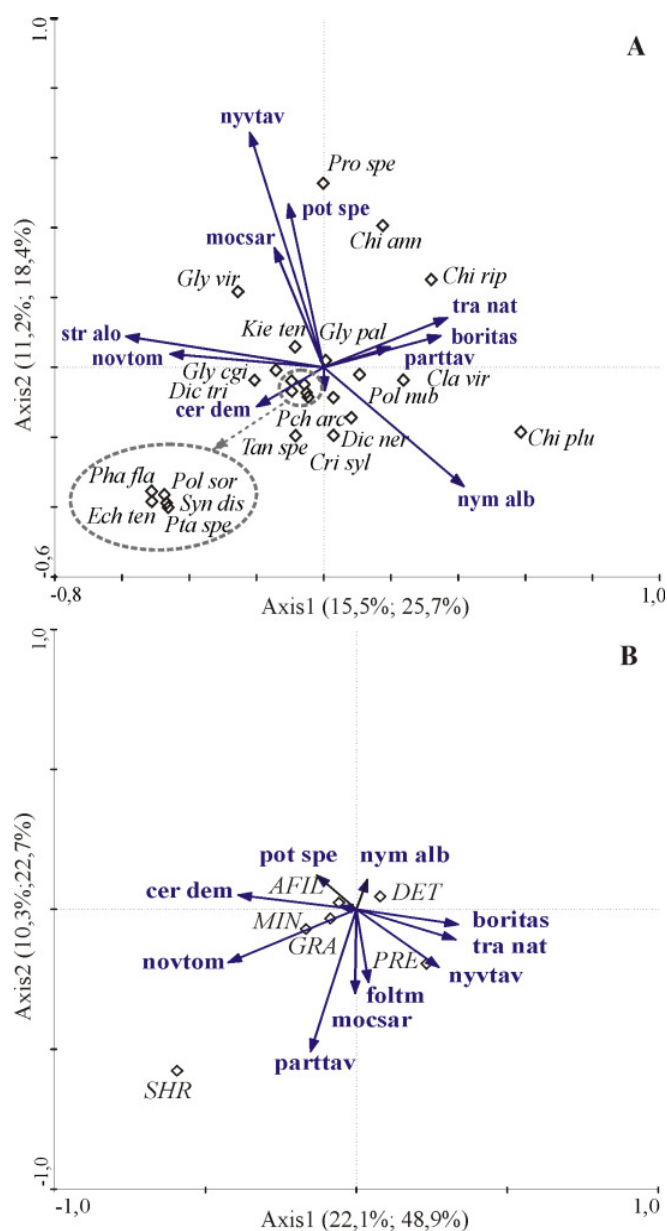
A növényzeti változók és az árvaszúnyog-együtteseket összetételére vonatkozóan futtatott négy CCA-ból (a taxonok és a funkcionális csoportok szintjén, a két holtmederben) csak egy (a BKHT árvaszúnyogtaxonokon alapuló elemzése) mutatott szignifikáns eredményt, de ez is csak a teljes modellre (valamennyi tengelyre együtt) és nem az egyes tengelyekre (19–20. ábra).

A BKHT-ban az árvaszúnyog taxonok denzitását és növényzeti változókat felhasználva a teljes modell szignifikánsan ($F = 1,82$; $P = 0,004$) magyarázta a teljes variancia 60,6%-át, azonban az egyes tengelyek önállóan nem bizonyultak szignifikánsnak (19. ábra). Az első két CCA tengely a „faj-környezet adatok” (species-environment data) varianciájának 44,1%-át és a „faj adatok” (species data) varianciájának 26,7%-át magyarázta. A „forward selection” módszerrel három szignifikáns „összetételi” változót találtunk, amelyek a *Nymphaea alba*, a *Stratiotes aloides* és a *Trapa natans* mennyisége (12. táblázat). A felsorolt három változó határozta meg nagyrészt az első tengelyt együtt a növényzet denzitásával és a borítással. Az úszó levelű (*T. natans* és *N. alba*) növényfajok az ordinációs diagram jobb oldalán helyezkednek el és elsősorban törmelékevő árvaszúnyogtaxonokkal (*Chironomus* spp., *Cladopelma virescens*) mutattak összefüggést. A második tengely leginkább a *Potamogeton* fajokkal, a mocsári növényzettel és a legközelebbi nyíltvíztől való távolsággal mutatott korrelációt és ezekkel a változókkal a *Procladius* sp., a *Chironomus annularius* agg. és a *Glyptotendipes viridis* mutatott lehetséges kapcsolatot. Ugyanakkor az árvaszúnyogtaxonok nagy része a diagram középpontja körül

csoportosult, ami arra utal, hogy előfordulásukat nem határozta meg egyik vizsgált háttérváltozó sem szignifikánsan (19. ábra).

12. táblázat. A kanonikus korrespondencia elemzés során vizsgált változók (a nevek rövidítését az 9–10. táblázat tartalmazza) kiválasztásának eredménye a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában „forward stepwise” módszerrel. Az egyes változók relatív hozzájárulásának és szignifikanciájának becslése Monte Carlo permutációs teszttel történt (a szignifikáns változók félkövérrel kiemelve).

Változó	Kumulatív sajátérték	<i>P</i>	Változó	Kumulatív sajátérték	<i>P</i>
Boroszló-kerti-Holt-Tisza					
árvaszúnyogtaxonok × változók			guildek × változók		
nym alb	0,17	0,012	novbor	0,02	0,188
str alo	0,33	0,012	cer dem	0,03	0,276
mocsar	0,46	0,092	parttav	0,05	0,112
novtom	0,57	0,07	nyvtav	0,07	0,106
tra nat	0,71	0,03	tra nat	0,08	0,296
novbor	0,83	0,064	novtom	0,09	0,382
parttav	0,95	0,056	foltm	0,09	0,536
foltm	1,06	0,096	mocsar	0,1	0,626
pot spe	1,13	0,402	str alo	0,11	0,4
nyvtav	1,23	0,078	pot spe	0,11	0,624
cer dem	1,29	0,482	nym alb	0,11	0,87
Nagy-morotva					
árvaszúnyogtaxonok × változók			guildek × változók		
vizm	0,21	0,02	tra nat	0,02	0,162
tra nat	0,39	0,078	vizm	0,03	0,278
str alo	0,56	0,072	novbor	0,04	0,4
nyvtav	0,73	0,084	parttav	0,05	0,48
hyd mra	0,85	0,322	nyvtav	0,05	0,472
cer dem	0,96	0,364	nym alb	0,07	0,268
nym alb	1,07	0,398	foltm	0,08	0,346
foltm	1,15	0,688	novtom	0,08	0,578
novbor	1,25	0,478	mocsar	0,09	0,354
novtom	1,33	0,648	str alo	0,1	0,488
parttav	1,43	0,562	hyd mra	0,11	0,676
mocsar	1,52	0,554	cer dem	0,11	0,91

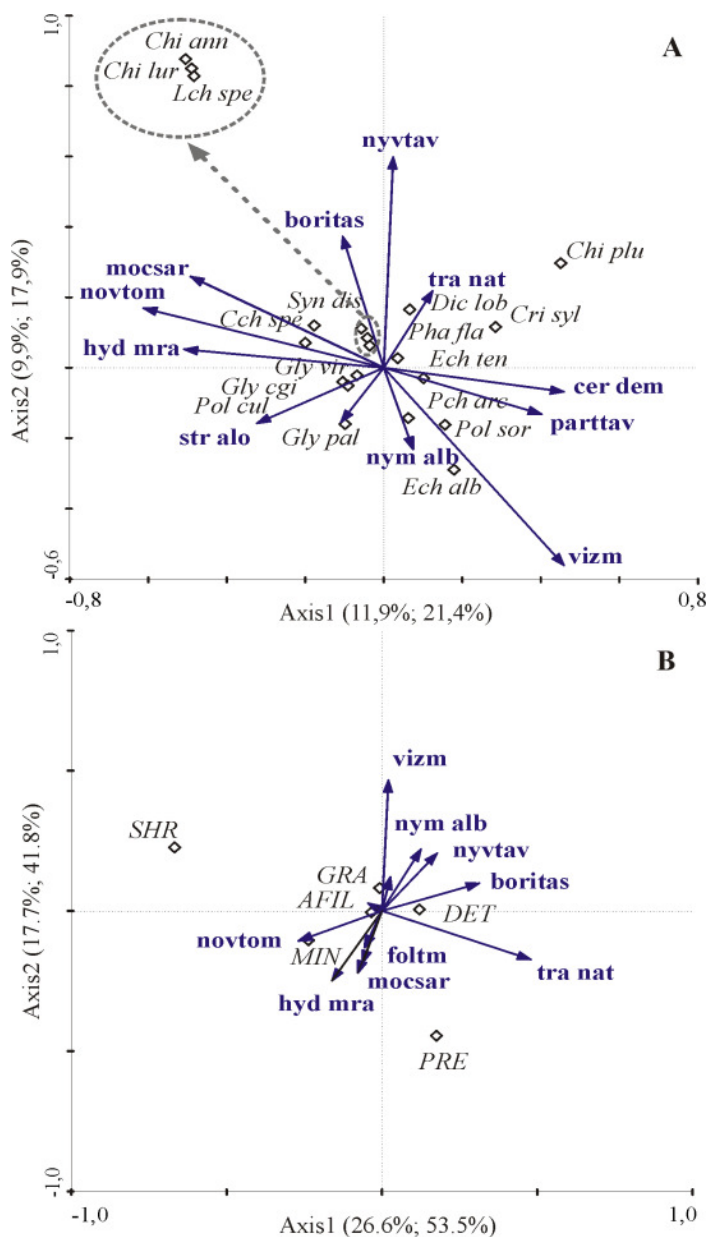


19. ábra. A növényzeti változók és az árvaszúnyogtaxonok (A), ill. a funkcionális csoportok (B) közötti összefüggések a CCA eredményei alapján a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában. A változók statisztikai szerepére vonatkozó eredmények a 12. táblázatban láthatók. A taxonok és a változók neveinek rövidítéseit az 9–11. táblázat tartalmazza, a funkcionális csoportok neveinek rövidítései pedig a következők: SHR = aprítók, GRA =legelők, DET = törmelékevők, AFIL =aktívan szűrők, MIN =aknázók, PRE = ragadozók.

A NAGM-ban az árvaszúnyogtaxonok és növényzeti változók alapján a CCA a teljes variancia 55,6 %-át magyarázta, azonban ez az eredmény sem az egyes tengelyekre, sem a teljes modellre nézve nem bizonyult szignifikánsnak (20. ábra). Az első két CCA tengely magyarázta a „faj-környezet adatok” (species-environment data) varianciájának 39,3%-át és a „faj adatok” (species data) varianciájának 21,8%-át. A „forward selection” módszer alapján csak a vízmélység bizonyult meghatározónak (12. táblázat), ami az *Endochironomus albipennis* denzitásával mutatott korrelációt. Emellett a *Chironomus plumosus* agg. mutatott összefüggést a *Ceratophyllum demersum* és a *Trapa natans* mennyiségével, valamint a nyíltvíztől való távolsággal, a borítással és a parttól való távolsággal (20. ábra).

Az ordinációk egyik holtmederben sem mutattak szignifikáns kapcsolatot a növényzeti változók és a táplálkozási csoportok mennyiségi előfordulása között (19–20. ábra).

Az együttesek szintjén a többszörös regresszió-elemzés alapján a BKHT-ban mind az árvaszúnyogok fajgazdagsága ($\beta = 0,63$; $P < 0,01$), mind azok denzitása ($\beta = 0,56$; $P < 0,01$) pozitívan korrelált a növényzet denzitásával. Emellett a fajgazdagság negatív korrelációt mutatott a nyíltvíztől való távolsággal ($\beta = -0,48$; $P > 0,02$), az árvaszúnyogok denzitása pedig a *Nymphaea alba* mennyiségével ($\beta = -0,49$; $P > 0,02$). Ugyanakkor a NAGM-ban sem az árvaszúnyogok denzitása, sem a fajgazdagsága nem mutatott szignifikáns összefüggést egyik növényzeti változóval sem (13. táblázat).



20. ábra. A növényzeti változók és az árvaszűnyogtaxonok (A), ill. a funkcionális csoportok (B) közötti összefüggések a CCA eredményei alapján a Nagy-morotvában. A változók statisztikai szerepére vonatkozó eredmények a 12. táblázatban láthatók. A taxonok és a változók neveinek rövidítéseit az 9–11. táblázat tartalmazza, a funkcionális csoportok neveinek rövidítései pedig a következők: SHR = aprítók, GRA =legelők, DET = törmelékevők, AFIL =aktívan szűrők, MIN =aknázók, PRE = ragadozók.

5.2.4. A növényállományok szerkezetének szerepe a taxonok és a funkcionális csoportok szintjén

A többszörös regresszióanalízis eredményei alapján a tisztán „összetételi” változóknak önmagukban viszonylag kis hatása ($R^2_{adj.} \leq 0,3$) volt az árvaszúnyogtaxonok és funkcionális csoportok térbeli előfordulására, kivéve a *Chironomus riparius* agg. ($R^2_{adj.} = 0,534$; $P < 0,001$) előfordulását a BKHT-ban és a *Glyptotendipes pallens* ($R^2_{adj.} = 0,372$; $P < 0,003$) előfordulását a NAGM-ban (13. táblázat). Ugyanakkor bár a „szerkezeti” változók önállóan is sokkal inkább meghatározták az árvaszúnyogok előfordulását, mint az „összetételi” változók, eredményeink alapján hatásuk csak a BKHT-ban volt jól megfigyelhető és csak bizonyos taxonokra, illetve funkcionális csoportokra korlátozódott (21. ábra). Így a BKHT-ban a *G. pallens* ($R^2_{adj.} = 0,376$; $P < 0,002$), a *Polypedilum sordens* ($R^2_{adj.} = 0,326$; $P < 0,005$) és a legelők ($R^2_{adj.} = 0,318$; $P < 0,005$), a NAGM-ban pedig kizárólag a ragadozók ($R^2_{adj.} = 0,389$; $P < 0,002$) denzitására volt viszonylag erős hatásuk ($R^2_{adj.} \geq 0,3$). A „szerkezeti” és az „összetételi” változók közös hatása (teljes modell) a BKHT-ban az *Endochironomus tendens* ($R^2_{adj.} = 0,453$; $P < 0,001$), a *G. cauliginellus* ($R^2_{adj.} = 0,429$; $P < 0,005$), a *Kiefferulus tendipediformis* ($R^2_{adj.} = 0,622$; $P < 0,001$) és a *Polypedilum sordens* ($R^2_{adj.} = 0,464$; $P < 0,001$), a NAGM-ban pedig a *G. cauliginellus* ($R^2_{adj.} = 0,358$; $P < 0,005$) esetében bizonyult erősen szignifikánsnak (21. ábra).

A BKHT-ban a tisztán „összetételi” változók közül elsősorban a felszínen kiterülő levelű növényfajok befolyásolták szignifikánsan a gyakori árvaszúnyogtaxonok előfordulását (13. táblázat). Így a *Nymphaea alba* negatívan korrelált a *C. riparius* agg. ($\beta = -0,66$; $P < 0,01$), a *K. tendipediformis* ($\beta = -0,41$; $P < 0,01$) és a *P. sordens* ($\beta = -0,39$; $P < 0,05$) mennyiségével és a *Trapa natans* is negatív korrelációt mutatott a *K. tendipediformis* ($\beta = -0,37$; $P < 0,05$) esetében. Emellett a *Potamogeton* spp. ($\beta = 0,53$; $P < 0,01$) és a *Ceratophyllum demersum* ($\beta = 0,53$; $P < 0,01$) denzitása pozitívan korrelált a *C. riparius* agg. előfordulásával (13. táblázat). A kolokán (*Stratiotes aloides*) szignifikánsan pozitív korrelációkat mutatott az *E. tendens* ($\beta = 0,47$; $P < 0,05$), a *G. cauliginellus* ($\beta = 0,53$; $P < 0,01$) és a *Phaenopsectra flavipes* ($\beta = 0,35$; $P = 0,07$) és negatívat a *C. riparius* agg. ($\beta = -0,51$; P

<0,01) esetében. A NAGM-ban a *Trapa natans* ismét negatívan korrelált a *G. pallens* ($\beta = -0,35$; $P < 0,05$) mennyiségével. Emellett a csak ebben a holtmederben előforduló *Hydrocharis morsus-ranae* pozitív korrelációkat mutatott, mind a *G. cauliginellus* ($\beta = 0,48$; $P < 0,05$), mind a *G. pallens* ($\beta = 0,5$; $P < 0,01$) mennyiségével (13. táblázat).

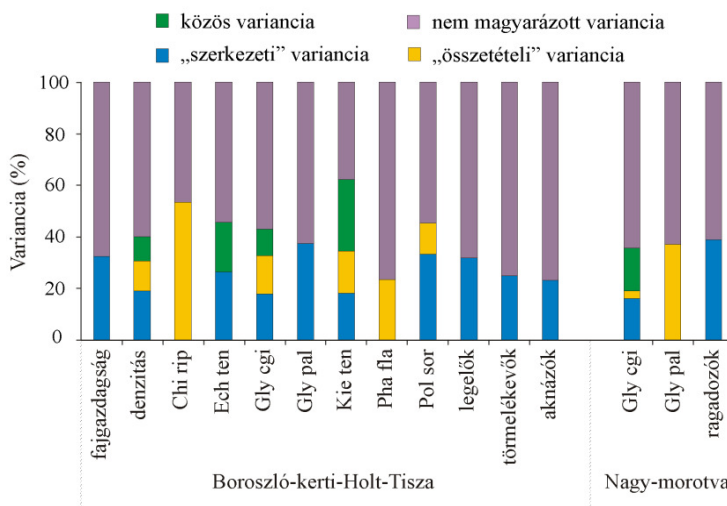
A tisztán „szerkezeti” változókat alapul véve a növényzet denzitása a BKHT-ban pozitívan korrelált az *E. tendens* ($\beta = 0,41$; $P < 0,05$), a *G. cauliginellus* ($\beta = 0,56$; $P < 0,01$), a *G. pallens* ($\beta = 0,71$; $P < 0,001$), a *K. tendipediformis* ($\beta = 0,51$; $P < 0,01$) és a *P. sordens* ($\beta = 0,66$; $P < 0,01$), valamint a NAGM-ban a *G. cauliginellus* ($\beta = 0,60$; $P < 0,002$) denzitásával. A BKHT-ban emellett negatív korrelációkat találtunk a nyíltvíztől való távolság és a *G. pallens* ($\beta = -0,36$; $P < 0,05$), valamint a *P. sordens* ($\beta = -0,50$; $P < 0,01$) között, a parttól való távolság és a *K. tendipediformis* ($\beta = -0,55$; $P < 0,01$) között, illetve a vegetáció borítása és az *E. tendens* ($\beta = -0,53$; $P < 0,01$) előfordulása között (13. táblázat).

A táplálkozási csoportok csak a „szerkezeti” változókkal mutattak szignifikáns összefüggést. A BKHT-ban a növényzet denzitása pozitív korrelációt mutatott a legelők ($\beta = 0,48$; $P < 0,02$) és negatív a törmelékevők ($\beta = -0,53$; $P < 0,01$) mennyiségével. Ugyanitt a nyíltvíztől való távolság negatív korrelációt mutatott szintén a legelőkkel ($\beta = -0,62$; $P < 0,01$), a vegetáció borítása pedig az aknázókkal ($\beta = -0,51$; $P < 0,01$). A NAGM-ban a parttól való távolság pozitívan ($\beta = 0,62$; $P < 0,01$), a vízmélység pedig negatívan korrelált ($\beta = -0,55$; $P < 0,01$) a ragadozók előfordulásával (13. táblázat).

A BKHT-ban tehát az elemzésekbe bevont árvaszúnyogtaxonok közül összesen hét (*Chironomus riparius* agg., *Endochironomus tendens*, *Glyptotendipes cauliginellus*, *G. pallens*, *Kiefferulus tendipediformis*, *Phaenopsectra flavipes*, *Polypedilum sordens*) mutatott szignifikáns korrelációt a vizsgált növényzeti változókkal (21. ábra). Összességében a BKHT-ban a gyakori árvaszúnyogok előfordulását a tisztán „szerkezeti” (18–38%) és a tisztán „összetételi” (12–53%) változók eltérő arányban magyarázták. Ezen kívül a teljes regressziós modell (amely mind a tisztán „szerkezeti”, mind a tisztán „összetételi” változókat, mind azok együttes hatását magában foglalja) a variancia további 10–28%-át magyarázta, míg annak nagyobb része (38–77%) az esetek többségében

megmagyarázatlan maradt (21. ábra). A három, szignifikáns regressziókat mutató funkcionális csoport (legelő, aktívan szűrő és aknázó) esetében kizárólag a „szerkezeti” változócsoporthoz volt szignifikáns magyarázó értéke (23–32%), a fennmaradó variancia (68–77%) pedig megmagyarázatlan maradt (21. ábra).

A NAGM-ban a növényzeti változóknak csak a *Glyptotendipes cauliginellus*, a *G. pallens*, valamint a ragadozó táplálkozási csoport előfordulására volt szignifikáns hatása. A két árvaszúnyogfaj közül a *G. cauliginellus* előfordulását viszonylag kis arányban ugyan, de mind a tisztán „szerkezeti” (16%), mind a tisztán „összetéti” változók (3%), mind ezek együttes hatása (17%) magyarázta. Ugyanakkor a variancia legnagyobb része (64%) ebben az esetben is megmagyarázatlan maradt. Ezzel szemben a *G. pallens* előfordulására csak az „összetéti” változók (37%), míg a ragadozó funkcionális csoport előfordulására csak a „szerkezeti” változók (39%) bizonyultak meghatározónak, bár a variancia legnagyobb hányada (61–63%) ismét megmagyarázatlan maradt (21. ábra).



21. ábra. A variancia particionálás eredménye a többszörös regresszió-elemzések (MRA) alapján. A vizsgálatba csak azokat a változókat vontuk be, amelyek az összetéti és a szerkezeti almodellek esetében szignifikánsnak bizonyultak (lásd részletesebben 13. táblázat). Az árvaszúnyogok neveinek rövidítéseit az 11. táblázat tartalmazza.

13. táblázat. Többszörös lineáris regressziós modellek az árvaszúnyogok fajgazdagsága, denzitása, a gyakori taxonok és a táplálkozási csoportok (GRA = legelők, AFIL = aktívan szűrők, DET = törmelékevők, MIN = aknázók, PRE = ragadozók) denzitása és a növényzeti változók között („+” pozitív; „-” negatív; „ns” nem szignifikáns korrelációt jelöl) a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában. A változók és az árvaszúnyogok nevének rövidítését a 9–11. táblázat tartalmazza.

Szerkezeti almodell		Összetételi almodell	Teljes modell		
			df	F	P
Boroszló-kerti-Holt-Tisza					
fajgazdagság	+ novtom; - nyvtav	ns	2, 22	6,79	<0,005
denzítás	+ novtom	- nym alb	2, 22	9,06	<0,001
Chi rip	ns	+ pot spe; - str alo; - nym alb; - cer dem	4, 20	7,89	<0,001
Cla vir	ns	ns	—	—	ns
Ech ten	- novbor; + novtom	+ str alo	3, 21	7,62	<0,001
Gly cgi	+ novtom	+ str alo	2, 22	10,04	<0,001
Gly pal	+ novtom; - nyvtav	ns	2, 22	8,23	<0,002
Kie ten	- parttav; + novtom	- nym alb; - tra nat	4, 20	10,86	<0,001
Pch arc	ns	ns	—	—	ns
Pha fla	ns	+ str alo	3, 21	3,46	<0,034
Pol sor	+ novtom; - nyvtav	- nym alb	3, 21	7,92	<0,001
GRA	- nyvtav; + novtom	ns	2, 22	6,60	<0,005
AFIL	ns	ns	—	—	ns
DET	- novtom	ns	1, 23	8,93	<0,006
MIN	- novbor	ns	1, 23	8,28	<0,008
PRE	ns	ns	—	—	ns
Nagy-morotva					
fajgazdagság	ns	ns	—	—	ns
denzítás	ns	ns	—	—	ns
Chi lur	ns	ns	—	—	ns
Lch spe	ns	ns	—	—	ns
Ech alb	ns	ns	—	—	ns
Ech ten	ns	ns	—	—	ns
Gly cgi	+ novtom	+ hyd mra	2, 21	7,43	<0,004
Gly pal	ns	+ hyd mra; - tra nat	2, 21	7,81	<0,003
Pha fla	ns	ns	—	—	ns
Pol sor	ns	ns	—	—	ns
GRA	ns	ns	—	—	ns
AFIL	ns	ns	—	—	ns
DET	ns	ns	—	—	ns
MIN	ns	ns	—	—	ns
PRE	+ parttav; - vizm	ns	2, 21	8,35	<0,002

5.3. A növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek jellemzése

Annak ellenére, hogy a növényzet között élő makrogerinctelen közösségek tér- és időbeli előfordulásával számos munka foglalkozik, ezek nagy része az árvaszúnyogokat csak család, vagy alcsalád szintjén említi. Azon esetekben viszont, ahol a lehetőségekhez mérten pontosabb (génusz vagy faji szintű) azonosítás is történt, az epifitikus árvaszúnyogtaxonok jegyzéke hasonló képet mutat (14. táblázat, ill. az ott hivatkozott irodalmak). Az előkerült árvaszúnyogok közül az *Ablabesmyia* spp., a *Cricotopus* sp. (*sylvestris* gr.), a *Psectrocladius* sp. (*sordidelus* gr.), az *Endochironomus albipennis*, az *E. tendens*, a *Glyptotendipes cauliginellus*, a *G. pallens*, a *Polypedilum sordens* és a *Paratanytarsus* sp., az általunk megfigyeltékhez hasonlóan, az esetek többségében nagy számban találhatók az ilyen habitatokban (14. táblázat).

Jelen dolgozatban a felhasznált minták alapján összességében három alcsaládba tartozó 41 árvaszúnyogtaxon (15. táblázat; Tanypodinae: 7, Orthocladiinae: 4; Chironominae: 30) előfordulását jeleztem négy Tisza-menti holtmeder változatos növényállományaiból. Közülük 9 taxon (*Cricotopus sylvestris* gr., a *Dicrotendipes lobiger*, a *Dicrotendipes tritonus*, az *Endochironomus tendens*, a *Glyptotendipes cauliginellus*, a *Glyptotendipes pallens*, a *Parachironomus gracilior* gr., a *Phaenopsectra flavipes* és a *Polypedilum sordens*) valamennyi mintavétel során előkerült. Érdekes, hogy a mindenhol előforduló árvaszúnyogok közül egy kivételével valamennyi a Chironominae alcsaládba, azon belül is a Chironomini tribuszba sorolható, az egyetlen kivételt a *C. sylvestris* gr. jelentette, ami az Orthocladiinae alcsaládba tartozik.

14. táblázat. A növényzet között előforduló gyakori árvaszűnyogtaxonok (* = aknázó taxonok), a vizsgált növényállományok és a mintavételek helyének jegyzéke irodalmi és saját adatok alapján

Irodalom	Domináns árvaszűnyogtaxonok	Növényállomány	Mintavétel helye
Berg 1950	<i>Cricotopus elegans*</i> , <i>C. flavipes*</i> , <i>C. trifasciatus*</i> , <i>G. dreisbachi*</i> , <i>Glyptotendipes lobiferus</i> *, <i>P. illinoense*</i> , <i>Polypedilum ophioides*</i> , <i>P. sordens</i> , <i>Tanytarsus nigricans</i>	<i>Potamogeton</i> spp.	"Michigan waters" (USA)
Brodersen <i>et al.</i> 2001	<i>Ablabesmyia</i> sp., <i>Corynoneura ambigua</i> , <i>Corynoneura lateralis</i> , <i>Cricotopus</i> sp., <i>Psectrocladius</i> sp., <i>Cryptochironomus</i> sp., <i>Einfeldia</i> sp., <i>Endochironomus</i> sp., <i>Glyptotendipes</i> sp., <i>Partanytarsus</i> sp.	<i>Ceratophyllum</i> sp., <i>Chara</i> spp., <i>Nymphaea</i> sp., <i>Potamogeton</i> sp., <i>Stratiotes aloides</i>	Lake Søbygaard (Dánia)
Cattaneo <i>et al.</i> 1998	<i>Labrundinia</i> sp., <i>Psectrocladius sordidellus</i> gr., <i>Dicrotendipes tritonus</i> gr., <i>Micropsectra</i> sp.	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Najas marina</i> , <i>Trapa natans</i>	Lago di Candia (Olaszország)
Čerba <i>et al.</i> 2010	<i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Cricotopus/Orthocladius</i> sp., <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Paratanytarsus</i> sp.	<i>Myriophyllum spicatum</i>	Lake Sakadaš (Horvátország)
Drake 1983	<i>Cricotopus bicinctus</i> , <i>C. fuscus</i> , <i>C. sylvestris</i> , <i>Orthocladius</i> sp. A, <i>O. thienemanni</i> , <i>Psectrocladius semivirens</i> , <i>Polypedilum sordens</i>	<i>Schoenoplectus lacustris</i>	River Kennett (Nagy Britannia)
Dvořák 1996	<i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Glyptotendipes viridis</i> , <i>Polypedilum sordens</i>	<i>Nuphar lutea</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Typha angustifolia</i>	Lake Loosdrecht (Hollandia)
Dvořák és Best 1982	<i>Ablabesmyia monilis</i> , <i>A. longistyla</i> , <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Glyptotendipes</i> sp., <i>G. cauliginellus</i> , <i>Parachironomus arcuatus</i> gr.	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Elodea</i> sp., <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Nitella mucronata</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Polygonum amphibium</i> , <i>Sparganium erectum</i> , <i>Typha angustifolia</i>	Lake Vechten (Hollandia)

Irodalom	Domináns árvaszúnyogtaxonok	Vizgált növényfajok	Mintavétel helye
Kornijów 1989	<i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Psectrocladius psilopterus</i> gr., <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Limnochironomus</i> sp., <i>Parachironomus arcuatus</i> gr., <i>Polypedilum nubeculosum</i> gr., <i>Tanytarsus lauterborni</i> gr.	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Elodea canadensis</i> , <i>Myriophyllum alternifolium</i> , <i>M. spicatum</i> , <i>Potamogeton lucens</i> , <i>P. praelongus</i>	Lake Piaseczno, Lake Głębokie (Lengyelország)
Kornijów <i>et al.</i> 1990; Kornijów és Gulati 1992a-b	<i>Ablabesmyia</i> sp., <i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Psectrocladius psilopterus</i> , <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Microtendipes pedellus</i> , <i>Tanytarsus gregarius</i> gr.	<i>Chara globularis</i> , <i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Elodea nuttallii</i> , <i>Phragmites australis</i> , lebegő alga-szőnyeg (<i>Miogeotia</i> sp.)	Lake Zwemlust (Hollandia)
Lods-Crozet és Lachavanne 1994	<i>Ablabesmyia monilis</i> , <i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Dicrotendipes lobiger</i> , <i>Endochironomus</i> sp., <i>E. albipennis</i> , <i>Glyptotendipes pallens</i> gr., <i>Stenochironomus</i> sp., <i>Paratanytarsus</i> sp.	<i>Potamogeton pectinatus</i> , <i>P. perfoliatus</i>	Lake Geneva (Svájc)
Soszka 1975a-b	<i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Endochironomus tendens</i> , <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> , <i>Synendotendipes dispar</i> gr., <i>Tanytarsus lauterborni</i> gr.	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Potamogeton lucens</i> , <i>P. perfoliatus</i>	Lake Mikołajskie, Lake Śniardwy, Lake Warniak (Lengyelország)
Strayer <i>et al.</i> 2003	<i>Cricotopus</i> sp., <i>Phaenopsectra</i> sp., <i>Polypedilum</i> sp., <i>Rheotanytarsus</i> sp., <i>Tanytarsus</i> sp.	<i>Trapa natans</i> , <i>Vallisneria americana</i>	Hudson River (USA)
Surányi 1943	<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> *	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	Balaton (Magyarország)

Irodalom	Domináns árvaszúnyogtaxonok	Vizsgált növényfajok	Mintavétel helye
Tarkowska-Kukuryk 2006	<i>Psectrocladius sordidellus</i> gr., <i>Dicrotendipes</i> sp.*, <i>Glyptotendipes</i> sp.*, <i>Paratanytarsus</i> sp.	<i>Stratiotes aloides</i>	Lake Łukie (Lengyelország)
Tarkowska-Kukuryk 2010	<i>Ablabesmyia phatta</i> , <i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Psectrocladius sordidellus</i> gr., <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Glyptotendipes</i> sp., <i>Paratanytarsus austriacus</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i>	Lake Skomielno, Lake Syczyńskie (Lengyelország)
Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008	<i>Ablabesmyia phatta</i> , <i>Cricotopus sylvestris</i> gr., <i>Psectrocladius sordidellus</i> gr., <i>Endochironomus albipennis</i> , <i>Glyptotendipes</i> sp., <i>Polypedilum sordens</i> , <i>Paratanytarsus austriacus</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Chara</i> spp., <i>Elodea canadensis</i> , <i>Myriophyllum spicatum</i>	Lake Kleszczów, Lake Rotcze, Lake Sumin, Lake Głębokie, Lake Syczyńskie (Lengyelország)
Tóth <i>et al.</i> 2008b	<i>Chironomus luridus</i> agg., <i>Dicrotendipes notatus</i> , <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> *, <i>Kiefferulus tendipediformis</i> , <i>Synendotendipes dispar</i> gr.	<i>Typha angustifolia</i>	Halápi-tározó (Magyarország)
Urban 1975	<i>Endochironomus tendens</i> *, <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> *	<i>Elodea canadensis</i> , <i>Myriophyllum spicatum</i> , <i>Potamogeton lucens</i> , <i>P. perfoliatus</i>	Lake Mikolajskie (Lengyelország)
Jelen dolgozatban, valamint Árva <i>et al.</i> 2009; Tóth <i>et al.</i> 2006b, 2008a, 2011, 2012	<i>Chironomus luridus</i> agg., <i>C. (Loboc.) dorsalis</i> , <i>Endochironomus albipennis</i> *, <i>E. tendens</i> *, <i>Glyptotendipes cauliginellus</i> *, <i>G. pallens</i> *, <i>Kiefferulus tendipediformis</i> , <i>Phaenopsectra flavipes</i> , <i>Polypedilum sordens</i>	<i>Ceratophyllum demersum</i> , <i>Hydrocharis morsus-ranae</i> , <i>Nymphaea alba</i> , <i>Phragmites australis</i> , <i>Potamogeton</i> spp., <i>Schoenoplectus lacustris</i> , <i>Sparganium erectum</i> , <i>Stratiotes aloides</i> , <i>Trapa natans</i> , <i>Typha</i> spp.	Boroszló-kerti-Holt-Tisza, Nagy-morotva, Hordódi-Holt-Tisza, Három-ágú (Magyarország)

Az előkerült árvaszúnyogok legnagyobb része (24 taxon) irodalmi adatok alapján is elsősorban a növényzet között élnek, nagyrészüik gyakran aknázó életmódot folytatva. További 10 taxon részben a növényzet között, részben szerves törmelékben gazdag (pl. a növényzet alatti) üledék felszínén fordul elő. Végül mindössze 7 taxonról vannak olyan ismereteink, hogy elsősorban az üledékben élnek. A mintavételeink során előkerült árvaszúnyogok élőhelyi igényeit és táplálkozási szokásait (amennyiben ismert) az 15. táblázatban foglaltam össze elsősorban irodalmi adatok és részben saját megfigyelések alapján.

Az elsősorban üledéklakónak tekinthető árvaszúnyogok (15. táblázat, ill. az ott hivatkozott irodalmak) közül a *Chironomus annularius* agg. (46 egyed) került elő a legnagyobb egyedszámban. A taxon képviselőivel azonban időnként, kis mennyiségben a növényzet között is találkozhatunk (Moller Pillot 2009). A *Chironomus plumosus* agg. (22 egyed) és a *C. riparius* agg. (20 egyed) egyedei viszont az üledékben fordulnak elő legnagyobb gyakorisággal és csak nagyon ritkán fordulnak elő a növényzet között (15. táblázat). Utóbbi két taxon csak az 1999-ben vett mintákban fordult elő, így jelenlétüket részben magyarázhatja a mintavétel módja. A lezárásos-kigyűjtéses mintavételek során – mikor a növényzetet, és a vizet az állatokkal együtt vödör, illetve kézi háló segítségével kiemeljük a mintavevőből – előfordulhat, hogy az üledék részben felkavarodik, ami okozhatja, hogy elsősorban üledéklakóként ismert árvaszúnyogok is bekerülnek a mintákba. Feltételezhetően szintén a mintavételek során megbolygatott üledékből kerülhetett elő a maradék három, nagyon kis egyedszámban (<10 egyed) megjelenő taxon (*Procladius* sp., *Chironomus nuditarsis*, *Einfeldia pagana*, *Micropsectra atrofasciata* agg.) is.

A növényzet között és az üledékben egyaránt nagy valószínűséggel előforduló csoportba tartozó taxonok (15. táblázat, ill. az ott hivatkozott irodalmak) közül a *Psectrocladius sordidellus* gr. (60 egyed), a *Kiefferulus tendipediformis* (124 egyed), a *Tanytarsus* sp. (157 egyed) és a *Chironomus luridus* agg. (173 egyed) voltak a leggyakoribbak. Ugyanakkor valamennyi mintavétel során az elsősorban a növényzet között élő árvaszúnyogok fordultak elő a legnagyobb egyedszámban (15. táblázat, ill. az ott hivatkozott irodalmak). Közülük is a *Paratanytarsus*

sp. (729 egyed), az *Endochironomus tendens* (576 egyed), a *Dicrotendipes lobiger* (530 egyed), a *Polypedilum sordens* (374 egyed) és a *Dicrotendipes tritonus* (321 egyed) volt dominánsnak tekinthető, emellett viszonylag nagy egyedszámban került elő a *Glyptotendipes cauliginellus* (143 egyed), a *Phaenopsectra flavipes* (135 egyed), a *Glyptotendipes pallens* (130 egyed), a *Cricotopus sylvestris* gr. (97 egyed), a *Parachironomus gracilior* gr. (94 egyed) és az *Ablabesmyia monilis* (89 egyed).

Az előkerült árvaszúnyogok a korábban már leírtaknak megfelelően hét táplálkozási csoportba tartoztak. Ha az előbbieken ismertetett három csoportot (15. táblázat) vesszük alapul, az elsősorban üledéklakónak tekinthető árvaszúnyogokra leginkább a törmelékevő táplálkozási mód volt jellemző. Emellett kisebb arányban ugyan, de megjelentek az aktívan szűrők és a ragadozók, valamint szórványosan az aprítók és a legelők is. A növényzet között és az üledékben egyaránt előforduló taxonok nagy többsége szintén elsősorban a törmelékevő és kisebb mértékben a ragadozó típusba tartozott. Viszont itt az aktívan szűrő táplálkozási mód mellett már nagyobb arányban jelent meg a legelő táplálkozási mód. Az elsősorban növényzet között élő árvaszúnyogok mutatták a legváltozatosabb táplálkozási formákat, ebben a csoportban mind a hét táplálkozási típus képviseltette magát. Közülük az aktívan szűrők, a legelők, a törmelékevők domináltak, emellett viszonylag gyakoriak voltak a ragadozók, és nagyon kis arányban ugyan, de ebben a csoportban megjelentek az aprítók és a passzívan szűrők is. A növényzet között élő árvaszúnyogok közül irodalmi adatok alapján (15. táblázat) 12 taxon (*Cricotopus* sp., *C. sylvestris* gr., *Dicrotendipes nervosus*, *Endochironomus albipennis*, *E. tendens*, *Glyptotendipes caulicola*, *G. viridis*, *G. cauliginellus*, *G. pallens*, *Polypedilum sordens*, *Synendotendipes dispar* gr., *S. lepidus*) folytat kisebb-nagyobb rendszerességgel aknázó életmódot, ami az esetek nagy részében az aktívan szűrő táplálkozási móddal együtt jelenik meg.

15. táblázat. A mintavételeink során előkerült árvaszúnyogok jegyzéke (az összegyedszámok alapján sorba rendezve), egyedszáma (zárójelben), élőhely preferenciája és táplálkozása (utóbbi elsősorban Moog 2002 alapján) irodalmi és saját adatok alapján

1. Növényzet között élő taxonok	Élőhely	Táplálkozás
<i>Paratanytarsus</i> sp. (729)	szubmerz növényzet, gyakran <i>Ceratophyllum</i> -állományok (Brodersen <i>et al.</i> 2001; Woodcock <i>et al.</i> 2005)	valószínűleg aktívan szűrő, legelő és törmelékevő
<i>Endochironomus tendens</i> (576)	gyakran aknázó öregező, sérült levelekben (Urban 1975; Moog 2002; Moller Pillot 2009)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (530)	<i>Stratiotes</i> -állományokban (Moller Pillot 2009)	legelő, aktívan szűrő és törmelékevő
<i>Polypedilum sordens</i> (374)	gyakran <i>Potamogeton</i> - és emerz állományokban, időnként másodlagos (mások által felhagyott járatokban) aknázó (Berg 1950; Moller Pillot 2009)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (321)	<i>Ceratophyllum</i> -állományokban (Cattaneo <i>et al.</i> 1998)	legelő, aktívan szűrő és törmelékevő
<i>Glyptotendipes cauliginellus</i> (143)	jellegetes aknázó, emerz növényzetben, <i>Stratiotes</i> - és <i>Potamogeton</i> -állományokban (pl. Surányi 1942, 1943; Soszka 1975a; Moller Pillot 2009)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Phaenopsectra flavipes</i> (135)	nem túl sűrű állományokban (Moller Pillot 2009)	főleg legelő és törmelékevő, részben aktívan szűrő
<i>Glyptotendipes pallens</i> (130)	gyakran aknázó <i>Stratiotes</i> -, <i>Potamogeton</i> - és emerz állományokban (Moller Pillot 2009)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Cricotopus sylvestris</i> gr. (97)	időnként aknázó, gyakran <i>Potamogeton</i> - és <i>Ceratophyllum</i> -állományokban (Kornijów és Gulati 1992b; Kornijów <i>et al.</i> 1990; Brodersen <i>et al.</i> 2001)	elsősorban legelő, részben aprító, passzívan szűrő és törmelékevő
<i>Parachironomus arcuatus</i> gr. (94)	gyakran <i>Ceratophyllum</i> - és emerz állományokban, ritkán aknázó (Urban 1975; Dvořák és Best 1982; Moller Pillot 2009)	főleg legelő és törmelékevő, részben ragadozó (Dvořák és Best 1982)
<i>Ablabesmyia monilis</i> (89)	főleg növényzet között, részben a növényzet alatti szerves törmelékben gazdag üledékben (Vallenduuk és Moller Pillot 2007)	ragadozó, kis részben törmelékevő

15. táblázat. (Folytatás...)

1. Növényzet között élő taxonok	Élőhely	Táplálkozás
<i>Glyptotendipes viridis</i> (45)	gyakran aknázó emerz állományokban (Dvořák 1996; Moller Pillot 2009)	legelő, aktívan szűrő (Dvořák 1996)
<i>Endochironomus albipennis</i> (34)	gyakran aknázó (Dvořák 1996)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Synendotendipes dispar</i> gr. (28)	gyakran aknázó (Tóth <i>et al.</i> 2008b)	elsősorban aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (17)	időnként aknázó, <i>Potamogeton</i> - és emerz állományokban (Woodcock <i>et al.</i> 2005; Moller Pillot 2009)	legelő, aktívan szűrő és törmelékevő
<i>Polypedilum cultellatum</i> (16)	<i>Potamogeton</i> - és <i>Myriophyllum</i> -állományokban (Moller Pillot 2009)	valószínűleg aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Chironomus</i> (<i>Camptoc.</i>) sp. (15)	valószínűleg szubmerz állományokat preferál (Moller Pillot 2009)	valószínűleg törmelékevő, aktívan szűrő és részben aprító
<i>Ablabesmyia phatta</i> (13)	főleg szubmerz állományokban, részben a növényzet alatti szerves törmelékben gazdag üledékben (Vallenduuk és Moller Pillot 2007)	ragadozó, kis részben törmelékevő
<i>Cricotopus</i> sp. (10)	<i>Potamogeton</i> -állományokban (Brodersen <i>et al.</i> 2001)	valószínűleg legelő, törmelékevő
<i>Synendotendipes lepidus</i> (7)	gyakran aknázó (Tóth <i>et al.</i> 2006a)	valószínűleg aktívan szűrő, részben legelő és törmelékevő
<i>Ablabesmyia longistyla</i> (4)	főleg növényzet között, részben a növényzet alatti szerves törmelékben gazdag üledékben (Dvořák és Best 1982; Vallenduuk és Moller Pillot 2007)	ragadozó, kis részben törmelékevő
<i>Glyptotendipes caulicola</i> (3)	gyakran aknázó <i>Stratiotes</i> -és emerz állományokban (Tóth <i>et al.</i> 2008b; Moller Pillot 2009)	valószínűleg aktívan szűrő, legelő és törmelékevő
<i>Zavreliella marmorata</i> (2)	<i>Stratiotes</i> - és emerz állományokban (Tóth <i>et al.</i> 2008b; Moller Pillot 2009)	?
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (1)	<i>Stratiotes</i> -, <i>Ceratophyllum</i> - és emerz állományokban (Moller Pillot 2009)	ragadozó

15. táblázat. (Folytatás...)

2. Részben növényzet között élő taxonok	Élőhely	Táplálkozás
<i>Chironomus luridus</i> agg. (173)	valószínűleg növényi (allochton) törmeléken (Moller Pillot 2009)	valószínűleg törmelékevő, részben aktívan szűrő
<i>Tanytarsus</i> sp. (157)	gyakori a növényzet alatti üledéken (Reiss és Fittkau 1971; Woodcock <i>et al.</i> 2005)	valószínűleg törmelékevő, részben legelő (Reiss és Fittkau 1971)
<i>Kiefferulus tendipediformis</i> (124)	növényzet alatti üledéken, de emerz állományokban is (Tóth <i>et al.</i> 2008b; Moller Pillot 2009)	törmelékevő, részben aktívan szűrő
<i>Psectrocladius sordidellus</i> gr. (60)	növényzet alatt, de <i>Ceratophyllum</i> -állományokban is (Brodersen <i>et al.</i> 2001; Tarkowska-Kukuryk 2010)	?
<i>Chironomus (Loboc.) longipes</i> (41)	növényzet alatti üledéken és emerz állományokban (Tóth <i>et al.</i> 2008b; Moller Pillot 2009)	valószínűleg törmelékevő
<i>Cladopelma virescens</i> (24)	növényzet alatti üledéken és szubmerz "isoetid" növényeken (Moller Pillot 2009)	elsősorban törmelékevő, részben ragadozó és legelő
<i>Polypedilum nubeculosum</i> (19)	növényzet alatti üledéken, de növényzet közt aknázhat is (Moller Pillot 2009)	elsősorban törmelékevő, részben aktívan szűrő és legelő
<i>Tanytus kraatzi</i> (9)	üledékfelszínen és növényzet közt (Vallenduuk és Moller Pillot 2007)	ragadozó, részben törmelékevő
<i>Anatopynia plumipes</i> (2)	üledékfelszínen és növényzet közt (Vallenduuk és Moller Pillot 2007)	ragadozó, kis részben törmelékevő
<i>Acricotopus lucens</i> (2)	üledékfelszínen a litorális régióban és növényzet között (Wiederholm 1983; Kornijów és Gulati 1992b)	valószínűleg legelő
3. Üledéklakó taxonok	Élőhely	Táplálkozás
<i>Chironomus annularius</i> agg. (46)	üledéklakó, szórványosan növényzet közt (Moller Pillot 2009)	valószínűleg törmelékevő, esetleg aprító (Moller Pillot 2009)
<i>Chironomus plumosus</i> agg. (22)	iszapos üledékben, akár mélyebb rétegekben is (Moller Pillot 2009)	elsősorban törmelékevő, részben aktívan szűrő (Moller Pillot 2009)
<i>Chironomus riparius</i> agg. (20)	iszapos üledékben, akár mélyebb rétegekben is (Moller Pillot 2009)	elsősorban törmelékevő, kis részben aktívan szűrő (Moller Pillot 2009)
<i>Einfeldia pagana</i> (9)	üledékfelszínen lakócsövekben (Moller Pillot 2009)	elsősorban törmelékevő, kis részben aktívan szűrő
<i>Procladius</i> sp. (5)	főleg üledéklakó (Moller Pillot 2009)	ragadozó, részben törmelékevő
<i>Chironomus nudatarsis</i> (1)	szerves törmelékben gazdag üledéken (Moller Pillot 2009)	valószínűleg törmelékevő
<i>Micropsectra atrofasciata</i> agg. (1)	iszapos üledékben (Wiederholm 1983)	főleg törmelékevő, részben aktívan szűrő és legelő

6. Értékelés

6.1. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő megjelenésű növényfajokon

6.1.1. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogok térbeli előfordulásában

Eredményeim alapján elmondható, hogy az árvaszúnyogok teljes denzitását és fajgazdagságát, egyaránt szignifikánsan meghatározta a növényállomány típusa. Mind az átlagos egyed-, mind a taxonszámok az összetett szerkezetű *Ceratophyllum*-állományokban voltak a legnagyobbak és a jóval egyszerűbb külső morfológiával jellemezhető *Nymphaea*-, illetve *Trapa*-állományokban a kisebbek.

A mintavételek során előkerült domináns árvaszúnyogtaxonok térbeli előfordulására a növényállomány típusa és a mintavételi hónap tűnt leginkább meghatározónak, míg a mintavételi hely (a vizsgált vízterek) szerepe kevésbé volt kifejezett. A mintavétel helyével kapcsolatban egy igazán szembeeső különbség adódott. A három holtmeder közül a Hordódi-Holt-Tisza és a Három-ágú a gyakori taxonok (*Chironomus luridus* agg., *Polypedilum sordens*, *Tanytarsus* sp.) előfordulása alapján szignifikánsan elkülönült a Boroszló-kerti-Holt-Tiszától, míg egymással szemben (a *Dicrotedipes lobiger* kivételével) egyik esetben sem mutattak szignifikáns különbséget. Földrajzi elhelyezkedésük alapján (1. ábra) a Hordódi-Holt-Tisza és a Három-ágú egymás közvetlen közelében (K 20°44', É 47°39'), a Tisza-tó (Kisköreitározó) területén helyezkednek el, szemben a felső-Tisza-menti Boroszló-kerti-Holt-Tiszával (K 22°24', É 48°05'). Az előbbi két víztér közelsége és közös tározótérben való elhelyezkedése részben hozzájárulhatott az árvaszúnyog-együtteseik összetételében megfigyelhető nagyobb mértékű hasonlóság kialakulásához. Az egymástól viszonylag nagy távolságra elhelyezkedő vízterek közötti különbségeket egyrészt magyarázhatja az árvaszúnyogok csekély diszperziós képessége (Armitage *et al.* 1995), de az egyes holtmedrek egyéb jellemzői (pl. a holtmeder kora, trofitás, fizikai és kémiai paraméterek) szintén befolyásolhatták (pl. Ali *et al.*

2002) az árvaszűnyogok előfordulását. Ugyanakkor ezen tényezők részletes vizsgálatára jelen munkában nem került sor.

A növényfajok közül a gyakori árvaszűnyogok nagy többsége (*Cricotopus sylvestris* gr., *Psectrocladius sordidellus* gr., *Dicrotendipes lobiger*, *D. tritonus*, *Phaenopsectra flavipes*, *Polypedilum sordens*, *Paratanytarsus* sp. és *Tanytarsus* sp.) az összetett szerkezetű *Ceratophyllum*-állományokat részesítette előnyben. Leírt előfordulásuk nagymértékben megegyezik az irodalomban megfigyeltekkel és (a *D. lobiger*, a *P. sordens* és a *Tanytarsus* sp. kivételével) valamennyi felsorolt taxonról ismertek olyan adatok (15. táblázat), amelyek azt támasztják alá, hogy viszonylag gyakran fordulnak elő szubmerz (elsősorban *Ceratophyllum*-, *Potamogeton*-dominanciájú) növényállományokban (Berg 1950; Kornijów *et al.* 1990; Kornijów és Gulati 1992b; Cattaneo *et al.* 1998; Brodersen *et al.* 2001; Woodcock *et al.* 2005; Moller Pillot 2009; Tarkowska-Kukuryk 2010).

Ugyanakkor két faj, a *Phaenopsectra flavipes* és az *Endochironomus tendens* esetében épp fordítva, a *Ceratophyllum*-állományokban tapasztaltuk a legkisebb átlagos denzitást. A döntően legelő és törmelékevő táplálkozású *Phaenopsectra flavipes* (Moog 2002) elsősorban a *Trapa*- és részben a *Nymphaea*-állományokban fordult elő, míg a *Ceratophyllum*-állományokból csak a Hordódi-Holt-Tiszából és onnan is csak nagyon kis egyedszámban került elő. Irodalmi adatok alapján ez a faj nem kedveli a túl sűrű növényállományokat (Moller Pillot 2009 és 15. táblázat). Mivel a mintavételek során elsősorban az augusztusi időszakban fordult elő nagy mennyiségben, az ekkorra már viszonylag nagy egyedsűrűséggel jellemezhető *C. demersum* valószínűleg nem jelenthetett számára kedvező életfeltételeket. Az elsősorban aktívan szűrő táplálkozású és gyakran aknázóként ismert *Endochironomus tendens* (Moog 2002 és 15. táblázat) szintén a sulymos (*Trapa*-) állományokban fordult elő nagy denzitással. Megfigyeléseink alapján a *Trapa natans* úszó leveleinek megvastagodott levélnyele, amely a levegőztető alapszövet duzzanata, kiváló étletteret biztosít az aknázó életmódú szervezetek számára (Árva *et al.* 2009; Tóth *et al.* 2011, 2012), ami jól magyarázza az *E. tendens* előfordulásának térbeli mintázatát is. Egyetlen taxon, a *Chironomus luridus* agg. esetében a

növényállomány típusa nem bizonyult szignifikánsan meghatározónak. Ismereteink szerint *C. luridus* agg. gyakran a vegetáció alatti és időnként az allochton növényi törmeléken jelenik meg viszonylag nagy mennyiségben (Moller Pillot 2009), így egy-egy növénytípushoz való kötődése nem is feltétlenül várható.

Az előkerült árvaszúnyogtaxonok alapján a táplálkozási csoportok közül mindhárom holtmederben a legelők, az aktívan szűrők és a törmelékevők domináltak. Más szerzők is a legelő és aktívan szűrő táplálkozási módok jelentőségét emelik ki a növényzet között élő makrogerinctelen közösségeken (pl. Papas 2007; Cremona *et al.* 2008; Tessier *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a) és árvaszúnyog-együtteseken belül (pl. Berg 1950; Dvořák és Best 1982; Dvořák 1996).

A funkcionális csoportok térbeli előfordulásával kapcsolatban érdekes eredmény, hogy egyikük sem mutatott szignifikáns kötődést az összetett szerkezetű *Ceratophyllum*-állományokhoz. Ezzel szemben a legelők és kisebb mértékben a törmelékevők is a nagy, kiterülő levelű *Nymphaea*-, az aktívan szűrők és az aknázők pedig a *Trapa*-állományokban fordultak elő legnagyobb mennyiségben. Ezek az eredmények részben megfelelnek más szerzők megfigyeléseinek (Cremona *et al.* 2008), ugyanakkor ellentmondás is tapasztalható. Hansen és munkatársai (2010a) a törmelékevők esetében, inkább az összetett szerkezetű, alámerült állományokat tekintik meghatározónak, ami alapján azt várhatjuk, hogy a csoport jelen esetben a *Ceratophyllum*-állományokkal mutasson összefüggést. Ezzel szemben ez a táplálkozási típus is elsősorban az egyszerű szerkezetű *Nymphaea*-állományokban fordult elő nagyobb arányban. Ugyanakkor fontos megjegyezni, hogy a fent említett két vizsgálatban az árvaszúnyogokat család szintjén kezelik, noha ismert, hogy a különböző árvaszúnyogfajok táplálkozási viselkedése jelentősen eltérhet egymástól és az egyes fajokat is nehéz besorolni egy-egy kizárólagos táplálkozási csoportba. Ez azzal magyarázható, hogy fejlődési stádiumuk és a rendelkezésre álló, hozzáférhető táplálékforrás minősége és mennyisége függvényében többféle táplálkozást is folytathatnak (Armitage *et al.* 1995; Moog 2002). Így a fentebb hivatkozott megfigyeléseket (Cremona *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a) csupán iránymutató jelleggel vehetjük figyelembe egy az

árvaszúnyogokkal fajok, illetve génuszok szintjén foglalkozó vizsgálatban.

Az aknázó életmódú csoport súlyom (*T. natans*) állományokhoz való kötődése jól magyarázható a növény külső morfológiájával, mint azt már korábban a gyakran aknázó *Endochironomus tendens* térbeli előfordulása kapcsán említettem. Az aktívan szűrők *Trapa*-állományokban tapasztalt gyakori előfordulása valószínűleg szintén az aknázók előfordulásával lehet összefüggésben, mivel az aktívan szűrő táplálkozás, az ilyen táplálkozási módot is folytató taxonok ökológiája (15. táblázat) alapján, gyakran az aknázó életmóddal együtt jelenik meg (Berg 1950).

6.1.2. A különböző növényfajok szerepe az árvaszúnyogok időbeli előfordulásában

A mintavételek során előkerült gyakori árvaszúnyogtaxonok közül döntően a júniusi időszakban kerültek elő nagy mennyiségben a *Cricotopus sylvestris* gr. és a *Polypedilum sordens*, míg elsősorban a július–augusztusi időszakra voltak jellemzőek a *Chironomus luridus* agg., a *Dicrotendipes lobiger*, és *Phaenopsectra flavipes* egyedei. Eredményeimet összevetve a felsorolt taxonokra vonatkozó irodalmi adatokkal, feltételezhetjük, hogy az általunk megfigyelt időbeli előfordulásukat döntően kifejlődésükkel és szezonális dinamikájukkal magyarázhatjuk (pl. Drake 1982; Armitage *et al.* 1995; Čerba *et al.* 2010). Két esetet azonban mindenképp érdemes külön kiemelni. Az egyik az Orthocladiinae alcsaládba tartozó *C. sylvestris* gr., amivel kapcsolatban (Kornijów *et al.* 1990; Kornijów és Gulati 1992b) korábban megfigyeltek egy, valószínűleg döntően a taxon legelő táplálkozásmódjával (Moog 2002) összefüggő, „fotofil” viselkedést. Ez alapján a *C. sylvestris* gr. egyedei nagymértékben kötődnek a fénynek erősebben kitett állományokhoz (pl. a nyílt vízfelület alatt kiterülő *Ceratophyllum*-, vagy a víz felszínén lebegő alga-szönyegekhez), és azoknak is elsősorban a felszíni rétegeihez (Kornijów *et al.* 1990; Kornijów és Gulati 1992b). A kora nyári (júniusi) időszakban, amikor a taxon a legnagyobb átlagos denzitással volt jelen, még viszonylag nagy

kiterjedésű nyíltvizes területek is előfordultak mindhárom holtmederben és az állományok sem záródtak teljesen. Így a még nem túl sűrű *Ceratophyllum*-állományok megfelelő feltételeket biztosíthattak a *C. sylvestris* gr. előfordulásához, szemben a felszínen kiterülő leveleikkel árnyékoló hatást kifejtő *Nymphaea*- és *Trapa*-állományokkal. A másik kiemelt faj a *P. flavipes*, ami a gyakori taxonok közül egyedül mutatott szignifikáns összefüggést a növényállomány és a mintavételi hónap interakciójával (Növény $\times$ Hónap) az elvégzett variancia elemzések alapján. Így a korábban már leírtaknak megfelelően, a *P. flavipes* viszonylag erős kötődést mutatott a nyár végi (augusztusi) sulyom (*Trapa natans*) állományokhoz, amelyek ekkorra már elkezdtek ritkulni és így valószínűleg kedvezőbb körülményeket biztosítottak a faj egyedei számára (Moller Pillot 2009), mint a többi állomány. A leírtak alapján feltételezhetjük, hogy a *C. sylvestris* gr. és a *P. flavipes* időbeli előfordulását a taxonokra jellemző fenológiai sajátosságok mellett, részben a növényzet kifejlődése is meghatározta.

A táplálkozási csoportok időbeli előfordulásában a gyakori árvaszúnyogtaxonokhoz hasonlóan két jellegzetes időszakot különíthetünk el. A nyár eleji (júniusi) mintavételek során kerültek elő legnagyobb mennyiségben az aprítók, a passzívan szűrők és a ragadozók. A valamennyi mintából nagyon kis mennyiségben előkerült aprítók és passzívan szűrők esetében a két csoport mennyiségének legnagyobb százalékát a *Cricotopus sylvestris* gr. egyedei adták (Moog 2002), ami a taxon időbeli előfordulásának ismeretében jól magyarázza ezen funkcionális csoportok elsősorban júniusi jelenlétét. Ezzel szemben a nyár második felében (július–augusztus) voltak leggyakoribbak a törmelékevők. Ez a táplálkozási mód rendkívül elterjedt az árvaszúnyogok körében (Moog 2002), és a mintavételek során előkerült taxonok legnagyobb része legalább időszakosan folytat törmelékevő életmódot. Mivel a taxonok közül a Chironominae alcsalád képviselői domináltak, amelyekre szintén leginkább a nyár végi előfordulás a jellemző (Drake 1982; Armitage *et al.* 1995), a törmelékevők július–augusztusi dominanciája is érthető. A legelő, az aktívan szűrők és az aknázók esetében a mintavétel idejének nem volt szignifikáns hatása a mennyiségi előfordulásokra.

6.2. Az árvaszűnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban

6.2.1. A növényállományok szerkezete és az árvaszűnyog-együttesek előfordulása közötti összefüggés

Két felső-Tisza-menti holtmederben, a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában (Gulács) és a Nagy-morotvában (Rakamaz és Tiszanagyfalu) vizsgáltam az eltérő növényállományok árvaszűnyog-együtteseinek térbeli előfordulását. Az adatok értékelése során nem történt meg a növényzet *a priori* csoportosítása, hanem a természetes megjelenésüknek megfelelően, különböző növényfajok változatos együtteseiként vettem figyelembe őket. A korábban végzett hasonló jellegű vizsgálatokban elsősorban egy-egy növényfaj (pl. Berg 1950; Drake 1982, 1983; Dvořák 1996; Tarkowska-Kukuryk 2006, 2010) vagy különböző növényállományok árvaszűnyog-együtteseivel foglalkoztak, anélkül, hogy figyelembe vették volna az állományok összetételének változatosságát (pl. Balci és Kennedy 2003; Strayer *et al.* 2003; Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008). Ugyanakkor a vizsgálatba bevont holtmedrek növényállományai sokkal inkább tekinthetők egy vagy több domináns és néhány ritka faj dinamikus együttesének, mint teljesen homogén állományoknak.

Eredményeink alapján az együttesek szintjén a hasonló növényfaj-összetétel nem feltétlenül jelentett hasonló összetételű árvaszűnyog-együtteseket, emellett a növényállományok diverzitása sem korrelált az árvaszűnyogok diverzitásával a vizsgált vízterekben. Ezek az eredmények azért is meglepőek, mivel a két holtmederben (a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában és a Nagy-morotvában) a mintázott állományok mind szerkezetükben, mind taxonómiai összetételükben nagy változatosságot mutattak. Emellett számos más szerző (pl. Ali *et al.* 2007; Papas 2007; Tessier *et al.* 2008) egyértelmű pozitív összefüggést talált a makrogerinctelen közösségek mennyisége és diverzitása valamint a vízi makrovegetáció komplexitása, heterogenitása között. Mindezek ellenére az elvégzett statisztikai elemzések (CCA, MRA) arra utalnak, hogy a növényállományok összetételére és szerkezetére utaló változók egyaránt csak nagyon kis mértékben vannak hatással a rajtuk élő árvaszűnyogtaxonok és táplálkozási csoportok előfordulására.

A többszörös regresszió elemzések alapján az árvaszúnyogok fajgazdagsága pozitívan korrelált a vegetáció teljes denzitásával és negatívan a legközelebbi nyíltvíztől való távolsággal a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában, de semmiféle korrelációt nem mutatott a Nagy-morotvában. Ugyanakkor a szakirodalomban is igen ellentmondó eredményekkel találkozhatunk. Egyes szerzők ugyanis szintén egyértelmű kapcsolatot találtak a makrogerinctelenek fajgazdagsága és a különböző növényállományok szerkezete között (pl. Kornijów és Gulati 1992b; Cremona *et al.* 2008; Tessier *et al.* 2008), míg mások nem találtak hasonló összefüggést (pl. Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Hansen *et al.* 2010b). Ennél sokkal érdekesebb, hogy az árvaszúnyogok teljes denzitása szintén nem mutatott jellegzetes mintázatot egyik vizsgált növényzeti változóval sem. Ugyan a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában pozitívan korrelált a növényzet teljes denzitásával, és negatívan a kiterülő levelű, egyszerű felépítésű *Nymphaea alba* mennyiségével, de ugyanez a jelenség már nem volt megfigyelhető a Nagy-morotvában. Az ide kapcsolódó irodalom következtetései is meglehetősen ellentmondóak: egy részük alapján a makrogerinctelenek nagyobb denzitása és biomasszája figyelhető meg az alámerült (szubmerz), mint az emerz, vagy az úszó levelű növényállományokban (pl. Dvořák és Best 1982; Cattaneo *et al.* 1998; Cheruvilil *et al.* 2002; Balci és Kennedy 2003; Cremona *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a–b), ugyanakkor mások nem támasztották alá ezen megfigyeléseket. Utóbbiak szerint más tényezők hatása, mint a víztér trofitása (Pieczyńska *et al.* 1999; Bogut *et al.* 2007, 2010), a vízmélység (Ali *et al.* 2002; Bogut *et al.* 2007, 2010), a tápanyag-tartalom (Bogut *et al.* 2010), a hozzáférhető epifiton, mint táplálékforrás mennyisége (Marklund *et al.* 2001; Ali *et al.* 2002; Bogut *et al.* 2010) és a szezonális (van den Berg *et al.* 1998; Tarkowska-Kukuryk 2006) sokkal inkább befolyásolhatják az ott élő állatok mennyiségi előfordulását.

6.2.2. A növényállományok szerkezetének szerepe a taxonok és a táplálkozási csoportok szintjén

Hasonlóképpen a CCA-k az egyes árvaszúnyogtaxonok és a táplálkozási csoportok esetében sem mutattak egyértelmű szignifikáns kapcsolatot a vizsgált növényzeti változókkal. Néhány gyenge összefüggés azért megfigyelhető volt, például a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában a nagymértékben törmelékevő taxonok (pl. *Chironomus annularius* agg., *C. riparius* agg., *C. plumosus* agg., *Cladopelma virescens*) elsősorban az úszólevelű növények (a *Trapa natans* és a *Nymphaea alba*) által dominált állományokkal és ezzel összefüggésben, a viszonylag nagy vegetációborítással (< 75%) mutattak kapcsolatot. A felsorolt árvaszúnyogtaxonok azonban elsősorban üledéklakóként ismertek (15. táblázat) és feltételezhetően a mintavételek során kis mértékben felkavart üledékkel kerülhettek a mintákba. Ugyanebben a holtmederben a gyakran aknázó életmódot folytató *Glyptotendipes viridis* elsősorban az emerz mocsári növényzet közelében fordult elő, ami megegyezik a faj élőhelyi igényeivel (Dvořák 1996; Moller Pillot 2009). Ugyanakkor, ha az árvaszúnyogtaxonok helyett a táplálkozási csoportokat vettük az elemzések alapjául, ehhez hasonló kapcsolatokat nem találtunk. A másik holtmederben (a Nagy-morotvában) csak az *Endochironomus albipennis* előfordulása és a vízmélység között figyeltünk meg nagyon gyenge összefüggést.

Egy finomabb megközelítést tett lehetővé a többszörös regresszió elemzés a domináns árvaszúnyogtaxonok és a növényzeti változók között, de ez sem mutatott egyértelmű mintázatot. Általában a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában talált szignifikáns összefüggések csak nagyon kis arányban köszöntek vissza a Nagy-morotvából származó adatok esetében. Összességében eredményeink alapján a „szerkezeti” változók nagyobb magyarázó erővel bírtak a domináns árvaszúnyogtaxonok mennyiségi előfordulására, mint az „összetételi” változók, azaz az egyes növényfajok denzitása. Ugyanakkor ezek az eredmények sem következtetések, hiszen egyedül a *Glyptotendipes cauliginellus* mutatott hasonló előfordulást a két holtmederben. Mindkét víztérben pozitívan korrelált a vegetáció teljes denzitásával, emellett a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában szintén pozitív összefüggést mutatott a kolokán (*Stratiotes*

aloides), a Nagy-morotvában pedig a békatutaj (*Hydrocharis morsus-ranae*) mennyiségével. Figyelembe véve, hogy a *H. morsus-ranae* csak a Nagy-morotvában és kizárólag a kolokánnal, illetve az emerz mocsári növényzettel együtt jelent meg, valószínűleg a *G. cauliginellus* sokkal inkább a fent említett két növényállományhoz kötődött, mint a csak itt előforduló kiterülő levelű békatutajhoz. Ezt a feltételezés támasztják alá azok a megfigyelések (15. táblázat), melyek szerint a gyakran aknázó életmódot folytató *G. cauliginellus* (Moog 2002) előszeretettel készíti járatait a kolokán és az emerz mocsári növények (pl. *Typha*, *Sparganium*, *Phragmites* és *Glyceria* fajok) szárának, illetve leveleinek előregeedett szöveteibe (pl. Koperski 1998; Tarkowska-Kukuryk 2006; Moller Pillot 2009).

Hasonlóan más vizsgálatokhoz (pl. Dvořák és Best 1982; Cattaneo *et al.* 1998; Strayer *et al.* 2003) az árvaszúnyogok mennyiségi előfordulása szempontjából a növényzet teljes denzitása tűnt a leginkább meghatározónak jelen tanulmányban is. A növényzet borításának és a legközelebbi nyíltvíztől való távolság, valamint a kiterülő levelű növényfajok (pl. *Trapa natans* és *Nymphaea alba*) mennyiségének növekedése negatívan befolyásolta számos árvaszúnyogtaxon mennyiségi viszonyait (pl. *Chironomus riparius* agg., *Endochironomus tendens*, *Kiefferulus tendipediformis*, *Polypedilum sordens*, *Glyptotendipes pallens*). Hasonló eredményekről számoltak be Marklund és munkatársai (2001) is, akik sűrű *Chara*-állományokban tanulmányozták a makrogerinctelenek mennyiségi előfordulását és annak napszakos változásait. Megfigyelték, hogy a vizsgált gerinctelenek mennyisége nagyobb volt a növényállományok szélén, mint azok belsejében mind napközben, mind éjszaka, az állomány szélén jelentkező nagyobb predációs nyomás ellenére is. Más szerzők (pl. Cheruvilil *et al.* 2002; Papas 2007) szintén arra a következtetésre jutottak, hogy a vegetáció túl nagy borítása olyan mértékben megváltoztathatja az alatta lévő környezet tulajdonságait (pl. csökkenő fénymennyiség, kevesebb epifiton, a növények által kibocsátott másodlagos anyagcsere-termékek), hogy az közvetve ugyan, de már kedvezőtlenül hat az ott élő makroszkopikus gerinctelen szervezetek számára. Emellett az algák növekedését és szaporodását gátló anyagok kiválasztására is képes

növényfajok (Ervin és Wetzel 2003) a fontos táplálékbázist jelentő epifitikus közösségek (pl. Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Papas 2007; Bogut *et al.* 2010) fejlődését gátolva szintén közvetve ugyan, de befolyásolhatják a makroszkopikus gerinctelenek (pl. az árvaszúnyogok) mennyiségét és előfordulását.

Az előkerült árvaszúnyogokat hat táplálkozási csoportba tartoztak, amelyek közül az aktívan szűrők, a törmelékevők és a legelők voltak a leggyakoribbak (Moog 2002). A funkcionális csoportok dominancia viszonyai megfelelnek a hasonló vizsgálatokban leírtaknak (Berg 1950; Dvořák és Best 1982; Dvořák 1996; Papas 2007; Cremona *et al.* 2008; Tessier *et al.* 2008; Hansen *et al.* 2010a).

Az előkerült funkcionális csoportok mennyiségi előfordulását sem a növényállományok szerkezete, sem taxonómiai összetétele nem befolyásolta jelentősen. Ugyanakkor más szerzők találtak összefüggést egyes guildek mennyisége és a növényállományok összetettsége között, miszerint például az elsősorban legelő szervezetek főleg az egyszerű szerkezetű állományokat részesítik előnyben (Cremona *et al.* 2008). Eredményeiket azzal magyarázzák, hogy az egyszerűbb szerkezetű állományokban sokkal kiterjedtebb epifiton tud kialakulni a kedvezőbb fényviszonyok és az intenzívebb tápanyag-kicserélődésnek köszönhetően, ami több táplálékot biztosít a legelők számára (Cremona *et al.* 2008; Tessier *et al.* 2008). Emellett Hansen és munkatársai (2010a) a törmelékevők és a ragadozók esetében inkább az összetett szerkezetű, alámerült állományokat tekintik meghatározónak. Mindamellet a korábban már leírtaknak megfelelően a fent említett vizsgálatok taxonómiai felbontása korlátozott, különösen az árvaszúnyogokra vonatkozóan. Így megfigyeléseiket elsősorban általánosságban vehetjük figyelembe.

Eredményeink alapján tehát nem találtunk egyértelmű összefüggéseket a különböző növényállományok szerkezetében és összetételében megfigyelhető különbségek és az árvaszúnyog-együttesek térbeli előfordulása között, sem a taxonok, sem a funkcionális csoportok szintjén. Ugyanakkor az eredményekben nagyfokú ellentmondás figyelhető meg. Az egyik legszembetűnőbb probléma rögtön a két víztér eredményeiben jelentkezik. A legtöbb esetben a Boroszló-kerti-Holt-

Tiszában talált szignifikáns összefüggések, egy faj (a *Glyptotendipes cauliginellus*) kivételével, nem voltak megfigyelhetők a Nagy-morotvában. Mindamellet a két holtmeder tulajdonságai is nagymértékben különböznek egymástól. A Nagy-morotvában a mintázott növényállományok egyértelműen kiterjedtebbek és sűrűbbek voltak, mint a Boroszló-kerti-Holt-Tiszában. Mivel a túl sűrű és nagy kiterjedésű állományok, a korábban már leírtaknak megfelelően, feltételezhetően negatívan befolyásolják a makrogerinctelenek mennyiségi viszonyait (Cheruvilil *et al.* 2002; Papas 2007; Cremona *et al.* 2008), feltételezhetjük, hogy a Nagy-morotva esetében a vegetáció denzitása, legalább bizonyos területeken, elérhette azt az értéket, ami már gátlóan hathat a vízi gerinctelen szervezetek előfordulására (Cheruvilil *et al.* 2002). Ezt a feltételezést támasztja alá az árvaszűnyogok jelentősen kisebb denzitása (nagyjából a fele) a Nagy-morotvában, a Boroszló-kerti-Holt-Tiszához képest.

6.3. A növényzet és más tényezők szerepe az árvaszűnyog-együttesek előfordulásában

Eredményeim alapján a növényzet között élő árvaszűnyogok tér- és részben időbeli előfordulásában a vizsgált növényfajok morfológiai különbségei meghatározónak bizonyultak. A növényállományok szintjén a növényzet szerkezeti változói sokkal meghatározóbbnak tűntek, mint a tényleges taxonómiai összetétel. Az állományok taxonómiai diverzitásában és összetételében megfigyelhető különbségek nem mutattak egyértelmű összefüggést az árvaszűnyog-együttesek mennyiségi viszonyaival. Tudjuk, hogy a makrogerinctelen szervezetek változatos módon (pl. tojásrakásra, táplálkozásra, búvóhelyként, aljzatként) használhatják a különböző növényfajokat és hogy ez a kapcsolat nem állandó (pl. Soszka 1975b; Kornijów 1989). Egyrészt ismert egyes fajok (pl. az *Endochironomus albipennis*) évszakos vándorlása a növényzet és az üledék között (pl. Kornijów 1989; Drake 1982), másrészt igazolták, hogy a növények eredményesen helyettesíthetők változatos mesterséges aljzatokkal (pl. Soszka 1975b; Drake 1983). Mindezek alapján feltételezhetjük, hogy az árvaszűnyogok mennyiségi előfordulásában mutatkozó jelentős különbségek az eltérő morfológiájú növényfajokon valószínűleg inkább a morfológiai különbségekből adódó eltérő életfeltételekkel magyarázhatóak, mint egy-egy fajhoz való tényleges kötődéssel. Továbbá a növényzet között nagy gyakorisággal megtalálható árvaszűnyogok előfordulásában a makrovegetáció jelenlétének vagy hiányának nagyobb jelentősége lehet, mint az állományok taxonómiai összetételének és az egyes növényfajoknak (Woodcock *et al.* 2005). Ezt támasztják alá azok a megfigyelések is, amelyek más tényezők szerepét szintén meghatározónak találták a makrogerinctelen közösségek összetétele és előfordulása szempontjából. Ilyen tényezők például a tó trofitása (Pieczyńska *et al.* 1999; Bogut *et al.* 2007, 2010), a vízmélység (Bogut *et al.* 2007, 2010; Engels és Cwynar 2011), a tápanyag-tartalom (Bogut *et al.* 2010), a hozzáférhető epifiton mennyisége (Marklund *et al.* 2001; Balci és Kennedy 2003; Cremona *et al.* 2008; Bogut *et al.* 2010; Hansen *et al.* 2010a) és a víz kémiai jellemzői (Cattaneo *et al.* 1998).

Mindazonáltal, egyes árvaszűnyogtaxonok eltérő relatív gyakorisággal fordultak elő a különböző szerkezetű növényállományokkal és ezen taxonok életfeltételeiben, valamint táplálkozási szokásaiban is jelentős variabilitás figyelhető meg (15. táblázat, illetve az ott hivatkozott irodalmak). Emellett az eltérő adottságú, korú, tápanyag-ellátottságú és szennyezések által terhelt vagy eltérő klimatikus viszonyokkal rendelkező vizekben a növényzetet benépesítő árvaszűnyog-együttesek feltehetően szintén jelentősen különbözőek lehetnek (pl. Friday 1987; Lods-Crozet és Lachavanne 1994; Brodersen *et al.* 2001). Így a növényzet között élő, ahhoz legalább részben kötődő árvaszűnyoglárvák jelentős szerepet tölthetnek be a vizek minősítésében, elsősorban olyan vízterek esetén, ahol a növényzet jelenléte számottevő. Ezt a feltételezést támasztja alá, hogy eredményeink alapján az árvaszűnyogok elsősorban nem magukat a növényfajokat indikálják, hanem sokkal inkább azok környezetét, az adott víztér jellemzőit (pl. Pieczyńska *et al.* 1999; Ali *et al.* 2002; Tóth *et al.* 2012) és a hozzáférhető tápanyagok mennyiségét és minőségét (pl. Cyr és Downing 1988; Cattaneo *et al.* 1998; Balci és Kennedy 2003; Bogut *et al.* 2010; Hansen *et al.* 2010a).

6.4. Az új tudományos eredmények összefoglalása

6.4.1. Az árvaszúnyogok tér- és időbeli előfordulása eltérő külső megjelenésű növényfajokon

- Az árvaszúnyog-együttesek teljes denzitása és fajgazdagsága egyaránt az összetett szerkezetű *Ceratophyllum*-állományokban volt a legnagyobb és a jóval egyszerűbb külső morfológiával jellemezhető *Trapa*- és *Nymphaea*-állományokban kisebb.
- A gyakori árvaszúnyogok többsége szintén az összetett szerkezetű *Ceratophyllum*-állományokban fordult elő legnagyobb mennyiségben. Kivéve a *Phaenopsectra flavipes* és az *Endochironomus tendens* esetében, ahol a *Trapa*- és részben a *Nymphaea*-állományokban találtam a legnagyobb átlagos denzitást, az említett fajok életmódjával összefüggésben.
- A táplálkozási csoportok szintjén a növényzet között a legelők, az aktívszűrők és a törmelékevők domináltak.
- A legelők és a törmelékevők a nagy, kiterülő levelű *Nymphaea*-, az aktívszűrők és az aknázók pedig a *Trapa*-állományokban fordultak elő legnagyobb mennyiségben.
- A gyakori árvaszúnyogtaxonok időbeli előfordulásában a jellemző szezonális dinamika mellett a vizsgált növényfajok, vegetációs perióduson belüli kifejlődésével összefüggő hatást is tapasztaltam a *Cricotopus sylvestris* gr. és a *Phaenopsectra flavipes* esetében.

6.4.2. Az árvaszúnyogok térbeli előfordulása eltérő szerkezetű növényállományokban

- Az árvaszúnyog-együttesek szintjén a hasonló növényfaj-összetétel nem feltétlenül jelentett hasonló összetételű árvaszúnyog-együtteseket, emellett a növényállományok diverzitása sem korrelált az árvaszúnyogok diverzitásával a vizsgált vízterekben.
- A növényállományok összetétele és szerkezete egyaránt csak nagyon kis mértékben bizonyult meghatározónak az ott élő

árvaszúnyogtaxonok, illetve a táplálkozási csoportok előfordulásában.

- Általánosságban a növényzet szerkezeti különbségei nagyobb magyarázó erővel bírtak a domináns árvaszúnyogtaxonok mennyiségi előfordulására, mint az állományokat alkotó egyes növényfajok denzitása.
- A vizsgált változók közül a növényzet teljes denzitása tűnt a leginkább meghatározónak. Emellett a növényzet borításának és a legközelebbi nyíltvíztől való távolság, valamint a kiterülő levelű növényfajok (pl. *Trapa natans* és *Nymphaea alba*) mennyiségének növekedése negatívan befolyásolta számos árvaszúnyogtaxon előfordulását.
- Az előkerült táplálkozási csoportok mennyiségi előfordulását sem a növényállományok szerkezete, sem taxonómiai összetétele nem befolyásolta jelentősen.

6.4.3. A növényzet között élő árvaszúnyog-együttesek jellemzése

- A vizsgálataim során előkerült árvaszúnyogok legnagyobb része irodalmi adatok alapján is elsősorban a növényzet között, vagy részben a növényi szerves törmelékben gazdag (pl. a növényzet alatti) üledék felszínén fordul elő.
- Egyes árvaszúnyogtaxonok eltérő gyakorisággal fordulhatnak elő a különböző szerkezetű növényállományokban és ezen taxonok életfeltételeiben, valamint táplálkozási szokásaiban is jelentős variabilitás figyelhető meg.
- A növényzet között élő, ahhoz legalább részben kötődő, árvaszúnyoglárva jelentős szerepet tölthetnek be a vizek minősítésében, olyan vízterek esetén is, ahol a növényzet jelenléte számottevő. Ezt a támasztja alá, hogy eredményeink alapján az árvaszúnyogok elsősorban nem magukat a növényfajokat indikálják, hanem sokkal inkább azok környezetét.

7. Összefoglalás

Dolgozatomban a vízi makrovegetáció lehetséges hatásait tanulmányoztam az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli előfordulására Tisza-menti holtmedrekben. Vizsgálataimat egyrészt monodomináns (tisza) másrészt kevert növényállományokban végeztem, ezáltal lehetőségem nyílt figyelembe venni a növényzet taxonómiai és szerkezeti különbségeinek szerepét az árvaszúnyog-együttesek előfordulására.

Az eltérő külső morfológiájú növényfajok árvaszúnyog-együtteseinek vizsgálata során három faj, az összetett felépítésű, alámerült érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum* L.), az egyszerű külső felépítésű, felszínen kiterülő levelű fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba* L.) és a mind alámerült, mind felszínen kiterülő levelekkel rendelkező sulyom (*Trapa natans* L.) nagymértékben monodomináns állományainak összehasonlítását végeztem el. Eredményeim alapján az árvaszúnyog-együttesek legnagyobb denzitással és fajgazdagsággal az összetett felépítésű, alámerült *Ceratophyllum*-állományokban jelentek meg. Emellett az árvaszúnyogok faji, illetve génusz szintű azonosítása lehetővé tette, hogy az együttesek pontosabb tér- és időbeli előfordulását tanulmányozzam. Ez alapján a domináns taxonok döntő többsége a *Ceratophyllum*-állományokból került elő legnagyobb mennyiségben. Ez alól csak két kivétel adódott: a gyakran aknázó *Endochironomus tendens*, valamint az elsősorban legelő és törmelékevő *Phaenopsectra flavipes*, amelyek a *Trapa*-állományokban fordultak elő legnagyobb gyakorisággal. Az árvaszúnyogok időbeli előfordulásában a jellemző szezonális dinamika mellett a különböző növényfajok, vegetációs perióduson belüli, kifejlődésével összefüggő hatást is tapasztaltam két taxon, a *Cricotopus sylvestris* gr. és a *Phaenopsectra flavipes* esetében.

Az árvaszúnyogok táplálkozási csoportjainak előfordulását a növények faji hovatartozása és a mintavételek ideje szintén befolyásolta. Az aktívan szűrők és az aknázók elsősorban a *Trapa*-, míg a legelők a *Nymphaea*-állományokban voltak jellemzőek. Az aprítók, a passzívan szűrők, a törmelékevők és a ragadozók esetében viszont elsősorban a mintavétel időpontja volt meghatározó, miszerint a törmelékevők a

július–augusztusi időszakban, míg a másik három táplálkozási csoport a júniusi időszakban jelent meg nagyobb mennyiségben.

A kevert növényállományok vizsgálatával megállapítottuk, hogy a növényzet taxonómiai összetétele és szerkezete csak kis mértékben van hatással az ott élő árvaszúnyog-együttesek előfordulására a vizsgált holtmedrekben. A növényzeti változók közül a vegetáció „szerkezeti” különbségei, azon belül is főleg a növényzet teljes denzitása, bizonyultak meghatározónak, szemben az „összetételi” változókkal. A vegetáció denzitása pozitívan hatott az árvaszúnyogok mennyiségi előfordulására, míg a vegetáció borítása és a nyíltvíztől való távolság negatív hatást mutatott. Eredményeink alapján azonban a növényzet között élő árvaszúnyogok nagymértékben magalkuvónak bizonyultak a növényállományok taxonómiai összetételével szemben.

8. Summary

In this thesis I studied the potential influence of macrovegetation on spatio-temporal distribution of non-biting midges (Diptera: Chironomidae) in the backwaters of River Tisza. Effects of macrophytes on chironomid assemblages were investigated in both monospecific and mixed plant stands considering the taxonomic composition and the structure of the vegetation.

To assess the direct effect of morphologically different plant species, monospecific stands of *Ceratophyllum demersum* (a submerged plant with highly dissected leaves and complex architecture); *Trapa natans* (with both floating and submerged leaves) and *Nymphaea alba* (with simple floating leaves) were compared. In accordance with literature data, the most abundant and taxon rich chironomid assemblages occurred on *Ceratophyllum*-stands. Moreover species and genus level identification of midges enable a more accurate description of the spatio-temporal distribution of chironomid assemblages. Based on these results, majority of the dominant chironomid taxa reached their highest densities in *Ceratophyllum*-stands. Only two exceptions were found: the miner *Endochironomus tendens* and the grazer–detritus feeder *Phaenopsectra flavipes* reached their greatest densities in *Trapa*-stands. Seasonal dynamics of chironomids was in a good agreement with their life cycle. Additionally, I found that the phenology of different plant species might also affect the occurrence of *Cricotopus sylvestris* gr. and *Phaenopsectra flavipes*.

Plant species and time of the sampling proved to have notable influences on the occurrence of chironomid feeding groups as well. The greatest densities of active filter-feeders and miners were found in the *Trapa*-stands and that of the grazers in the *Nymphaea*-stands. Seasonality proved to be determinant in shredders, passive filter-feeders, detritus feeders and predators. Detritus feeders occurred primarily in July and August, while the remaining groups (shredders, passive filter-feeders and predators) reached their greatest relative abundances in June.

Investigation of taxonomically heterogeneous macrophyte stands revealed however that the taxonomic composition and the structure of the

vegetation had only little influence on the distribution of cironomids in the investigated backwaters. Generally, the “structural” variables and especially the total vegetation density seemed to be more determinative than the “compositional” variables. Abundance of chironomids increased with the vegetation density, but decreased with the vegetation cover and the distance from the nearest open water. However, based on my results macrophyte-dwelling chironomids seemed to be highly opportunistic in selecting particular plant species in heterogeneous vegetation.

9. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Dr. Dévai Györgynek és Dr. Móra Arnoldnak a témaválasztásban nyújtott támogatásukat és a belém vetett bizalmat.

A terepi mintavételekben és az ezt követő mintaválogatásban nyújtott pótolhatatlan segítségükért köszönet illeti Dr. Boda Pált, Tóth Adrienn, Cselovszki Jolánt, Pelsőczy Katalint, Kecő Klárát, Málnás Kristófot, Csépes Eduárdot, Schnitchen Csabát, Lőrincz Tamást, Gál Lajost, Tóth Máriát, Girusné Tóth Tímeát és Girus Miklóst. Hálás vagyok Árva Diánának és Kőműves Mariannak, amiért jelentősen segítették munkámat a rengeteg minta feldolgozása során.

Külön köszönöm Dr. Specziár Andrásnak az adatok értékelésében nyújtott segítségét, értékes szakmai tanácsait és a rengeteg biztatást.

Szeretnék köszönetet mondani továbbá a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszéke, valamint a MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézete valamennyi munkatársának.

A dolgozatban bemutatott vizsgálatok az OTKA F029825 számú és a „Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóság: Az Európai Unió Víz keretirányelve (EU VKI) szerinti vízminősítés és monitorozás feladatainak előkészítése és végrehajtása a Tisza-tavon, II. ütem. 2008” pályázatok anyagi támogatásával készültek.

10. Irodalomjegyzék

10.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke

- Ali, A. 1991: Perspectives on management of pestiferous Chironomidae (Diptera), an emerging global problem. – Journal of the American Mosquito Control Association 7: 260–281.
- Ali, A. – Barbato, L. – Ceretti, G. – Della Sala, S. – Riso, R. – Marchese, G. – D’Andrea, F. 1992: Efficacy of two temephos formulations against *Chironomus salinarius* (Diptera: Chironomidae) in the saltwater lagoon of Venice, Italy. – Journal of the American Mosquito Control Association 8: 353–356.
- Ali, A. – Frouz, J. – Lobinske, R.J. 2002: Spatio-temporal effects of selected physico-chemical variables of water, algae and sediment chemistry on the larval community of nuisance Chironomidae (Diptera) in a natural and a man-made lake in central Florida. – Hydrobiologia 470: 181–193.
- Ali, M.M. – Mageed, A.A. – Heikal, M. 2007: Importance of aquatic macrophyte for invertebrate diversity in large subtropical reservoir. – Limnologia 37: 155–169.
- Andrikovics S. 1973a: Hidroökológiai és zoológiai vizsgálatok a Fertő hinárosaiban. – Állattani Közlemények 60/1–4: 39–50.
- Andrikovics, S. 1973b: Vergleichende hydroökologische und zoologische Untersuchung einiger Laichkrautgemeinschaften des Velencer See. – Opuscula Zoologica Budapest 12/1–2: 21–37.
- Armitage, P. – Cranston, P.S. – Pinder, L.C.V. (eds.) 1995: The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges. – Chapman & Hall, London, XII + 572 pp.
- Árva D. – Tóth M. – Dévai Gy. 2009: Növényzethez kötődő árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli változásai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza hínárállományaiban. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 20: 09–20.
- Árva D. – Móra A. – Tóth M. – Nosek J. 2011: Növényállományok árvaszúnyog-együttesei (Diptera: Chironomidae) a Duna árterein

- (Béda–Karapancsa, Gemenc, Szigetköz). – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 26: 09–20.
- Balci, P. – Kennedy, J.H. 2003: Comparison of chironomids and other macroinvertebrates associated with *Myriophyllum spicatum* and *Heteranthera dubia*. – *Journal of Freshwater Ecology* 18/2: 235–247.
- Berczik, Á. 1971: Zur Populationsdynamik der Mesofauna der Reisfelder. In: Aus den Sitzungsberichten der Österr. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Kl., Abt. I, 179. Bd., 8. bis 10. Heft. – Springer–Verlag, Wien–New York, p. 299–302.
- Berczik, Á. 1973: Periodische Aspektenveränderungen der Zoozönosen auf Reisfeldern in Ungarn. – *Verhandelingen International Verein Limnology* 18: 1742–1750.
- Berg, C.O. 1950: Biology of certain Chironomidae reared from Potamogeton. – *Ecological Monographs* 20/2: 83–101.
- Bíró K. 1981: Az árvaszúnyoglárva (Chironomidae) kishatározója. In: Felföldy L. (szerk.): *Vízügyi Hidrobiológia* 11. kötet. – VÍZDOK, Budapest 229 pp.
- Bíró, K. – Gulyás, P. 1974: Zoological investigations in the open water Potamogeton perfoliatus stands of lake Balaton. – *Annales Instituti Biologica (Tihany) Hungaricae Academiae Scientiarum* 41: 181–203.
- Bogut, I. – Vidaković, J. – Palijan, G. – Čerba, D. 2007: Benthic macroinvertebrates associated with four species of macrophytes. – *Biologia, Bratislava, Section Zoology* 62/5: 600–606.
- Bogut, I. – Čerba, D. – Vidaković, J. – Gvozdić, V. 2010: Interactions of weed-bed invertebrates and *Ceratophyllum demersum* stands in a floodplain lake. – *Biologia, Bratislava, Section Zoology* 65/1: 113–121.
- Borcard, D. – Legendre, P. – Avois-Jacquet, C. – Tuomisto, H. 2004: Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. – *Ecology* 85: 1826–1832.
- Brodersen, K.P. – Odgaard, B.V. – Vestergaard, O. – Anderson, J. 2001: Chironomid stratigraphy in the shallow and eutrophic Lake

- Søbygaard, Denmark: chironomid-macrophyte co-occurrence. – *Freshwater Biology* 46: 253–267.
- Broza, M. – Halpern, M. 2001: Chironomid egg masses and *Vibrio cholerae*. – *Nature* 412: 40.
- Broza, M. – Gancz, H. – Halpern, M. – Kashi, Y. 2005: Adult non-biting midges: possible windborne carriers of *Vibrio cholerae* non-O1 non-O139. – *Environmental Microbiology* 10 pp.
- Cattaneo, A. – Galanti, G. – Gentinetta, S. – Romo, S. 1998: Epiphytic algae and macroinvertebrates on submerged and floating-leaved macrophytes in an Italian lake. – *Freshwater Biology* 39: 725–740.
- Čerba, D. – Mihaljević, Z. – Vidaković, J. 2010: Colonisation of temporary macrophyte substratum by midges (Chironomidae: Diptera). – *Annales de Limnologie, International Journal of Limnology* 46: 181–190.
- Cheruvilil, K.S. – Soranno, P.A. – Madsen, J.D. – Roberson, M.J. 2002: Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. – *Journal of the North American Benthological Society* 21/2: 261–277.
- Cranston, P.S. 1982: A key to the larvae of the British Orthocladinae (Chironominae). – *Freshwater Biological Association, Scientific Publication* 45 153 pp.
- Cranston, P.S. 1995: Introduction. In Armitage, P. – Cranston, P.S. – Pinder, L.C.V. (eds.): *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. – Chapman & Hall, London, p. 1–5.
- Cremona, F. – Panas, D. – Lucotte, M. 2008: Biomass and composition of macroinvertebrate communities associated with different types of macrophyte architectures and habitats in a large fluvial lake. – *Archiv für Hydrobiologie, Fundamental and Applied Limnology* 171/2: 119–130.
- Cyr, H. – Downing, J.A. 1988: The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. – *Freshwater Biology* 20: 365–374.
- Csabai Z. – Móra A. – Müller Z. – Dévai Gy. 2001: Az Aqualex mintavételi hatékonyságának elemzése. – *Hidrológiai Közlöny* 81/5–6: 337–338.

- Dévai, Gy. 1988: Emergence pattern of chironomids in Keszthely-basin of lake Balaton (Hungary). – Spixiana 14: 201–211.
- Dévai, Gy. 1993: Production studies on the larvae of *Chironomus balatonicus*. – Abstracta Botanica 17: 261–265.
- Dévai Gy. – Preczner Zs. 1985: Új lehetőségek az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) taxonómiai kutatásában III. Enzimológiai vizsgálatok. – Állattani Közlemények 72: 33–45.
- Dévai Gy. – Félserfaly J. – Kovács A. – Gyíri É. 1983a: Új lehetőségek az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) taxonómiai kutatásában I. Pásztázó elektronmikroszkópos vizsgálatok. – Állattani Közlemények 70: 25–31.
- Dévai, Gy. – Wülker, W. – Scholl, A. 1983b: Revision der Gattung *Chironomus* Meigen (Diptera). IX. *C. balatonicus* sp. n. aus dem flachsee Balaton (Ungarn). – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 24/4: 357–374.
- Dévai Gy. – Moldován J. – Lőrincz G. 1984: Új lehetőségek az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) taxonómiai kutatásában II. Kariológiai vizsgálatok. – Állattani Közlemények 71: 51–61.
- Dévai Gy. – Szilágyi G. – Tóth A. – Aradi Cs. – Kiss B. – Nagy S. – Olajos P. (szerk.) 1995: Az ökológiai sajátosságok felmérése a Tisza-mente Tiszabecs és Kisköre közötti szakaszán. – Zárójelentés, Kézirat, KLTE Ökológiai Tanszéke, Élővilágvédelmi és Konzervációökológiai Részleg, Debrecen
- Dévai Gy. – Végvári P. – Nagy S. – Bancsi I. – Müller Z. – Csabai Z. – Bárdosi E. – Göri Sz. – Grigorszky I. – Győriné M. B. – Juhász P. – Kaszáné K. M. – Kelemenné Sz. E. – Kiss B. – Kovács P. – Macalik K. – Móra A. – Olajos P. – Miskolczi M. – Teszárné N. M. – Tóth A. – Turcsányi I. – Zsuga K. 1999: A Boroszló-kerti-Holt-Tisza ökológiai vízminősége – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 10/1: 13–216.
- Drake, C.M. 1982: Seasonal dynamics of Chironomidae (Diptera) on the bulrush *Schoenoplectus lacustris* in a chalk stream. – Freshwater Biology 12: 225–240.

- Drake, C.M. 1983: Spatial distribution of chironomid larvae (Diptera) on leaves of the bulrush in a chalk stream. – *Journal of Animal Ecology* 52/2: 421–437.
- Dvořák, J. 1996: An example of relationships between macrophytes, macroinvertebrates and their food resources in a shallow eutrophic lake. – *Hydrobiologia* 339: 27–36.
- Dvořák, J. – Best, E.P.H. 1982: Macro-invertebrate communities associated with the macrophytes of Lake Vechten: structural and functional relationships. – *Hydrobiologia* 95: 115–126.
- Engels, S. – Cwynar, L.C. 2011: Changes in fossil chironomid remains along a depth gradient: evidence for common faunal thresholds within lakes. – *Hydrobiologia* 665: 15–38.
- Entz, B. 1947: Qualitative and quantitative studies in the coatings of *Potamogeton perfoliatus* and *Myriophyllum spicatum* in lake Balaton. – *Archiva Biologica Hungarica* 2/17: 17–37.
- Ervin, G.N. – Wetzel, R.G. 2003: An ecological perspective of allelochemical interference in land-water interface communities. – *Plant and Soil* 256: 13–28.
- Felföldy L. 1990: Hínárhatározó. In: Felföldy L. (szerk.): *Vízügyi Hidrobiológia* 18. kötet. – KTM, Budapest 145 pp.
- Ferrington, L.C., Jr. 2008: Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 447–455.
- Friday, L.E. 1987: The diversity of macroinvertebrate and macrophyte communities in ponds. – *Freshwater Biology* 18: 87–104.
- Hammer, Ø. – Harper, D.A.T. – Ryan, P.D. 2001: PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4/1: 9 pp.
- Hansen, J.P. – Wikström, S.A. – Axemar, H. – Kautsky, L. 2010a: Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. – *Aquatic Ecology* 45: 11–22.
- Hansen, J.P. – Sagerman, J. – Wikström, S.A. 2010b: Effects of plant morphology on small-scale distribution of invertebrates. – *Marine Biology* 157: 2143–2155.

- Hanson, J.M. 1990: Macroinvertebrate size-distributions of two contrasting freshwater macrophyte communities. – *Freshwater Biology* 24: 481–491.
- Heiri, O. – Lotter, A.F. 2010: How does taxonomic resolution affect chironomid-based temperature reconstruction? – *Journal of Paleolimnology* doi 10.1007/s10933-010-9439-z
- Hirabayashi, K. – Okino, T. 1998: Massive flights of chironomid midge nuisance insects around a hypereutrophic lake in Japan: A questionnaire survey of tourists. – *Journal of the Kansas Entomological Society* 71/4: 439–446.
- Janecek, B.F.R. 1998: *Diptera: Chironomidae (Zuckmücken). Bestimmung von 4. Larvenstadien mitteleuropäischer Gattungen und österreichischer Arten.* In: *Fauna Aquatica Austriaca V.* – Kursmaterial, Universität für Bodenkultur, Abteilung, Hydrobiologie, Wien 117 pp.
- Keyl, H.G. – Keyl, I. 1959: Die cytologische Diagnostic der Chironomiden. I. Bestimmungstabelle für die Gattung *Chironomus* auf Grund der Speicheldrüsen-Chromosomen. – *Archiv für Hydrobiologie* 56: 43–57.
- Koperski, P. 1998: Predator-prey interactions between larval damselflies and mining larvae of *Glyptotendipes gripekoveni* (Chironomidae): reduction in feeding activity as an induced defence. – *Freshwater Biology* 39: 317–324.
- Kornijów, R. 1989: Seasonal change in the macrofauna living on submerged plants in two lakes of different trophy. – *Archiv für Hydrobiologie* 117: 49–60.
- Kornijów, R. – Gulati, R.D. 1992a: Macrofauna and its ecology in Lake Zwemlust, after biomanipulation. I. Bottom fauna. – *Archiv für Hydrobiologie* 123: 337–347.
- Kornijów, R. – Gulati, R.D. 1992b: Macrofauna and its ecology in Lake Zwemlust, after biomanipulation. II. Fauna inhabiting hydrophytes. – *Archiv für Hydrobiologie* 123: 349–359.
- Kornijów, R. – Gulati, R.D. – van Donk, E. 1990: Hydrophyte–macroinvertebrate interactions in Zwemlust, a lake undergoing biomanipulation. – *Hydrobiologia* 200/201: 467–474.

- Krecker, F.H. 1939: A comparative study of the animal population of certain submerged aquatic plants. – *Ecology* 20/4: 553–562.
- Langton, P.H. 1991: A key to pupal exuviae of West palearctic Chironomidae. – Privately published, Huntingdon IX + 386 pp.
- Legendre, P. 2008: Studying beta diversity: ecological variation partitioning by multiple regression and canonical analysis. – *Journal of Plant Ecology* 1: 3–8.
- Lenat, D.R. – Resh, V.H. 2001: Taxonomy and stream ecology: The benefits of genus- and species-level identifications. – *Journal of the North American Benthological Society* 20/2: 287–298.
- Lepš, J. – Šmilauer, P. 2003: Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. – Cambridge University Press, New York xi+269 pp.
- Linhart, J. 1999: Phytophylous macrofauna in the *Stratiotes aloides* vegetation of the lake Łukie, Poland. – *Acta Universitatis Palackianae Olomucensis Facultas rerum naturalium Biologica* 37: 67–76.
- Lods-Crozat, B. – Lachavanne, J-B. 1994: Changes in chironomid communities in Lake Geneva in relation with eutrophication, over a period of 60 years. – *Archiv für Hydrobiologie* 130: 453–471.
- Marklund, O. – Blindow, I. – Hargeby, A. 2001: Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation. – *Freshwater Biology* 46: 913–924.
- Michailova, P. 1995: Cytotaxonomical characteristics of Chironomidae (Diptera) from Hungary. – *Studia dipterologica* 2: 253–270.
- Moller Pillot, H.K.M. 2009: Chironomid larvae. Biology and ecology of the Chironomini. – KNNV Publishing, Zeist, 270 pp.
- Moog, O. (edit.) 2002: Fauna Aquatica Austriaca, Edition 2002. – Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Vienna
- Móra A. 2009a: Az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) hazai fajainak névjegyzéke. – http://www.mavige.hu/dokument/hungarian_chironomid_checklist.pdf.
- Móra A. 2009b: Magyar árvaszúnyog bibliográfia. – http://www.mavige.hu/dokument/hungarian_chironomid_bibliography.pdf

- Móra A. – Dévai Gy. 2004: Magyarország árvaszúnyog-faunájának (Diptera: Chironomidae) jegyzéke az előfordulási adatok és sajátosságok feltüntetésével. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 12: 39–207.
- Móra A. – Csabai Z. – Dévai Gy. (2003): Árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsár különböző struktúrájú sásállományaiban. – *Hidrológiai Közlöny* 83: 94–96.
- Móra, A. – Bíró, K. – Csabai, Z. 2004: Non-biting midges (Diptera: Chironomidae) from oxbows along the Hungarian section of the Upper-Tisza, with two new species to the Hungarian fauna. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 12: 27–34.
- Móra A. – Tóth M. – Debreceni Á. – Csépes E. 2006: Adatok a Felső-Tisza árvaszúnyog-faunájához (Diptera: Chironomidae). – *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 30: 253–261.
- Móra, A. – Csépes, E. – Tóth, M. – Dévai, Gy. 2008: Spatio-temporal variations of macroinvertebrate community in the Tisza river (NE Hungary). – *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54/2: 181–190.
- Nagy N. 2005: Helyszíni vizsgálatok a Tisza-tavon. – Diplomamunka, Debrecen 44 pp.
- Nagy, S. – Dévai, Gy. – Delaune, R.D. – Dévai, I. – Kiss, B. – Grigorszky, I. 2001: Aqualex: sampling device for quantitative collection of macroscopic organisms in densely vegetated emergent and/or submerged aquatic environments. – *Studia odonatologica hungarica* 7: 5–11.
- Papas, P. 2007: Effect of macrophytes on aquatic invertebrates, a literature review. – Freshwater Ecology, Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Technical Report Series No. 158, Department of Sustainability and Environment, Melbourne; Melbourne Water, Melbourne, Victoria II + 22 pp.
- Pálfai I. 2001: Magyarország holtágai. – Környezetvédelmi és Vízügyi Minisztérium, Budapest 231. pp.

- Pieczynska, E. – Kolodziejczyk, A. – Rybak, J.I. 1999: The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. – *Hydrobiologia* 391: 9–21.
- Pinder, L.C.V. 1986: Biology of freshwater Chironomidae. – *Annual Review of Entomology* 31: 1–23.
- Podani J. 1997: Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldolgozás rejtelmeibe – Scientia Kiadó, Budapest 412 pp.
- Reiss, F. – Fittkau, E.J. 1971: Taxonomie und ecology of europäisch verbreiteter *Tanytarsus*-Arten (Chironomidae, Diptera). – *Archiv für Hydrobiologie (Supplement)* 40/1–2: 75–200.
- Sæther, O.A. – Spies, M. 2010: Fauna Europaea: Chironomidae. In: Beuk, P. – Pape, T. (eds.): *Fauna Europaea: Diptera, Nematocera*. – *Fauna Europaea version 2.4.*, <http://www.faunaeur.org>
- Sæther, O.A. – Ashe, P. – Murray, D.A. 2000: A.6. Family Chironomidae. In: Papp, L. – Darvas, B. (eds.): *Contribution to a manual of Palaearctic Diptera. Appendix*. – Science Herald, Budapest p. 113–334.
- Scheffer, M. – Achterberg, A.A. – Beltman, B. 1984: Distribution of macro-invertebrates in a ditch in relation to the vegetation. – *Freshwater Biology* 14: 367–370.
- Soszka, G.J. 1975a: The invertebrates on submerged macrophytes in three Masurian lakes. – *Ekologia Polska* 23/3: 371–391.
- Soszka, G.J. 1975b: Ecological relations between invertebrates and submerged macrophytes in the lake littoral. – *Ekologia Polska* 23/3: 393–415.
- Statsoft, Inc.: <http://www.statsoft.com/#>
- Strayer, D.L. – Lutz, C. – Malcom, H.M. – Munger, K. – Shaw, W.H. 2003: Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. – *Freshwater Biology* 48: 1938–1949.
- Surányi P. 1942: Magyarországi aknázó rovarlárvák. – *Folia Entomologica Hungarica* 7/1–4: 1–64.
- Surányi P. 1943: Adatok a Balaton környékének aknázó rovarlárvafaunájához. – *A Magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái* 15: 324–339.

- Szító A. 1984: A hőmérséklet és a csapadék szerepe a rizsszúnyog (*Cricotopus bicinctus* Meigen, Diptera: Chironomidae) és a rizslégy (*Hydrella griseola* Fallén, Diptera: Ephyridae) lárvák kártételének kialakulásában. – Növényvédelem XX/10: 439–444.
- Szító A. 1985: A rizsszúnyog (*Cricotopus bicinctus* Meigen, Diptera: Chironomidae) lárvák oxigénigénye és viselkedésük. – Növényvédelem XXI/3: 101–103.
- Szító A. 1999: Rizsvetések zooplankton és bentosz életközösségei. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 9: 257–280.
- Szító A. – Lakatos Gy. – B. Muskó I. 1996: A Balaton nádbevonataiban élő árvaszúnyogok (Chironomidae). – Állattani Közlemények 81: 211–216.
- Tarkowska-Kukuryk, M. 2006: Water soldier *Stratiotes aloides* L. (Hydrocharitaceae) as a substratum for macroinvertebrates in a shallow eutrophic lake. – Polish Journal of Ecology 54/3: 441–451.
- Tarkowska-Kukuryk, M. 2010: Epiphytic chironomids on rigid hornwort (*Ceratophyllum demersum* L.), the relation between the community structure and lake status. – Oceanological and Hydrobiological Studies XXXIX/4: 117–133.
- Tarkowska-Kukuryk, M. – Konijów, R. 2008: Influence of spatial distribution of submerged macrophytes on Chironomidae assemblages in shallow lakes. – Polish Journal of Ecology 56/4: 569–579.
- ter Braak, C.J.F. – Šmilauer, P. 1998: Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (version 4). Microcomputer Power, New York.
- Tessier, C. – Cattaneo, A. – Pinel-Alloul, B. – Hudon, C. – Borcard, D. 2008: Invertebrate communities and epiphytic biomass associated with metaphyton and emergent and submergent macrophytes in a large river. – Aquatic Sciences 70: 10–20.
- Tóth M. – Móra A. – Csabai Z. – Dévai Gy. 2005: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 13: 213–223.

- Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2006a: Árvaszúnyog-faunisztikai (Diptera: Chironomidae) vizsgálatok Felső-Tisza-vidéki holtmedrekben. – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 14: 245–251.
- Tóth M. – Móra A. – Kiss B. – Dévai Gy. 2006b: Árvaszúnyoglárva (Diptera: Chironomidae) előfordulási viszonyai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza különböző növényállományaiban. – *Hidrológiai Közlöny* 86/6: 126–129.
- Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. 2008a: Chironomid communities in different vegetation types in a backwater Nagymorotva of the active floodplain of river Tisza, Hungary. – *Boletim do Museu Municipal do Funchal (História natural), Supplementum* 13: 169–175.
- Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2008b: A fitálhoz kötődő árvaszúnyoglárva-együttesek (Diptera: Chironomidae) összetételének alakulása közvetlen zavarás hatására. – *Hidrológiai Közlöny* 88/6: 211–214.
- Tóth, M. – Kőműves, M. – Dévai, Gy. 2011: Spatio-temporal distribution of phytal-dwelling chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) in submerged vegetation of two Hungarian backwaters. In: Wang, X. – Wei, L. (eds.): *Contemporary Chironomid Studies: Proceedings of the 17th International Symposium on Chironomidae*. – Nankai University Press, Tianjin, China p. 395–405.
- Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. – Specziár, A. 2012: Are macrophyte-dwelling Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? – *European Journal of Entomology* 109: 1–10.
- Urban, E. 1975: The mining fauna in four macrophyte species in Mikołajskie Lake. – *Ekologia Polska* 23/3: 417–435.
- Vallenduuk, H.J. 1999: Key to the larvae of *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae) in Western Europe. – Privately published, Lelystad, The Netherlands 58 pp.
- Vallenduuk, H.J. – Moller Pillot, H.K.M. 1997: Key to the larvae of *Chironomus* in Western Europe. – Privately published, Lelystad, The Netherlands 15 pp.

- Vallenduuk, H.J. – Moller Pillot, H.K.M. 2002: Key to the larvae of *Chironomus* in Western Europe. – Privately published, Lelystad, The Netherlands 20 pp.
- Vallenduuk, H.J. – Moller Pillot, H.K.M. 2007: Chironomidae Larvae. General ecology and Tanypodinae. – KNNV Publishing, Zeist, 270 pp. 144.
- van den Berg, M.S. – Coops, H. – Noordhuis, R. – van Schie, J. – Simon, J. 1997: Macroinvertebrate communities in relation to submerged vegetation in two *Chara*-dominated lakes. – *Hydrobiologia* 342/343: 143–150.
- Vámosi S. (szerk.) 1996: A háromszögeléstől a Tisza-szabályozásig. Tanulmányok és válogatott dokumentumok a Tiszavölgyi Társulat megalakulásának és Vásárhelyi Pál halálának 150. évfordulójára. In: Források a vízügy múltjából 10. – Vízügyi Múzeum, Levéltár és Könyvgyűjtemény, Budapest 128 pp.
- Wiederholm, T. 1983: Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. – *Entomologica Scandinavica* Supplement 19: 1–457.
- Wiederholm, T. 1989: Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 3. Adult males. – *Entomologica Scandinavica* Supplement 34: 1–532.
- Woodcock, T. – Longcore, J. – McAuley, D. – Mingo, T. – Bennatti, C.R. – Stromborg, K. 2005: The role of pH in structuring communities of Maine wetland macrophytes and chironomid larvae (Diptera). – *Wetlands* 25/2: 306–316.

10.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

10.2.1. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impaktos publikációk jegyzéke

Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. – Specziár, A. 2012: Are macrophyte-dwelling Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? – European Journal of Entomology 109: 247–260. (IF: 1,061*)

Móra, A. – Csépes, E. – Tóth, M. – Dévai, Gy. 2008: Spatio-temporal variations of macroinvertebrate community in the Tisza river (NE Hungary). – Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 54/2: 181–190. (IF: 0,522)

10.2.2. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke

Árva D. – Móra A. – Tóth M. – Nosek J. 2011: Növényállományok árvaszúnyog-együttesei (Diptera: Chironomidae) a Duna árterein (Béda–Karapancsa, Gemenc, Szigetköz). – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 26: 09–20.

Árva D. – Tóth M. – Dévai Gy. 2009: Növényzethez kötődő árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli változásai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza hínárállományaiban. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 20: 09–20.

Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2008: A fitálhoz kötődő árvaszúnyoglárva-együttesek (Diptera: Chironomidae) összetételének alakulása közvetlen zavarás hatására. – Hidrológiai Közlöny 88/6: 211–214.

Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2006: Árvaszúnyog-faunisztikai (Diptera: Chironomidae) vizsgálatok felső-Tisza-vidéki holtmedrekben. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 14: 245–251.

Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. – Kiss B. 2006: Árvaszúnyoglárvák (Diptera: Chironomidae) előfordulási viszonyai a Boroszló-kerti-

Holt-Tisza különböző növényállományában. – Hidrológiai Közlöny 86/6: 126–128.

Móra A. – Tóth M. – Debreceni Á. – Csépes E. 2006: Adatok a Felső-Tisza árvaszúnyog-faunájához (Diptera: Chironomidae). – Folia Historico Naturalia Musei Matraensis 30: 253–261.

Tóth M. – Móra A. – Csabai Z. – Dévai Gy. 2005: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 13: 213–223.

10.2.3. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott nem referált publikációk jegyzéke

Tóth, M. – Kőműves, M. – Dévai, Gy. 2011: Spatio-temporal distribution of phytal-dwelling chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) in submerged vegetation of two Hungarian backwaters. In: Wang, X. and Wei, L. (edit.): Contemporary Chironomid Studies: Proceedings of the 17th International Symposium on Chironomidae. – Nankai University Press, Tianjin, Kína, p. 395–405.

Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. 2008: Chironomid communities in different vegetation types in a backwater Nagymorotva of the active floodplain of river Tisza, Hungary. – Boletim do Museu Municipal do Funchal, Supplementum 13: 169–175.

10.2.4. Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke

Tóth, M. – Magyari, E.K. – Brooks, S.J. – Braun, M. – Buczkó, K. – Bálint, M. – Heiri, O. 2012: A chironomid-based reconstruction of late glacial summer temperatures in the southern Carpathians (Romania). – Quaternary Research 77/1: 122–131. (IF: 2,515*)

Buczkó, K. – Magyari, E. – Hübener, T. – Braun, M. – Bálint, M. – Tóth, M. – Lotter, A.F. 2012: Responses of diatoms to the Younger Dryas climatic reversal in a South Carpathian mountain lake (Romania). – Journal of Paleolimnology DOI 10.1007/s10933-012-9618-1 (IF: 1,898*)

- Tóth M. – Árvai D. – Móra A. 2011: A Balaton nyíltvízi bentikus makrogerinctelenjeinek gyűjtésére használt mintavevők összehasonlítása. – Hidrológiai Közlöny, 91/6: 104–107.
- Móra A. – Tóth M. – Specziár A. 2011: Áttekintés a Balaton és befolyói makrozoobentoszán végzett vizsgálatok eredményeiről (1996–2008). – Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája 1/1: 22–34.
- Málnás K. – Polyák L. – Deák Cs. – Tóth M. 2008: Makroszkópikus gerinctelen együttesek kvantitatív és kvalitatív vizsgálata a Ménes-patakon. – Hidrológiai Közlöny 88/6: 127–129.
- Csépes E. – Móra A. – Tóth M. – Aranyiné Rózsavári A. – Bancs I. – Kovács P. 2007: A Kiskörei-tározó Sarudi- és Poroszlói-medencében végzett üledékvizsgálatok árvaszúnyog (Chironomidae) együttesekre vonatkozó faunisztikai eredményei. – Hidrológiai Közlöny 87/6: 61–63.
- Móra A. – Tóth M. – Debreceni Á. – Takács P. 2007: Balaton környéki kisvízfolyások árvaszúnyog-faunájának felmérése: előzetes eredmények. – Hidrológiai Közlöny 87/6: 171–174.
- Móra A. – Csépes E. – Tóth M. – Dévai Gy. 2005: A makrozoobentosz tér- és időbeli változásai a Tisza Tiszaamogyorós és Lónya közötti keresztiszelvényében. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 13: 131–139.
- Móra A. – Csépes E. – Tóth M. – Debreceni Á. – Dévai Gy. 2005: Az árvaszúnyogegyüttes jellemzése a Tisza keresztiszelvényében különböző gyűjtési módszerek összehasonlításával. – Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica 13: 147–157.

10.2.5. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

- Tóth M. – Móra A. – Kiss B. – Dévai Gy. 2010: A növényzet struktúrájának szerepe az árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) térbeli elterjedésében. – VII. Makroszkópikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2010. április 15–17., Sümeg
- Tóth M. – Kőműves M. – Dévai Gy. 2009: Árvaszúnyoglárva-együttesek (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli változása a Tisza-tóban

lévő két holtmeder hínárállományaiban. – 8. Magyar Ökológus Kongresszus, 2009. augusztus 26–28., Szeged

Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2007: A Hagymás-lapos sásállományainak árvaszúnyog-együttese (Diptera: Chironomidae). – IV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2007. április 13–14., Tihany

10.2.6. Egyéb előadások jegyzéke

Tóth, M. – Heiri, O. – Brooks, S.J. – Braun, M. – Buczkó, K. – Bálint, M. – Magyari, E.K. 2011: Lateglacial summer temperatures in the Southern Carpathians (Romania): a chironomid-based reconstruction. – 1st Workshop on Regional Climate Dynamics “Climate Change in the Carpathian-Balkan Region During the Late Pleistocene and Holocene”, 2011. június 09–12., Suceava, Románia

Tóth M. – Braun M. – Buczkó K. – Magyari E.K. 2011: Későglaciális és holocén hőmérsékleti rekonstrukció árvaszúnyog (Diptera: Chironomidae) maradványok alapján. – 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2011. június 02–04., Szeged

Buczkó, K. – Magyari, E. – Soróczki-Pintér, É. – Braun, M. – Hubay, K. – Tóth, M. – Korponai, J. 2011: Response to cooling: Late Glacial and Holocene changes of diatom assemblages and lake acidity in mountain and lowland lakes in the Carpathian Basin. – 1st Workshop on Regional Climate Dynamics “Climate Change in the Carpathian-Balkan Region During the Late Pleistocene and Holocene”, 2011. június 09–12., Suceava, Románia

Heiri, O. – Birks, H.J.B. – Brooks, S.J. – Hasekamp, M. – Kirilova, E. – Magyari, E. – Millet, L. – Mortensen, M.F. – Samartin, S. – Tinner, W. – Tóth, M. – van Asch, N. – Veski, S. – Lotter, A.F. 2011: European climate change at the end of the last glaciation: chironomid-based temperature reconstruction on a continental scale. – 5th International Limnogeology Congress, 2011. augusztus 31–szeptember 3., Konstanz, Németország

Heiri, O. – Birks, H.J.B. – Brooks, S.J. – Hasekamp, M. – Kirilova, E. – Magyari, E. – Millet, L. – Mortensen, M.F. – Samartin, S. – Tinner,

- W. – Tóth, M. – van Asch, N. – Veski, S. – Lotter, A.F. 2011: European climate change at the end of the last glaciation: chironomid-based temperature reconstruction on a continental scale. – XVIII. INQUA (International Union for Quaternary Research) Congress, 2011. július 21–27., Bern, Svájc
- Heiri, O. – Lotter, A.F. – Birks, H.J.B. – Brooks, S.J. – Hazekamp, M. – Kirilova, E. – Magyari, E.K. – Millet, L. – Mortensen, M.F. – Samartin, S. – Tinner, W. – Tóth, M. – van Asch, N. – Veski, S. 2011: European climate change at the end of the last glaciation: chironomid-based temperature reconstruction on a continental scale. – European Geosciences Union (EGU) General Assembly, 2011. április 03–08., Bécs, Ausztria
- Magyari, E.K. – Buczkó, K. – Braun, M. – Tóth, M. – Hubay, K. – Korponai, J. – Jakab, G. – Iepure, S. – Heiri, O. – Hübener, T. – Vennemann, T. 2011: Biotic and abiotic responses to rapid Lateglacial climate change in the subalpine belt of the S Carpathians (Romania) - multi-proxy results from the PROLONGE project. – XVIII. INQUA (International Union for Quaternary Research) Congress, 2011. július 21–27., Bern, Svájc
- Magyari E. – Buczkó K. – Tóth M. – Korponai J. – Jakab G. – Braun M. – Hubay K. 2011: A Fiala Dryas lehűlés (12800–11600 évek közt) környezeti hatásai a Déli-Kárpátokban: várható-e hasonló esemény a közeljövőben? – 14. Magyar Őslénytani Vándorgyűlés, 2011. június 02–04., Szeged
- Heiri, O. – Birks, J. – Brooks, S. – Kirilova, E. – Magyari, E. – Millet, L. – Mortensen, M.F. – Samartin, S. – Tinner, W. – Tóth, M. – Veski, S. – Lotter, A.F. 2010: European climate change at the end of the last glaciation: chironomid-based temperature reconstruction on a continental scale. – 8th Swiss Geoscience Meeting, 2010. november 19–20., Fribourg, Svájc
- Cselovszki J. – Tóth M. – Csépes E. – Dévai Gy. 2009: Az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) rajzását meghatározó tényezők vizsgálata a Tisza-tó Sarudi-medencéjében. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2009. április 16–18., Villány

- Csépes E. – Tóth M. – Móra A. 2009: A Kiskörei-tározó üledéklakó árvaszúnyog együtteseinek (Diptera, Chironomidae) hosszú távú vizsgálata. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2009. április 16–18., Villány
- Csépes E. – Tóth M. 2008: A Kiskörei-tározó (Tisza-tó) különböző áramlási viszonyokkal jellemezhető víztereinek összehasonlítása üledéklakó árvaszúnyog együtteseik alapján. – L. Hidrobiológus Napok, 2008. október 1–3., Tihany
- Dévai Gy. – Miskolczi M. – Tóth M. – Csépes E. – Móra A. 2008: Kísérlet a hazai Chironomus-fajok lárváinak azonosítására az óriáskromoszómák sávmintázat-elemzése alapján. – V. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2008. április 10–12., Nyíregyháza
- Móra A. – Bíró K. – Tóth M. – Debreczeni Á. 2007: A Balaton környéki kisvízfolyások makroszkopikus gerinctelen faunája 3. Árvaszúnyogok. – IV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2007. április 13–14., Tihany
- Móra A. – Tóth M. – Debreczeni Á. – Takács P. 2006: Balaton környéki kisvízfolyások árvaszúnyog-faunájának felmérése: előzetes eredmények. – XLVIII. Hidrobiológus Napok, 2006. október 4–6., Tihany
- Móra A. – Csépes E. – Tóth M. – Dévai Gy. 2004: A makrozoobentosz tér- és időbeli változásai a Tisza Tisza-mogyorós és Lónya közötti kereszttszelvényében. – I. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2004. április 15–16., Debrecen
- Móra A. – Tóth M. – Debreczeni Á. – Dévai Gy. 2004: Árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) rövid távú populációdinamikai vizsgálata a Felső-Tiszán. – 2. Szünzoológiai Szimpózium, 2004. március 8–9., Budapest

10.2.7. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

- Árva D. – Móra A. – Tóth M. – Nosek J. 2011: Növényállományok árvaszúnyog-együttesei (Diptera: Chironomidae) a Duna árterein (Béda–Karapancsa, Gemenc, Szigetköz). – VIII. Makroszkopikus

Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2011. április 14–16.,
Jósvafő

Tóth, M. – Kőműves, M. – Dévai, Gy. 2009: Spatio-temporal distribution of phytal-dwelling chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) in submerged vegetation of two Hungarian backwaters. – XVII. International Symposium on Chironomidae, 2009. július 6–10., Tianjin, China

Árva D. – Tóth M. – Dévai Gy. 2009: Növényzethez kötődő árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli változásai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza hínárállományaiban. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2009. április 16–18., Villány

Tóth M. – Móra A. 2007: Növényzethez kötődő árvaszúnyoglárva-együttesek (Diptera: Chironomidae) összetételének alakulása zavarás hatására. – XLIX. Hidrobiológus Napok, 2007. október 3–5., Tihany

Tóth M. 2006: A Nagy-morotva (Rakamaz és Tiszanagyfalu) növényállományainak árvaszúnyog-együttese. – 7. Magyar Ökológus Kongresszus, 2006. szeptember 4–6., Budapest

Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. 2006: Chironomid communities in different vegetation types in backwater of the Upper-Tisza, Hungary. – 16th International Chironomid Symposium, 2006. július 25–28., Funchal, Madeira, Portugália

Tóth M. – Móra A. – Dévai Gy. 2006: Árvaszúnyog-faunisztikai (Diptera: Chironomidae) vizsgálatok felső-Tisza-vidéki holtmedrekben. – III. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2006. április 13–14., Göd

Tóth M. – Móra A. 2005: Árvaszúnyoglárvák (Diptera: Chironomidae) előfordulási viszonyai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza különböző növényállományaiban. – XLVII. Hidrobiológus Napok, 2005. október 5–7., Tihany

Tóth M. – Móra A. – Csabai Z. – Dévai Gy. 2005: Kétszárnyúak (Diptera) előfordulási viszonyait meghatározó tényezők elemzése. – II. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2005. április 14–15., Pécs

Tóth M. – Móra A. – Csabai Z. – Dévai Gy. 2004: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. – I. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2004. április 15–16., Debrecen

10.2.8. Egyéb poszterelőadások jegyzéke

Tóth, M. – Heiri, O. – Brooks, S.J. – Braun, M. – Buczkó, K. – Bálint, M. – Magyari, E.K. 2011: Lateglacial summer temperatures in the Southern Carpathians (Romania): a chironomid-based reconstruction. – XVIII. INQUA (International Union for Quaternary Research) Congress, 2011.július 21–27., Bern, Svájc

Tóth M. – Árva D. – Móra A. 2010: A Balaton nyíltvízi bentikus makrogerinctelenjeinek gyűjtésére használt mintavevők összehasonlítása. – LII. Hidrobiológus Napok, 2010. október 6–8., Tihany

Tóth, M. – Csépes, E. – Móra, A. – Dévai, Gy. 2010: Effects of meteorological data on emergence of chironomids (Diptera: Chironomidae) in the Kisköre Reservoir. – IXth European Congress of Entomology, 2010. augusztus 22–27., Budapest

Tóth, M. – Heiri, O. – Magyari, E. – Braun, M. – Buczkó, K. – Bálint, M. – Jakab, G. 2009: Late Glacial climate and palaeoenvironment in the Southern Carpathian Mountains inferred by chironomid and pollen analyses. – European Geosciences Union (EGU) General Assembly, 2009. április 19–24., Bécs, Ausztria

Cselovszki J. – Tóth M. 2008: Árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) kirepülési dinamikájának mennyiségi vizsgálata a Tisza-tó Sarudi-medencéjében. – L. Hidrobiológus Napok, 2008. október 1–3., Tihany

Csépes E. – Tóth M. 2007: Az árvaszúnyog lárvák (Diptera: Chironomidae) kariológiai vizsgálatának lehetőségei nagy egyedszámú minták esetén. – XLIX. Hidrobiológus Napok, 2007. október 3–5., Tihany

Csépes E. – Tóth M. – Móra A. 2007: Az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) kariológiai vizsgálatának módszertani kérdései. –

- IV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2007. április 13–14., Tihany
- Málnás K. – Polyák L. – Deák Cs. – Tóth M. 2007: Makroszkopikus gerinctelen együttesek kvantitatív és kvalitatív vizsgálata a Ménes-patakon. – XLIX. Hidrobiológus Napok, 2007. október 3–5., Tihany
- Csépes E. – Móra A. – Tóth M. – Aranyiné Rózsavári A. – Bancsi I. – Kovács P. 2006: A Kiskörei-tározó Sarudi- és Poroszlói-medencéiben végzett üledékvizsgálatok árvaszúnyog (Chironomidae) együttesekre vonatkozó faunisztikai eredményei. – XLVIII. Hidrobiológus Napok, 2006. október 4–6., Tihany
- Móra A. – Tóth M. – Csépes E. 2006: Az árvaszúnyogok jelentősége az üledéklakó állategyüttes tér- és időbeli változásainak jellemzésében. – III. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2006. április 13–14., Göd
- Móra A. – Csépes E. – Tóth M. – Debreceni Á. – Dévai Gy. 2005: Az árvaszúnyogegyüttes jellemzése a Tisza keresztiszelvényében különböző gyűjtési módszerek összehasonlításával. – II. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2005. április 14–15., Pécs

10.2.9. Az értekezés témakörében készített szakmaspecifikus alkotások jegyzéke

- Tóth M. 2005: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. – Országos Tudományos Diákköri Konferencia, 2005. március 21–24., Pécs
- Tóth M. 2004: Kétszárnyúak (Diptera) minőségi és mennyiségi előfordulási viszonyai egy alföldi mocsárban. – TDK Debreceni Egyetemi Konferencia, 2004. április 19–22., Debrecen