

**A tiszavirág (*Palingenia longicauda*) kárpát-medencei
állományainak populációgenetikai kapcsolatai és
veszélyeztető tényezői**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Málnás Kristóf András

Témavezetők:

Dr. Dévai György

Dr. Lengyel Szabolcs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2015

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, 2015.

.....

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Málnás Kristóf** doktorjelölt 2005–2009 között a **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia** programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2015.

.....

a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Málnás Kristóf** doktorjelölt 2005–2009 között a **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia** programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2015.

.....

a témavezető aláírása

A tiszavirág (*Palingenia longicauda*) kárpát-medencei
állományainak populációgenetikai kapcsolatai
és veszélyeztető tényezői

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében a
Környezettudomány tudományágban
Írta: **Málnás Kristóf** okleveles biológus

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

Témavezetők:

Dr. Dévai György

Dr. Lengyel Szabolcs

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Posta József.....

tagok: Dr. Jakab Tibor.....

Kaszáné Dr. Kiss Magdolna

A doktori szigorlat időpontja: 2013. június 28.

Az értekezés bírálói:

Dr.

Dr.

Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2015.

Tartalomjegyzék

1	BEVEZETÉS	4
1.1	ELŐZMÉNYEK ÉS MOTIVÁCIÓ.....	4
1.2	IRODALMI ÖSSZEFOGLALÓ	5
1.2.1	<i>A tiszavirág korai említései</i>	5
1.2.2	<i>A tiszavirág taxonómiai státusza, nevezéktana</i>	6
1.2.3	<i>A tiszavirág életmódjának rövid ismertetése</i>	7
1.2.4	<i>A tiszavirág egykori elterjedése</i>	10
1.2.5	<i>A tiszavirág hazai előfordulása</i>	13
1.2.6	<i>A tiszavirág elterjedési területének csökkenése</i>	16
1.2.7	<i>A tiszavirág visszaszorulásának feltételezett okai, potenciális veszélyeztető tényezők</i>	17
1.3	ÖSSZEGZÉS ÉS PROBLÉMAFELVETÉS	19
1.3.1	<i>A tiszavirág életmódjának rövid ismertetése</i>	19
1.3.2	<i>A hazai tiszavirág állományok természetvédelmi jelentősége – jégkori tiszavirág refúgiumok a Kárpát-medencében</i>	21
2	CÉLKITŰZÉSEK	22
3	ANYAG ÉS MÓDSZER	23
3.1	A TISZAVIRÁGLÁRVÁK ELŐFORDULÁSÁT BEFOLYÁSOLÓ ÉS AZ ÁLLOMÁNYAIT VESZÉLYEZTETŐ TÉNYEZŐK VIZSGÁLATA	23
3.1.1	<i>A tiszavirág telepszerűzetének tanulmányozása</i>	23
3.1.2	<i>A vizsgálati terület tiszavirág állományainak part menti feltérképezése</i>	24
3.1.3	<i>A kőszórásos partbiztosítás állomány nagyságra gyakorolt hatásának vizsgálata uszadékhálós mintavétel alapján</i>	25
3.1.4	<i>Élőhely fragmentáció – a hid optikai barrier szerepének vizsgálata</i>	26
3.2	A RECENS ÉS KIPUSZTULT TISZAVIRÁG POPULÁCIÓK GENETIKAI ÖSSZEHASONLÍTÁSA	28
4	EREDMÉNYEK ÉS ÉRTÉKELÉSÜK	32
4.1	A TISZAVIRÁGLÁRVÁK ELŐFORDULÁSÁT BEFOLYÁSOLÓ TÉNYEZŐK VIZSGÁLATA	32
4.1.1	<i>A telepszerűzet tanulmányozása</i>	32
4.1.2	<i>A vizsgálati terület tiszavirág állományainak feltérképezése</i>	34
4.1.3	<i>Diszkusszió</i>	35
4.2	A TISZAVIRÁG ÁLLOMÁNYAIT VESZÉLYEZTETŐ TÉNYEZŐK VIZSGÁLATA.....	38
4.2.1	<i>A kőszórásos partbiztosítás állomány nagyságra gyakorolt hatásának vizsgálata</i>	38
4.2.2	<i>A hid optikai barrier szerepének vizsgálata</i>	39
4.2.3	<i>Diszkusszió</i>	43
4.3	A JELENLEGI ÉS KIPUSZTULT TISZAVIRÁG POPULÁCIÓK GENETIKAI ÖSSZEHASONLÍTÁSA	47
4.3.1	<i>A szekvenálások sikeressége</i>	47
4.3.2	<i>A kárpát-medencei populációk genetikai sokfélesége</i>	47
4.3.3	<i>A tiszavirág populációinak demográfiai változásai a múltban</i>	50
4.3.4	<i>Populációk közötti, izoláció, migrációs tendenciák</i>	51
4.3.5	<i>Diszkusszió</i>	53
5	ÖSSZEFOGLALÁS	59
6	SUMMARY	62

7	KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	65
8	IRODALOMJEGYZÉK	66
8.1	AZ ÉRTEKEZÉSBEN HIVATKOZOTT PUBLIKÁCIÓK JEGYZÉKE	66
8.2	A JELÖLT TUDOMÁNYOS TEVÉKENYSÉGÉNEK JEGYZÉKE.....	77
8.2.1	<i>Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impakt faktoros publikációk jegyzéke</i>	77
8.2.2	<i>Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke</i>	77
8.2.3	<i>Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke</i>	78
8.2.4	<i>Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke</i>	79
8.2.5	<i>Egyéb előadások jegyzéke</i>	80
8.2.6	<i>Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke</i>	80
8.2.7	<i>Egyéb poszterek jegyzéke</i>	81
9	FÜGGELÉK	83

1 Bevezetés

1.1 Előzmények és motiváció

A tiszavirág [*Palingenia longicauda* (Olivier 1681)] a rovarvilág egyéb képviselőihez képest szokatlan ismertségnek és népszerűségnek örvendő kérészünk. Ezt a megkülönböztetett figyelmet látványos rajzásán túl elterjedési területének nagymértékű csökkenésének is köszönheti, hiszen utolsó stabil populációi a Tisza – „a legmagyarabb folyó” – vízrendszeréből voltak ismertek. Így a fajt egészen a közelmúltig, a Rábán és az Al-Dunán történt újralfedezéséig joggal tekinthettük valódi hungarikumnak. Népszerűsége ellenére a faj pontos hazai előfordulásáról csak meglehetősen mozaikos ismereteink vannak. Ezen a helyzeten kissé javított, hogy a Tiszán 2000-ben bekövetkezett cianidszennyezés végre ráébresztette a hazai tudományos közvéleményt a faj utolsó állományainak sebezhetőségére és a tiszavirággal kapcsolatos kutatások új lendületet vettek. A tiszavirág iránti szakmai érdeklődés fokozódását mutatta az utóbbi években megjelent tudományos és ismeretterjesztő írások gyarapodó száma. A faj természetvédelmi státusza viszont továbbra is kimerül a Berni Konvenció alapján „vöröskönyves”, valamint a hazai „védett” kategóriánál.

Pedig a tiszavirág érdemes a fokozott védelemre. Habár az utóbbi évtizedek során országos léptékben mérséklődött az antropogén eredetű közvetlen vízszennyezés, a közelmúltban tapasztalható vízjárási anomáliák (pl. extrém alacsony vízállások), valamint az azok következményeinek kiküszöbölésére tett intézkedések (mederrendezések) komolyan veszélyeztetik a még megmaradt tiszavirág állományok létét. Mivel ezek a változások fokozatosan, évtizedes léptékben következnek be, azok időben történő diagnosztizálása, illetve a tiszavirág fennmaradását biztosító kezelési tervek kidolgozása megfelelő háttérismeretek nélkül nem lehetséges. Ebből következően nagy jelentősége van minden, ezzel a továbbra is veszélyeztetett fajjal kapcsolatos adatgyűjtésnek. A védelem sikere érdekében különösen fontos, hogy a faj ökológiai adottságaival kapcsolatos ismereteink a kor új technikai lehetőségeit is igénybe véve bővüljenek.

1.2 Irodalmi összefoglaló

1.2.1 A tiszavirág korai említései

A tiszavirág [*Palingenia longicauda* (Olivier, 1791)] a kérészek rendjének (Ordo Ephemeroptera) legnagyobb európai képviselője. Imágójának testmérete – a potroh függelékével együtt – akár a 10 cm-t is meghaladhatja. Az élénk színe miatt is tetszetős rovar rejtélyes életmódjával, valamint látványos rajzásával korán, már a középkorban magára vonta a természet szépségei iránt fogékony megfigyelők figyelmét. Az első, biztosan a fajjal kapcsolatos feljegyzések Clutius (1634) tollából származnak, aki az első leírást adta a lárva és az imágó külső morfológiájáról, illetve röviden ismertette a tiszavirág életmódját. Bár Clutius csak az Arisztotelésztől származó „*Hemerobio*” (Andrikovics & Turcsányi 2001) elnevezéssel illeti a tiszavirágot, rajzai alapján (1. ábra) egyértelmű, hogy a kérdéses fajról van szó.



1. ábra Tiszavirág. a: Clutius leírásának a fedőlapja. (Az ábra érdekessége, hogy Clutius a tiszavirág bábját is lerajzolta, feltételezhetően egy sérült exuvium alapján.); b: kirepülés előtti tiszavirág lárva; c: utolsó vedlésen áteső szubimágó.

A tiszavirágról szóló első, tudományos részletességgel kidolgozott, saját megfigyeléseken alapuló ismertető Swammerdam nevéhez fűződik, aki 1675-ben végzett megfigyelései alapján írta meg – később több nyelven több kiadást is megélt – „*Ephemeris vita*” című művét (Swammerdam 1681). Swammerdam a kor nyújtotta lehetőségek szintjén, különleges alaposággal ismerteti és ábrázolja a lárva, illetve az imágó anatómiáját, valamint részletes leírást ad a tiszavirág életmódjáról, életmenetéről. Mindemellett már egy évszázaddal korábbról is fennmaradtak írásos emlékek a tiszavirág rajzásáról, előfordulásáról úti beszámolókbán, horgászkalandok leírásában, illetve egyéb szépirodalmi művekben (Cios 2006).

1.2.2 A tiszavirág taxonómiai státusza, nevezéktana

A *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) a kérészek rendjének (Ephemeroptera), Ephemeroidea szuperfamilájának Palingeniidae családjába (Albarda, 1888), a Palingenia (Burmeister, 1838) genusba sorolt kérészfaj. A genusnak jelenleg három, európai előfordulású faja ismeretes, a közel-keleti elterjedésű *Palingenia fuliginosa* (Georgi 1802), a kelet-palearktikus elterjedésű *Palingenia sublongicauda* Tshernova 1949, és a palearktikus elterjedésű *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) (www.faunaeur.org). A három *Palingenia* faj közül – a *Palingenia longicauda* mellett – a *Palingenia fuliginosa*-nak ismertek egykori előfordulási adatai a Kárpát-medencéből, a mai Szlovákia területén folyó Latorcából, illetve a Bodrog határon túli szakaszáról (Soldán 1978, Landa 1969). A *Palingenia fuliginosa* azonban az utóbbi években (2003-2007), a EU Víz Keretirányelv keretein belül végzett, országos makroszkópikus vízi gerinctelen felmérések során már nem került elő (Mišíková és mtsai. 2010). A tiszavirágot a jelenleg elfogadott érvényes nevének kívül több szinonim tudományos néven is leírták, amelyek a következők voltak (Andrikovics & Turcsányi 2001; Eaton 1888; Russev 1987; Soldán 1978):

Ephemera longicauda Olivier, 1791

Ephemera flos-aquae Illiger, 1802

Sembris marginata Panzer, 1804

Ephemera swammerdiana Latreille, 1805

Ephemera swammerdamiana Shaw, 1806

Palingenia longicauda (Burmeister, 1839)

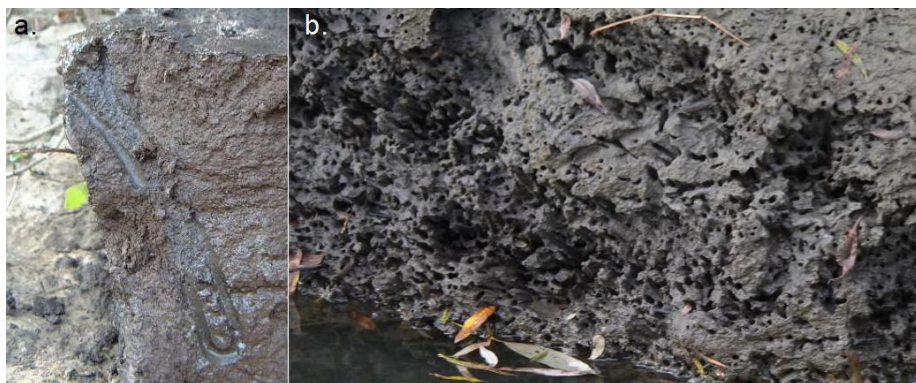
A jelenkori nemzetközi szakirodalomban a tiszavirágot angolul a latin neve után „long-tailed mayfly” vagy a tiszai refúgiumra utaló „Tisza-mayfly”, néven említik, míg a német szakirodalomban a „Theißblüte” kifejezés használatos, ami etimológiailag a magyar tiszavirág kifejezés tükörfordításának tekinthető. Ezek a hétköznapi nevek viszont csak a XIX. század vége felé, feltételezhetően a tiszavirág areacsökkenésének kezdete után jelentek meg. Ahogy a magyar halásznyelvben is elsősorban a rovar lárvájának horgászcsali/haltáplálék szerepét hangsúlyozó harcsaféreg, partiféreg (Vutskits 1902) név volt az elterjedtebb, a korabeli német és holland nyelvben is hasonló logikával adtak nevet az „Ufferaas”-nak (~particsali). A legvalószínűbb magyarázat szerint a tiszavirág/marosvirág elnevezés a párzás során, a frissen kibújó nősténybe csoportosan kapaszkodó hímek által alkotott

sárga kérésztömeg látványára utalhat (Landolt és mtsai. 1995) és valószínűsíthető az elnevezés magyar eredete. Német nyelvterületen korábban az imágót (a „lepkét”) a „Fladder” (~csapkodó, verdeső), vagy egyszerűen „Eintagsfliege” (kérész ~ egy napig repülő) névvel illették (ld. Cornelius 1848). Az első „virágra” utaló név a külföldi szakirodalomban, a faj egyik szinonim tudományos nevében jelenik meg, amikor is Illiger új fajként ír le egy általa Magyarországon megfigyelt kérészt *Ephemera flos-aquae* Illiger, 1802 néven. Erről később kiderült, hogy azonos a már ismert tiszavirággal, viszont „*flos-aquae*” fajnév feltételezhetően a magyar elnevezés tükörfordításából származik. A tiszavirág név német fordítása („Theißblüte”) először Hagen (1888) munkájában jelenik meg, majd később ezt használja Schoenemund is (1929). A magyar eredetű név a faj elterjedési területének csökkenésével tehát fokozatosan nyerhette el létjogosultságát az idegen nyelvű nevezéktanban is, melynek révén honosodhattak meg a „Theißblüte”, a „Tisza-mayfly” vagy a „kvet Tisy” elnevezések az idegen nyelvekben.

1.2.3 A tiszavirág életmódjának rövid ismertetése

A tiszavirág három éves fejlődésű, szemivoltin életmenetű kérész. A lerakott tojásokból mintegy 11 nap után kelnek ki a fiatal lárvák (Landolt és mtsai. 1997). Az újszülött lárva kikelése után rögtön beássa magát az üledékbe, élete első részét itt, az ún. intersticiálisban tölti, járatait csak később kezdi el kialakítani (Turcsányi István, szóbeli közlés). A fejlettebb lárvák a mederfalba ásott, jellegzetes U-alakú járataikban élnek. Ezek a járatok jellemzően mintegy 15-17 cm mélységig hatolnak az aljzatba, de előkerülhetnek 25-30 cm (extrém esetben 50 cm) üledékmélységből is tiszavirág lárvák. Alacsony vízállás esetén a meder szárazra került részein gyakran megfigyelhetőek ezen járatok páros kivezető nyílásai (2. ábra). Habár járataikat rendszerint a folyómeder egyenesebb szakaszain is megtalálhatjuk, jellemzően azokat a folyókanyarulatok külső ívére ássák (Sartori és mtsai. 1995), ahol a sodorvonal a parthoz közel halad. Járatok elsősorban a vízszint alatti 1-7 méteres sávban, de esetenként akár egészen a meder aljáig is megtalálhatóak (Csoknya & Halasy 1974, Landolt és mtsai. 1995). A vízszint ingadozásával a telepek felső szakasza szárazra kerülhet, ilyenkor a lárvák rendszerint az alsóbb régióba vándorolnak.

A tiszavirág a potamális szakaszjellegű, finom mederanyagú mérsékelt áramlású vízfolyások jellemző lakója. Állóvizekben tartósan nem él, igényli az állandó vízmozgást, amit Csoknya (1973) a faj magas oxigén-igényével magyaráz. Habár a rajzások után, az augusztusi időszakban a meder szinte teljes területén lehet találni kisméretű, fiatal lárvákat, azok tartósan csak azokon a szakaszokon képesek megmaradni, ahol a számukra megfelelő minőségű és vastagságú, argyillal dominanciájú aljzat fordul elő.



2. ábra A tiszavirág járatai. a: A járat keresztmetszete. b: A járatok páros kivezetőnyílásai a mederfalban.

A tiszavirágok lárvái az aktív szűrő, illetve részben a detrituszfogyasztó funkcionális táplálkozási csoportba sorolhatóak (Bauernfeind & Humpesch 2001; Moog 2002; Málnás és mtsai. 2014). A lárvák kopoltyúlemezeik összehangolt mozgatásával áramoltatják a vizet járataikban és kiszűrik a víz által szállított szerves törmeléket, algákat, baktériumokat (Landolt és mtsai. 1997). Mint ahogy az a kérészeknél általánosan megfigyelhető, az imágók kirepülés után a hátralevő néhány órás életük alatt már nem táplálkoznak, szájszerveik csökevényesek.

A tiszavirág lárvális fejlődése során mintegy 20 alkalommal vedlik (Unger 1927), mire kirepülés-éretten testhossza eléri a 4-5 cm-t. A tiszavirág, mint a kérészek általában, a hemimetabólia egy speciális típusával, az ún. prometabóliával fejlődik, vagyis egyedfejlődése során kimarad a bábállapot, viszont megjelenik egy röpképes, de még nem ivarérett fejlődési alak, a szubimágó, amely egy újabb vedlés után alakul át ivarérett imágóvá. Bizonyos fajok esetében ez a vedlés részleges is lehet, illetve kivételes esetekben, mint például éppen a

tiszavirág nőténye esetében ez az utolsó vedlés akár teljesen ki is maradhat (Edmunds & McCafferty 1988).

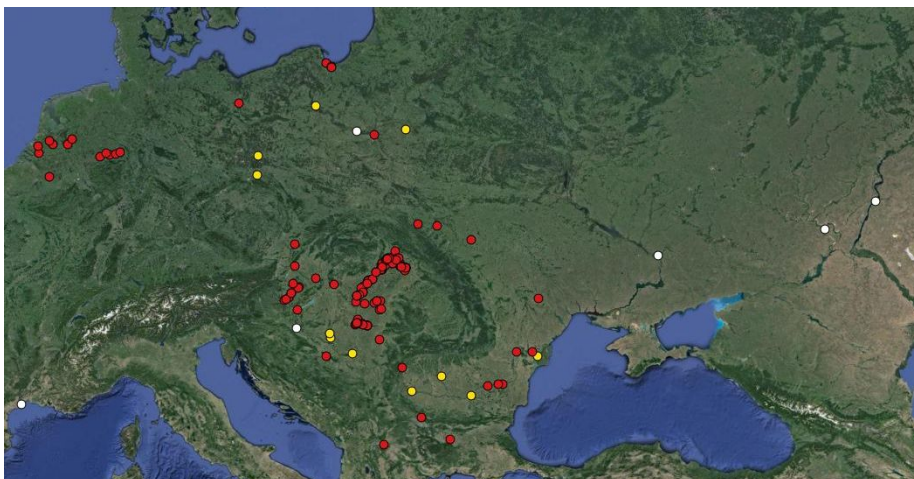
A tiszavirág rajzása a három éves lárvális fejlődés végén, rendszerint júniusban – május vége és július eleje között – következik be. Az év első repülő példányaival hazánkban a Tisza alsó szakaszán, illetve a kisebb, valószínűleg gyorsabban felmelegedő vízfolyások mentén lehet találkozni (Bodrog, Maros), majd a rajzások fokozatosan haladnak a folyó felsőbb szakasza felé. Egy adott szakaszon a rajzás több napig tart, és ennek során naponta különböző intenzitással repülnek ki a kérészek. Beszámolók alapján (Andrikovics & Turcsányi 2001), korábban egyértelműen meg lehetett különböztetni elő-, fő- és utórajzásokat, de az utóbbi időkben általunk megfigyelt rajzások esetében ez a szabályosság kevésbé volt tapasztalható. Szintén beszámolók alapján tudjuk, hogy egy adott szakaszon a rajzás a különböző években szabályosan, többnyire azonos napon kezdődött. Az utóbbi években azonban – feltételezhetően az időjárás és az árhullámok rapszodikus változásai következtében – ez a szabályosság kevésbé volt megfigyelhető, akár több hetes késéssel is indulhatott a rajzás.

A nagyobb rajzási hullámokra napos, szélcsendes időben, a kora esti órákban kerül sor. A kirepülést a hímek kezdik. A járataikat elhagyó lárvák levegővel töltik meg bélcsatornájukat, így a felszínre emelkedve, levedlik utolsó lárvabőrüket, és előbújik a szubimágó. Ez az állapot mindössze néhány percig tart, amíg a szubimágó kirepül a partra és bekövetkezik az utolsó vedlés, amelynek eredményeként bőrét a parton vagy a parti növényzeten hátrahagyva megjelenik a páرزóképes hím imágó. Az utolsó vedlést követően a hímek rögtön megkezdik jellegzetes, „járőröző” násztáncukat közvetlenül a víz felszíne felett. A hímek kirepülését legfeljebb egy óra eltéréssel követi a nőtényeké. A nőtények nem vedlik le a szubimágó bőrüket, ezért bizonyos szerzők az ivarérett nőtény tiszavirágokat következetesen szubimágóként emlegetik. A lárvabőrt hátrahagyó nőtények rövid ideig tartózkodnak a vízfelszín közelében. Ezalatt megtörténik a párzás, majd a nőtények a sodorvonal felett megkezdik akár 4 km-es, többnyire a folyásiránnyal szembe irányuló kompenzációs repülésüket (Landolt és mtsai. 1997). A nőtények a kompenzációs repülés közben és végén rakják le tojásaikat, aminek következtében egy egyed akár több kilométeres szakaszon is elszórhatja tojásait. Egy nőtény kisebb csomónként összesen mintegy 3-4000 tojást juttat a vízbe, amelyek

lesüllyedve hatalmas területen szóródhatnak szét. Az ivaros szaporodás mellett a tiszavirág esetében is gyakori jelenség a szűznemzés ún. telitokia típusa (Unger, 1923; Landolt és mtsai, 1997; Soldán & Putz, 2000; Andrikovics & Turcsányi, 2001). Mivel a kérészekben az emberhez hasonlóan a hím a heterokromatikus ivar, a megtermékenyítés nélkül létrejött utódok 100%-ban nőstény egyedek lesznek. Még egy zavartalanul lezajló rajzás során is a nőstények egy része párzás nélkül kezdi meg a kompenzációs repülést, valamint a tojásrakást (Landolt és mtsai. 1995, 1997; Fink & Andrikovics, 1997). Ez az arány azonban egy esetleges viharos, szeles időjárás vagy egyéb zavaró hatás esetén kifejezetten magas is lehet. A meg nem termékenyített petéknek csak mintegy 52%-a indul fejlődésnek és azok is csak jelentős késéssel, 11-30 nap után (Landolt és mtsai. 1997). A tiszavirág rajzásáról számos hazai és külföldi szerző munkájában olvashatunk részletes leírást (Gorové, 1819; Unger, 1923; Russev, 1987; Fink & Andrikovics, 1997; Landolt és mtsai., 1997; Andrikovics & Turcsányi 2001).

1.2.4 A tiszavirág egykori elterjedése

Annak ellenére, hogy a tiszavirág hamar felhívta magára a korabeli entomológusok és természetbarátok figyelmét, meglehetősen korlátozott számban maradtak fenn egykori előfordulására vonatkozó adatok (3. ábra).



3. ábra A tiszavirág egykori elterjedése a szakirodalomban közzétett adatok alapján. (●: vízfolyásnévvel és településnévvel megjelölt gyűjtőhely; ○: bizonytalan adat; ●: csak vízfolyást, vagy annak nagyobb szakaszát említő adat)

A tiszavirág első dokumentált említése Hollandia területéről, Clutiustól származik (1634), aki leírásaiban az Ijssel folyó Zutphen melletti szakaszáról, valamint Arnhem, Rotterdam és Utrecht városok mellől jelenti a faj előfordulását, bár ez utóbbi három település esetében nem nevezi meg, hogy a Rajna melyik ágáról vagy mellékfolyójáról is van szó. Röviddel ezután Swammerdam (1681) Culemborg mellett figyelte meg a kérészrajzást a Rajnán (Lek), de a saját vizsgálati területén kívül említi még a Rajna, az Ijssel, a Lek, a Meuse, és a Waal folyókat is mint a tiszavirág által lakott vízfolyásokat. Hollandia területéről a 19. század végén még jelentik a faj biztos előfordulását a Rajna-torkolatból (Selys-Longchamps 1888) is.

A szomszédos Belgiumból mindössze egy biztos tiszavirág előfordulási adatot ismerünk, Diest mellől a Demer folyóból (Lestage 1937), de Franciaországból is csak a Meuse folyóból ismerünk bizonytalan adatokat (Latreille 1805). Több helyen említik továbbá a tiszavirág dél-franciaországi Cette település közeléből történő előkerülését (Hagen 1888, Lestage 1922), viszont ezen példányok származása meglehetősen bizonytalan.

A mai Németországból két nagyobb területről maradtak ránk előfordulási adatok. Nyugaton a Rajna egyik mellékfolyójából, a Lippéből jelezte Cornélius (1848) tömeges előfordulását a Lünen és Boke közötti szakasról Hamm település mellett. Alig 80 évvel később Schönemund (1929) már mindössze egy exuviumot talált a folyó Lippborg melletti szakaszán, a Lippében Hamm mellett pedig már nem talált sem lárvákat, sem pedig imágókat a hosszas keresés ellenére sem. Ennek jelentőségét az adja, hogy feltehetően ez volt a tiszavirág utolsó dokumentált észlelése a Lippéből – és egyben a Rajna vízrendszeréből –, vagyis ezt tekinthetjük a faj egy folyóból történő eltűnésének első dokumentált esetének. A Lippén kívül a mai Németország keleti határvidékén, az Odera Graz (a.d. Oder) melletti szakaszáról voltak egyértelműen beazonosítható előfordulási helyei a tiszavirágnak, de az Odera egyéb szakaszairól, valamint annak több mellékfolyójáról is említik a fajt (Triebke 1840).

Lengyelország területéről egyrészt a porosz birodalom idejéből német szerzők (Albarda 1889; Triepke 1840; Hagen 1854, 1859, 1888; Lauternborn 1918), másrészt lengyel gyűjtőmunkák alapján (Jarocki 1827; Sobieszczanski 1878; Cios 2006, 2009) már több adat maradt ránk. A tiszavirág több helyről előkerült a Visztula torkolata közeléből

(Gdansk, Elbing – Elbaq folyóág – Schönbaum, Siedlersfähre), valamint a Visztula Varsó melletti szakaszáról (Jarocki 1827; Hagen 1854, 1859, 1888; Sobieszczanski 1878; Ulmer 1927). Bár a pontos előfordulási helyek nincsenek megadva, többen említik az Odera vízrendszeréhez tartozó Bóbr és Kwiza (Triepke 1840; Cornelius 1848; Hagen 1854, 1859, 1888; Nowicki 1865; Mikulskii 1936; Dziedzielewicz 1867; Cios 2006, 2009) folyókat, valamint a Bugot (Cios 2006, 2009) mint a tiszavirág előfordulási helyeit. Az utolsó, biztosan Lengyelországból származó, ma múzeumban őrzött tiszavirág példány szintén a Visztulából származik 1906-ból. Az ezt követő időszakról már csak egy, az 1950-es évekből származó horgásztörténetben jelenik meg egy, a rajzasi idő és viselkedés alapján nagy valószínűséggel tiszavirágról szóló beszámoló (Cios 2009). Ez alapján a tiszavirág utolsó lengyelországi állományai a Visztula középső szakaszán – Wyszogród térségében – még előfordulhattak az 1950-es években, viszont azóta nincs nyoma a jelenlétüknek.

Ukrajna területéről elsősorban a Dnyeszterből és annak mellékfolyóiból jegyezték fel a tiszavirág biztos előfordulását. Előkerült a Strwiąż (Sambir) és a Szeret (Chortkiv) folyókból (Dziedzielewicz 1867, 1906), valamint jelentették a Dnyeszter Lviv alatti szakaszairól (Mikulskii 1936) is.

Történnnek említések a tiszavirág Dnyeperben (Cios 2006), valamint az oroszországi Donban (Soldán 1978) és Volgában (Ulmer 1929, Mikulski 1936) történő előfordulásáról is, viszont ezen vízfolyásokról pontos adat nem áll rendelkezésünkre, így ezeket az adatokat érdemes fenntartásokkal figyelembe venni. További szkepticizmusra ad okot, hogy ezek a vízfolyások már sokkal inkább a *Palingenia fuliginosa* elterjedési területén vannak, így nem zárható ki a két faj összetévesztésének a lehetősége sem.

A tiszavirág legdélebbi előfordulási adatai Macedóniából a Szkopjét keresztező Vardar folyóból (Ikonov 1958), valamint a bulgáriai Marica folyóból származnak (Russev 1966). Bulgáriából ismert volt még az Iskar folyó Svoge melletti szakaszáról (Buresh 1936), valamint a Dunából (Russev 1966, 1978). A Dunából Pozsonytól (Ortvay 1902) egészen a Duna-deltáig folyamatosan kerültek közlésre adatok a faj előfordulásáról (Mocsáry 1875; Ortvay 1902; Schoenemund 1929; Motas 1936; Tschernova 1949; Bacescu 1943; Markovskii 1955; Russev 1956, 1966, 1968, 1987; Bogoescu 1958; Busnita és mtsai.

1961a,b; Olivari 1961; Enaceanu & Brezeanu 1966; Enaceanu 1967; Bogoescu & Tabacaru 1969; Soldan 1978), egészen a tiszavirág 1974-es eltűnéséig (Russev 1987). A közölt adatok mellett, a Senckenberg Naturmuseum (Frankfurt) gyűjteményéből került elő egy példány, amelyet a Száva Zupanje melletti szakaszáról gyűjtöttek (Bálint és mtsai. 2012).

A jelenlegi Szlovákia területéről a Morava folyóból, Hodonina térségéből (Zavrel 1905), illetve Pozsony környékéről (Ortway 1902), került elő a faj. Talán még egészen a mai napig is létező állományait jelentették a Laborc, Latorca, Ronyva, Ung, valamint a Bodrog folyókból (Rotschein 1959, Soldan 1978).

Romániából szintén a Duna mentén vannak pontosan beazonosítható előfordulási adatai a tiszavirágnak (Orsova, Ada-Kale-sziget, Radetzky-sziget, Calarasi, Braila). Említették továbbá előfordulását az Olt, Maros, Prut, folyókból, valamint a Duna-delta több ágából (Motas 1936; Bogoescu 1958; Prunescu-Arion és mtsai. 1965; Russev 1987).

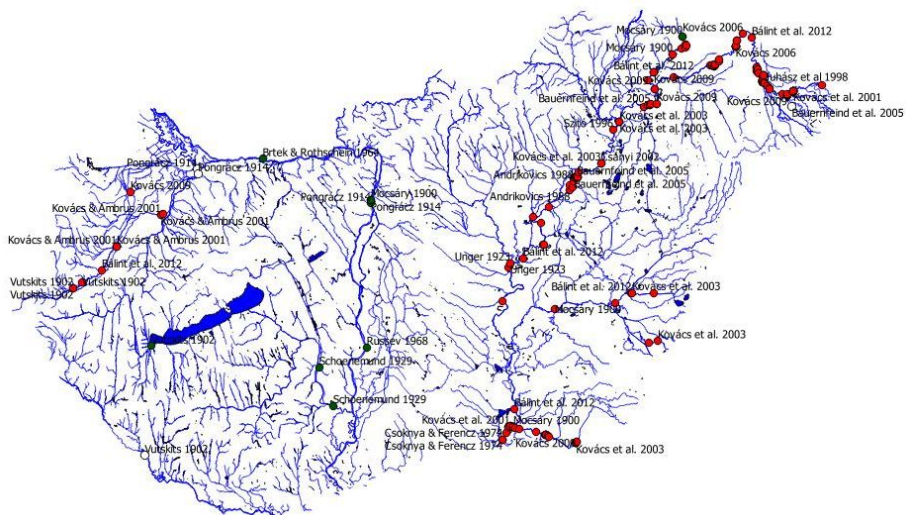
A szomszédos Moldovából a Prut folyóból volt ismert a tiszavirág (Bacescu 1943), illetve van még egy adata Chisinau közelében a Dnyeszterből (Motas & Bacescu 1973). Erről a területről 2007-ben Korompai Tamás lepke-faunisztikai gyűjtőútja során figyelte meg tiszavirágra emlékeztető kérészek rajzását a Dnyeszteren (szóbeli közlés). Röviddel ezután a Duna Szent-György ágából Murighiol térségéből került elő ismét igazolhatóan a tiszavirág (Soldan 2009).

Összességében elmondhatjuk, hogy a tiszavirág egykor biztosan előfordult a Rajna, az Odera, a Visztula, a Duna és a Dnyeszter folyamokban és vízrendszerükben, valamint keleten a Prut, délen a Vardar, az Iskar és a Marica folyókban. Egy eléggé kétséges adata van a Dél-Franciaországban található Cette környékéről, illetve említik még a Volgából, a Donból és a Dnyeperből. Ugyanakkor mind Hagen (1888), mind pedig Ulmer (1929) kiemeli, hogy hiányzik az Elba és a Weser vízrendszeréből (3. ábra).

1.2.5 A tiszavirág hazai előfordulása

A tiszavirág első magyarországi említése Marsigli (1726) úti-beszámolóiban történik pontos helymeghatározás nélkül (Turcsányi 2004). Gorové (1819) kifejezetten a tiszavirágról szóló művében a Dunát, a Körösöket, a Sajót, a Bodrogot és a Latorcát, illetve a Szamost említi a Tisza mellett mint a tiszavirágnak otthont adó

folyókat. Közülük kiemeli a „hínáros és agyagos” Tiszát, amelyben olyan tömegben fordul elő ez a kérész faj, Tiszaújlaktól (ma Ukrajna területén, Tiszabecessel átellenben található) egészen a Dunába torkollásig, mint „az Austriai nagy Birodalomnak” egy folyójában sem.



4. ábra A tiszavirág egykori hazai elterjedése az irodalomban közölt és nem közölt saját adatok alapján (●: jelenleg is tiszavirág által lakott vízfolyásról származó adat; ●: olyan vízfolyás, amelyből már eltűnt a tiszavirág; ○: bizonytalan, megbízhatatlan adat)

Az első, már pontosabban beazonosítható tiszavirág adatok az 1900-as évek elejéről származnak (Mocsány 1875, 1900; Vutskits 1902), amelyek már konkrét településekhez köthetőek. Ugyanakkor ezen adatok jelentős része csak hallottakon és nem saját megfigyeléseken alapul. Így gyakran felmerül a tiszavirágnak az azonos népi elnevezésű (márnabogár, harcsaféreg) dunavirággal [*Ephoron virgo* (Olivier, 1791)] történő összetévesztésének a gyanúja (pl. Pongrácz 1914). Ezekben a közleményekben említik a tiszavirág előfordulását a Bodrogból (Sárospatak), a Dráva egyik mellékágából (Vízvár), a Dunából (Margit-sziget, Óbuda), a Hármas-Körösből (Szarvas), a Ronyvából (Sátoraljaújhely), a Tiszából (Szeged) a Zala torkolatból és a Rábából (Körmend, Molnászcsőd). Egy Unger Emil által írt levélre hivatkozik Schoenemund (1929), amelyben Unger a Duna és a Tisza mellett említi még a Rábát, a Zalát, a Siót, a Sárvizet és a Tisza mellékfolyóit mint a tiszavirág ismert élőhelyeit.

A 20. század közepére, ahogy Európa-szerte, úgy hazánkban is visszahúzódott a tiszavirág elterjedési területe. A Duna hazai szakaszáról a faj utolsó említése Russevtől (1968) származik. A dunai állományokat megelőzve nyomtalanul tűnt el a Sióból és a Sárvízből is. Utolsó állományait sokáig csak a Tisza Csongrád feletti szakaszáról és annak mellékfolyóiból említették (Andrikovics és mtsai. 1992; Kovács és mtsai. 1998-1999). A Csongrád alatti szakaszon elképzelhető ugyan a tiszavirág megritkulása, de nagyobb a valószínűsége, hogy csak a megfigyelések hiánya miatt nincs adata az érintett szakaszról. Ezt tűnik igazolni, hogy az 1970-es években több alkalommal történtek gyűjtések Szeged környékéről (Csoknya & Ferencz 1972, 1974; Soldan 1978). Az ezredforduló táján ismét megszorodtak a dokumentált tiszavirág észlelések. Ez magyarázható a Tisza és mellékfolyóinak vízminőség-javulásával, de pusztán azzal is, hogy a tiszavirág elterjedésével kapcsolatos vizsgálatoknak nagy lökést adott a 2000. évi cianid szennyezés, aminek következtében a Tisza makroszkópikus vízi gerinctelen közössége és különösen maga a tiszavirág a figyelem középpontjába került. Ugyancsak ebben az időszakban indultak Kovács és munkatársainak országos, szisztematikus kérész-faunisztikai vizsgálatai (Kovács és mtsai. 2001, 2003; Bauernfeind és mtsai. 2005; Kovács 2006, 2009), amelyeknek következtében mintegy 40 év után ismét előkerült a tiszavirág a Rábából (Kovács & Ambrus 2001), illetve lárva adatok alapján bizonyítottá vált a tiszavirág előfordulása a Tisza több mellékfolyóján (Kovács és mtsai. 2003, Kovács 2006, 2009) is.

Összességében megállapítható, hogy jelenleg a tiszavirág előfordul a Tisza teljes magyar szakaszán, illetve annak mellékfolyói közül a Bodrogon, a Sebes-, Kettős- és Fekete-Körösben, a Marosban, valamint a Tisza vízrendszerétől meglehetősen távol, a Rábában, illetve a Kis-Rábában. Bauernfeind és mtsai. (2005) említi imágóit a Gőgő-Szenkéről, bár azok csak a Tiszáról a kompenzációs repülés során az út mentén feltévedt példányok voltak (Ambrus András személyes kommunikáció).

A tiszavirág hazai előfordulását a szakirodalomban olvasható (Mocsáry 1875, 1900; Vutskits 1902; Pongrácz 1914; Unger 1923; Schoenemund 1929; Russev 1968; Csoknya & Ferencz 1972, 1974; Andrikovics 1988; Andrikovics és mtsai. 1992; Szitó 1996; Juhász et al 1998; Kovács & Ambrus 2001, Kovács és mtsai. 1998-99, 2001, 2003; Pónyi 2000; Csányi 2002; Bauernfeind és mtsai. 2005; Kovács

2005, 2006, 2009), valamint saját le nem közölt adataim alapján a 4. ábrán mutatom be.

1.2.6 A tiszavirág elterjedési területének csökkenése

A tiszavirág elterjedési területének csökkenéséről jelentések, feljegyzések csak elvétve fordulnak elő, így az egyes vízfolyásokból történő eltűnésének idejére csak a közölt adatok hiányából, illetve egyéb közvetett jelekből következtethetünk.

A tiszavirág első dokumentált eltűnésére Schoenemund (1929) írásában bukkanhatunk, aki hosszasan részletezi, hogy a Lippe, Cornelius (1848) által rendszeresen látogatott szakaszain – elődjével ellentétben – a hosszas keresés ellenére is csak egyetlen exuviumot sikerült találnia. Bár ő ez alapján kijelenti, hogy a faj még jelen van a Lippében, a mérsékelt gyűjtési siker, valamint a későbbi adatok hiánya alapján arra lehet következtetni, hogy a faj röviddel ezután véglegesen eltűnt a folyóból. Feltételezhetően ezzel egy időben tűnhetett el a faj a Rajna vízrendszeréből is. Keleten szintén körülbelül egy időben ritkultak meg a tiszavirág lengyelországi előfordulási adatai is. Ugyan Hagen (1859, 1888) még említette Poroszországból, de Lengyelország területéről az utolsó biztos nyoma a fajnak egy 1906-ban gyűjtött múzeumi példány volt (Cios 2006, 2009). Lengyelországban a tiszavirágot 1980-ban már egyértelműen az eltűnt fajok között említik (Soldan 1980). Ahogy a tiszavirág eltűnt az Alpoktól északra eső területekről, úgy jelennek meg magyarországi eredetű példányok a külföldi múzeumi gyűjteményekben (pl. függelék, 6. táblázat), illetve a tiszavirág-morfológiai témájú cikkekben (Hagen 1888; Schoenemund 1929). Ezek alapján a lárvák beszerzésének nehézségeire következtethetünk. Ezek alapján az Alpok és a Kárpátok vonalától északra eső területekről valószínűleg a XX. század első harmadában tűnt el teljesen a tiszavirág. Feltehetően a nyugati – Rajna vidéki – populációk kicsivel hamarabb pusztultak ki, mint a keleti, lengyel és ukrán területeken előforduló állományok, bár erről sem állnak rendelkezésünkre megbízható adatok.

A tiszavirágot a Kárpát-medence észak-nyugati peremén a Morava folyóból 1923-ban jelentették utoljára (Stepán 1923), majd a faj ismert areája az 1950-es évekre visszahúzódott a Duna magyarországi vízgyűjtő területére. Russev 1968-ban még megtalálta a Duna magyar, jugoszláv, román, ukrán és teljes bolgár szakaszán, viszont ezután, 1974-től már sem ő nem találkozott Dunában élő tiszavirággal, sem

hírét nem hallotta repülő példányoknak (Russev 1987). A tiszavirágot Bulgáriában jelenleg is a kipusztult fajok között tartják számon (Russev 1992). A fentiek alapján tehát az egykor a nagyobb európai síkvidéki folyók többségének vízrendszerében elterjedt tiszavirág előfordulása a Tisza vízrendszerére, a Rába egy rövidebb szakaszára, valamint a Duna-delta (Soldán 2009) és a Fekete-tenger némelyik befolyójára (Prut, Dnyeszter) korlátozódik. Ennek az utóbbi, újra felfedezett Fekete-tenger környéki állománynak a nagyságáról, pontos kiterjedéséről részletes információk ezidáig nem kerültek közlésre. Ezen megfigyelések alapján a tiszavirág elterjedési területe mintegy 95%-kal csökkent. Habár 2006 és 2008 között történtek kísérletek a faj egykori élőhelyére (Lippe, Odera – Németország) történő visszatelepítésére (Tittizer és mtsai. 2008), a visszatelepítési munkálatok nem bizonyultak eredményesnek.

A tiszavirág drasztikus visszaszorulása következtében, egyetlen kérészfajként szerepel a Berni Egyezmény (Convention on the Conservation of European Wildlife and Natural Habitats) II. függelékén (<http://conventions.coe.int/Treaty/FR/Treaties/Html/104-2.htm>). Hazánkban is természetvédelmi oltalom alatt áll, eszmei értéke 10 000 forint.

1.2.7 A tiszavirág visszaszorulásának feltételezett okai, potenciális veszélyeztető tényezők

A tiszavirág elterjedési területének drasztikus csökkenését többnyire antropogén hatásoknak tulajdonítják. A rovartan hőskorával egy időben Nyugat-Európában megindult az ipari forradalom. A folyómenti ipari központok kialakulásával az ember addig még soha nem tapasztalt célzott és járulékos környezet átalakításba kezdett, amely a vízi életközösségekre is rányomta a bélyegét.

A folyóvízi teherközlekedés fejlődésével fokozott igény mutatkozott a folyóvizek folyamatos hajózhatóságának biztosítására, kontinentális hajóutak kialakítására. Megjelentek az ipari léptékű mederátalakítások (pl.: függelék, 21. ábra), duzzasztások, melyek a speciális élőhelyigényű faj esetében komoly károsító tényezőnek bizonyulhattak. A hagyományos és leginkább elterjedt felfogás szerint elsősorban ezek a mederátalakítások tehetőek felelőssé a tiszavirág eltűnéséért (Tittizer és mtsai. 2008). Hasonló antropogén eredetű élőhely-károsító hatásként számolhatunk a XIX. századtól az iparosodással, valamint a mezőgazdasági termelés üzemszerűvé

válásával gyakoribbá váló diffúz és pontszerű vízszennyezésekkel (Schoenemund 1929). Egy másik érdekes hipotézis szerint a tiszavirág areacsökkenése klimatikus okokra vezethető vissza (Haybach 2007). A XIX. század közepén ugyanis véget ért az ún. kis jégkorszak (1550 – 1850), mely Közép-Európa síkvidékein a klíma enyhülésében nyilvánult meg. Az elmélet szerint a tiszavirág közép-európai elterjedési területén a kis jégkorszak végétől a téli vízhőmérséklet nem csökkent le arra a szintre, hogy a több éves fejlődésű tiszavirág-lárváknál elkezdődjön a téli diapauza, viszont elég hideg volt ahhoz, hogy ne jelenjenek meg kellő tömegben a lárvák számára táplálékként szolgáló planktonikus szervezetek. A hipotézis előnye, hogy magyarázza a faj gyors, közel egy időben történő eltűnését az közép-európai területekről.

Az élőhelyek degradációja mellett ugyancsak veszélyeztetheti a tiszavirág állományok fennmaradását az élőhelyek fragmentációja, mely globális szinten is a biológiai sokféleség fogyatkozásának egyik legfőbb oka és mechanizmusa. A folyóvizek ilyen szempontból különösen sérülékenyeknek mondhatók (Petts 1984; Brittain & Saltveit 1989; Zwick 1992; Dynesius & Nilsson 1994; Lengyel 1998), hiszen egyetlen duzzasztógát hatására jelentős szakaszokon változhat meg a vízfolyás hidrológiai jellege olyan módon, hogy az alkalmatlan legyen a korábban ott élő életközösségek fennmaradására. Az élőhely-fragmentáció hatásai adott populációra többféleképpen jelentkezhetnek. A szomszédos populációk elszigetelődése esetén csökkenhet vagy akár meg is szűnhet a génáramlás, ami az egyes populációk esetében a genetikai sokféleség csökkenését, illetve beltenyésztés kialakulását eredményezheti (Young és mtsai. 1996; Keller és mtsai. 2002). Másrészt lokális kihálás esetén a migráció csökkenésével csökken a lehetősége a szakasz újranevelésének, ami hosszú távon hozzájárulhat a faj teljes eltűnéséhez (Templeton és mtsai. 1990; Dixo és mtsai. 2009). Márpedig a tiszavirág élőhely-specialista fajnak tekinthető, hiszen a legnépesebb telepei épp a folyamatosan erodálódó partszakaszokon koncentrálnak, melyek megszüntetése a hazai vízügyi politika egyik fontos célkitűzése. Így a hazai állományok tartós fennmaradásához különösen fontos, hogy egy esetleges – vízügyi beavatkozás hatására bekövetkező – lokális állománypusztulás esetén legyenek a közelben olyan állományok, amelyekből az elnéptelenedett szakaszok újra benépesülhetnek.

Szót kell ejteni még a tiszavirág egyedeinek közvetlen pusztításáról is, mivel a faj lárváit a horgászok előszeretettel használják csaliként. Ez a tevékenység a természetvédelmi oltalom révén jogszabályokba ütközik, melyek betartásáért a Nemzeti Park Igazgatóságok felelősek. Meg kell azonban jegyezni, hogy a horgászatból következő pusztítás a tiszavirág rejtett életmódja következtében még lokálisan is elhanyagolható hatásúnak tekinthető a fentebb felsorolt többi veszélyeztető tényezőhöz képest.

1.3 Összegzés és problémafelvetés

1.3.1 A tiszavirág életmódjának rövid ismertetése

Habár a tiszavirág a Tisza vízrendszerében sikeresen átvészelte az elmúlt évszázadokat, a recens hazai populációk napjainkban is ki vannak téve azon antropogén hatásoknak, amelyek feltételezhetően az egykori areájának csökkenését, a faj kontinentális léptékű kihalását okozták. A jelen disszertációban a fent ismertetett veszélyeztető tényezők közül a folyóvizek fizikai átalakításának hatását és az élőhelyek hidak általi fragmentációjának hatását vizsgálok részletesebben.

Élőhely-degradáció medermorfológiai átalakítások következtében

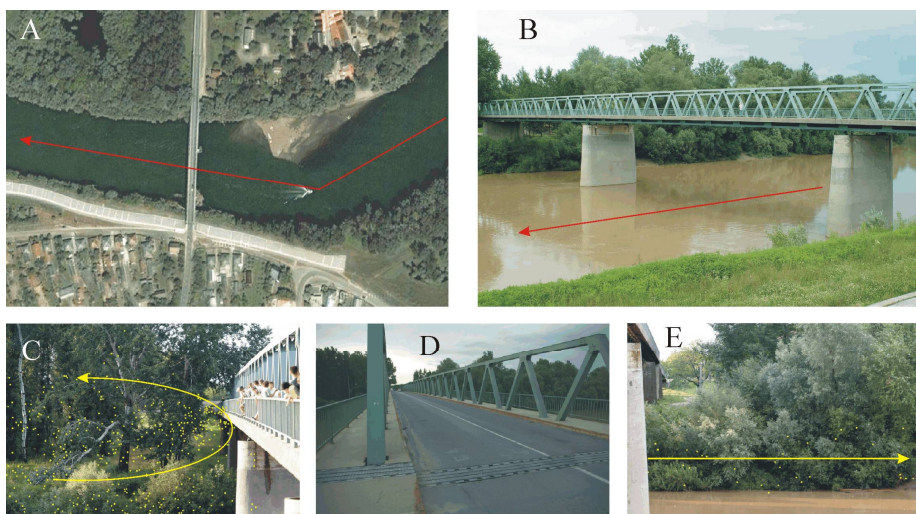
A medermorfológiai átalakítások következtében létrejött élőhely-degradáció tiszavirág állományokra gyakorolt hatásának vizsgálatához mindenekelőtt részletes felméréseket végeztünk természetközeli partszakaszokon. Ezen felmérések (1. és 2. vizsgálat) célja annak tisztázása volt, hogy a tiszavirág milyen élőhelyet részesít előnyben és milyen háttérváltozók befolyásolják a lárvák mennyiségi viszonyait az egyes telepszakaszokon.

A vizsgálat második szakaszában a kőszórásos partbiztosítás tiszavirágokra gyakorolt hatását vizsgáltuk (3. vizsgálat). Bár köztudott, hogy egy-egy telepszakasz kövezéssel történő borítása jelentős élőhelyvesztést és állománycsökkenést okozhat, a károsítás mértékét korábban még nem vizsgálták. Szerepet játszhat ebben, hogy a hagyományos bágeres eljárás nem alkalmas a kövezett szakaszon történő mintavételre. Ezt figyelembe véve uszadékhálók alkalmazásával végeztünk gyűjtést a partvédő kövezéssel ellátott és a természetes (nem kövezett) partszakaszokon kikelt tiszavirág-lárvák mennyiségének összehasonlítása érdekében. A felmérést az indokolta,

hogy bár a kőszórással biztosított partszakaszokon csak elvétve fordulnak elő a tiszavirág lárvák járatai, rajzás idején ezeken a szakaszokon is jelentős számban megfigyelhetők kirepülő egyedek. Ez a megfigyelés összehasonlítható mennyiségi becslések hiányában megnehezítette a folyókanyarok kőszórásos partbiztosítások elleni védelmét.

Élőhely-fragmentáció

A folyóvízi élőhely-fragmentációs vizsgálatok elsősorban a duzzasztók, keresztgátak és hegyvidéki víztározók hatásait elemezték (Brittain & Saltveit 1989; Zwick 1992; Lengyel 1998). Előzetes megfigyeléseink alapján azonban a tiszavirág esetében akár egy folyón átívelő közúti híd is akadályozhatja a migrációt két állomány között (5. ábra).



5. ábra A tiszavirág nőstények reakciója a Kisar-Tivadar között húzódó hídra. (A, B. a Tisza folyásiránya; C. A feltorlódott nőstények a híd alatti szakaszon – sárgával jelezve; D. A híd feletti szakasz; E. A híd alatt átjutó nőstények – sárgával jelezve.

Több alkalommal is megfigyeltük, hogy a Kisar-Tivadar között átívelő Tisza-híd gátolja a nőstények kompenzációs repülését, mivel a folyásiránnyal szembe repülő nőstények közvetlenül a híd tövében megszakítják repülésüket és vagy útkereső viselkedésbe kezdenek, vagy visszafordulnak, mely a nőstények tömeges feltorlódásához vezet (5. ábra). E jelenség magyarázatára megvizsgáltuk, hogy a híd hatással van-e a tiszavirágok vízfelület-érzékelésére. Kriska György és munkatársai vizsgálatai alapján (Kriska és mtsai. 1998, 2006; Kriska &

Andrikovics 2000; Kriska és mtsai. 2007) ismert, hogy a vízfelület érzékelésében egyéb vízirovarokhoz hasonlóan a tiszavirág esetében is nagy jelentősége van a felületről visszavert polarizáltfény-mintázatnak. Feltételezésünk szerint a Kisar-Tivadar közötti Tisza-híd a nőstények által követett polarotaktikus mintázat megbontása miatt optikai barrier lehet a tiszavirág nőstények számára, melyek ismételt visszafordulása jelentős energiavesztéssel járhat. Ezen hipotéziseket képalkotó polarometriás felvételek és kalorimetriás mérések segítségével teszteltük (4. vizsgálat). Az élőhely-fragmentáció következtében az egykor folytonos előfordulású fajok esetében a kialakult barrierék hatására a perempopulációk genetikai egyensúlya felborulhat. Annak vizsgálatára, hogy a nőstényeknek a hídnál megfigyelt feltorlódása jár-e bármilyen populációs szintű változással, uszadékhálós mintavétellel vizsgáltuk a híd alatti és a híd feletti szakaszon kikelt lárvák számát és ivararányát.

1.3.2 A hazai tiszavirág állományok természetvédelmi jelentősége – jégkori tiszavirág refúgiumok a Kárpát-medencében

Az irodalmi áttekintés (2.6. fejezet) alapján a tiszavirág elterjedési területe mintegy 95%-kal csökkent a 19. és 20. század során. Ekkora csökkenés rendszerint drasztikus csökkenést eredményez a faj genetikai sokféleségében is (Frankham 1996; Keyghobadi 2007; Campos és mtsai. 2010). A tiszavirág esetében ezért joggal feltételezhetjük, hogy a Kárpát-medencében fennmaradt populációk genetikai variabilitása meglehetősen alacsony. E hipotézis ellenőrzésére genetikai vizsgálatot végeztünk, melynek két célja volt (5. vizsgálat). Egyrészt felbecsültük a kárpát-medencei állományok genetikai variabilitását és összevetettük azt az egykori elterjedési területről származó múzeumi példányok genetikai variabilitásával. Másrészt tisztázni akartuk, hogy a Rábában 2000 körül újra felfedezett populáció valóban az egykori rábai, illetve északnyugat-európai populáció maradványa-e vagy pedig természetes migráció, de sokkal inkább mesterséges áttelepítés útján valahonnan a Tisza vízrendszeréből került-e a Rábába.

2 Célkitűzések

A tiszavirággal kapcsolatos vizsgálataim céljai a következők voltak:

- A tiszavirág előfordulását befolyásoló tényezők vizsgálata:
 - A telepszerkezetet és a lárvák mennyiségi viszonyait befolyásoló tényezők vizsgálata (**1. vizsgálat**).
 - A vizsgálati terület tiszavirág lelőhelyeinek feltérképezése (**2. vizsgálat**).
- A tiszavirág állományokat veszélyeztető tényezők vizsgálata:
 - Élőhely degradáció: állománybecslés a kőszórással biztosított és a nem kövezett, természetközeli állapotú folyókanyarokon a rajzás intenzitása alapján (**3. vizsgálat**).
 - Élőhely fragmentáció: a híd optikai barrier szerepének és egyéb (viselkedési, populációs) hatásainak vizsgálata (**4. vizsgálat**).
- A tiszavirág populációgenetikai vizsgálata (**5. vizsgálat**):
 - A Kárpát-medence tiszavirág-állományaiiban tapasztalható genetikai sokféleség felmérése.
 - A recens (tiszai, rábai) és kihalt (rajnai) állományok genetikai összehasonlítása.
 - A rábai tiszavirág-populáció eredetének tisztázása.

3 Anyag és módszer

3.1 A tiszaviráglárva előfordulását befolyásoló és az állományait veszélyeztető tényezők vizsgálata

3.1.1 A tiszavirág telepszerkezetének tanulmányozása

Terepi mintavétel

A mennyiségi mintavételek a Felső-Tisza Gulács közigazgatási területéhez tartozó Igonya nevű folyókanyar jobb partja mentén történtek (701-702 fkm). Ezen a szakaszon található a Felső-Tiszán fennmaradt egyik utolsó klasszikus, évről-évre megújuló szakadópart, mely a tiszavirág egyik legnagyobb egybefüggő telepének ad otthont.



6. ábra Báger (nyélre erősített lefelé keskenyedő, 25 cm átmérőjű és 30 cm magas hiányos hengerkúp) és a bágerminta

A mintavételi eljárás az összehasonlíthatóság céljából megegyezett a Lengyel és mtsai. (2004) által alkalmazottakkal. A szakadópart teljes hosszát (700 m) 5 m hosszú szelvényekre osztottuk, majd ezek közül randomizálással jelöltük ki a mintavételi szelvényeket. A kijelölt szelvényekben három vízmélységből (1 m, 1,5 m, 2 m) vettünk mintát bágeres mintavevővel (6. ábra). Minden mintavételi egység esetében

feljegyeztük a helyben megfigyelt vagy mért, lényegesnek tartott háttérváltozókat (iszaplerakódás, durván partikulált szerves törmelék (CPOM) jelenléte/hiánya, vízáramlás becsült erőssége, vízmélység). A bágeres mintavevővel kiemelt ismert térfogatú partfal-anyagot többször átszűrve kigyűjtöttük a benne található tiszavirág-lárvákat, majd azokat megszámostuk és mérettartomány (feltételezhető korcsoportok) szerint kategorizáltuk. Miután a lárvák számát feljegyeztük, azokat visszaengedtük. A mintavételek 2004-ben (június 25-27.), valamint 2005-ben (szeptember 25.) történtek, valamint az értékelés során felhasználtam Lengyel és mtsai. (2004) 2002. évi felméréseinek adatait is.

Adatok statisztikai értékelése

Az adatok feldolgozását az SPSS 14.0 for Windows statisztikai program segítségével végeztem. Az elemzés során a mintavétel alkalmával feljegyzett háttérváltozók hatását vizsgáltuk a lárvák előfordulására (prezencia/abszencia) és egyedsűrűségére (denzitás). A lárvák előfordulását (bináris változó) befolyásoló tényezőket többszörös logisztikus regressziós analízissel, míg az egyedsűrűséget befolyásoló tényezőket általános lineáris modellekkel (GLM) vizsgáltam. A kiindulási modellekből, melyek minden háttértényezőt, valamint azok biológiailag releváns interakcióit tartalmazták, lépésenkénti visszafelé eltávolításos (backward stepwise) módszerrel állítottam elő a csak a lényeges tényezőket tartalmazó redukált modelleket. A redukált modellek alapján azonosítottam az előfordulást, illetve az egyedsűrűséget befolyásoló szignifikáns tényezőket és becsültük a regressziós együtthatókat.

3.1.2 A vizsgálati terület tiszavirág állományainak part menti feltérképezése

Terepi mintavétel

A tiszavirág-telepek feltérképezését a Felső-Tisza Vásárosnamény és Tarpa (696-714 fkm) közötti szakaszán végeztük az őszi, alacsony vízállású időszakban (2006. október 22-23.), amikor a telepek felső része jól láthatóvá vált. A felmérés során motorcsónakkal a part mentén haladva, a partfalban található járatok alapján GPS-szel bemértük az egyes telepszakaszokat, illetve azokról fényképeket készítettünk. Az egyes telepszakaszokat a fényképek alapján, a méretarány céljából a partfalon hagyott hálófej segítségével

meghatározott 20x20 cm-es kvadrátban meglévő járatszámok alapján kategorizáltuk. Egy járatnak egy lyukpárt tekintettünk. „**Erős**” kategóriába soroltuk azt a telepszakaszt, ahol a járatok száma 80 fölöttinek bizonyult, „**Közepes**” kategóriájú volt az a szakasz, ahol a járatok száma 40 és 80 közé esett és „**Gyenge**” minősítést kapott, ha a járatok száma nem érte el a 40-et. Bevezettünk továbbá egy „**Szórványtelep**” kategóriát, azokra a szakaszokra, ahol ugyan találtunk a tiszavirág jelenlétére utaló járatokat, de azok szórványos elhelyezkedése nem tette lehetővé a szakasznak az előző három kategória valamelyikébe történő egyértelmű besorolását.

Statisztikai értékelés

A felmérés során gyűjtött adatokat az ArcView 3.2. térinformatikai program segítségével jelenítettük meg és értékeltük, valamint meghatároztuk a négy sűrűségi kategóriába eső telepszakaszok hosszát.

3.1.3 A kőszórásos partbiztosítás állománynagyságra gyakorolt hatásának vizsgálata uszadékhálós mintavétel alapján

Terepi mintavétel

A tiszavirág által a rajzáskor a vízfelszínen hátrahagyott levedlett lárvaőrök (exuviumok) mennyiségi mintavételét 2006. július 10-13. és 2007. július 19-21. között, uszadékhálós mintavétel segítségével végeztük egy Kisar melletti kövezett és egy Gulács melletti kövezésmentes partszakaszon. Az uszadékhálós mintavétel lehetővé tette a mélyen, a kőszórásban és az az alatt élő tiszavirág-állományok mennyiségi becslését. A mintavételhez egy 30 cm széles, 10 cm-es merülésű kerettel felszerelt uszadékhálót alkalmaztunk (6. ábra). A 2006. évi mintavétel alkalmával a hálót a teljes rajzás idejére a vízben hagytuk, míg 2007-ben 10 perces szünetekkel megszakított 10 perces hosszúságú mintavételeket végeztünk. Az egyes napi gyűjtési eredményeket a mintavételi helyen aktuálisan mért áramláserősségek (függelék 4. táblázat) segítségével standardizáltuk [egyedszám/(vízsebesség × idő)], így a két helyen vett egyes napi eredmények összehasonlíthatóvá váltak. A mintavétel során begyűjtött exuviumok ivar-meghatározása a hím lárvákon jól látható ivarlábak (gonopodiumok) megléte vagy hiánya alapján történt (7. ábra).



7. **ábra** Az exuviumok gyűjtéséhez használt uszadékháló (a), illetve a tiszavirág lárvák levedlett exuviumai (b). (A fekete nyíl a hímek ivarlábait jelöli)

Az adatok statisztikai értékelése

Az egyes napok gyűjtési eredményeit páros t-teszt segítségével hasonlítottuk össze a kövezett és a kövezésmentes szakaszok között. A t-teszt feltételeinek teljesülése érdekében az elemzés előtt az egyedszámokon logaritmikus transzformációt ($\log x + 1$) hajtottunk végre.

3.1.4 Élőhely fragmentáció – a híd optikai barrier szerepének vizsgálata

Polarimetriás képalkotás

A Tisza és a híd fénypolarizációs jellemzőit polarimetriás képalkotó felvételekkel mértük a vörös (650 ± 40 nm = maximális érzékenység hullámhossza \pm a polariméter CCD detektorának fél sávszélessége), a zöld (550 ± 40 nm) és a kék (450 ± 40 nm) spektrumtartományokban. A mérésre a főrajzás napján, 2009. június 25-én került sor. A polarimetriás képalkotó eljárás lényege, hogy a vízfelszínre jutó fényhullámok egy része elnyelődik, másik része viszont visszaverődik. A visszaverődött fény rezgésvektora módosul, horizontálisan polarizálódik. Az emberi szem ezt a polarizált fényt már nem képes érzékelni, viszont számos rovar igen, sőt kifejezetten használja is ezt a típusú visszavert fényt a tájékozódáshoz. A polarimetrikus képalkotás részletes leírása Horváth & Varjú (1997, 2004) munkáiban szerepel.

Egyedek energiatartalmának mérése kaloriméter segítségével

A kalorimetriás vizsgálatokhoz szükséges nőstény tiszavirág imágók (szubimágók) begyűjtése ugyancsak a rajzáskor, 2009. június 25-én történt. A példányok befogása röviddel a nőstények kibújása után

történt csónakból, egyrészt közvetlenül a híd tövében feltorlódnak nőstények közül, másrészt a híd alatt 1 fkm-rel kompenzációs repülést végző nőstények közül. További gyűjtést végeztünk még a rajzás végén a víz felszínén sodródó kimerült példányok közül. A sodorvonal felett repülő példányokat csónakból, nyeles fűháló segítségével fogtuk be. A befogott, összegyűjtött példányokat folyékony nitrogénnel hűtött tartályokban helyben lefagyasztottuk, majd a vizsgálatok elvégzéséig $-25\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on tároltuk.

A testméret-különbségekből adódó eltérések korrigálása végett a kalorimetriás mérés előtt feljegyeztük a begyűjtött példányok egyes testméret-paramétereit. Ezek a pronotum- és a femurhossz, valamint a szem belső peremének és a fej középvarratának távolsága voltak. A begyűjtött egyedeket tojással telítettségük alapján telítettségi kategóriákba (telített, közepesen telített, üres) soroltuk. A kalorimetriás mérések előtt a példányokat 24 órán keresztül $75\text{ }^{\circ}\text{C}$ -on szárítószekrényben szárítottuk, majd a száraz tömegüket analitikai mérleggel lemértük, feljegyeztük. A tömegállandóságig szárított példányok energiatartalmát Parr 1341 típusú oxigénbombás kaloriméter (Parr Instrument Company, Moline, Illinois, USA) segítségével mértük. Mivel a használt berendezés esetében a legkisebb mérhető tömeg 0.15 g volt, az általunk vizsgált $0.017\text{--}0.097\text{ g}$ tömegű példányokat csak csoportokban tudtuk lemérni. A csoportosítást úgy végeztük, hogy azonos testméret-paraméterekkel jellemezhető egyedek kerüljenek egy csoportba, valamint törekedtünk rá, hogy minél több mérési csoportot tudjunk létrehozni. A homogenizált minták energiatartalmának mérését 30 atmoszféra töltési nyomáson oxigéngáz adagolásával végeztük, mely körülmények esetén az égés tökéletesnek tekinthető (Prill és mtsai. 2008). A képződött savak mennyiségét titrálással határoztuk meg, a keletkezésükhöz szükséges hőmennyiséggel korrekciót alkalmaztunk. A mérések pontos értékéhez figyelembe vettük a gyűjtőszál elégséhez szükséges hő mennyiségét is. Az egyes csoportok esetében kapott csoportkalória értékeket az egyes példányok száraz testtömegének arányában elosztottuk.

Az adatok statisztikai értékelése

A kalorimetriás mérési adatok elemzése egyutas ANOVA-val történt. Független változónak az egyedek becsült energiatartalmát, míg a független változónak (faktornak) az egyedek befogásának helyét és idejét vettük, úgy mint: (i) rajzás elején, híd alatt; (ii) rajzás elején a hídnál; (iii)

rajzás végén a hídnál. Elvégeztük az elemzéseket lineáris kevert modellek (GLME) segítségével is, hogy a csoport-kalóriaértékek száraz tömeg arányában történő elosztásból eredő hibát kiküszöböljük. Ebben az esetben a random változó a kalorimetriás csoportosítás volt.

3.2 A recens és kipusztult tiszavirág populációk genetikai összehasonlítása

Terepi mintavétel és a laboratóriumi eljárások

A vizsgálathoz a recens tiszai és rábai populációkból 262 db frissen gyűjtött lárvát, míg a kipusztult rajnai populációból 37 db, természettudományi múzeumokban tárolt szárított példányt használtunk (függelék 6. táblázat). A múzeumi imágók ill. szubimágók esetében a DNS kivonása a szárított példányok lábából történt. Néhány múzeumi példány gyűjtőhelyének adatai hiányosan maradtak ránk, így az egyes gyűjtési helyek pontos beazonosítására nem volt lehetőség.

A recens populációkból gyűjtött lárvák közül 244 a Tisza vízrendszerének 14 különböző állományából származott, míg további 18 példányt a Rába egy kanyarulatából gyűjtöttünk Rum község mellett (1. táblázat). A lárvák gyűjtése báger segítségével történt a 2007. őszi, valamint a 2008. tavaszi időszakban. A begyűjtött példányokat 96%-os etanolban tartósítottuk és -20 °C-on tároltuk a DNS kivonásig. A DNS kivonása a bélcsatorna gondos eltávolítása után a lárvák potrohfalából történt.

A DNS kivonást a frissen gyűjtött lárvák esetében DNeasy Blood & Tissue Kit- (Qiagen, Hilden, Németország), a múzeumi példányok esetében pedig QIAamp DNA Investigator Kit (szintén Qiagen, Hilden, Németország) segítségével végeztük a gyártó által mellékelt protokoll alapján. A múzeumi példányok szöveteit Qiagen TissueLyser II. oldatban homogenizáltuk, majd speciális, steril laboratóriumba kerültek, ahol megtörtént a DNS kivonása.

1. táblázat A genetikai vizsgálat mintavételi helyei (területeken belül folyásirányban lefelé, koordináták, és az egyes helyekről sikeresen szekvenált példányok száma).

Terület	Település	Folyó	EOV X koordináta	EOV Y koordináta	Példány
„Felső-Tisza”	Tarpa	Tisza	909320	312049	18
	Gulács	Tisza	905745	308552	16
	Aranyosapáti	Tisza	889421	324553	17
	Zsurk/Tizsaszentmárton	Tisza	884851	345514	16
	Cigánd	Tisza	863307	326873	16
	Szegi	Bodrog	825550	322271	10
	Szegi	Bodrog	823388	319980	9
	Tizsatarodos	Tisza	885727	342210	16
„Közép-Tisza”	Poroszló/Tiszafüred	Tisza	769658	256345	17
	Gyula	Fekete-Körös	822246	153109	8
	Körösladány	Kettős-Körös	801717	178129	28
	Szeghalom	Sebes-Körös	811432	185056	18
„Alsó-Tisza”	Csongrád	Tisza	732149	155618	16
	Algyő	Tisza	738714	112376	10
	Ferencszállás	Maros	752042	98134	13
Rába	Rum	Rába	482488	198574	17

A szelektív DNS felszaporítás során Jerry (Simon és mtsai. 1994) és S20 (Pauls és mtsai. 2006) primerek segítségével a mtCOI gén mintegy 600 bp hosszú szakaszát, valamint a 16Sar (Simon és mtsai. 1994) és 16SB2 (Monaghan és mtsai. 2007) primerek segítségével a 16S riboszómális rRNS mintegy 520 bp hosszú szakaszát sikerült felszaporítani. A múzeumi példányokból a vizsgálathoz újonnan tervezett primerek (PalJS20Int-1F: 5’TGATTATTGCCGTT-CCTACTGG; PalJS20Int-1R: 5’AATGAAAATGGGCTACTACG) segítségével egy rövid, 196 bázispár hosszúságú szakaszt sikerült kinyerni.

A szekvenálás ABI 3730 DNA Analyzer (Applied Biosystems) segítségével történt. A kapott szekvenciákat a BioEdit program (Hall 1999) segítségével rendeztük, szerkesztettük és ellenőriztük. A kapott szekvenciák megtalálhatóak a European Nucleotide Archive adatbázisban (Azonosítószámok: mtCOI: HE650151 – HE650419; 16S: HE650420 – HE650664).

Statisztikai értékelés

A haplotípusok közötti leszármazási kapcsolatok képi megjelenítését a Median-Joining Network ábrázolásával (Bandelt és mtsai. 1999), a

Network 4.5.1.6 szoftver (Fluxus Technology) használatával végeztük. A DnaSP v. 5 szoftver (Librado & Rozas 2009) segítségével számítottuk a mtCOI és a 16S, valamint az ezek kombinációjából származó szekvenciák haplotípus- és nukleotid diverzitását. A páronkénti eltérések alapján F_{ST} értékeket számoltunk, majd ETPD (Exact Test for Population Differentiation) tesztek alapján vizsgáltuk a genetikai elkülönülést a Rába és a Tisza-vízrendszer összevont állományai valamint páronként a Rába és a Tisza vízrendszer egyes állományai között. Hasonlóképp történt ez a múzeumi példányok bevonásával, a 196 bp hosszú mtCOI szekvenciák alapján is. Elsőként az egykori rajnai, a rábai állomány és a Tisza vízrendszer összevont állományának összehasonlítását végeztük el páronként, majd megtörtént a rajnai, rábai és az egyes tiszai populációk páronkénti összehasonlítása is. A páronkénti F_{ST} értékek szignifikanciájának becslése során 10,000 permutációt futtattunk le. A Markov-lánc hossza 100,000 lépés volt, 10,000 hosszú burn-in periódussal. A demográfiai változások nyomait Tajima's D és Fu's F_s szelektív neutralitás tesztekkel kerestük. A Tisza-vízrendszer állományainak molekuláris varianciáját az AMOVA (Analysis of Molecular Variance) módszerrel elemeztük, melynek során 10,000 permutációt futtattunk a populációk páronkénti eltéréseiből számolt távolságmátrixon. Az egyes tiszai állományokat a Tisza mentén való elhelyezkedésük alapján három magasabb szintű egységbe csoportosítottuk (1. táblázat). Vizsgáltuk továbbá, hogy a megfigyelt genetikai szerkezet kialakulásáért mennyire tehető felelőssé a földrajzi távolság. Ehhez Mantel-teszt segítségével korreláltattuk az egyes populációk földrajzi távolságát és az egyes F_{ST} értékeket. A különböző populációk között a vízfolyások mentén mért távolság mérése a QGIS (Quantum GIS Development Team) program segítségével történt. A páronkénti F_{ST} érték számítás, az ETPD, a Tajima's D , a Fu's F_s és a Mantel-teszt és az AMOVA számítása az Arlequin 3.11 (Excoffier és mt sai. 2005) programmal történt. Az effektív populációméretben bekövetkezett változásokat Bayesian Skyline Plot-tal vizsgáltuk, melyet a BEAST 1.5.4 (Drummond & Rambaut 2007) program segítségével számítottunk. Az egyes populációk közötti múltbeli, illetve jelenkori migrációs viszonyokat a MIGRATE-N v. 3.2.6. szoftverrel (Beerli & Felsenstein 2001) elemeztük. Mivel a múzeumi példányokból izolált 196 bp hosszú mtCOI szekvencia túl rövidnek bizonyult – nem állt rendelkezésünkre az elemzéshez elégséges informatív lókuszt – ezek

esetében nem tudtuk vizsgálni a migrációs kapcsolatokat. A migrációs viszonyok vizsgálata négy lehetséges forgatókönyv (szcenárió) valószínűségének tesztelésével történt: (1) a Tisza vízrendszer állományai és a Rába állománya közötti nincs migráció, (2) a két vízrendszer között szimmetrikus a migráció, (3) a migráció egyirányú, a Tisza vízrendszeréből a Rába populációja felé irányul és (4) a migráció a Rábából a Tisza vízgyűjtője felé irányul. A lehetséges forgatókönyvek valószínűségét (likelihood-ját) egy korlátok nélküli migrációs forgatókönyvvel szemben a MIGRATE-N likelihood-ratio tesztjével és Akaike információs kritériumával ill. Akaike súlyával vizsgáltuk. A két vízrendszer közötti esetleges jelenkori migrációs kapcsolat (mely a Rábába közelmúltban történt betelepítésre utalna) fennállásának valószínűségét az Isolation with Migration (IMa) elemzéssel is vizsgáltuk (Hey & Nielsen 2007).

4 Eredmények és értékelésük

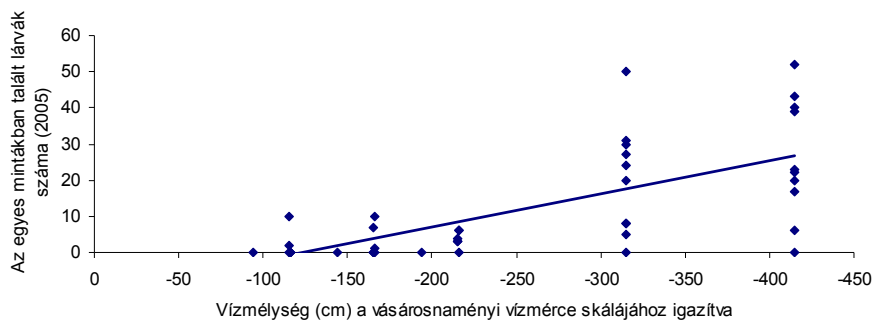
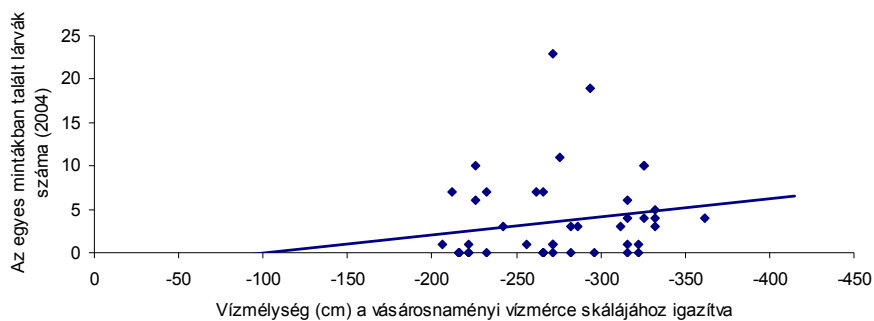
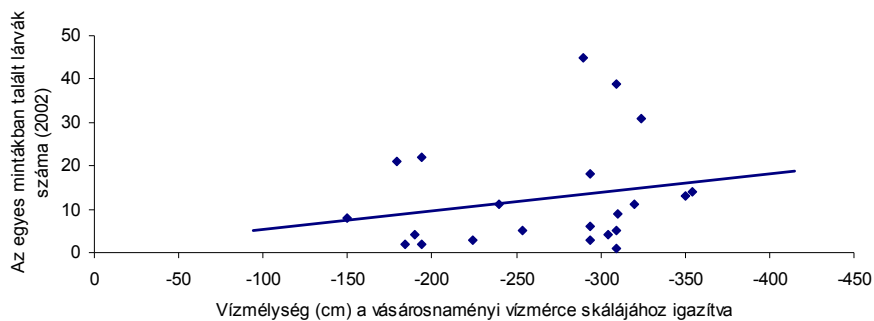
A Bevezetésben (2.4 fejezet) összefoglaltam a tiszavirág irodalomban közölt előfordulási adatait a legkorábbi ismert feljegyzésektől napjainkig, amelynek eredményeképpen a korábbiaknál pontosabb képet alkothatunk a faj egykori elterjedési területéről. Az előfordulási adatok összegzése alapján megállapítottam, hogy – a korábbi vélekedésekkel ellentétben (Andrikovics & Turcsányi 2001; Lengyel és mtsai. 2004; Soldan és mtsai. 2009) – a tiszavirág legnagyobb ismert elterjedési területe nem volt összefüggő, hanem két areafragmentumra tagolódhatott. Megkülönböztethető egy kisebb észak-nyugati – elsősorban a Rajna és a Maas folyók alsó szakaszára, illetve ezeknek egyes mellékfolyóira (pl. Lippe és Demer) kiterjedő – valamint egy Közép- és Kelet-Európában húzódó nagyobb areafragmentum (3. ábra). A két areafragmentumot a Weser és az Elba vízrendszere választja el egymástól, ahonnan már a századforduló idején sem volt ismert a tiszavirág (Hagen 1888; Ulmer 1929). Ez az area-diszkontinuitás magyarázható egyfelől azzal, hogy a tiszavirág ezekről a vízgyűjtőkből elsőként tűnt el nyomtalanul, már az első entomológiai célú felméréseket is megelőző időszakban. Ugyanakkor az sem zárható ki, hogy az utolsó eljegesedés után az Alpok és Kárpátok határolta északi területek újra-benépesülése során ide még nem sikerült eljutnia a fajnak egykori refúgiumaiból.

4.1 A tiszaviráglárvák előfordulását befolyásoló tényezők vizsgálata

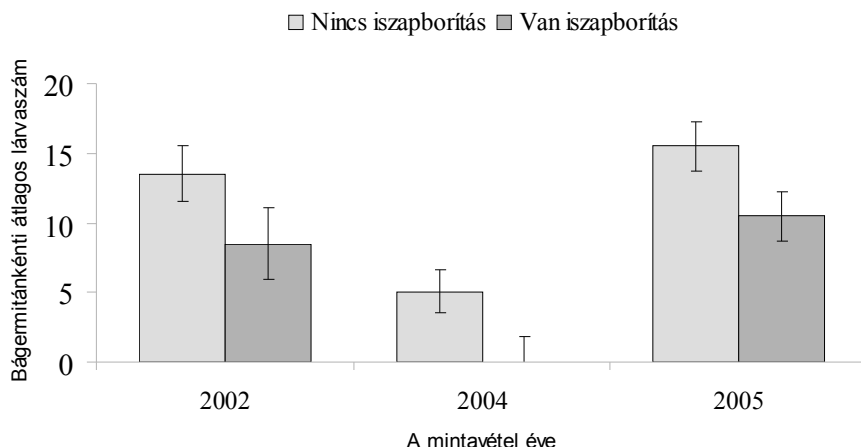
4.1.1 A telepszerkezet tanulmányozása

A többszörös lineáris regresszióanalízis alapján megállapítottuk, hogy a lárvák egyedsűrűsége elsősorban a vízfelszíntől mért távolság, valamint az agyagos aljzatra lerakódott (homokos, iszapos) finom mederanyag jelenléte/hiánya szerint változott. A vízfelszín alatti mintegy 2-2,5 méteres sávot vizsgálva megállapítható, hogy a nagyobb vízmélységben magasabb volt a lárvák átlagos egyedsűrűsége (8. ábra; GLM, vízmélység $F_{1,104} = 45.628$, $p < 0.001$).

A felmérés eredményeként megállapítottuk továbbá hogy a frissen lerakódott, iszapos üledékkel borított telepszakaszokról jóval kisebb számban kerültek elő a tiszavirág lárvái, mint a kötöttebb, laza üledékkel nem, vagy csak vékonyan fedett aljzatból (9. ábra; iszaplerakódás $F_{1,104} = 6.929$, $p = 0.010$).



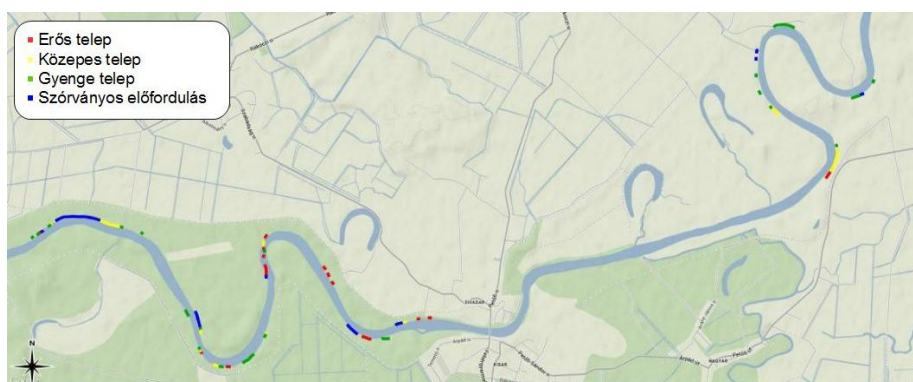
8. ábra A tiszavirág-lárvaák egyedsűrűsége és a vízmélység közötti összefüggés (vízfelszín: 0) az egyes évek (2002, 2004, 2005) felmérései alapján.



9. ábra A bágermintákban (kb. 14 liter mederanyagban) talált tiszavirág lárvák átlagos száma (+/-SE) iszaplerakódással borított és nem borított mederszakaszokon ($n = 109$ minta) a különböző években.

4.1.2 A vizsgálati terület tiszavirág állományainak feltérképezése

A felmérés során feltérképeztük és a járatszámok alapján minőségi kategóriákba soroltuk a Felső-Tisza 694-714 fkm közé eső 18 fkm hosszú szakaszán található tiszavirág telepeket (10. ábra). A teljes szakaszon mind a két partot végignézve, összesen mintegy 3161 m hosszan találtunk tiszavirág járatokat, ami a teljes partszakasz mintegy 8,8%-a. Ebből összesen 2167 m hosszú partszakaszon – a teljes szakasz mintegy 6%-a – fordult elő valamelyik minőségi kategóriába sorolható tiszavirág telep, ami a lakott szakaszok 68,6%-át teszi ki.



10. ábra A vizsgált Tisza-szakasz térképe a felmérés során azonosított tiszavirág telepekkel.

2. táblázat A Felső-Tisza vizsgált 18 km-es szakaszán talált tiszavirág telepszakaszok összesített adatai.

	Telep minőségkategória			
	Erős telep	Közepes telep	Gyenge telep	Szórványos előfordulás
Összes hossz (m)	500,9	831,4	834,7	993,8
Telepszám (db)	14	14	21	11
Átlagos hossz (m)	35,8	59,4	39,7	90,3
Szórás	40,99	79,54	61,68	120,90
Maximum hossz (m)	134,4	274,6	250,3	422,7
Minimum hossz (m)	5	5	4	4

A járatsűrűség alapján a telepszakaszok 23%-át az erős, 38%-át a közepes és 39%-át a gyenge kategóriába soroltuk (2. táblázat). A telepek láthatóan az erősebb áramlásnak kitett, többnyire a folyókanyarok külső ívén lévő partszakaszok mentén fordultak elő. Az egyenes szakaszokon legfeljebb csak szórványosan fordultak elő tiszavirág járatok. Szintén legfeljebb csak szórványos előfordulást sikerült kimutatni a partvédő kövezéssel biztosított folyókanyarokban is.

4.1.3 Diszkusszió

Az Igonyán végzett telepszerkezet vizsgálatunk során a korábbi megfigyelésekkel egybehangzóan (Russev 1987; Sartori & mtsai. 1995; Andrikovics & Turcsányi 2000) megállapítottuk, hogy a laza, kevésbé kötött homokos, iszapos kiülepedéssel borított szakaszokon jóval kevesebb lárva található, mint az iszaptól mentes felületeken. Felmérésünk során a laza kiülepedést megkülönböztethettük eredete alapján. A levélmaradványokat nem tartalmazó, feltételezhetően a hordalékból kiülepedett üledék esetében a lárvák hiánya egyértelműen azzal magyarázható, hogy ez a kevésbé kötött üledék nem alkalmas tartós járatok kialakítására, vagyis az nem biztosítja a megfelelő védelmet a lárvák számára. Ugyanakkor volt alkalmunk bágermintákat venni olyan telepszakaszokról, amelyeket jelentős vastagságban homokos, iszapos, látszólag a friss fű leveleket és ágakat tartalmazó, feltételezhetően a partfal suvadása következtében megjelent laza üledék borított. Egy alkalommal az ilyen jellegű üledéssel borított területről volt szerencsénk még felismerhető, de már bomlásnak indult lárvákat tartalmazó bágermintát a felszínre hozni. Ebben az esetben kétségtelenül a suvadás következtében hirtelen lezúduló üledék temette be és fojtotta meg az alatta rekedt lárvákat. Mivel ez a típusú üledék

sem alkalmas tartós, új járatok építésére gyenge kötöttsége miatt, a lárvák ismételt megjelenése csak az üledék víz általi elszállítását követően várható.

A telepszakaszok feltérképezése során megállapítottuk, hogy a nagyobb egyedsűrűségű telepszakaszok a folyókanyarok kövezésmentes külső ívén találhatóak. Az egyenesebb szakaszokon legfeljebb szórványos tiszavirág lárvá előfordulás figyelhető meg. Ez egyezik korábbi megfigyelések, felmérések (Gorové, 1819; Andrikovics & Turcsányi, 2000; Sartori és mtsai, 1995) eredményeivel. Ugyanakkor saját terepi tapasztalatok alapján, a Felső-Tiszától eltérően a Közép- és Alsó-Tisza mentén ez a folyókanyarhoz történő kötődés kevésbé erősen megfigyelhető.

A telepszakaszok tapasztalatai alapján kézenfekvőnek tűnik a magyarázat, hogy az egyenes szakaszok rendszerint enyhébb áramlási viszonyokkal jellemezhetőek, mint a folyókanyarok erodálódó külső íve, és így ezeken a szakaszokon az enyhébb áramláserősség következtében fokozott az iszap- és homok kiülepedés, aminek következtében az aljzat elveszíti alkalmasságát a lárvák tartós megtelepedésére. Ugyanakkor, ha figyelembe vesszük, hogy a folyó alsóbb, rendszerint enyhébb áramlással és eredetileg is jelentős iszap dominanciájú aljzattal jellemezhető – helyenként még vissza is duzzasztott – szakaszain is nagy számban fordulhat elő a tiszavirág, valószínűnek tűnik, hogy nem csak ez lehet az oka a telepek ilyen koncentrált elhelyezkedésének. A jelentősebb telepszakaszoknak a folyókanyarulatok külső ívén ilyen mértékben megfigyelhető koncentrációja sokkal egyszerűbb magyarázatot adhattunk a 2012. évi extrém alacsony vízállás alapján. Habár a 2005-ben végzett felmérés során is voltak mederszakaszok, ahol a vízben gyalogolva kellett tolni a motorcsónakot, mert annak alja a mederközépen is elérte az aljzatot (függelék, 22. ábra), a 2012 óta rendszeresen bekövetkező különösen aszályos időszakokban a Felső-Tiszán szinte csak a meder legmélyebb részein marad a tiszavirágok túléléséhez elengedhetetlen víz. Ezek pedig a folyóvíz folyamatos eróziója következtében kimélyült, kötöttebb mederanyagú folyókanyarok, illetve a homokos, aprókavicsos sodorvonal voltak. Az egyéb partszakaszok tiszavirág megtelepedésére alkalmas partja ezekben az időszakokban rendszeresen szárazra kerültek. Ezek alapján nagy valószínűséggel megállapítható, hogy a felső-tiszai tiszavirág telepeknek a folyókanyarokban történő koncentrált elhelyezkedésének

kialakulásában, pontosabban a tiszavirág eltűnésében az egyenes szakaszokról jelentős szerepe volt a meanderezés következtében kialakult medermorfológiai viszonyokon keresztül az extrémnek mondható vízszint-ingadozásoknak is.

A vízmélységgel történő egyedsűrűség növekedés szintén a Felső-Tiszán tapasztalható jelentős vízszintingadozásokkal magyarázható. A hirtelen bekövetkező akár a napi 1 méteres szintet is meghaladó apadások alkalmával a tiszavirág telepek felső sávja rendszerint szárazra kerül. Ilyenkor gyakran megfigyelhetőek a járatokból a víz felé menekülő tiszavirág lárvák (Csoknya & Ferencz 1972, Csoknya & Halasy 1974, személyes megfigyelés). Mivel a lárvák ilyenkor a biztonságos járataikat elhagyni kényszerülnek, nagy számban esnek áldozatul az őket fogyasztó számtalan ragadozónak (halak, madarak), illetve a lárvák egy részének nem sikerül lejutnia a mélyebb szakaszokra, azok a vízbejutás előtt kiszáradhatnak (személyes megfigyelés – Tisza, Tiszafüred). Vagyis a telepek felső szakaszán élő tiszavirág lárvák esetében feltételezhetően jelentősebb mortalitással kell számolnunk, mint a jóval állandóbb körülményekkel jellemezhető mélyebb szakaszokon megtelepedetteknél. Ugyanakkor a telepek felső, az ilyen jellegű zavaró hatásnak egyértelműen kitett sávjában is nagy számban fordulnak elő nagy, harmadik éves tiszavirág lárvák is, amelyek alapján arra következtethetünk, hogy a partszakasz az ismételt elöntés után újra benépesül, valószínűleg az alsóbb régiókból. Érdekes kérdés, hogy milyen előnyökkel is járhatnak ezen instabil vízháztartású felső partszegélyek nyilvánvaló hátrányaik ellenére.

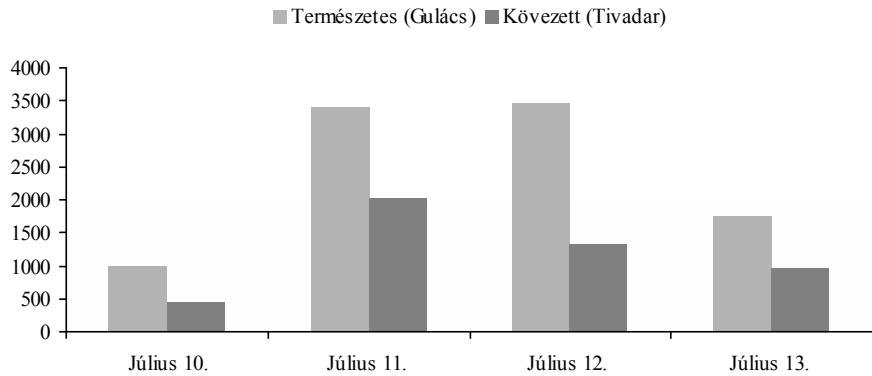
Összességében, a vizsgálataink alapján megállapítottuk, hogy a Felső-Tisza vizsgált szakaszán, a tiszavirág telepek elhelyezkedését az éves vízállás ingadozások és az aljzatminőség együttesen határozzák meg. A legnagyobb egyedsűrűségű tiszavirág telepek azokon az állandóan vízborítással jellemezhető szakaszokon fordultak elő, amelyeken az áramlás eróziója következtében nem rakódik le tartósan jelentősebb mennyiségű finom szemcseméretű kevésbé kötött üledék. Ennek megfelelően a folyó alsóbb – már duzzasztás hatása alatt lévő – szakaszain a folyókanyarok ilyen szigorú követése azért nem figyelhető meg a tiszavirág telepeknél, mert a vízszint még aszályos időszakokban sem csökken a duzzasztás által meghatározott küszöbszint alá.

4.2 A tiszavirág állományait veszélyeztető tényezők vizsgálata

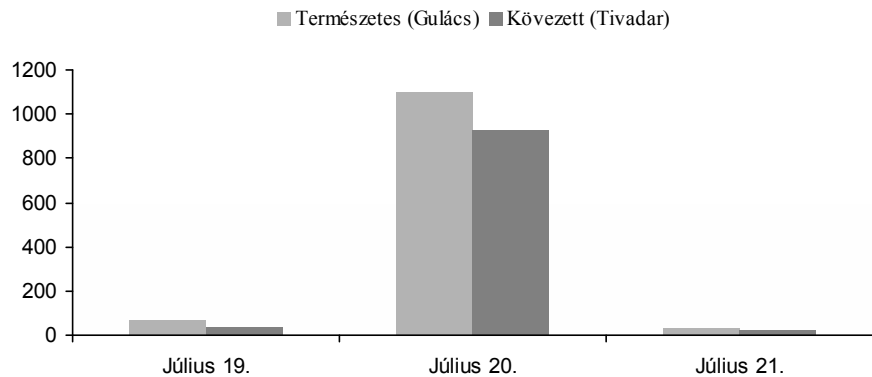
Habár több szerző is közölt vízkémiai adatokat a tiszavirág által lakott vízfolyásszakaszokról (Andrikovics & Turcsányi 2001; Csányi 2002), nincsenek megfelelően pontos ismereteink arról, hogy a korábbi évtizedekben mely szakaszokról tűnt el a tiszavirág, sem arról, hogy ezeket a szakaszokat milyen vízkémiai paraméterek jellemezték. Így a tiszavirág populációk említett veszélyeztető tényezői közül a vízminőség változásának hatását nem vizsgáltam. A jelen disszertációban a fentebb ismertetett veszélyeztető tényezők közül a kőszórásos partbiztosítás, mint az egyik leggyakoribb folyóvízi medermorfológiai módosítás következményeit és az élőhelyek hidak általi fragmentációjának hatását tárgyalom részletesebben.

4.2.1 A kőszórásos partbiztosítás állomány nagyságra gyakorolt hatásának vizsgálata

Összehasonlítva a természetes- és a kőszórással biztosított partszakaszcsoportokról gyűjtött, az áramláserősség alapján standardizált exuviumszámokat, megállapítható, hogy a kővezetett szakaszról szignifikánsan kevesebb exuvium került elő, mint a természetközeli állapotú szakaszról (páros t-teszt log-transzformált adatokon, $t = -6,438$, $df = 6$, $p < 0,001$). A természetközeli állapotú partszakaszcsoportokról átlagosan majdnem kétszer annyi – átlagosan 86%-kal több – exuviumot sikerült gyűjteni, mint a kővezetett partszakaszcsoportokról (11-12. ábra). A két év között az egyedszámokban és az eltérésekben mutatkozó különbséget az magyarázza, hogy míg 2006-ban a rajzás teljes ideje alatt zajlott a gyűjtés, 2007-ben csak a rajzás időtartamának felén át voltak vízben az uszadékhalók.



11. ábra Az uszadékhálóval gyűjtött exuviumok száma a természetes és a kőszórásos partszakaszokon a 2006. évi rajzás alkalmával.



12. ábra Az uszadékhálóval gyűjtött exuviumok száma a természetes és a kőszórásos partszakaszokon a 2007. évi rajzás alkalmával.

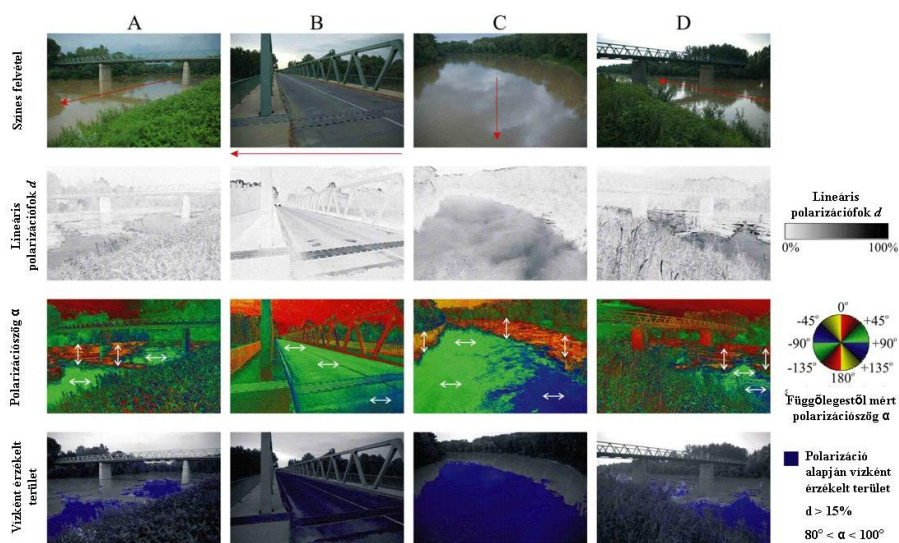
4.2.2 A híd optikai barrier szerepének vizsgálata

A híd és a folyó polarizációs vizsgálata

A polarimetriás mérések alapján a vizsgált szakaszon a vízfelszínről visszavert fény közepesen polarizáltnak mondható ($30\% < d < 50\%$; 13. ábra, 2. sor). Az ilyen felszínek mindig horizontálisan polarizált fényt vernek vissza (13. ábra, 3. sor), amit a kérészek vízként érzékelnek (13. ábra, 4. sor). A közepesen és horizontálisan visszavert fény egyfajta ún. „polarizációs csatornát” alkot (13. ábra), amely keskenyebb, mint maga a folyó és a hím imágókból vízfelszín követő viselkedést, a nőstény imágókból pedig kompenzációs repülést vált ki (Kriska és mtsai. 2007). A polarizációs csatorna mellett, a part menti növényzet által leárnyékolt sávban a vízfelszín csak alacsony

polarizáltsági fokú ($0\% \leq d < 10\%$; 13. ábra, 2. sor) és vertikálisan polarizált (13. ábra, 3. sor) fényt ver vissza.

A híd al- és felépítményének beton és zöldre festett acél részei gyakorlatilag nem polarizált fényt vernek vissza ($d \approx 0\%$; 13. ábra, 2. sor). Szintén nem polarizált fényt verődik vissza a híd által leárnyékolt vízfelszínről (13. ábra, 2. sor). Ez a nem polarizált fényt visszaverő vízfelszín tehát megbontja a kompenzációs repülést végző nőtény imágók által követett polarizációs csatornát, ami megzavarja azok tájékozódását, és a kompenzációs repülés megszakítását eredményezi. A kérészek visszafordulással reagálnak arra, ha ventrálisan, a polarizációra érzékeny szemrégiójuk gyengén, vagy egyáltalán nem polarizált fényt érzékel (Kriska és mtsai. 2007). Megfigyeléseink alapján ugyanilyen visszafordulási reakciót váltanak ki a nem polarizáló vagy nem horizontálisan polarizáló felszínek a hídon, vagy a híd által leárnyékolt vízfelszíneken (13. ábra).



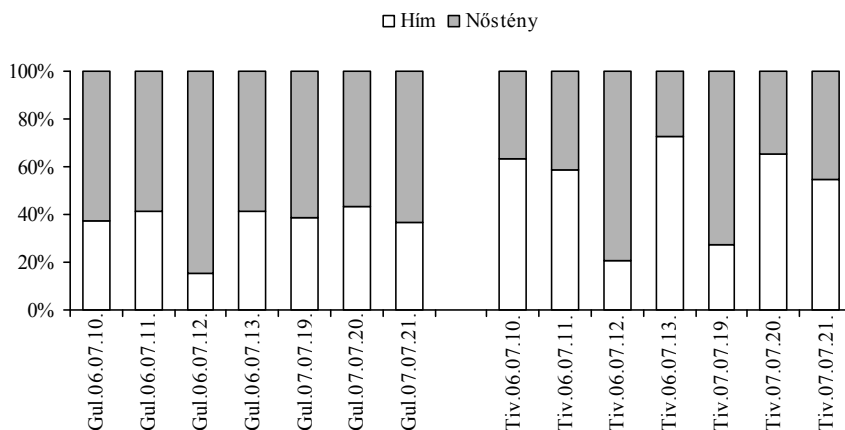
13. ábra Képalkotó polarometriával a spektrum kék (450 ± 40 nm) tartományában a tivadari hídról és környékéről készült képek. Hasonló mintázatokat mutattak a piros és a zöld tartományban készült képek is. 1. sor: színes áttekintő képek, nyilak: áramlás iránya; 2. sor: lineáris polarizációfok szerinti mintázat; 3. sor: lineáris polarizáció szöge (vertikálistól óramutató járásának megfelelő irányba), nyilak: a visszavert fény polarizációjának iránya; 4. sor: tisztavirágok által víznek érzékelhető terület ($d > 15\%$, $80^\circ < \alpha < 100^\circ$).

Nyilvánvaló, hogy a kérészek számára nem jelentene keresztezhetetlen akadályt a híd korlátja, illetve annak tartószerkezete. Ezt igazolja, hogy egyes példányok át is jutnak ezen az akadályon és tojásaikat a híd

úttestének aszfaltjára rakják. Ez azzal magyarázható, hogy a hídon húzódó út aszfaltjáról visszavert fény a vízfelszínhez hasonlóan szintén közepesen ($30\% < d < 50\%$) és horizontálisan polarizált. Az alacsonyan, a vízfelszínhez közelében, attól 1-2 m-re repülő nőstények számára szintén nem jelent gondot a híd keresztezése, ezek a híd alatt akadálytalanul tudnak tovább repülni. Viszont ezek a kompenzációs repülést végző nőstények töredékét teszik ki, mivel a többség magasan, a víz felszíne felett 5-15 m magasságban repül.

Ivararány a híd feletti és alatti szakaszon

Az uszadékhalás mintavétel során a Kisar és Tivadar közötti híd alatt elhelyezkedő gulácsi, illetve a híd feletti szakaszon található kisari mintavételi helyen eltérő ivararányt tapasztaltunk. A Gulács melletti szakaszon a hím:nőstény ivararány a 1:2 arányt közelítette, míg a Tivadar melletti szakaszon ez átlagosan mintegy 1:1 volt, (függelék, 5. táblázat). Annak ellenére, hogy az egyes mintavételi napok alkalmával a hím-nőstény ivararányban jelentős fluktuációk voltak megfigyelhetők (14. ábra), összességében mind a két vizsgált évben hasonló arányokat tapasztaltunk.

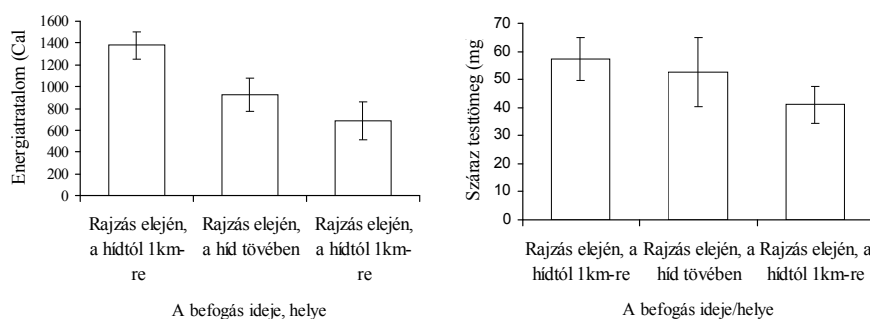


14. ábra A különböző mintavételi időpontokban gyűjtött hím és nőstény exuviumok aránya az egyes mintavételi szakaszokon. (Gul: Gulács, Tiv: Tivadar)

Kalorimetriás mérések

A kalorimetriás mérések során szignifikáns különbséget találtunk a különböző időpontban (rajzás elején ill. végén), illetve a különböző helyen (hídnál ill. 1 fkm-rel alatta) gyűjtött nőstény imágók (szubimágók) energiatartalma között (15. ábra, $F_{2,32} = 8.565$, $p =$

0.001). Méréseink alapján a hídnál gyűjtött nőstény imágók energiataralma mindössze 68%-a volt az 1 km-rel lentebbről gyűjtött példányokénak ($t_{32} = 2.177$, $p = 0.037$). Nem volt ugyanakkor szignifikáns különbség az egy időben a hídnál, az attól 1 km-rel lentebbi szakaszon, valamint a rajzás végén gyűjtött nőstények száraz testtömegében (15. ábra, $F_{2,32} = 1.368$, $p = 0.269$), sem pedig a három csoport vizsgált testméret-paramétereiben (szemvarrat-hossz: $F_{2,32} = 0.529$, $p = 0.594$; pronotumhossz: $F_{2,32} = 0.214$, $p = 0.808$; femurhossz: $F_{2,31} = 2.308$, $p = 0.116$). Ezek alapján kizárhatjuk, hogy a rajzás elején, a hídnál, illetve 1 fkm-rel az alatt gyűjtött nőstény imágók energiataralom-különbsége esetleg a testméret-különbségek következményéből adódott volna.



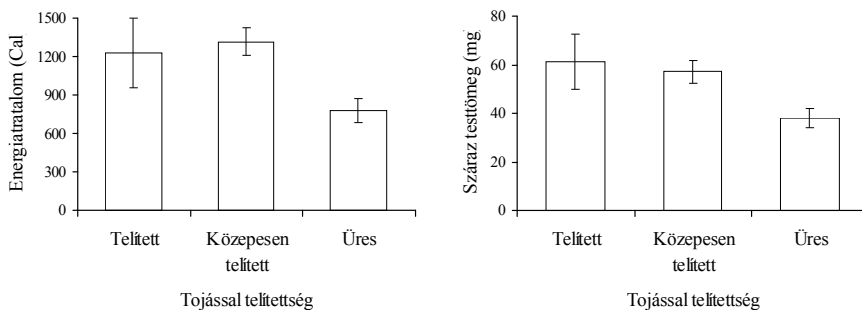
15. ábra A befogott nőstények energiataralma és száraz testtömege a Kisar-Tivadar közötti Tisza-hídnál és a híd alatt 1 km-rel a rajzás elején és végén (átlag \pm SE, mintaszámok balról jobbra: 13,5,17).

A tojással való telítettség alapján meghatározott kategóriák gyakoriságában nem találtunk eltérést sem a hídnál, sem pedig az alsóbb szakasról a rajzás elején gyűjtött nőstények között (3. táblázat, Fisher egzakt teszt, $p = 0.533$).

3. táblázat A nőstények megoszlása tojás tartalmuk szerint

Begyűjtés ideje, helye	Tojások mennyisége		
	Telített	Közepesen telített	Üres
Rajzás elején, híd alatt	1	10	2
Rajzás elején, híd mellett	1	2	2
Rajzás végén, híd alatt	0	0	13

Amíg a vízfelszínről gyűjtött, tojásaiktól már megszabadult nőstények esetében mintegy 1/3-os energiacsökkenést figyeltünk meg, a „telített” illetve a „közepesen telítettű” nőstények esetében nem találtunk szignifikáns különbséget sem az energiataralom, sem pedig a száraz tömeg esetében (16 ábra).



16. ábra A tiszavirág-nőstények energiataralma és száraz testtömege, a tojással telítettség függvényében (mintaszámok balról jobbra: 2, 12, 17).

Az általános lineáris kevert modell (GLME) eredményei alapján a random faktor (a kalorimetriás mérési csoport) hatása mind az energiataralomra ($t = 2.83$, $p = 0.009$), mind pedig a száraz tömegre ($t = 3.94$, $p = 0.0004$) szignifikáns volt, ami annak a következménye, hogy a mérések során a hasonló száraz tömegű egyedeket tettük egy csoportba. Mindkét esetben, a gyűjtés ideje és helye szignifikáns faktornak bizonyult, a tojással telítettség viszont nem volt hatással az eredményekre (energia: $F_{2,25} = 0.017$, $p = 0.983$; testtömeg: $F_{2,25} = 0.270$, $p = 0.766$). Összegezve a fenti eredményeket megállapíthatjuk, hogy a hídnál fogott nőstények energetikailag kimerültebbek voltak, mint a híd alatt gyűjtött példányok és ez a különbség nem volt magyarázható a testméretben vagy tojástartalomban megfigyelhető eltérésekkel.

4.2.3 Diszkusszió

A kőszórásos partbiztosítás állomány nagyságra gyakorolt hatásának vizsgálata

A vizsgálat jelentőségét az adja, hogy elsőként végeztünk mennyiségi összehasonlítást a hagyományos, partvédő kőszórással biztosított partszakasz, valamint természetközeli állapotú partszakasz tiszavirág állományai között. Mivel a kövek között áramlási holtterek jelennek

meg, amelyekbe lág, iszapos üledék rakódik, a kőszórással biztosított szakaszokon nem csak a kövekkel elfedett aljzat alkalmatlan a lárvák megtelepedésére, hanem a kövek között található aljzatfelszín jelentős része is (Lengyel és mtsai. 2004). A kövezett szakaszokon mégis előforduló tiszavirág lárvák feltehetőleg a meder mélyebb, kövezéssel kevésbé fedett szelvényében fejlődhetnek. Megfigyeléseink alapján ezért valószínűsíthető, hogy a folyók partbiztosítása kövezéssel vagy más megoldásokkal (pl. sodorvonal parttól távol tartása sarkantyúkkal, ld. függelék, 21. ábra) jelentős oka lehetett a tiszavirág visszaszorulásának és kipusztulásának.

A híd optikai barrier szerepének vizsgálata

A vizsgálat első fő eredménye, hogy polarimetriás képalkotással bizonyítottuk, hogy a Tizán Kisar és Tivadar között átívelő híd optikai barrier képez a kompenzációs repülést végző nőstény tiszavirág imágók számára. Ez a vizuális barrierhatás azáltal jön létre, hogy a folyón húzódó horizontálisan, közepes fokúan polarizált fényt visszaverő keskeny sávot, az ún. „polarizációs csatornát” – amely mentén haladnak a nőstény tiszavirág imágók a kompenzációs repülésük során (Kriska és mtsai. 2007) – keresztezi a nem polarizált fényt visszaverő híd, illetve az általa leárnnyékolt folyószelvény. Ez a nem polarizált folyószelvény megszakítja a nőstények által követett „polarizációs csatornát”, aminek hatására a nőstények döntő többsége vagy megfordul és visszafelé repül, vagy ismételt megpróbál átjutni a hídon, kereső viselkedésbe kezd. Ennek következtében a kompenzációs repülést végző nőstények döntő többsége (86%-a, Málnás és mtsai. 2011) nem jut át a hídon, a tojásainak lerakására a híd alatti szakaszon kényszerül.

Vizsgálatunk másik megállapítása, hogy az uszadékhalós tiszavirág-exuvium mintavételek során jelentős eltérést tapasztaltunk a Kisar-Tivadar között található híd feletti és híd alatti populációk ivararányában. Korábbi vizsgálatok alapján a tiszavirág populációkra az 1:1-es hím:nőstény ivararány jellemző (Landolt és mtsai. 1997). A kisari híd feletti szakaszon gyűjtött exuviumok esetében szintén ezt az 1:1-es ivararányt tapasztaltuk (enyhe hím túlsúllyal), viszont a híd alatti szakaszon a nőstények drasztikus túlsúlya volt megfigyelhető, ami összességében megközelítette az 1:2-es hím:nőstény ivararányt. A napi mintavételek alkalmával ezek az arányok ingadoztak ugyan, de mind átlagosan, mind pedig összesítve ez az arányeltolódás

megfigyelhető volt mind a két mintavételi évben. Ez az ivararány eltérés igen jelentősnek mondható két, ilyen közeli állomány esetében. Feltételezésünk szerint ez az ivararány-eltérés a kapcsolatban lehet a Kisar és Tivadar közötti híd fentebb részletezett optikai barrier hatásával. Ennek egyik hipotetikus magyarázata, hogy a híd jelentősebb barrier képez a szűznemzéssel szaporodó, mint az ivaros szaporodó nőstények számára. Mint más kérészek esetében is, a tiszavirágnál is megfigyelhető a fakultatív ivartalan szaporodás (Unger, 1923; Landolt és mtsai, 1997; Andrikovics & Turcsányi, 2001). Mivel a kérészek esetében rendszerint a szűznemzés thelytokia típusa fordul elő (Gibbs 1977; Tojo és mtsai. 2006), amelynek eredményeként csak nőstény utódok jönnek világra, nagy valószínűséggel a tiszavirág esetében is ez a típus a jellemző. Viszont, a szaporodás során bizonyos arányban előforduló szűznemzés még nem jelent feltétlenül ivararány eltolódást a populációban. Ehhez a szűznemzéssel szaporodó nőstények feldúsulására is szükség van, ami ebben az esetben akkor történhet meg, ha a híd eltérő hatással van a megtermékenyített és a megtermékenyítetlen nőstény imágókra. A tiszavirág kirepülése után már nem táplálkozik, az adult nősténynek "be kell osztania" korlátozott energiakészleteit a párzásra, valamint a tojásrakással egybekötött kompenzációs repülésre. A párzás során a hímek erőszakosan próbálnak párzani a frissen kibújt nőstényekkel – sokszor csoportosan –, aminek következtében azt akár a vízbe is visszaránthatják (Landolt és mtsai. 1995). A párzás tehát a nőstények számára meglehetősen energiaigényes folyamatnak tekinthető. Mivel a kompenzációs repülés nem szabott hosszúságú, hanem az adott egyed végkimerüléséig tart, a megtehető távolság az adott egyed energiatartalékaitól függ. Minél kimerültebb az adott nőstény, annál rövidebb szakaszon repül és fogja szétteríteni a tojásait. Feltételezésünk alapján a párzásból kimaradt, nagyobb energiatartalékokkal rendelkező nőstények feltételezhetően nagyobb távolságra szállítanak a partenogenetikusan fejlődő tojásaikat, mint a megtermékenyített egyedek. Eredményeink egybevágóak azzal az elképzeléssel, hogy a híd hatására azonban ezek a partenogenetikus nőstények feldúsulnak a híd alatti szakaszon ahelyett, hogy tovább, messzebb repülnének.

Kalorimetriás mérések alapján a híd mellől gyűjtött nőstények energiatartalma átlagosan mintegy 68%-a volt, az 1 km-rel lentebb befogott példányokénak. Mivel sem a testméret paraméterekben, sem a

tojással telítettség mértékében, sem pedig a száraz testtömegben nem tapasztaltunk szignifikáns különbségeket a két helyről gyűjtött egyedek között, ez a 32%-os eltérés nem eredeztethető ezen változók eltéréseiből. Mivel rendszerint a kompenzációs repülés 1 km-nél jóval nagyobb szakasz lerepülését jelenti – Landolt és mtsai. (1997) becslései szerint ezen a szakaszon ez legalább 4 km – ez az energiaveszteség jóval nagyobb, mint ami a távolság megtételéből következne. Mindezek alapján, ha a nőstények 1 km lerepülésével felhasználnák energiataralékuk 32%-át, nem lennének képesek még a 4 km-es kompenzációs repülés teljesítésére sem. Hipotézisünk szerint a monoton kompenzációs repülés a híd hatására megtörik és az elkezdődő útkeresési viselkedés fokozott energia-felhasználást igényel. Ennek következtében a rajzó nőstények híd tövében kimerülnek, egy idő után feladják a kereső viselkedést és koncentráltan ezen a szakaszon fogják lerakni tojásaikat. A híd alatti szakaszon intenzív peterakási viselkedést figyeltünk minden vizsgált évben, míg a híd felett elvétve észleltük ezt a jelenséget.

Feltételezhető, hogy a nem párzott nőstények nagyobb távolság megtételére lennének képesek, mint a párzáson átesett, kevesebb energiataralékkal rendelkező nőstények. Ha a kompenzációs repülés útvonalát keresztezzük egy olyan optikai barrierrel, mint amelyet jelenleg a híd képez, joggal várható, hogy az hosszabb szakasról fogja a hosszabb utat megtevő szűz nőstényeket összegyűjteni/felfogni, mint a párzottakat. Így a híd nagyobb mértékben koncentrálhatja a lentebbről érkező, nem párzott nőstényeket, amelyek amúgy még jóval tovább, messzebb tudnának a folyón felfelé repülni, mint a párzott, jobban kimerült nőstényeket. Ebből következően elképzelhető, hogy nagyobb arányban rakják le ezen a szakaszon a tojásaikat a szűz nőstények, mint egy nem zavart szakaszon, amelyen egyenletesebben, nagyobb távolságon oszlanának el a szűz nőstények. Így összességében az utódgenerációban lokálisan, a partenogenetikusan fejlődő nőstények következtében enyhe nősténytúlsúly jelenhet meg. Figyelembe véve, hogy a jelenlegi híd mai formájában 1942 óta áll, a hároméves életsiklussal számolva több mint 20 generáció alatt ez az időszakonkénti enyhe nőstény túlsúly kumulálódhatott és kialakulhatott a megfigyelt nagymértékű ivararány-eltolódás. Ezen hipotézis teljes értékelésére azonban további ismeretek lennének szükségesek. Szükség lenne például a szűz és a párzott egyedek energiataralmának, repülési hosszának és az optikai barrierrel

tanúsított viselkedésének alaposabb vizsgálatára. Érdeemes lenne vizsgálni akár hasonló módszerekkel további populációk esetében is az ivararányt, illetve felmérni, hogy más hasonló barrierek (kiskörei vízlépcső, tiszalöki erőmű) és hidak esetében is megfigyelhető-e ez az ivararány eltolódás. Ez utóbbira ugyan már történt kísérlet, 2009 folyamán a cigándi hídnál, de akkor sajnos csak az utórajzásra sikerült kiérni, így nem tudunk értékelhető mintavételt végezni.

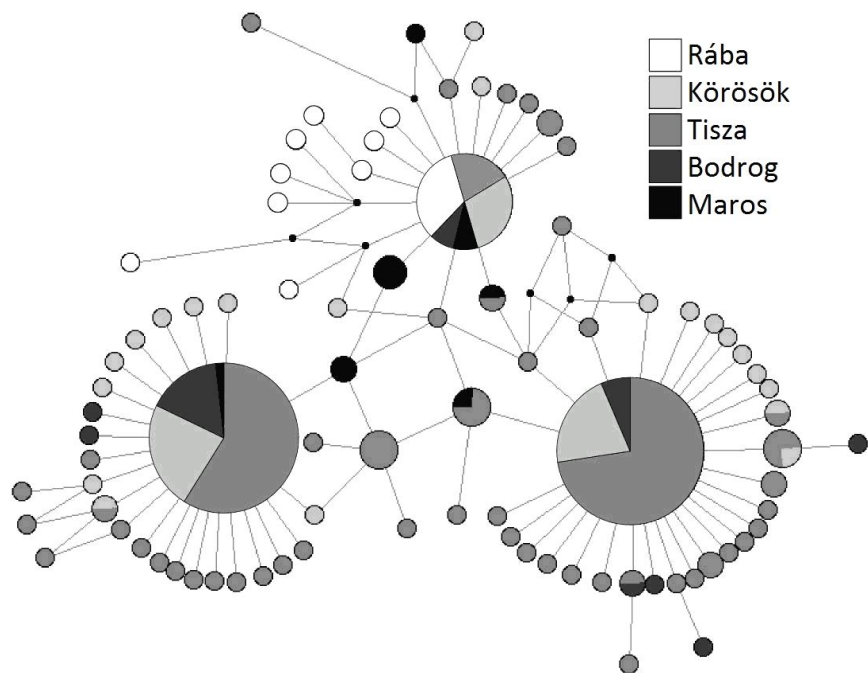
4.3 A jelenlegi és kipusztult tiszavirág populációk genetikai összehasonlítása

4.3.1 A szekvenálások sikeressége

A frissen gyűjtött példányok közül összesen 245 egyed esetében volt sikeres a szekvenálás, míg a múzeumi példányok közül összesen 24-ből sikerült értékelhető szekvenciákat kinyerni. Ennek eredményeként a recens populációkból a mtCOI (472 bp) és a 16S (464 bp) szekvenciák összeillesztésével összesen 936 bázispár hosszúságú nukleotid szekvenciákhoz jutottunk, míg a múzeumi példányokból csak rövid, 196 bázispár hosszú mtCOI gén szekvenciákat kaptunk. Nem sikerült használható szekvenciákat kinyerni összesen 13 frissen gyűjtött példányból, valamint 13 múzeumi példány esetében szintén sikertelen volt a mtCOI szekvenciák felszaporítása.

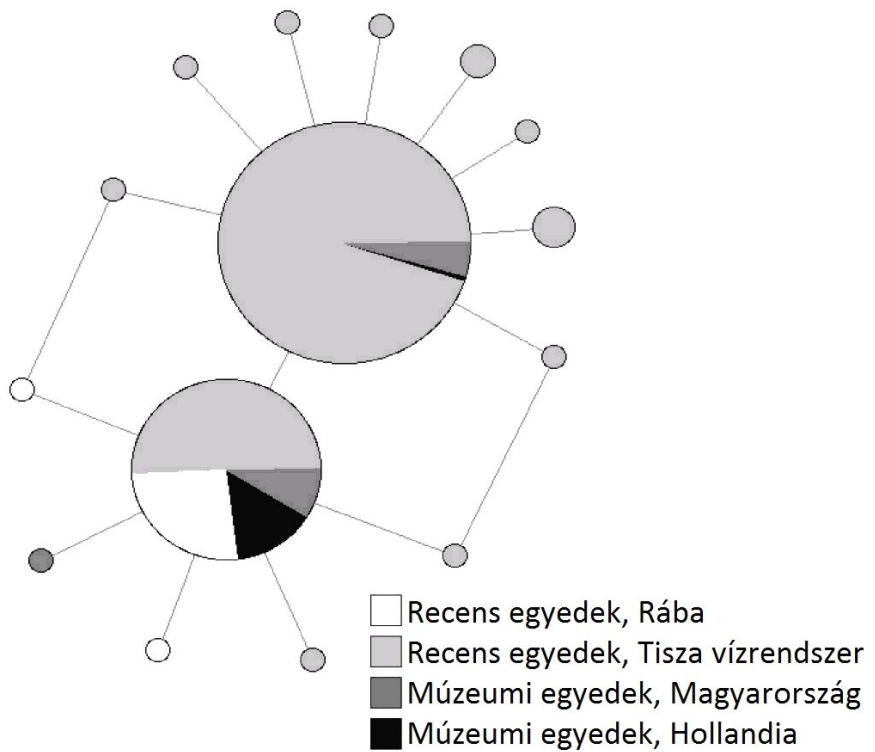
4.3.2 A kárpát-medencei populációk genetikai sokfélesége

A felmérés során magas genetikai sokféleséget tapasztaltunk mind a Rába, mind pedig a Tisza vízrendszer populációi esetében. A 245 példányból 87 különböző haplotípust azonosítottunk, amelyek többsége vagy csak a Tisza vízgyűjtőjén (76/77), vagy csak a Rábán (9/10) fordult elő (17. ábra).



17. ábra A recens tiszavirág példányok haplotípus-hálózata. A haplotípus hálózatot (median-joining network) az mtCOI és a 16S szekvenciák összevonása alapján generáltuk (összesen 936 bázispár). Az egyes körök egy-egy haplotípust jelenítenek meg. A körök méretei a haplotípus gyakoriságát érzékeltetik, a köröket összekapcsoló vonalak pedig egy-egy nukleotidnyi eltérést mutatnak a haplotípusok között. ($N=245$; $N_{Rába}=17$; $N_{Tisza}=142$; $N_{Körösök}=54$; $N_{Bodrog}=19$; $N_{Maros}=13$).

A teljes hazai állomány összesített haplotípus-diverzitása (H_d) 0,875, a nukleotid diverzitása (π) pedig 0,0031 volt. A mtCOI szekvenciák alapján 31 haplotípust ($H_d=0,742$, $\pi=0,003$), a 16S szekvenciák alapján pedig 53 haplotípust ($H_d=0,795$, $\pi=0,003$) sikerült elkülöníteni. A haplotípusok többsége közeli rokonságot mutatott egymással, úgynevezett „triplo-csillag” eloszlást alkotva (17. ábra), ami három elterjedt- és számos ún. „szatellit” haplotípusból állt. Ezen haplotípusok döntő többsége csak egy-egy példányban fordult elő, míg a három – egymástól 3-4 mutációs lépésben különböző – gyakori haplotípus a szekvenciák 57%-át tette ki. A gyakori haplotípusok közül kettő csak a Tisza vízrendszeréről került elő, a harmadik viszont mind a Rábában, mind pedig a Tisza vízgyűjtőjén előfordult.

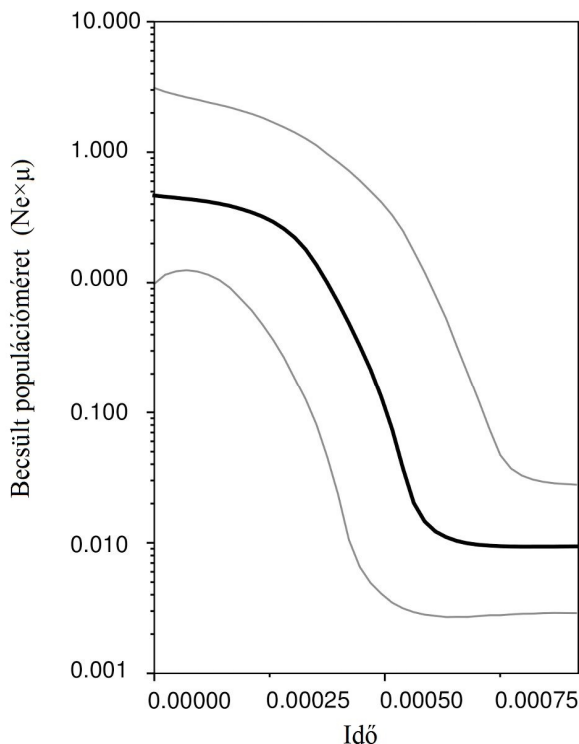


18. ábra A recens és múzeumi tiszavirág példányok haplotípusainak hálózata – haplotípus hálózatot (median-joining network) az mtCOI szekvenciák alapján generáltuk (196 bp). Az egyes körök egy-egy haplotípust jelenítenek meg. A körök méretei a haplotípus gyakoriságát érzékeltetik, a köröket összekapcsoló vonalak pedig egy-egy nukleotid-kicserélődést mutatnak ($N=269$; $N_{Rába}=17$; $N_{Tiszavízr.}=228$; $N_{MúzeumHu}=15$; $N_{MúzeumNe}=9$).

A Hollandiából és Magyarországról származó múzeumi példányok mtCOI fragmentumai (196 bp) ugyanazokat a haplotípusokat tartalmazták, mint a frissen gyűjtött példányok, egyetlen – ismeretlen magyarországi eredetű – egyed kivételével. A holland példányok többsége egy, a Rábára és a Tisza vízgyűjtőjére egyaránt jellemző haplotípust, míg egy példány egy a Közép-Tiszáról előkerült haplotípust hordozott (18. ábra). A rövidebb mtCOI szekvenciák esetében, az informatív lokuszok hiányában, a Tisza vízgyűjtőjére jellemző két haplotípus nem különült el és egy, rövidebb mtCOI haplotípussá olvadt össze, mely a recens populációk vizsgálata során is a két leggyakoribbnak bizonyult.

4.3.3 A tiszavirág populációinak demográfiai változásai a múltban

A Tisza és a Rába populációiban jelentős eltérést tapasztaltunk a szelektív neutralitástól (Tajima's $D=1.365$, $p=0,007$; Fu's $F_s=24.766$ $p<0.001$), amely a közelmúltban bekövetkező, intenzív demográfiai változásokra utal. Mivel mind a két statisztika esetében pozitív értéket kaptunk, joggal feltételezhetjük, hogy a tiszavirág közelmúltban történt visszaszorulása következtében jelentkező palacknyak hatás nyomaira bukkantunk.



19. ábra A tiszavirág populációk demográfiai változásai. Az X tengely az időt a szubsztitúciók nukleotidonkénti gyakoriságával jelöli, az Y tengely pedig a $Ne \times \mu$ (effektív populációméret \times generációs idő hossza).

A Bayesian Skyline Plot (BSP) eredményei szerint viszont a történelmi effektív populációméret egykori, valószínűleg a régmúltban (több ezer éve) végbement jelentős növekedését sikerült kimutatni. A BSP szerint a történelmi effektív populációméret növekedése gyors, mintegy 2,5 nagyságrendű volt, amelyet egy állandó szakasz követett (19. ábra). Mivel nincs információnk arról, hogy mennyi szubsztitúció történik

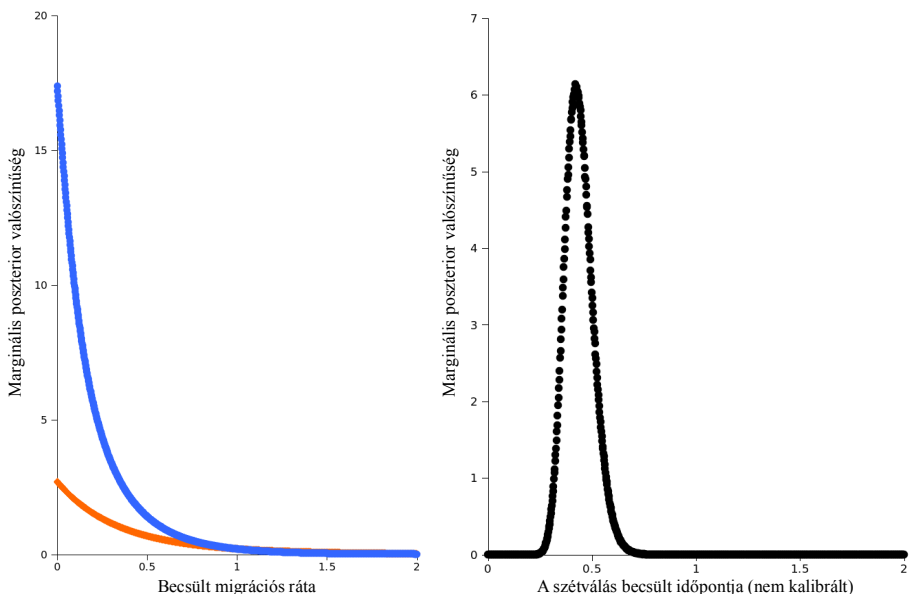
nukleotidonként a vizsgált fajnál/lókusznál, az effektív populációméret növekedését időben nem tudtuk pontosan kalibrálni.

4.3.4 Populációk közötti, izoláció, migrációs tendenciák

Az ETPD tesztek eredményei szerint a Rába (17 egyed) és a Tisza vízrendszerének (228 egyed) populációi között szignifikáns különbség volt (páros $F_{ST}=0,353$, $p<0,05$). A Rába populációja ugyancsak szignifikánsan különbözött a Tisza vízrendszerének minden egyes állományától (ETPD, $p<0,05$). Ugyanakkor a Tisza vízrendszerének állományai között mindössze néhány szignifikáns különbséget sikerült kimutatni (függelék, 7. táblázat, ETPD, $p<0,05$). Ezen különbségek jó részének oka az volt, hogy a Bodrog folyó állományai mind a felső-tiszai, mind az alsó-tiszai állományok többségétől szignifikánsan különböztek (függelék, 7. táblázat).

Az AMOVA eredményei alapján a Tisza vízgyűjtőjének állományaiban a variancia jelentős része (95,98%) a populációkon belül jelentkezett ($F_{ST}=0,04$, $p=0,029$). Alacsony variancia volt megfigyelhető a Felső-, Közép-, és Alsó-Tisza régiók egybevonott populációin belül (2,92%, $F_{SC}=0,029$, $p=0,043$), valamint ezen nagyobb populáció-egységek között is (1,11%, $F_{SC}=0,029$, $p=0,042$). A Mantel-teszttel nem találtunk szignifikáns korrelációt a genetikai és a földrajzi távolság között ($R=0,15$, $p=0,08$).

A múzeumi példányok bevonásával történő összehasonlítás alapján szignifikáns különbséget tapasztaltunk az egykori rajnai és az összevont tiszai populációk között ($F_{ST}=0,57$; ETPD, $p<0,001$). Szintén szignifikánsan különböztek a Tisza vízgyűjtő és a Rába populációi ($F_{ST}=0,68$; ETPD, $p<0,0001$). Nem volt viszont szignifikáns különbség az egykori rajnai példányok és a rábai populációk között ($F_{ST}=0,02$; ETPD, $p=0,61$). A rajnai és a rábai populációk a páronkénti összehasonlítás során is szignifikánsan különböztek a Tisza vízrendszer egyes állományaitól (függelék 8. táblázat). A Tisza vízrendszer populációi között páronkénti összehasonlítás során, mindössze néhány szignifikáns eltérést sikerült kimutatni.



20. ábra Az IMA analízis eredményei. **a.** A Tiszából a Rába felé tartó migráció (kék), illetve a Rábából a Tisza vízrendszere felé tartó migráció (narancssárga) valószínűsége. A legnagyobb valószínűsége a 0 migrációs rátának van. **b.** A Tisza- és a Rába vízrendszer tiszavirág állományainak elválása. A jelenben végbemenő szétválás (becsült időpont: 0) valószínűsége 0, a szétválás valószínűségének maximuma a múltban van.

Az IMA elemzés eredményei azt mutatták, hogy jelenkori génáramlás (migráció) valószínűsége a Rába és a Tisza vízrendszer állományai között gyakorlatilag 0 (20. ábra), azaz a két recens kárpát-medencei areafragmentum (Rába, Tisza) jelenleg elszigetelt egymástól, közöttük semmilyen migráció nincs. Habár az analízist nem tudtuk időben kalibrálni, az IMA egyértelműen jelezte a két állomány múltbeli elválását és jelenlegi teljes elszigeteltségét (20. ábra). A MIGRATE programmal vizsgált négy forgatókönyv (szcenárió) közül az Akaike-féle információs kritériumon alapuló modell-szelekció alapján a valamikor a Tisza vízrendszer felől a Rába irányába folyó migrációs forgatókönyv kapta a legmagasabb támogatást (AIC=5,832; Akaike súly 0,95). Az esetleges szimmetrikus migráció támogatottsága alacsony volt (AIC=11,864; súly 0,05), míg a Rábából a Tisza vízrendszere felé folyó egyirányú migráció (AIC=44,135; Akaike súly 0), valamint a migráció hiányáról szóló (AIC=59,469; Akaike súly 0) forgatókönyvek nem kaptak támogatást.

4.3.5 Diszkusszió

Az értekezés egyik legfontosabb eredménye, hogy a vizsgált szekvenciák alapján mind a Tisza vízrendszerében, mind pedig a Rábán izolálódott populáció esetében meglepően magas haplotípus-diverzitást sikerült kimutatni. Mint ahogy az már korábbi vizsgálatok eredményei alapján közismert, a nagyléptékű elterjedési-terület csökkenés az érintett fajok esetében rendszerint jelentős genetikai sokféleség csökkenést eredményez, ami növelheti a populáció kihalásának esélyét (Frankham és mtsai. 2002). Ezzel szemben, a kimutatott haplotípus-diverzitás (0,875) összevethető olyan vízirovar-fajok haplotípus-diverzitásával (0,8-0,9), melyek jelenleg is széles (akár kontinentális léptékű) elterjedési területtel rendelkeznek (Bunje 2005; Theissinger és mtsai. 2011). A várakozásainkon felüli haplotípus-diverzitás (245 vizsgált egyedből 87 haplotípus, melyek közül 86 vagy a Tiszára vagy a Rábára egyedi volt) legvalószínűbb magyarázata, hogy a Tisza vízrendszere már korábban is refúgium-területként szolgálhatott a tiszavirág számára. Ez azért sem kizárható, mert a Közép-és Alsó-Duna vízrendszere több európai vízi és vízhez kötött taxon számára bizonyult fontos jégkori refúgium-területnek (Hewitt 2004; Bunje 2005, Culling és mtsai. 2006, Griffiths 2006).

Bár a BSP eredménye elsőre ellentmondani látszik a másik két demográfiai elemzés következtetésének, a kapott eredmények jól megférnek egymás mellett. Míg a Tajima's D és a Fu's Fs statisztikák alapján kimutatott palacknyak-hatás a közelmúltban – a 100-150 éves időintervallumban – bekövetkező állománycsökkenés következményének tulajdonítható, a BSP nagyobb, évezredes léptékben vizsgálja a demográfiai változásokat. Így az utóbbi esetben, évezredes léptékben – feltételezhetően az utolsó eljegesedés után – bekövetkező effektív populációméret-növekedést valószínűsíthetünk. Ez az utóbbi növekedés magyarázhatja a gyakoriaktól mindössze egy-egy mutációban eltérő szatellit-haplotípusok lokálisan nagy számban történő megjelenését is. Abban az esetben, ha az utolsó jégkori refúgium és az antropogén hatásra történő élőhelydegradáció következtében megmaradt refúgium között átfedés van, magyarázható a fajon belüli genetikai sokféleség ilyen nagyarányú megőrződése. Ennek oka, hogy egy faj nagy területről történő teljes eltűnése valószínűleg kevésbé csökkenti az összes genetikai sokféleséget, ha az eltűnés csak a közeli múltban kolonizált területeket érinti. Másrésről

viszont, már a kismértékű areacsökkenés is jelentős genetikai sokféleség csökkenést eredményezhet, amennyiben a kihalás az adott faj korábbi (pl. jégkori) refúgium-területeit érinti. Harmadrészt pedig elképzelhető az is, hogy az interglaciálisok (felmelegedő periódusok) kezdetén kiterjedő és lokális adaptáción vagy alapító hatáson átment periferikus állományok az ismételt lehűléssel a megmaradt klimatikus refúgiumba visszahúzódva több (legalább három) interglaciális pulzálási/visszahúzóási ütemben is növelték a refúgium genetikai sokféleségét.

Figyelembe véve, hogy a rábai populáció és a Tisza vízrendszerének populációi között a tiszavirág migrációs képességéhez viszonyítva igen nagy a földrajzi távolság, valamint hogy mind a Tisza vízrendszeréről, mind pedig a Rábán kimutatott gyakori haplotípusok mellett igen nagy számban jelentek meg saját szatelit-haplotípusok, arra következtetésre juthatunk, hogy a két vízrendszeren található állományok már a régmúltban elkülönültek egymástól. Ezt a hipotézist igazolja a páronkénti FST összehasonlítás, az ETPD, a Mantel-teszt, valamint az IMA eredménye is.

A MIGRATE-N elemzés során viszont a Tisza-vízgyűjtőből a Rába irányába történő egyirányú migrációs forgatókönyv kapott jelentős támogatást. Ez első ránézésre ellentmondani látszik az IMA eredményeivel, hiszen az kizárta a két állomány közötti génáramlás lehetőségét. A látszólagos ellentmondást feloldja viszont, hogy a két elemzés nem ugyanarra a kérdésre keresi a választ. Az IMA elsősorban populációk közelmúltban bekövetkezett elválásának a kimutatására alkalmas, míg a MIGRATE-N visszamenőlegesen, a migrációs ráták alapján következtet az elkülönült populációk között egykor fennállt migrációs tendenciák valószínűségére (Kuhner 2008). A MIGRATE-N eredményei tehát azt valószínűsítik, hogy egykor a Tisza-vízrendszer felől a Rába irányába tartó génáramlás volt megfigyelhető.

Ha a két Kárpát-medencei állomány jelenleg teljesen izolálódott, viszont a régmúltban génáramlás volt közöttük, felvetődik a kérdés, hogy mikor is történt meg a Tisza vízrendszer, illetve a Rába állományainak az elkülönülése. A tiszavirág 1950-es évekig megfigyelhető elterjedése ismeretében a Rába és a Tisza-vízgyűjtő populációinak közelmúltban – antropogén hatásra – történő elválása is elképzelhető lenne, viszont az IMA eredményei, alapján ez a hipotézis elvetendő, hiszen az 50-60 évnyi izoláció – mióta a faj eltűnt a

Dunából – kevés ahhoz, hogy a megfigyelt mértékű genetikai eltérés felhalmozódhasson.

Az alapján, hogy a két vízrendszer állományai jelenleg teljesen elszigetelődtek egymástól (F_{ST} , ETPD, IMA), illetve mindkét vízrendszerre jellemzőek az egyedi gyakori és az ezekkel rokon szatellit haplotípusok, arra következtethetünk, hogy a Tisza vízrendszer felől a Rába irányába folyó egyirányú génáramlás a régmúltban, feltételezhetően legkésőbb az utolsó eljegesedés előtt következett be. Ezek alapján azonban nem zárható ki egyértelműen, hogy a tiszavirág az utolsó eljegesedést egy összefüggő refúgiumban vészelte át. Amennyiben viszont elfogadjuk, hogy a mitokondriális DNS mutációs rátája a tiszavirág esetében sem magasabb, mint egyéb rovarok esetében, meglehetősen nehéz magyarázni a rábai populációban talált erősen divergált saját haplotípus állományt egy egyszerű, az Alsó-/Közép-dunai refúgiumból folyásirányban felfelé irányuló migráció elméletével. Mivel a Duna mentén felfelé tartó rekolonizációs elmélet a leginkább elfogadott paradigma az európai édesvízi zoogeográfiában (Banarescu 1990, Hewitt 2004, Griffiths 2006), így összességében a megfigyelt genetikai mintázat legvalószínűbb magyarázatának az tűnik, hogy a tiszavirág az utolsó eljegesedést legalább két közép-dunai refúgiumban vészelte át. A jégkorszak elmúltával a folyók rekolonizációja ezekből a refúgiumokból indulhatott meg és valószínűleg párhuzamosan folyásiránynak felfelé tartott. Az Alsó-Duna vízrendszere régóta ismert mint az édesvízi fajok esetében fontos pleisztocén refúgium (Banarescu 1990; Durand és mtsai. 1999; Kotlik & Berrebi 2001), valamint a Duna menti vízfolyások esetében is megfigyeltek részekre tagolt pleisztocén refúgiumkokokat (Pauls és mtsai. 2006, 2009; Sedivá és mtsai. 2008; Weiss és mtsai. 2002).

Az utolsó eljegesedést tehát a rábai populációk ősei a tiszai állományoktól független refúgiumban vészelhették át, míg a közös haplotípus egy régmúltbeli introgressziós esemény eredményeként jelenhetett meg a Rábában melyet a két állomány ismételt elszakadása követhetett a múltban. Ezen hipotézis alapján érthető, hogy a migráció teljes hiánya a két vízrendszer között – ami világosan mutatná a refúgiumok teljes elkülönülését – nem kapott támogatást a MIGRATE-N-nel történő elemzés során. Szintén alacsony támogatást kapott a szimmetrikus migráció lehetősége is. Viszont a Tisza-vízgyűjtő felől a

Rába felé történő migráció forgatókönyve erősen támogatott hipotézisnek bizonyult.

Az alapján, hogy a Tisza vízrendszerének populációiból két, csak lokálisan gyakori haplotípus is előkerült (ld. tripla-csillag haplotípus-eloszlás, 17. ábra), felveti annak a lehetőségét, hogy a Tisza vízrendszerén található populációk egy további refúgium molekuláris nyomait is őrzik. Ezen elképzelés értékelése a tiszai állományok további részletesebb vizsgálatával lenne lehetséges. A további refúgiumterületekkel kapcsolatos feltételezések vizsgálatát ugyancsak elősegítené az Al-Dunán a közelmúltban újrafelfedezett tiszavirág populációk (Soldán és mtsai. 2009) bevonása.

Eredményeinket összegezve egyértelműen megállapítható, hogy a rábai populációk soha nem pusztultak ki. A tiszavirág hosszú, több évtizedes fennmaradása a Rábában megmutatta, hogy kisebb populációk is túl tudnak élni a korábban óriási egybefüggő elterjedési terület lokális fragmentumaiban. Eredményeink szerint a faj rábai jelenléte nem a közelmúltban történt area expanzió vagy ember általi betelepítés eredménye. A Rábában található tiszavirág populációnak további jelentősége, hogy az a valamikor Európa-szerte elterjedt nyugati állomány utolsó képviselője, azaz evolúciósan jelentős egység (Evolutionarily Significant Unit; Fraser & Bেমatchez 2001), melynek védelme kiemelt fontosságú.

A másik jelentős eredményünk, hogy a múzeumi példányok vizsgálata során a nagy földrajzi távolság valamint az eltérő vízgyűjtő-terület ellenére sem találtunk szignifikáns genetikai különbséget a jelenlegi rábai és az egykori rajnai populáció között, míg a tiszai állományok szignifikánsan eltértek mind a rábai, mind pedig a rajnai állományoktól. Sajnos a múzeumi példányok vizsgálata során nyert 196 bp hosszú szekvenciák nem tartalmazzak elég informatív lókuszt ahhoz, hogy azok alapján elemezhessük a populációk elválási mintázatát, illetve a migrációs tendenciákat. (Mindazonáltal ebben az esetben is mind az F_{ST} elemzés, mind pedig az ETPD megerősítette a Tisza vízrendszer és a Rába populációinak az elkülönülését.) Ellentétben a recens populációk magas genetikai diverzitásával, a múzeumi tiszavirág példányok a Rajnából csak olyan haplotípusokat hordoztak, amelyek jelenleg is megtalálhatóak voltak vagy a Rába, vagy pedig a Tisza-vízrendszer populációiban (16. ábra). Még meglepőbb ez, ha figyelembe vesszük a hatalmas földrajzi távolságot,

ami az Alsó-Rajná és a Rábát/Tisza vízgyűjtőt elválasztja egymástól. Eredetileg jelentős genetikai elkülönülést vártunk a Rajna- és a Duna-vízrendszer populációi között, mivel az európai víztestekben gyakran mutathatók ki jelentős fajon belüli genetikai különbségek, illetve akár még rejtett fajok (cryptic species) is (Williams és mtsai. 2006).

Ezek alapján arra következtethetünk, hogy az utolsó jégkorszak után a két – Duna menti – jégkori refúgiumból egy jégkorszak utáni, északnyugat felé tartó génáramlás indult meg, amely következtében a későbbiekben (re)kolonizálódott a Rajna is. A Rajna és a Duna vízrendszerének kapcsolata hal-filogeográfiai vizsgálatok alapján már régóta bizonyított (Ladiges & Vogt 1979, Griffiths 2006). Ugyanakkor a vizsgálat ezen részének megvannak a maguk korlátai. Ezek egyike, hogy mint azt már fentebb említettük, a vizsgált szekvencia túl rövid így kevés rajta a szükséges informatív lókus. Másrészt az amúgy is korlátozott számban jelenlévő múzeumi példányok egy részéből nem sikerült értékelhető génszakaszt kinyerni, így igen eltérő az egyes populációk mintanagysága. A rövidebb szekvenciák esetében nagy valószínűséggel hiányoznak azok a lókusok, amelyek a Duna-vízrendszer és a Rajna-vízrendszer elkülönülését mutatják. Ezek következtében nehéz kizárni több, az eredményeket magyarázó alternatív hipotézist. A megfigyelt mintázat magyarázható azzal is, hogy a Felső-Duna vidék egy rajnai és egy tőle független alsó-dunai refúgiumból kolonizálódott. Ez a forgatókönyv viszont ellentmondana a Duna mentén felfelé irányuló postglaciális rekolonizáció hagyományos, széles körben elfogadott elméletének (Banarescu 1990, Griffiths 2006). Az alapján, hogy nincs nyoma a Rajna és a Rába populációi közötti elkülönülésnek arra következtethetünk, hogy – bár molekuláris órákat nem tudtunk kalibrálni – a két populáció elkülönülése egész a közelmúltban következett be. Ugyanakkor igen kicsi a valószínűsége, hogy a két populáció között egész a közelmúltig génáramlás volt megfigyelhető, már csak azért is, mert az aktuálisan is létező barriereket ezt hatásosan megakadályozhatták.

Bár a vizsgálat eredményeként részben képet kaptunk a tiszavirág Rajnai és Kárpát-medencei állományainak filogeográfiai viszonyairól, a kép finomítása érdekében szükséges lenne további állományok vizsgálata. Egyrészt, a vizsgálat kivitelezésekor csak korlátozott területről álltak rendelkezésre példányok, például a faj északkeleti, a Kárpát-medencén kívüli, egykori lengyel és ukrainai, nagy areafragmentumának populációiból nem volt mintánk. Ugyanacsak

érdemes lenne bevonni a vizsgálat elvégzése óta (újra) felfedezett al-dunai populációkat (Soldán és mtsai. 2009). Ezáltal elméletileg lehetővé válna az egykori refúgium-területek pontosabb meghatározása, illetve további potenciális refúgiumok felderítése.

Megállapítható továbbá, hogy a 2006-2008. évi németországi tiszavirág visszatelepítési kísérlet (Tittizer és mtsai. 2009) során a genetikai viszonyokat is figyelembe véve a rábai populáció lenne a legalkalmasabb forráspopuláció. Ugyanakkor, mivel a rábai állomány jóval kisebb, mint a Tisza vízrendszerén található állományok, ennek kivitelezhetősége gyakorlati és természetvédelmi okokból igencsak kérdéses.

5 Összefoglalás

Munkánk során először feltérképeztük a tiszavirág egykori elterjedési területét a publikált előfordulási adatok alapján, valamint felvázoltuk a faj area-összehúzódásának folyamatát. A tiszavirág visszaszorulásáért felelőssé tehető antropogén hatások közül részletesen vizsgáltuk a kőszórásos partbiztosítás miatti élőhely-degradáció illetve a Kistar-Tivadar közötti híd miatt kialakult élőhely-fragmentáció hatásait. Célunk volt továbbá molekuláris genetikai módszerek segítségével vizsgálni a tiszavirág megmaradt állományainak genetikai változatosságát illetve a faj XX. századi visszaszorulása következtében várt genetikai elszegényedését.

A szakirodalomban közölt előfordulási adatok alapján a tiszavirág egykori elterjedési területe egy kisebb észak-nyugati, Rajna-vidéki, valamint egy nagyobb, keleti areafragmentumra tagolódott, amelyeket az Alpok, valamint a Weser és az Elba folyók vízgyűjtője választott el egymástól.

A Felső-Tisza Vásárosnamény és Tarpa (696-714 fkm) közötti szakaszán végzett telep-térképezés (2006) során megállapítottuk, hogy a jelentősebb egyedsűrűséggel jellemezhető telepszakaszok a partvédő kövezéssel nem borított folyókanyarok külső ívéen találhatóak, míg az egyenesebb vagy kövezett szakaszokon szórványos előfordulás, legfeljebb kisebb sűrűségű telepek figyelhető meg. Hipotézisünk szerint a telepek elhelyezkedéséért a felső-tiszai folyószakasz esetében az aljzatviszonyokon túl a rendszeresen megfigyelhető alacsony vízállások is felelőssé tehetőek.

A bágères mintavételen alapuló telep-szerkezet vizsgálat (2004, 2005) során azt tapasztaltuk, hogy a felmért, a vízszint alatti mintegy 2 méteres sávban a vízszintingadozások káros következményeinek kevésbé kitett, mélyebb részeken magasabb a lárvák egyedsűrűsége. Megfigyeltük továbbá, hogy a – szakadófalak leomlása következtében az aljzatot elborító – homokos, iszapos laza üledék időlegesen alkalmatlanná teszi az aljzatot a lárvák számára, mivel a lerakódó üledék betemeti a lárvák járatait és megfojtja a lárvákat.

A Kistar-Tivadar közötti híd barrier-hatásának polarimetriás vizsgálata (2009) két fő eredményt hozott. Egyrészt igazoltuk a feltételezésünket, hogy a tiszavirág-nöstények híd alatti feltorlódása a híd által okozott polarotaktikus anomália következménye. Először dokumentáltuk a

polarotaktikus fényszennyezés egyik speciális esetét, amikor a tivadari híd optikai zavaró hatása következtében akadályt képez a kompenzációs repülést végző nőtények számára. Kalorimetriás mérésekkel igazoltuk, hogy a tiszavirág nőtényeknél a híd hatására bekövetkező kereső viselkedés fokozott energiafelhasználást igényel, ami azok gyors kimerüléséhez vezet és a tojások helyben történő lerakására kényszeríti őket. Hipotézisünk szerint a híd hosszabb szakasról gyűjti össze a nagyobb energiatartalékokkal rendelkező, nem pározott, partenogenetikusan szaporodó nőtényeket, amelyek csak nőtényutódokat reprodukálnak, így az utódgenerációban a híd alatti szakaszon enyhe nőténytúlsúly jelenik meg. Ez a mechanizmus több generáció alatt eredményezheti azt az ivararány eltolódást, amelyet a híd alatti szakaszon tapasztaltunk a híd feletti populációval szemben.

A mtCOI és 16S génszakaszok szekvenálásával végzett genetikai elemzés talán legmeglepőbb eredménye, hogy a különösen jelentős areacsökkenés ellenére a tiszavirág megmaradt állományában magas genetikai variabilitást tapasztaltunk. Felmérésünk alapján a faj kárpát-medencei állományainak genetikai sokfélesége – mind a Rába, mind pedig a Tisza vízrendszerben élő populációk esetében – nagymértékű, mely nagyságrendileg összevethető más, nagy areájú fajkéval is. Ez azzal magyarázható, hogy a jelenlegi kárpát-medencei area jelentős átfedést mutat a faj korábbi – nagy valószínűséggel az utolsó eljegesedés idején is kialakult – refúgiumával. Eredményeink alapján megállapítható, hogy a Rába, illetve a Tisza vízrendszer állományai jelenleg teljesen elszigeteltek egymástól. Valószínű azonban, hogy a régmúltban, a Tisza vízrendszere felől a rábai populációk irányába tartó génáramlás volt megfigyelhető. Egyik leginkább meglepő eredményünk, hogy bár a Tisza vízrendszer és a Rába állományai között jelentős eltérést tapasztaltunk, a Rába és az egykori Rajna populációi között nem találtunk szignifikáns genetikai eltérést. Ez alapján arra a következtetésre jutottunk, hogy a Kárpát-medence jelenlegi populációiban legalább két különböző, az utolsó eljegesedés idejében fennmaradó, feltételezhetően Közép-Duna menti refúgium genetikai nyomaira bukkantunk, illetve valószínűsíthetjük, hogy a tiszavirág egykori Rajna-vidéki areafragmentuma az utolsó eljegesedést követően a Közép-Duna vidékéről népesült be ismét. Megállapítottuk továbbá, hogy a faj 40 év utáni ismételt előkerülése a Rábából nem egy kipusztulás és a közelmúltban történt rekolonizáció eredménye, hanem a tiszavirág az elmúlt évtizedekben is mindvégig

jelen volt a folyóban, még ha jelenlétét tudományos megfigyelések nem is igazolták.

Összességében elmondható, hogy a tiszavirág areacsökkenésében antropogén hatások is jelentős szerepet játszhattak. Habár a Tisza vízgyűjtőjén élő tiszavirág populációk – egy szerencsés refúgiumterület-átfedés következtében – még jelentős genetikai sokféleséggel bírnak, állományaikat különböző természetes (jelentős vízjárási, időjárási anomáliák) és antropogén károsító hatások (partvédő kövezés, kanyarok átvágása, élőhely-fragmentáció) fenyegetik, így hosszútávon komolyan veszélyeztetettek. Mindezek következtében a tiszavirág megmaradt állományainak hosszútávú fennmaradása a jelenlegi hatótényezők mellett nem feltétlenül biztosított. Tekintettel arra, hogy a faj biztosan ismert, utolsó erős (Tisza) és evolúciós szempontból is jelentős (Rába) állományai hazánk területén élnek, e látványos kérészfaj védelme, fennmaradásának biztosítása a magyarországi természetvédelem kiemelten fontos feladatának kellene lennie.

6 Summary

The first aim of this work was to map the former geographical range of the Long-tailed Mayfly *Palingenia longicauda* based on earlier studies and to study the range contraction in the 20th century. Of the anthropogenic factors potentially responsible for the range contraction, I studied in detail the habitat degradation caused by rip-rap on the riverbanks and the habitat fragmentation caused by the bridge between the villages of Tivadar and Kisar in NE Hungary. A further aim of this work was to study the genetic variability of the remaining populations of the species and to quantify the degree of genetic impoverishment that arose as a consequence of the range contraction in the 20th century.

My study demonstrated that the former range of *P. longicauda* likely consisted of a smaller north-western fragment centred on the Rhine catchment area, and of a greater eastern one. The two area-fragments were separated by the Alps and the catchment areas of the Elbe and Weser rivers.

Our survey of mayfly colonies on the Upper Tisza section between Vásárosnamény and Tarpa (696-714 km) showed that colonies of higher density were found on the outer arch of the river meanders that were not covered with rip-rap. On the banks of straight river sections, only sporadic occurrences or colonies with low density were found. Our hypothesis was that in this section, the distribution of colonies was mainly influenced by the joint effects of the quality of the river bottom and of the regularly returning low levels of water.

A study of colony structure based on intensive sampling by bager (2004, 2005) up to a depth of 2 m below the water level showed a positive correlation between depth and larval density, indicating higher densities in deeper zones that are less exposed to fluctuations in water level. I also observed that after the sliding of the eroding riverbank, the sediment falling in the water can temporarily cover the river bottom, leading to the suffocation of the larvae whose burrows are covered.

The study of the barrier effect of the bridge between Tivadar and Kisar provided two main results. First, imaging polarimetry revealed that the bridge disrupted the horizontally polarizing channel guiding the flight of female mayflies above the river. Thus, due to this polarotactic anomaly, the bridge acts as an optical barrier for the female adults in

compensation flight. Measurements with calorimetry support the hypothesis that the water-seeking behaviour of female imagos induced by the bridge is energetically costly, resulting in the early exhaustion of females, forcing them to lay their eggs on the spot. Second, the sex ratio of swarming adults was biased to females downstream from the bridge but was slightly male-biased above the bridge. We suggest that the surplus of parthenogenetic females that produce only female larvae downstream from the bridge may have led to the observed sex-ratio bias since the construction of the bridge in 1942.

The analysis of the mitochondrial DNA fragments of extant specimens across the current range revealed a surprisingly high number of haplotypes and a high level of haplotype diversity despite the exceptionally large range contraction. The genetic variability of *P. longicauda* larvae was comparable to that of species that are widely distributed in Eurasia. These observations can be explained by an overlap of the current and the historic (Last Glacial Maximum) refugia of the species. Our results also suggest that the populations of the Rába river and the Tisza drainage are completely isolated at the present. However, signs of former gene-flow from the populations of the Tisza drainage toward the Rába population were observed. The second surprising result was that specimens from the range lost in the 20th century (Rhine catchment) were not differentiated from the extant Rába population, despite the considerable geographic distance separating the two catchment areas. In contrast, significant differences were found between the Rhine and the Tisza catchment populations. Our results suggest that the present populations of the Carpathian Basin originated from at least two refugia that occurred in watercourses on the middle Danube during the Last Glacial Maximum. A lack of genetic differentiation between the Rhein and Rába specimens suggested that the Rhine range was recolonised from the western middle-Danube refuge.. My study also shows that the recent finding of the species on the Rába river is not a result of local extinction followed by recent recolonisation or anthropogenic reintroduction, rather, this small population had existed at this location for a very long time, even though it was not detected by surveys.

In summary, my study attests that anthropogenic effects likely played a substantial role in the range contraction of *P. longicauda* and that small populations of the species can still exist in understudied areas.

Although *P. longicauda* populations still surviving in the Tisza drainage possess substantial genetic diversity, likely due to the fortunate overlap of the former and current refugia, they are still endangered by various natural effects (hydrological and meteorological anomalies) and detrimental anthropogenic factors (habitat alteration, habitat fragmentation). As a consequence, the long-term persistence of the remaining populations is not guaranteed if current factors continue to operate. Considering that the last well-known, stable populations (on river Tisza) and an evolutionarily significant unit (on river Rába) of the species exist in Hungary, the protection and maintenance of this spectacular mayfly species should be a priority task of nature conservation in Hungary.

7 Köszönetnyilvánítás

Mindenek előtt szeretnék köszönetet mondani **Legány Bandi bácsinak**, akinek annak idején az erdei iskolában végzett munkássága olyannyira szemléletformálónak bizonyult, hogy a későbbiekben az ökológusi pályát választottam hivatásomnak. Később, **Móra Arnold** iránymutatásai alapján sikerült közelebbről megismerkedni a vízi gerinctelenek érdekes és sokszínű világával, aminek következtében érdeklődésem végérvényesen a vízi életközösségek felé fordult.

Köszönettel tartozok témavezetőimnek, **Prof. dr. Dévai Györgynek** és **Prof. dr. Lengyel Szabolcsnak**, akik bár néha hónapokig nem tudták, élek-e vagy halok, ha segítségre volt szükségem – valahogy ilyenkor mindig összefutottunk – készséggel álltak rendelkezésemre.

Külön szeretnék köszönetet mondani az egyes vizsgálatokban együttműködő kollégáknak, **dr. Bálint Miklósnak**, **Prof. dr. Horváth Gábornak**, **Prof. dr. Kriska Györgynek** és **dr. Prill Évának** nélkülözhetetlen segítségükért.

Köszönet illeti főnökeimet, **dr. Kiss Bélát**, **dr. Juhász Pétert** és **dr. Müller Zoltánt**, akiknek keze alatt kétségtelenül sokat fejlődtem szakmai téren, valamint **Polyák Lászlót**, egykori szakdolgozómat, amiért az évek alatt segítségemre volt a terepmunkában.

Köszönettel tartozok **Prof. dr. Thomas Tittizernek**, **Prof. dr. Peter Haase-nak**, egykori PhD hallgató társaimnak, a **Hortobágyi Nemzeti Park** dolgozóinak, illetve a kisari Kis-Tisza kempingből **Balla Bertalannak** és családjának, amiért a mintavételek során szükség esetén segítették munkámat, előrehaladásomat. Köszönöm továbbá barátoknak, ismerősöknek, hogy a terepi mintavételek alkalmával a többé-kevésbé a kellő időben és többé-kevésbé a kellő számban megjelentek és segítették munkámat.

Végül köszönettel tartozok szüleimnek, akik eleinte tolerálták, majd miután kiderült, hogy nem csak múló hóbortról van szó, lehetőségeikhez mértén támogatták a vízi rovarok megismerésére irányuló, számukra meglehetősen furcsa igyekezetemet.

A molekuláris genetikai vizsgálatokat a Deutsche Bundesstiftung Umwelt ösztöndíja tette lehetővé, míg a terepi kutatásokat több OTKA-pályázat (NNF 78887, 85562, K 106133) valamint a BioFresh EU FP7 kutatási program (<http://www.freshwaterbiodiversity.eu>) támogatta.

8 Irodalomjegyzék

8.1 Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke

- Albarda JH. (1889) Catalogue raisonné et synonymique des Nevroptères observés dans les Pays-Bas et dans les Pays limitrophes. *Tijdschrift voor Entomologie* 32: 211-376.
- Andrikovics S & Turcsányi I. (2001) Tiszavirág. *Tisza Klub Füzetek* 10:1-69.
- Andrikovics S. (1988) A Közép-Tisza Ephemeroptera faunájáról, két, a magyar faunára új Caenida-fajjal. *Folia Entomologica Hungarica* 49: 225-229.
- Bacescu M. (1943) Rusaliile, hrana si nada principala pentru cei mai valorosi pesti de fluvii. *Buletinul de Informatii al Institutului de Cercetari Piscicole al Romaniei* 2(11):203-207.
- Bálint M, Domisch S, Engelhardt CHM, Haase P, Lehrian S, Sauer J, Theissing K, Pauls SU & Nowak C. (2011) Cryptic biodiversity loss linked to global climate change. *Nature Climate Change* 1: 313–318.
- Bálint M, Málnás K, Nowak C, Geismar J, Váncsa É, Polyák L, Lengyel Sz & Haase P. (2012) Species history masks the effects of human-induced range loss – unexpected genetic diversity in the endangered giant mayfly *Palingenia longicauda*. *PloS ONE* 7 (3), e31872
- Banarescu P. (1990) Zoogeography of freshwaters, 1. General distribution and dispersal of freshwater animals. 511 pp
- Bandelt HJ, Forster P & Röhl A. (1999) Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies. *Molecular Biology and Evolution* 16: 37–48.
- Bauernfeind E., Kovács T. & Ambrus A. (2005) Collection of adult mayflies (Ephemeroptera) of the Mátra Museum, Hungary. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 29: 91–94.
- Beerli P & Felsenstein J. (2001) Maximum likelihood estimation of a migration matrix and effective population sizes in n subpopulations by using a coalescent approach. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 4563-4568.

- Bernáth B, Kriska G, Suhai B & Horváth G. (2008) Wagtails (Aves: Motacillidae) as insect indicators on plastic sheets attracting polarotactic aquatic insects. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 54(Suppl 1):145–155.
- Bogoescu C & Tabacaru I. (1969) Observatiuni asupra zborului nuptial si acuplarii la Ephemeroptera. *Comunicari Zoology*. Prima confaturire Nationala de Entomologie 1(a):79-84.
- Bogoescu C. (1958) Fauna Republicii Socialiste România. Volume VII. Insecta (I). Fasc 3. Ephemeroptera. Bucuresti, Academia Republicii Socialiste România. 187pp
- Brittain JE & Saltveit SJ. (1989) A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regul Riv Res Manag* 3:191–204
- Brittain JE & Saltveit SJ. (1989) A review of the effect of river regulation on mayflies (Ephemeroptera). *Regul Riv Res Manag* 3:191–204.
- Brtek J & Rotschein J. (1964) Ein Beiträge zur Kenntnis der Hydrofauna und des Reinheitszustandes des Tschechoslow akischen Abschnittes der Donau. *Biologické Prace* 10, 5: 1-62.
- Bunje PM. (2005). Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology*. 14, 4323-4340
- Bunje PME. (2005) Pan-European phylogeography of the aquatic snail *Theodoxus fluviatilis* (Gastropoda: Neritidae). *Molecular Ecology*. 14: 4323-4340.
- Bures I. (1936) Prinos kam izucavaneto na mrezokrlnata fauna na Balgarija (Insecta, Neuroptera). *Izves-tija na balgarskoto entomologicno druzestvo* 9: 135-150.
- Busnita Th, Brezeanu Gh & Prunescu-Arion E. (1961) Hidrobiologiceskoe izucenie rekju i Oka i ih roli v ninesnei zizni Dunaja. *Revue de Biologie* 6 (3): 307-323.
- Busnita, Th, Enaceanu V & Brezeanu Gh. (1961) Vlijanie vod Dîmbovitî i Ardzesna na vodi Dunaja. *Revue de Biologie* 6 (2): 199-212.
- Campos PF, Kristensen T, Orlando L, Sher A, Kholodova MV, Götherström A, Hofreiter M, Drucker DG, Kosintsev P, Tikhonov A, Baryshnikov GF, Willerslev E & Gilbert MT. (2010) Ancient

- DNA sequences point to a large loss of mitochondrial genetic diversity in the saiga antelope (*Saiga tatarica*) since the Pleistocene. *Molecular Ecology* 19:4863–4875.
- Cios S. (2005) Wzmianki o jetkach w Polsce od XVI do XIX w. References to mayflies in Poland from the 16th to the 19th century. *Trichopteron* 16: 2-7.
- Cios S. (2009) Last record of *Palingenia longicauda* (OLIVIER) (Ephemeroptera: Palingeniidae) in Poland. *Polish Journal of Entomology* 78:261-263.
- Clutius A. (1634) Pp. 61-103 in *Opuscula duo singularia. II. De Hemerobio sive Ephemero Insecto, & Majali Verme.* Jacob Charpentier, Amsterdam.
- Cornelius C. (1848) Beiträge zur näheren Kenntniß der *Palingenia longicauda* Olivier. Büschler'sche Verlagsbuchhandlung, Elberfeld. 38 pp
- Culling MA, Janko K, Boron A, Vasil'ev VP, Côté IM & Hewitt GM.(2006) European colonization by the spined loach (*Cobitis taenia*) from Ponto Caspian refugia based on mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*. 15, 173–190.
- Csányi B. (2002) Joint Danube Survey: Investigation of the Tisza River and its tributaries. Final Report of the ICPDR/VITUKI, Budapest, 135 pp
- Csoknya M & Ferencz M. (197) A study of *Palingenia longicauda* Oliv. in the zoobenthos of Tisza and Maros (Ephemeroptera). *Tiscia* 7:47-57.
- Csoknya M & Halasy K. (1974) Data on the distribution of mayfly larvae (Ephemeroptera). *Tiscia* 9:71-75.
- Csoknya M & Halasy K. (1974) Data on the distribution of mayfly larvae (Ephemeroptera). *Tiscia* 9:71-75.
- Csoknya M & Halasy K. (1975) Experiments for determining the oxygen consumption of nymphs [sic] of *Paligenia* [sic] *longicauda* (Ephemeroptera). *Tiscia* 10:51-54.
- Csoknya M. (1973) Experimental investigation of the respiration of nymphs of *Palingenia longicauda* Oliv. (Ephemeroptera). *Tiscia* 8:47-51.
- Dixo M, Metzger FP, Morgante JS & Zamudio KR. (2009) Habitat fragmentation reduces genetic diversity and connectivity among

- toad populations in the Brazilian Atlantic Coastal Forest. *Biological Conservation*. 142: 1560–1569.
- Drummond AJ, Rambaut A (2007) BEAST: Bayesian evolutionary analysis by sampling trees. *BMC Evolutionary Biology* 7: 214 pp.
- Durand JD, Persat H & Bouvet Y. (1999) Phylogeography and postglacial dispersion of the chub (*Leuciscus cephalus*) in Europe. *Molecular Ecology*. 8, 989–997.
- Dynesius M & Nilsson C. (1994) Fragmentation and flow regulation of river systems in the Northern third of the world. *Science* 266:753–762.
- Dziedzielewicz J. (1867) Wykaz owadów siatkoskrzydłych (Neuroptera). *Spraw. Kom. Fizjogr.* 1: 158-165.
- Dziedzielewicz J. (1867) Wykaz owadów siatkoskrzydłych (Neuroptera). *Spraw. Kom. Fizjogr.* 1: 158-165.
- Dziedzielewicz J. (1906) O niektórych jetkach krajowych. *Kosmos* 31:387-390.
- Eaton AE. (1883-1888) A revisional monograph of recent Ephemeridae or mayflies. Transactions of the Linnean Society of London 2. *Zoology* 3:1-352.
- Edmunds GF & WP McCafferty. (1988) The Mayfly Subimago. *Annual Review of Entomology* 33: 509-527.
- Excoffier L, Laval G & Schneider S (2005) Arlequin ver. 3.0: An integrated software package for population genetics data analysis. *Evolutionary Bioinformatics Online* 1: 47–50.
- Fink TJ & Andrikovics S. (1997) The presumed role of wing sensory structures in the unique mating behavior of the endangered European mayflies *Palingenia longicauda* (Olivier) and *Palingenia fuliginosa* (Georgi) (Insecta, Ephemeroptera): 326-331 in Landolt P; Sartori M. Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics. Mauron + Tinguely & Lachat, SA. Fribourg.
- Frankham R, Ballou JD & Briscoe DA. (2002) Introduction to Conservation Genetics. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Frankham R. (1996) Relationship of genetic variation to population size in wildlife. *Conservation Biology* 10: 1500–1508.

- Fraser DJ & Bematchez L. (2001) Adaptive evolutionary conservation: towards a unified concept for defining conservation units. *Molecular Ecology* 10: 2741-2752.
- Gibbs KE. (1977) Evidence for obligatory parthenogenesis and its possible effect on the emergence period of *Cloeon triangulifer* (Ephemeroptera: Baetidae). *Canadian Entomologist* 109(3):337-340.
- Gorové XX (1819) Egy különös tüneménynek, az úgynevezett Tiszavirágzásának leírása. *Tudományos Gyűjtemény* 8: 3-22.
- Griffiths D. (2006) Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75:734-751.
- Hagen H. (1854) Auffällig nördliches Vorkommen dreier grosser südeuropäischer Insekten. *Entomologische Zeitung* 15:316-319.
- Hagen H. (1859) Ueber das Vorkommen von *Palingenia longicauda* und *Acanthaclisis occitanica* in Preussen. *Entomologische Zeitung* 20:431-432.
- Hagen H. (1888) Unsere gegenwärtige Kenntniss der Ephemerer. *Stettiner Entomologische Zeitung* 49(7-9):221-232.
- Haybach A. (2007) Hinweise auf ein historisches Vorkommen von *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) in Bayern (Insecta: Ephemeroptera). Evidence for a historical occurrence of *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) in Bavaria (Southern Germany) (Insecta: Ephemeroptera). *Lauterbornia* 59:77-83.
- Hewitt GM. (2004) Genetic consequences of climatic oscillations in the Quaternary. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences*, 359, 183–195
- Hey J & Nielsen R. (2007) Integration within the Felsenstein equation for improved Markov chain Monte Carlo methods in population genetics. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 2785–2790.
- Horváth G & Zeil J. (1996) Kuwait oil lakes as insect traps. *Nature* 379:303–304
- Horváth G, Bernáth B & Molnár G. (1998) Dragonflies find crude oil visually more attractive than water: multiple-choice experiments on dragonfly polarotaxis. *Naturwissenschaften* 85:292–297

- Horváth G, Blahó M, Egri Á, Kriska G, Seres I & Robertson B. (2010) Reducing the maladaptive attractiveness of solar panels to polarotactic insects. *Conserv Biol* 24:1644–1653
- Ikonomov P. (1958) Preliminary notes on the nymphs of Ephemeroptera found in Macedonian waters. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 13:858-859.
- Jarocki P. 1827. O nowym owadzie, znalezionym nad brzegami Wisły. *Izys Polska*, r. 6, t. 1(1):75-77.
- Keller LF & Waller DM. (2002) Inbreeding effects in wild populations. *Trends Ecol. Evol.* 17:230-241.
- Kotlik P & Berrebi P. (2001) Phylogeography of the barbel (*Barbus barbus*) assessed by mitochondrial DNA variation. *Molecular Ecology*, 10, 2177–2185.
- Kovács T & Ambrus A. (2001) Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera larvae from the River Rába and River Lapincs. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 25: 145–162.
- Kovács T & Bauernfeind E. (2003) Checklist of the Hungarian mayfly fauna (Ephemeroptera). *Folia entomologica hungarica* 64: 69–84.
- Kovács T, Ambrus A & Bánkuti K. (1999) Data to the Hungarian mayfly (Ephemeroptera) fauna arising from collectings of larvae. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 23 (1998-99): 157–170.
- Kovács T, Ambrus A & Juhász P. (2002) Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera larvae from the River Tisza in the year of cyanid pollution (2000). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 26: 169–178.
- Kovács T, Ambrus A & Juhász P. (2003) Data to the Hungarian mayfly (Ephemeroptera) fauna arising from collectings of larvae II.. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 27: 59–72.
- Kovács T, Juhász P & Turcsányi I. (2001) Ephemeroptera, Odonata and Plecoptera larvae from the River Tisza (1997–1999). *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 25: 135–143.
- Kovács T. (2001) Somogy megye kérészeinek katalógusa (Ephemeroptera). (Checklist of the mayfly fauna of Somogy county (Ephemeroptera).) *Natura Somogyiensis* 1: 87–92.

- Kovács T. (2005) Data to the Hungarian mayfly (Ephemeroptera) fauna arising from collectings of larvae III. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 29: 101–110.
- Kovács T. (2006a) Data to the Hungarian mayfly (Ephemeroptera) fauna arising from collectings of larvae IV. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 30: 143–158.
- Kovács T. (2006b) Faunistical results of the Ephemeroptera investigations carried out in the frames of the ecological survey of the surface waters of Hungary (ECOSURV) in 2005. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 30: 325–331.
- Kovács T. (2009) Data to the Hungarian mayfly (Ephemeroptera) fauna arising from collectings of larvae V. *Folia Historico-naturalia Musei Matraensis* 33: 73–85.
- Kriska G, Csabai Z, Boda P, Malik P & Horváth G. (2006) Why do red and dark-coloured cars lure aquatic insects? The attraction of water insects to car paintwork explained by reflection-polarized signals. *Proc R Soc B* 273:1667–1671
- Kriska G, Horváth G & Andrikovics S. (1998) Why do mayflies lay their eggs en masse on dry asphalt roads? Water-imitating polarized light reflected from asphalt attracts Ephemeroptera. *J Exp Biol* 201:2273–2286
- Kuhner MK. (2008) Coalescent genealogy samplers: windows into population history. *Trends in Ecolog and Evolution* 24:86-93.
- Ladiges W & Vogt D. (1979) Die Susswasserfische Europas, second ed. Verlag Paul Parey, Hamburg, Berlin.
- Landa V. (1969) Jepice-Ephemeroptera. *Fauna CSSR* 18:1-352.
- Landolt P, Sartori M & Studemann D. (1997) *Palingenia longicauda* (Ephemeroptera, Palingeniidae): From mating to the larvulae stage. Pages 15-20 in Landolt P; Sartori M. Ephemeroptera & Plecoptera. Biology-Ecology-Systematics. Mauron + Tinguely & Lachat, SA. Fribourg.
- Landolt P, Sartori M, Elpers C & Tomka I. (1995) Biological studies of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera, Palingeniidae) in one of its last European refuges. - Feeding habits, ethological observations and egg structure. Pages 273-281 in Corkum LD; Ciborowski JJH. Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Inc. Toronto.

- Latreille PA. (1805) Histoire naturelle, générale et particulière des crustacés et des insectes. Paris. T.1–14
- Lauterborn R. (1918) Die geographische und biologische Gliederung des Rheinstroms. III. Teil. – Sitzungsberichte der Heidelberger Akademie der Wissenschaften, 1. Abhandlung: 1-87.
- Lengyel S (1998) Kitekintés a vízlépcsők biológiai szakirodalmára. *Természetvédelmi Közlemények* 7:19–32
- Lengyel Sz, Kiss B, Müller Z & Aradi Cs. (2004) A tiszavirág telepeinek elhelyezkedése és szerkezete, valamint állományának nagysága a Felső-Tisza egyes szakaszain. *Természetvédelmi Közlemények* 11: 233-240.
- Lestage J-A. (1922) Catalogue des Éphémères de France. *Annales de la Société Entomologique de France* 91:273-276.
- Lestage JA. (1937) Les Éphéméroptères de Belgique. IX. - *Palingenia longicauda* Ol. type disparu ou n'ayant jamais existé. *Bulletin et Annales de la Société Entomologique de Belgique* 77(4):170-174.
- Librado P & Rozas J. (2009) DnaSP v5: a software for comprehensive analysis of DNA polymorphism data. *Bioinformatics* 25: 1451–1452.
- Malik P, Hegedűs R, Kriska G & Horváth G. (2008) Imaging polarimetry of glass buildings: Why do vertical glass surfaces attract polarotactic insects? *Appl Opt* 47:4361–4374
- Málnás K, B-Béres V, Kókai Zs & Simon E. (2014) Investigation of the diet of *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) larvae based on Diatoms *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 32: 85-94.
- Málnás K, Polyák L, Prill É, Kriska G, Hegedűs R, Dévai G, Horváth G & Lengyel Sz. (2011) Bridges as optical barriers and population disruptors in the mayfly *Palingenia longicauda*: an overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation* 15: 823-832.
- Mikulski JS. (1936) Jetki (Ephemeroptera). Fauna slodkowodna Polski. Warszawa, 168 pp
- Mišíková E, Haviar M, Lešťáková M, Ščerbáková S, Bitušík P, Bulánková E, Čejka T, Čiamporová-Zaťovičová Z, Derka T, Hamerlík L, Illéšová D, Kodada J, Košel V, Krno I, Mláka M, Novíkmec M & Šporka (2010). Zoznam zistených taxónov na

- monitorovaných lokalitách vodných útvarov povrchových vôd Slovenska. Časť 1: Bentické bezstavovce. In: *Acta Environmentalica Universitatis Comenianae* (Bratislava). Ed.: E Mišíková E, Haviar M, Leš'áková M & Ščerbáková S 2010, Vol. 18.
- Monaghan MT, Inward DJG, Hunt T & Vogler AP. (2007) A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 45: 674–692.
- Motas C. (1936) Zborul nuptial al "Vetritelor" sau "Rusaliilor" la Ada-Kaleh. *Revista Stiintifica "V. Adamachi"* 22(2). 2 pp.
- Nowicki M. (1865) *Insecta Haliciae Musei Dzieduszyckiani*. Kraków.
- Ortvay T. (1902) Pozsony vármegye és a területén fekvő Pozsony, Nagyszombat, Bazin, Modor, Szentgyörgy városok állatvilága. – Pozsony, 393-395.
- Pauls SU, Lumbsch HT & Haase P. (2006) Phylogeography of the montane caddisfly *Drusus discolor*: evidence for multiple refugia and periglacial survival. *Molecular Ecology* 15: 2153–2169.
- Pauls SU, Theissinger K, Ujvárosi L, Bálint M & Haase P. (2009) Patterns of population structure in two closely related, sympatric caddisflies in Eastern Europe: historic introgression, limited dispersal and cryptic diversity. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 517–536.
- Petts GE. (1984) *Impounded rivers: perspectives for ecological management*. Wiley, Chichester
- Prill É, Farkas A, Jakab T, Nagy SA & Dévai GY. (2008) Kalorimetriás vizsgálatok eredményeinek elemzése szitakötőknél (Odonata). – *Hidrológiai közlöny* 6: 158–161.
- Prunescu-Arion E, Elian L & Baltac M. (1965): Influence of the Danube high floods on the chemistry and biology of Saltava brook and Filipoiu channel in the Danube's flood plain. *Hidrobiologia* 6: 151-168
- Rothschein J. (1959) *Palingenia longicauda* Olivier (Ephemeroptera) na východnom slovensku. *Biológia* 14(2):139-141.
- Russev B. (1968) Ökologische Untersuchungen über die Ephemeropterenlarven der Donau vor dem bulgarischen Ufer. *Limnologische Berichte der X Jubiläumstagung Donauforschung*, Sofia. pp. 295-303.

- Russev B. (1992) Threatened species of Ephemeroptera (Insecta) from Bulgaria. Gefährdete Ephemeroptera-Arten (Insecta) aus Bulgarien. *Lauterbornia* 9:13-17.
- Russev BK. (1966) [Hydrobiologische Untersuchungen der Marica. I.] *Die Fauna Thrakiens* 3:231-291.
- Russev BK. (1987) Ecology, life history and distribution of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera). *Tijdschrift voor Entomologie* 130(1):109-127.
- Sartori M, Landolt P, Lubini V & Ruffieux L. (1995) Biological studies of *Palingenia longicauda* (Olivier) (Ephemeroptera, Palingeniidae) in one of its last European refuges – Abiotic characteristics and description of the habitat. Pages 263-272 in Corkum LD; Ciborowski JJH. Current Directions in Research on Ephemeroptera. Canadian Scholars' Press, Inc. Toronto.
- Schoenemund E. (1929) Beiträge zur Kenntnis der Nymphen von *Palingenia longicauda* Oliv. *Zoologische Anzeiger* 80(3/4):106-120.
- Sediva A, Janko K, Slechtova V, Kotlik P, Simonovic P, Delic A & Vassilev M. (2008) Around or across the Carpathians: colonization model of the Danube basin inferred from genetic diversification of stone loach (*Barbatula barbatula*) populations. *Molecular Ecology* 17: 1277-1292
- Selys-Longchamps E. (1888) Catalogue raisonné des orthoptères et des Névroptères de Belgique. *Annales de la Société Entomologique de Belgique* 32:103-203.
- Simon C, Frati F, Beckenbach A, Crespi B, Liu H & Flook P. (1994) Evolution, weighting and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers. *Annals of the Entomological Society of America* 87: 651–701.
- Sobieszcanski F.M. (1878) Flora i fauna miasta Warszawy. Ustęp z opisu tego miasta. Józefa Ungra Kalendarz Warszawski Illustrowany na rok 1878, pp. 93-97.
- Soldán T, Godunko RJ, Zahrádková S & Sroka P. (2009) *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) (Ephemeroptera, Palingeniidae): Do refugia in the Danube basin still work?. In Soldán T., Papáček M., Boháč J. (2009) Communications and Abstracts, SIEEC 21, 9 June 28 - July 3, 2009. České Budějovice : University of South Bohemia,

2009. ISBN 978-80-7394-167-3, pp. 81-84. 2009, České Budějovice.
- Soldán T. (1978) Revision of the genus *Palingenia* in Europe (Ephemeroptera, Palingeniidae). *Acta Entomologica Bohemoslovaca* 75:272-284.
- Swammerdam J. (1681) *Ephemerii vita: or the natural history and anatomy of the Ephemeron. A fly that lives but five hours.* Henry Faithorne and John Kersey, London.
- Templeton AR, K. Shaw, E. Routman, & S.K. Davis. (1990) The genetic consequences of habitat fragmentation. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 77: 13-27,
- Theissing K, Bálint M, Haase P, Johannesen J, & Laube I. (2011) Molecular data and species distribution models reveal the Pleistocene history of the mayfly *Ameletus inopinatus* (Ephemeroptera: Siphonuridae). *Freshwater Biology* 56: 2554–2566.
- Tittizer T, Fey D, Sommerhäuser M, Málnás K & Andrikovics S. (2008) Versuche zur Wiederansiedlung der Eintagsfliegenart *Palingenia longicauda* (Olivier) in der Lippe. Recolonization experiments of mayfly *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791.) in the Lippe River in Germany. *Lauterbornia* 63:57-75.
- Tojo K, Sekiné K & Matsumoto A. (2006) Reproductive mode of the geographic parthenogenetic mayfly *Ephoron shigae*, with findings from some new localities (Insecta: Ephemeroptera, Polymitaarcyidae). *Limnology* 7:31-39.
- Triebke F. (1840): Einige Bemerkungen über *Ephemera flos-aquae* Illiger. *Stettiner Entomologische Zeitschrift* 1: 54–58.
- Turcsányi I. (2004): A tiszavirág kutatás régmúltja. *A puszta* 1/12: 271-282.
- Ulmer G. (1927) Verzeichnis der deutschen Ephemeropteren und ihrer Fundorte. *Konowia* 6(4):234-262.
- Unger E. (1929) The food of fishes from Hungarian lakes, fishponds and rivers. *International Congress of Zoology* 10(1):766-782.
- Vutskits Gy. (1902) Tiszavirág (*Palingenia longicauda* Oliv.) a Zala torkolatán. *Állattani Közlemények* 1: 115-116.
- Weiss S, Persat H, Eppe R, Schlötterer C & Uiblein F. (2002) Complex patterns of colonization and refugia revealed for European

- grayling *Thymallus thymallus*, based on complete sequencing of the mitochondrial DNA control region. *Molecular Ecology* 11: 1393–1407.
- Williams HC, Ormerod SJ & Bruford MW. (2006) Molecular systematics and phylogeography of the cryptic species complex *Baetis rhodani* (Ephemeroptera, Baetidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 40:370-382.
- Young A, Boyle T & Brown, T. (1996) The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 413–418.
- Zavrel J. (1905) *Palingenia longicauda* Ol. z Moravy. *Casopis České Společnosti Entomologické* 2:97-99.
- Zwick P. (1992) Stream habitat fragmentation—a threat to biodiversity. *Biodivers Conserv* 1:80–97.

8.2 A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

8.2.1 Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impakt faktoros publikációk jegyzéke

- Bálint M, Málnás K, Nowak C, Geismar J, Vánca É, Polyák L, Lengyel Sz & Haase P. (2012) Species history masks the effects of human-induced range loss – unexpected genetic diversity in the endangered giant mayfly *Palingenia longicauda*. *PLoS ONE* 01/2012; 7(3):e31872. [IF: 3,73]
- Málnás K, Polyák L, Prill É, Kriska G, Hegedüs R, Dévai G, Horváth G & Lengyel Sz. (2011) Bridges as optical barriers and population disruptors in the mayfly *Palingenia longicauda*: an overlooked threat to freshwater biodiversity? *Journal of Insect Conservation* 15(6):823-832. [IF: 1,668]

8.2.2 Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke

- Polyák L, Lengyel Sz, Málnás K, Prill É, Kriska Gy & Horváth G. (2010) Emberi létesítmények hatása a tiszavirág-állomány [*Palingenia longicauda* (Olivier, 1791)] nagyságára és ivararányára. *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 21: 177-188.
- Málnás K, Lengyel Sz & Dévai Gy. (2005) A tiszavirág (*Palingenia longicauda*) lárváinak térbeli előfordulását befolyásoló tényezők vizsgálata. *Hidrológiai Közöny* 85: 91-93.

8.2.3 Egyéb megjelent vagy közlésre elfogadott publikációk jegyzéke

- Móra A, Juhász P, Kiss B, Müller Z & Málnás K. (2014) The larva of *Parasetodes respersellus* (Rambur 1841) with notes on its habitat and European distribution (Trichoptera: Leptoceridae). *Zootaxa* 3841 (4): 563–572. [IF 2013: 1,06]
- Málnás K., Harangi S, Balogh Zs, Baranyai E, Braun M, Dévai Gy & Simon E (2014) Nehézfém analitikai vizsgálatok a Felső-Tisza és Szamos folyó hazai szakaszán. *Hidrológiai közlöny* 94 (5-6), 62-65.
- Málnás K., B-Béres V, Kókai Zs & Simon E. (2014) Investigation of the diet of *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) larvae based on Diatoms – *Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica* 32: 85-94.
- Málnás K., Juhász P, Müller Z & Kiss B. (2012) First record of *Oligoplectrum maculatum* (Fourcroy, 1785) in Hungary (Trichoptera: Brachycentridae). *Folia Entomologica Hungarica*. 73. sz. 5-8.
- Bíró T, Szabó A, Láposi R, Gulyás G, Málnás K., Babocsay G & Tóth L. (2011) Az Erdőteleki Arborétum komplex élőhely-rehabilitációs programjához kapcsolódó állapotfelmérés eredményei bemutatása. *Hidrológiai közlöny*. (91. évf.) 6. sz. 25-29.
- Málnás K., Polyák L, Deák Cs, Tóth M. (2008) Makroszkopikus gerinctelen együttesek kvantitatív és kvalitatív vizsgálata a Ménes-patakon. *Hidrológiai Közölny* 88: 127-129.
- Tittizer T, Fey D, Sommerhäuser M, Málnás K. & Andrikovics S. (2008) Versuche zur Wiederansiedlung der Eintagsfliegenart *Palingenia longicauda* (Olivier) in der Lippe. *Lauterbornia* 63:57-75.
- Málnás K., Papp L & Deák Cs. (2006) A Bódva folyó jellemzése kérészfauája alapján *Acta biologica Debrecina. Supplementum oecologica hungarica*. 14. sz. 169-174.
- Málnás K., Zubor Á, Lengyel Sz, Prokisch J & Dévai Gy. (2006) A genetikai variabilitás generációk közötti megoszlása a tiszavirágnál [*Palingenia longicauda* (OLIVIER, 1791)]. *Hidrológiai Közölny* 86: 73-75.
- Csabai Z, Móra A, Boda P, Cser B & Málnás K. (2005) Contribution to the aquatic insect fauna of the northern part of the Bakony Mountains (Ephemeroptera, Coleoptera, Heteroptera and

- Trichoptera) *Folia Musei historico-naturalis Bakonyiensis*, 22. sz. 69-100.
- Deák Cs, Málnás K & Móra A. (2005) Kvantitatív és kvalitatív makrozoobenton vizsgálatok a Rakacán *Hidrológiai közlöny*, (85. évf.) 6. sz. 174-176.
- Móra A, Boda P, Csabai Z, Deák Cs, Málnás K & Csépes E. (2005) Contribution to the mayfly, aquatic and semiaquatic bug, aquatic beetle, caddisfly and chironomid fauna of the River Tisza and its main inflows (Ephemeroptera, Heteroptera: Nepomorpha and Gerromorpha, Coleoptera: Hydradephaga and Hydrophiloidea, Trichoptera, Diptera: Chironomidae) *Folia historico-naturalia Musei Matraensis*. 29. évf. 151-164.
- Móra A, Csépes E, Boda P, Deák Cs, Málnás K, Mátyus B, Grigorszky I, Nagy S, A & Dévai Gy. (2005) Makroszkópikus gerinctelen állategyüttesek felmérése 2004-ben a Tisza hossz-szelvényében és a főbb mellékfolyókon. *Hidrológiai közlöny*, (85. évf.) 6. sz. 94-97.
- Csabai Z, Móra A, Boda P & Málnás K. (2004) Contribution to the mayfly, aquatic beetle, aquatic and semiaquatic bug and caddisfly fauna of watercourses in the Bihari-plain, E Hungary (Ephemeroptera larvae; Coleoptera: Hydradephaga, Hydrophiloidea; Heteroptera: Nepomorpha, Gerromorpha; Trichopteralarvae) *Folia historico-naturalia Musei Matraensis*. 28. évf. 141-148.
- Wolf B, Angersbach R, Málnás K, Orosz A & Gregor T. (2009) Die Theißblüte – ein ungewöhnliches Naturerlebnis. *Natur und Museum* 140 (3/4): 72-77.

8.2.4 Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

- Málnás K, Bálint M, Nowak C, Geismar J, Vánca É, Polyák L, Lengyel S & Haase P. (2012) Species history masks the effects of human-induced range loss – unexpected genetic diversity in the endangered giant mayfly *Palingenia longicauda*. Előadás, „ConGRESS” Conservation Genetic Resources for Effective Species Survival, Regional Workshop, Debrecen, Hungary, 2012. Március 14-16.
- Málnás K, Bálint M, Nowak C, Geismar J, Vánca É, Polyák L, Lengyel Sz & Haase P. (2012) A tiszavirág [*Palingenia longicauda* (Olivier, 1791)] jégkori refúgiumai a Kárpát-medencében – recens

- és eltűnt tiszavirág populációk genetikai sokféleségének vizsgálata. Előadás, Hidrobiológus fórum, Nyíregyháza 2012. November 21.
- Bálint M, Málnás K, Nowak C, Geismar J, Polyák L, Lengyel Sz, Váncsa É & Haase P. (2011) A közép-dunai jégkori refúgiumok jelentősége a tiszavirág genetikai diverzitásának fennmaradásában. Előadás, VIII. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Jósvafő, 2011. Április 14-16.
- Polyák L, Lengyel Sz, Málnás K, Prill É, Kriska Gy. & Horváth G. (2010) Emberi létesítmények hatása a tiszavirág [*Palingenia longicauda* (Olivier, 1791)] állomány nagyságára és ivararányára. Előadás, VII. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Sümeg, 2010. Április 15-17.
- Kriska Gy, Hegedüs R, Polyák L, Málnás K, Lengyel Sz & Horváth G. (2010) Híd mint polarizációs gát: egy tiszai híd szerepe a tiszavirág (*Palingenia longicauda*) kolonizációjában. Előadás, VII. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Sümeg, 2010. Április 15-17.

8.2.5 Egyéb előadások jegyzéke

- Málnás K, Juhász P, Kiss B, Kovács T & Müller Z. (2010) Ásó lárva-típusú kérészeink (Ephemeroptera: Ephemeridae, Polymitarcidae, Palingeniidae) hazai elterjedése, és az elterjedést befolyásoló tényezők vizsgálata. Előadás, VII. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Sümeg, 2010. Április 15-17.
- Nagy B, Málnás K & Andrikovics S. (2007) A tiszavirág (*Palingenia longicauda*) lárvák testméreteinek vizsgálata a Felső- és Közép-Tisza-vidéken. Előadás, IV. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Tihany, 2007. Április 12-13.

8.2.6 Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

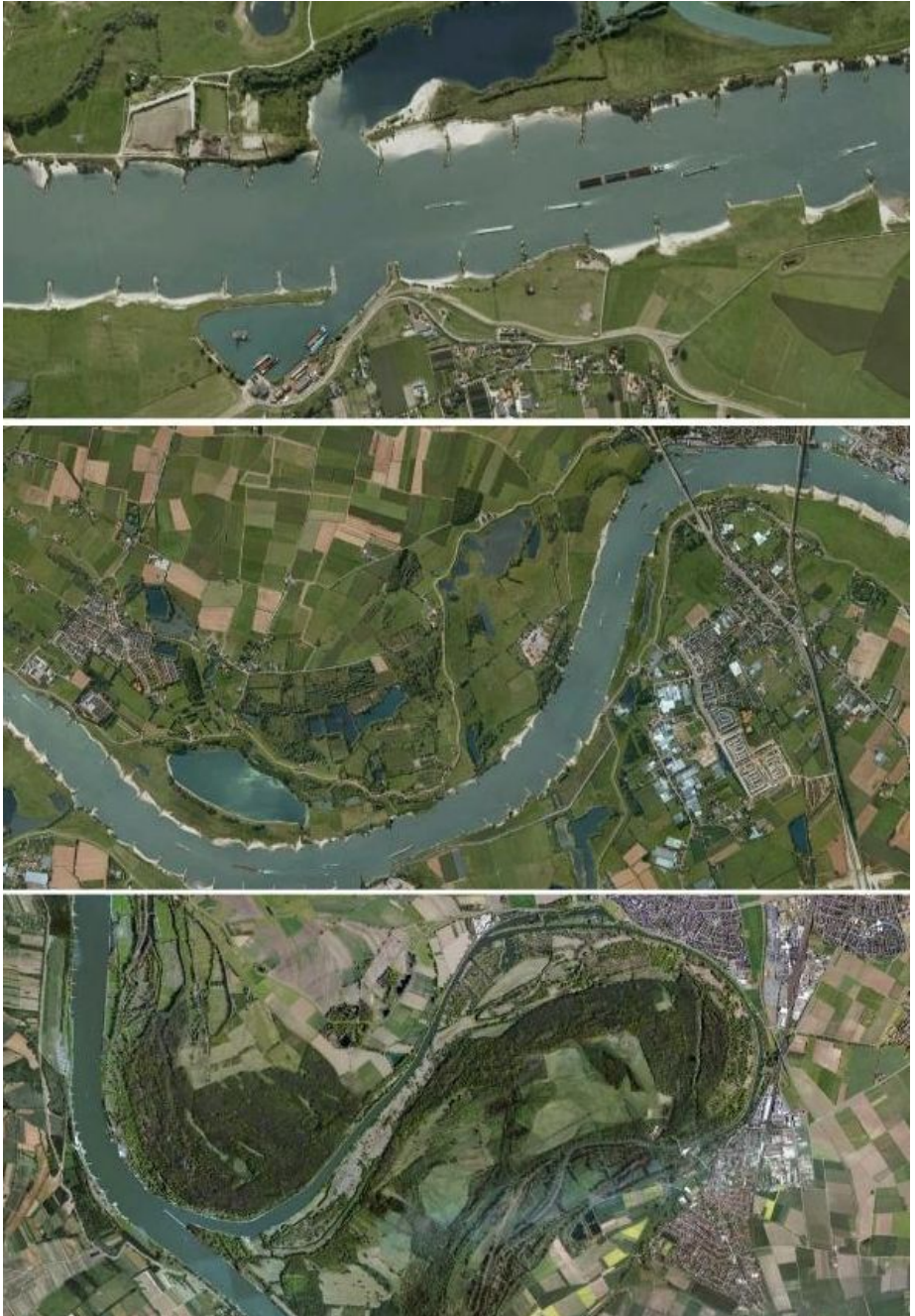
- Málnás K, Lengyel Sz, Polyák L & Dévai Gy. (2008) Status and threats in the last European populations of *Palingenia longicauda* (Olivier) in north-eastern Hungary. Poszter, 12th International Conference on Ephemeroptera, Stuttgart, Németország.
- Málnás K & Lengyel Sz. (2004) A tiszavirág-lárvák előfordulását befolyásoló tényezők vizsgálata. Poszter, 46. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2004. Október 6-8.

8.2.7 Egyéb poszterek jegyzéke

- Málnás K, B-Béres V, Kókai Zs & Simon E. (2014) Investigation of the diet of *Palingenia longicauda* (Olivier, 1791) larvae based on Diatoms, poszter, XI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia és 1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research; Szarvas, 2014. április 10-12.
- Málnás K, Harangi S, Balogh Zs, Baranyai E, Szondi A, Dévai Gy & Simon E (2014) Toxic element analysis in larvae, adults and exuviae of *Stylurus flavipes* (Charpentier, 1825), poszter, XI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia és 1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research; Szarvas, 2014. április 10-12.
- Málnás K, Harangi S, Balogh Zs, Baranyai E, Nagy D, Braun M, Tóthmérész B, Dévai Gy, Simon E (2013) Nehézfém analitikai vizsgálatok a Felső-Tisza és a Szamos folyók hazai szakaszán Poszter, LV. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2013. október 2-4.
- Málnás K, Juhász P, Müller Z, & Kiss B. (2012) Duzzasztóművek makroszkópikus vízi gerinctelen közösségre gyakorolt hatásának vizsgálata a Hernádon és a Bán-patakon. Poszter, LIV. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2012. október 3-5.
- Málnás K, Polyák L & Deák Cs, (2008) Makroszkopikus gerinctelen közösségek mennyiségi, minőségi vizsgálata különböző mikrohabitatokon a Ménes-patakon. Poszter, V. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Nyíregyháza, 2008. Április 10-12.
- Málnás K & Deák Cs. 2007. Makroszkópikus gerinctelen közösségek vizsgálata a Bódva folyó kisvíző befolyóiban Poszter, IV. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Tihany, 2007. Április 12-13.
- Málnás K, Lengyel Sz & Dévai Gy. (2007) Tiszavirág állománybecslés különböző módszerekkel, és a kőszórásos partbiztosítás tiszavirág állományra gyakorolt hatásának vizsgálata, a Felső-Tisza Gulács-Tarpai szakaszán. Poszter, 3. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2007. március 5-6.
- Málnás K, Papp L & Deák Cs (2006) A Bódva folyójellemzése kérészfauzája alapján. Poszter, III. „MaViGe” Makroszkópikus vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Göd, 2006. Április 13-14.

- Málnás K, Zubor Á & Lengyel Sz. (2005) A genetikai variabilitás generációk közötti megoszlása a tiszavirágnál (*Palingenia longicauda*). Poszter, 47. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2005. Október 5-7.
- Móra A, Csépes E. Boda P, Deák Cs, Málnás K & Mátyus B. (2004) Makroszkópikus gerinctelen állategyüttesek felmérése 2004-ben a Tisza hossz-szelvényében. Poszter, 46. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2004. Október 6-8.
- Deák, Cs, Málnás K & Móra A. (2004) Kvantitatív és kvalitatív makrozoobenton vizsgálatok a Rakaca-patakon. Poszter, 46. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2004. Október 6-8.

9 Függlék



21. ábra Műholdfelvételek a Rajna egyes szakaszairól.



22. ábra Az alacsony vízállás demonstrálása a folyó közepén (2006 október, Vásárosnamény és Gulács között)

4. táblázat Az egyes uszadékhálós mintavételek során becsült vízsebességek, mintavételi időszakok és a legyűjtött szakaszok hossza. A két gyűjtőhely távolsága a folyó középvonalában mérve 3,9 km.

	Kisar			Gulács (Igonya)		
	Áramlás erősség (m/s)	Gyűj- tési idő (s)	Legyűjtött távolság (m)	Áramlás erősség (m/s)	Gyűj- tési idő (s)	Legyűjtött távolság (m)
2006.07.10.	0,81	5700	4617	0,76	5400	4104
2006.07.11.	0,82	3300	2706	0,76	3900	2964
2006.07.12.	0,62	6720	4166	0,58	4800	2784
2006.07.13.	0,55	2400	1320	0,51	2400	1224
2007.06.19.	0,44	600	264	0,35	600	210
2007.06.20.	0,45	600	270	0,36	600	216
2007.06.21.	0,48	600	288	0,38	600	228

5. táblázat A 2006. és 2007. évi tiszavirág rajzás egyes napjai alatt gyűjtött exuviumok száma..

Dátum	Kisar		Gulács	
	Hím	Nőstény	Hím	Nőstény
2006.07.10	312	180	362	616
2006.07.11	1086	770	1413	1986
2006.07.12	412	1596	535	2920
2006.07.13	375	143	359	516
2007.06.19	6	16	25	40
2007.06.20	477	250	479	621
2007.06.21	18	15	4	7
Összesen	2686	2970	3177	6706

6. táblázat A múzeumi tiszavirág példányok gyűjtési adatai. (MTM – Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest; SNM – Senckenberg Naturmuseum, Frankfurt am Main; NMW – Naturhistorisches Museum Bécs; NHM – Natural History Museum, London).

Település	Vízfolyás	Gyűjtő	Gyűjtés időpontja	Tároló intézmény	Sikeres PCR
Szeged	Maros	Csoknya	1971. 06.09.	MTM	•
Szeged	Maros	Csoknya	1971. 06.09.	MTM	
Szeged	Maros	Csoknya	1971. 06.09.	MTM	•
Szeged	Maros	Csoknya	1971. 06.09.	MTM	•
Szeged	Maros	Csoknya	1971. 06.09.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Szeged	Tisza	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Vasegerszeg	Rába	Wirth J	1967. 06. 12.	MTM	•
Magyarország	Duna			SNM	
Magyarország				SNM	•
Magyarország	Száva	Heyden		SNM	
Magyarország	Duna			SNM	
Xupanje	Száva	Heyden		SNM	
Xupanje	Száva	Heyden		SNM	
Hamm	Lippe	Cornelius v. Heyden		SNM	
Hamm	Lippe	Cornelius		SNM	
Hamm	Lippe	Cornelius		SNM	
Hamm	Lippe	Cornelius		SNM	
Hamm	Lippe	Cornelius		SNM	
Westfalen		Kolenati		NMW	
Hollandia				NHM	•
Hollandia				NHM	•
Hollandia				NHM	•
Hollandia				NHM	•
Hollandia				NHM	•
Hollandia				NHM	•
Magyarország				NHM	•
Magyarország				NHM	•
Magyarország				NHM	•

7. Táblázat A recens populációk összehasonlítása során kapott Fst értékek (bal alsó fél) és a szignifikáns ETPD eltérések eredmények (jobb felső fél). Az összehasonlítások az mtCOI és 16S szekvenciák együttes értékelése alapján történtek (összesen 936 bázispárnyi szekvencia). A félkövérrel kiemelt Fst értékek esetében találtunk szignifikáns eltérést ($p < 0,05$), míg az ETPD eredmények esetében a „+” jelez szignifikáns ($p < 0,05$) különbséget.

	Tarpa	Gulács	Aranyosapáti	Tiszatardos	Zsurk	Cigánd	Szegei 1	Szegei 2	Poroszló	Szeghalom	Körösladány	Vécserdő	Algyő	Ferencszállás	Csongrád	Rum (Rába)
Tarpa	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Gulács	-0,01668	-	-	+	-	-	+	+	-	+	-	-	-	-	-	+
Aranyosapáti	-0,02383	0,03263	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Tiszatardos	0,03562	0,13212	0,01405	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	+
Zsurk	-0,01164	0,05755	-0,01643	-0,02839	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Cigánd	-0,03697	-0,00267	-0,01173	0,03893	-0,02149	-	+	+	+	+	-	-	-	-	-	+
Szegei 1	0,26904	0,39167	0,22513	0,06098	0,1361	0,29065	-	-	-	+	-	+	+	+	+	+
Szegei 2	0,11171	0,24128	0,07671	-0,05319	-0,00758	0,12158	0,00092	-	-	-	-	+	+	+	+	+
Poroszló	-0,01372	0,02318	0,01069	0,02905	-0,02765	-0,03541	0,22182	0,07647	-	-	-	-	-	-	-	+
Szeghalom	0,04286	0,13432	0,02313	-0,03426	-0,0358	0,02385	0,09299	-0,03591	0,00011	-	-	-	-	-	-	+
Körösladány	-0,0165	0,04229	-0,0167	-0,00938	-0,03511	-0,02392	0,16573	0,03245	-0,01805	-0,01156	-	-	-	-	-	+
Vécserdő	-0,06022	-0,02798	-0,04502	0,04938	-0,00698	-0,0387	0,33829	0,14239	-0,00074	0,06467	-0,01478	-	-	-	-	+
Algyő	-0,05042	-0,02598	-0,02583	0,04586	-0,02698	-0,07041	0,34783	0,14761	-0,05415	0,03068	-0,03334	-0,06289	-	-	-	+
Ferencszállás	-0,04229	-0,014	-0,02574	0,05735	0,01235	-0,02366	0,3165	0,14986	0,01688	0,07574	-0,00193	-0,06725	-0,04216	-	-	+
Csongrád	-0,00075	-0,01126	0,03261	0,1593	0,08299	0,00614	0,45347	0,287	0,05433	0,16522	0,05559	-0,03679	-0,02564	-0,03072	-	+
Rum (Rába)	0,38908	0,48985	0,31797	0,26475	0,35134	0,4481	0,43003	0,32531	0,45333	0,36345	0,3401	0,40304	0,48535	0,37891	0,51202	

8. táblázat A recens és a kipusztult rajnai populációk összehasonlítása során kapott Fst értékek (bal alsó fél) és a szignifikáns ETPD eltérések eredmények (jobb felső fél). Az összehasonlítások a rövid mtCOI szekvenciák alapján végeztük (196 bázispárny)

	Algyő	Aranyosapáti	Cigánd	Csongrád	Ferencszállás	Gulács	Körösladány	Poroszló	Rum (Rába)	Szegi 1	Szegi 2	Tarpa	Tiszatardos	Gyula	Szeghalom	Zsurk	Rajna
Algyő		-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Aranyosapáti	0,08772		-	-	-	-	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Cigánd	0,0495	0,14331		-	-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+
Csongrád	0,0495	0,14331	0		-	-	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+
Ferencszállás	0,02892	-0,03519	0,07664	0,07664		-	-	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Gulács	0,00948	0,11992	0	0	0,05442		-	-	+	+	+	-	+	-	-	-	+
Körösladány	0,04532	-0,02828	0,06604	0,06604	-0,03719	0,06224		-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
Poroszló	0,05614	0,15	0	0	0,08299	0,00391	0,07012		+	+	+	-	+	-	-	-	+
Rum (Rába)	0,81782	0,60938	0,89167	0,89167	0,68479	0,84605	0,6442	0,89474		+	+	+	+	+	+	+	-
Szegi 1	0,26667	-0,02006	0,41818	0,41818	0,04832	0,3369	0,0405	0,42985	0,49789		-	-	-	-	-	-	-
Szegi 2	0,19963	-0,0625	0,3557	0,3557	-0,01153	0,26658	-0,01595	0,36777	0,56713	-0,10738		-	-	-	-	-	-
Tarpa	0,02979	-0,00328	0,0495	0,0495	-0,04241	0,03544	-0,02631	0,05428	0,77954	0,15392	0,07413		-	-	-	-	+
Tiszatardos	0,10642	-0,04146	0,16667	0,16667	-0,00455	0,14815	-0,00941	0,17396	0,46687	-0,0575	-0,07511	0,04321		-	-	-	-
Gyula	0,01189	-0,0303	0,09312	0,09312	-0,05515	0,04775	-0,03563	0,10189	0,70618	0,05962	0	-0,03785	-0,00787		-	-	+
Szeghalom	0,04261	-0,03331	0,07778	0,07778	-0,04636	0,06361	-0,0333	0,08312	0,67999	0,04779	-0,01263	-0,03676	0,00051	-0,04498		-	+
Zsurk	0,01723	-0,01563	0,04444	0,04444	-0,04448	0,03333	-0,03885	0,04941	0,72012	0,09612	0,02843	-0,0464	0,00952	-0,04749	-0,03762		+
Rajna	0,73057	0,40182	0,89153	0,89153	0,50757	0,79292	0,47461	0,89624	0,02096	0,21457	0,30296	0,67599	0,22175	0,51357	0,50973	0,56926	