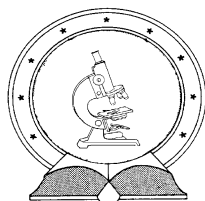


DE TTK



1949

Biotikus és abiotikus környezeti tényezők szerepe az állóvízi
árvaszúnyoglarva-együttesek szerveződésében

Egyetemi doktori értekezés

Árva Diána

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex

Dr. Specziár András

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, 2015.09.10.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Árva Diána doktorjelölt 2011- 2014 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2015.09.10.

témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Árva Diána doktorjelölt 2011- 2014 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.

Tihany, 2015.09.10.

témavezető aláírása

Biotikus és abiotikus környezeti tényezők szerepe az állóvízi
árvaszúnyoglárva-együttesek szerveződésében

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

Írta: Árva Diána okleveles hidrobiológus

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

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex

Dr. Specziár András

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Kátai János

tagok: Dr. Teszárné Dr. Nagy Mariann

Dr. Szabó László József

A doktori szigorlat időpontja: 2014. december 16.

Az értekezés bírálói:

Dr. Csányi Béla

Dr. Simon Edina

A bírálóbizottság:

elnök:

tagok:

.....

.....

.....

Az értekezés védésének időpontja: 2015.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
2. Célkitűzés	4
3. Irodalmi áttekintés	5
3.1. Az árvásúnnyogok bemutatása	5
3.2. Az árvásúnnyogok eloszlását befolyásoló főbb környezeti tényezők.....	6
3.3. Diverzitás vizsgálatok	11
3.4. Gyakorlati jelentőség – kitekintés	13
4. Anyag és módszer	15
4.1. Tisza-menti holtmedrek.....	15
4.1.1. Mintavételi terület jellemzése.....	15
4.1.2. Növényállományok között élő árvásúnnyoglárva gyűjtése, minták feldolgozása.....	17
4.1.3. Adatok értékelése	18
4.2. Balaton	21
4.2.1. Mintavételi terület jellemzése.....	21
4.2.2. Üledéklakó árvásúnnyoglárva gyűjtése, minták feldolgozása	22
4.2.3. Lokális környezeti változók	23
4.2.4. Térbeli változók.....	24
4.2.5. Adatok értékelése	25
4.2.5.1. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvásúnnyoglárva-együttesek szerveződésére	25
4.2.5.2. Üledéklakó árvásúnnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén	27
5. Eredmények	29
5.1. Növényállományok között élő árvásúnnyog együttesek diverzitása	29
5.2. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvásúnnyoglárva-együttesekre	33
5.2.1. Az együttesek, valamint az egyes domináns taxonok eloszlását befolyásoló tényezők	33

5.2.2. A funkcionális élőhelyek jellemzése	39
5.2.3. A domináns taxonok optimumai és tolerancia spektrumai.....	42
5.3. Az üledéklakó árvaszúnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén.....	45
6. Értékelés	49
6.1. Növényállományok között élő árvaszúnyog együttesek diverzitása	49
6.2. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvaszúnyoglárva-együttesekre	51
6.3. Az üledéklakó árvaszúnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén.....	55
6.4. Eredményeim gyakorlati jelentősége	58
7. Az új tudományos eredmények összefoglalása	60
8. Összefoglalás	61
9. Summary	63
10. Köszönetnyilvánítás	65
11. Irodalomjegyzék	66
11.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke.....	66
11.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke	80
11.2.1. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott impaktos publikációk jegyzéke	80
11.2.2. Az értekezés témakörében megjelent vagy közlésre elfogadott referált publikációk jegyzéke	80
11.2.3. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke	81
11.2.4. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke	81
11.2.5. Egyéb közlemények jegyzéke	82
11.2.6. Egyéb poszterelőadások jegyzéke	82
12. Függelék	83

1. Bevezetés

Az élőlény együttesek eloszlásának és diverzitásának alakításában szerepet játszó tényezők felderítése kulcsfontosságú az ökológiai folyamatok megértése szempontjából (Ricklefs 2004), ugyanakkor nagy kihívást jelent a kutatók számára. Ezt tükrözi az a számos elmélet is, mely a témával kapcsolatban napvilágot látott (lásd Ricklefs 2004, Heino 2011). Az egyik leginkább alkalmazott a „metaközösség elmélet”, amely figyelembe veszi mindazon folyamatok és tényezők összességét, melyek közrejátszhatnak az élőlények eloszlásának alakításában (Leibold et al. 2004, Logue et al. 2011). Leibold és mtsai. (2004) eredetileg négy szerveződési modellt alakítottak ki annak megfelelően, hogy a sztochasztikus, regionális (diszperzió) és lokális (környezeti szűrő) folyamatok milyen mértékben befolyásolják a helyi közösségszerkezet kialakulását. Így a folt dinamikai modellben, mely az egyes élőhelyfoltokat egyenrangúnak tekinti, a betelepülési és kihalási mintázat a döntő; a fajszelekciós modellben a környezeti feltételekhez történő alkalmazkodás a meghatározó; a tömeghatás modell a fajonként eltérő be- és kivándorlás viszonyát veszi alapul; a neutrális modell pedig a véletlenszerű folyamatokat tartja uralkodónak, és nem tesz különbséget a fajok között. Manapság ezen kategorikus határok elkezdtek feloldódni, a hangsúly egyre inkább a diszperziós és környezeti folyamatok jelentőségének folyamatos skálák mentén történő értékelésére helyeződik (Gravel et al. 2006, Logue et al. 2011). Ezzel egyidejűleg, e folyamatok hatásainak értelmezése a természetes előfordulási mintázatok alapján, statisztikai szempontból is komoly feladat elé állítja a kutatókat (Borcard et al. 2004, Dray et al. 2006).

Az élőlények eloszlását befolyásoló folyamatok, illetve az ezek mögött húzódó környezeti és térbeli változók jelentősége több tényezőtől is függ. Egyebek között a vizsgált térbeli léptéktől, az élőhelyi heterogenitástól, vagy a faji jellegektől (Brind' Amour et al. 2005, Mykrä et al. 2007, Grönroos et al. 2013, Heino et al. 2013a,b). Csökkenés figyelhető meg például a diszperziós hatásban a nagyobb földrajzi léptéktől a kisebb, mikrohabitat lépték felé haladva, ahol már inkább a környezeti szűrő folyamatok jelentősége növekszik meg (Cottenie 2005, Beisner et al. 2006, Van de Meutter et al. 2007, Capers et al. 2009). A környezeti feltételek térbeli strukturáltsága azonban befolyásolja az élőhely választást, illetve a térbeliség, az élőlények diszperziós képességével összefüggésben, meghatározza az általuk elérhető potenciális élőhelyeket (Vanormelingen et

al. 2008, Capers et al. 2009). Így az élőlények növekvő diszperziós képességével szintén csökken a diszperziós folyamatok jelentősége. Több csoportnál is megfigyelték, hogy az aktívan terjedő szervezetek eloszlásában tapasztalt variancia elsősorban az élőhelyi sajátosságokhoz, heterogenitáshoz köthető, mivel ők nem csupán képesek kiválasztani a számukra megfelelő környezetet, de hatékonyan be is tudják azt népesíteni (ilyen csoportok között található például a jó bioindikátorok). Ezzel szemben, a rosszabb diszperziós képességű szervezetekre inkább a térbeli tényezők gyakorolnak hatást, ennél fogva nem képesek minden, számukra potenciálisan megfelelő élőhelyet hatékonyan kolonizálni (Beisner et al. 2006, Grönroos et al. 2013, Heino et al. 2013a,b). Mindezen kérdéseknek természetesen komoly jelentősége van a gyakorlati szakemberek számára, hiszen befolyásolják a biomonitorozási és természetvédelmi munkák kidolgozását és megvalósítását.

Az árvaszúnyogok már régóta igen jelentős szerepet kapnak a vízi ökológiai kutatásokban (Porinchu és MacDonald 2003, Raunio et al. 2011, Milošević et al. 2013). A lárvák elterjedési mintázata alapján például kiválóan tanulmányozható a térbeli és helyi környezeti hatások relatív jelentősége, így rendkívül jó modellszervezetként szolgálnak a kolonizációs mintázatok, közösség szerveződési folyamatok, ill. az ezeket befolyásoló tényezők vizsgálatához.

A fentebb említett elméletek alapján feltételezhetjük, hogy az árvaszúnyog együttesek kisebb léptékű (például víztéren belüli) eloszlását elsősorban a lokális környezeti tényezők határozzák meg, a térbeli folyamatok (például limitált diszperzió) hatása nem olyan jelentős. Ugyanakkor, ha figyelembe vesszük, hogy minden egyes generáció az imágók repülése és tojásrakása során először egy intenzív élőhely foglalási szakaszon esik át, feltételezéseink szerint, mégsem vethetjük el a diszperziós filterek jelentőségét, még kisebb léptékben sem. A lokális környezeti feltételek szelekciós hatása a kolonizációt követően erősödik fel, befolyásolva a lárvák megtelepedését és az együttesek kialakulását. Azonban arról, hogy az egyes térbeli és környezeti tényezők miként hatnak a lárvák kis léptékű, egy adott víztéren belüli eloszlására, viszonylag keveset tudunk. Vajon, a nagyobb léptékben beazonosított környezeti gradiensek (pl. trofitás, pH, oxigén) jelentősége megmarad-e egy adott víztesten belül, vagy más tényezők szerepe válik hangsúlyossá? Kimutathatóak-e helyi környezeti változóktól független térbeli hatások egy adott víztesten belül is, amelyek

esetleg diszperziós korlátokra utalhatnak? Továbbá, miként alakíthatják ezen hatások a diverzitás mintázatokat? Dolgozatomban ezeket a kérdéseket igyekszem körüljárni.

2. Célkitűzés

Munkám során az árvaszúnyog együttesek összetételét és fajgazdagságát befolyásoló környezeti és térbeli tényezők szerepét vizsgáltam (1) tiszai holtmedrek növényállományaiban és (2) a Balaton üledékében.

1. A tiszai holtmedrek növényállományaiban élő árvaszúnyog együttesek vizsgálata során arra kerestem a választ, hogy:

- az árvaszúnyog együttesek összetételében megfigyelhető eltérésekért milyen mértékben lehetnek felelősek az egyes állományalkotó növényfajok és a holtmedrek közötti különbségek, illetve milyen jelentőséggel bírhatnak a szezonális hatások;
- a teljes árvaszúnyog diverzitás (γ ; fajgazdagság) hogyan oszlik meg az α (mintán belüli), illetve a hierarchikus térbeli (minták, növényállományok, holtmedrek közötti) és időbeli (hónapok közötti) β -diverzitás komponensek között.

2. A Balaton üledéklakó árvaszúnyog együtteseivel foglalkozó munkám során arra kerestem a választ, hogy kis léptékben, egy adott állóvízen belül:

- a térbeli, valamint lokális környezeti tényezők milyen mértékben befolyásolják az együttesek szerveződését;
- mely környezeti gradienseknek van meghatározó szerepe az együttesek szerveződésében;
- a térbeli folyamatokat is figyelembe véve, a környezeti gradiensek mentén milyen funkcionális élőhelyeket lehet elkülöníteni és azokat mely indikátor taxonok jelenléte jellemzi;
- a domináns taxonok milyen optimummal és tolerancia spektrummal jellemezhetőek a meghatározó környezeti tényezőkre vonatkozóan;
- a tavon belüli teljes fajgazdagságot milyen mértékben határozza meg a mintákon belüli α -, a minták közötti variabilitást jellemző β_1 - és az élőhelyek közötti, illetve környezeti gradiensekhez köthető fajkicserélődést jellemző β_2 -diverzitás.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Az árvaszúnyogok bemutatása

Az árvaszúnyogok családja (Diptera: Chironomidae) egy igen elterjedt, fajgazdag rovarcsoport, mely rendkívül fontos szerepet tölt be a táplálékhálózatban, anyagforgalomban. A környezeti feltételek (pl. hőmérséklet, oxigén, pH, trofitás, vízszintingadozás) széles tartományát képesek tolerálni, aminek következtében szinte bármely élőhely típusban megtalálhatóak, általában jelentős számban (Armitage et al. 1995, Epler 2001). A család fajai eltérő ökológiai igényűek, egyesek jól tolerálják a szennyezést, ugyanakkor érzékenyen reagálnak élőhelyeik megváltozására, így hasznos információt nyújthatnak a vizek ökológiai állapotáról (Pinder 1986, Odum és Muller 2011).

Holometabol állatok, vagyis fejlődésük során tojás, lárva, báb és imágó stádiumok követik egymást. A nőstények a kocsonyás burokból található tojásokat a vízfelszínre rakják le, illetve gyakran valamilyen szilárd aljzatra rögzítik, a vízhez közel. A tojások fejlődési idejét (általában néhány nap és egy hónap között) erősen meghatározza a hőmérséklet, pH, fényciklus, oxigén koncentráció, valamint a különböző biotikus interakciók (Armitage et al. 1995, Porinchu és MacDonald 2003). A kikelést követő négy lárvastádium teszi ki életük nagy részét. Az első stádiumú lárva (larvula) mind morfológiáját, mind viselkedését tekintve, jelentősen eltér a többitől. A plankton részét képezi, erős pozitív fototaxissal rendelkezik és aktívan úszik. A későbbi stádiumok már valamilyen aljzathoz kötöttek élnek (pl. üledék, vízi növényzet) és inkább csak méretükben különböznek. A lárvák igen szoros kapcsolatban állnak környezetükkel, ebben a stádiumban hatnak rájuk leginkább a különböző biotikus és abiotikus tényezők. Ezek hatása és jelentősége azonban fajoként eltérő. Nem sorolhatóak be egyértelműen egyetlen táplálkozási típusba, ugyanis táplálkozási szokásaik nem csak fajoként térnek el, hanem a fejlődésük során, évszakosan és a rendelkezésükre álló táplálék mennyiségétől és minőségétől függően is változnak (Armitage et al. 1995). A leghosszabb, IV. lárvastádiumot egy rövid báb szakasz követi, melynek végén felúsznak a vízfelszínre, ahol a felületi hártyában megkapaszkodnak, majd a bábbőrt hátrahagyva kibújik az imágó. A kifejlett rovarok néhány hetes élete gyakorlatilag a pázásra, majd a megfelelő tojásrakó hely megkeresésére és a tojások lerakására korlátozódik

(Armitage et al. 1995, Porinchu és MacDonald 2003, Walker 2006). Az imágók egyesek szerint aktívan, míg mások szerint elsősorban passzívan, szél által, sodródással terjednek, de alapvetően a jobb diszperziós és kolonizációs képességű élőlények közé tartoznak (pl. Delettre et al. 1992, Delettre és Morvan 2000, Grönroos et al. 2013).

A lárva, báb és imágó stádium egyaránt felhasználható faunisztikai és taxonómiai vizsgálatoknál. Az imágók és bábbőrök inkább egy adott terület, ill. víztér általános jellemzésére használhatók, mivel fejlődésük, kibújásuk helyétől igen messzire repülhetnek, vagy szél által elsodródhatnak. Az ökológiai vizsgálatoknak, mint például élőhelyek (üledék, növényzet, bevonat, stb.) jellemzése, vízminősítés, savasodás, szennyezések, fizikai változások (vízszintváltozások, kiszáradás) hatásainak nyomon követése, a lárvák a legalkalmasabb alanyai, mivel az ő élőhelyük határolható be leginkább (Armitage et al. 1995, Vermeulen 1995). Fejtokjuk erősen szklerotinizált, az üledékben hosszú időn keresztül megőrződik, így igen kedvelt szervezetei a paleolimnológiai vizsgálatoknak is. A klímarekonstrukciók mellett ugyanis kiválóan alkalmasak a múltbéli tavi állapotok, a sótartalom, produktivitás, savasodás, jelentősebb vízszintingadozások és szennyezések tanulmányozására (Porinchu és MacDonald 2003, Walker 2006). Ugyanakkor, rendkívül gyors (általában 3 hét és néhány hónap közé tehető) életciklusukból, tömeges jelenlétükből és viszonylag jó diszperziós valamint kolonizációs képességükből adódóan rendkívül jó modell szervezetekként szolgálnak a kolonizációs mintázatok, közösség szerveződési folyamatok, ill. az ezeket befolyásoló tényezők vizsgálatához (Porinchu és MacDonald 2003, Čerba et al. 2010, Raunio et al. 2011).

3.2. Az árvaszúnyogok eloszlását befolyásoló főbb környezeti tényezők

A lárvák eloszlásában megfigyelhető mintázatok kialakulásában két folyamatot mindenképpen el kell különítenünk: a nőstény imágók tojásrakási szokásait, pontosabban még azt megelőzően a megfelelő tojásrakó hely kiválasztását, valamint az első stádiumú lárva aktív diszperzióját.

Az imágók repülésének három típusát különböztetjük meg: (1) kezdeti diszperzió a víz és a pihenőhely között, (2) rajzás és (3) tojásrakó repülés (Armitage et al. 1995, Delettre és Morvan 2000). A pihenőhely keresést erősen befolyásolja a szárazföldi környezet, ahol tájléptéket tekintve a víztől

való távolság, a táj tagoltsága, heterogenitása, illetve nyíltsága, míg lokálisan a búvó- és pihenőhelyként szolgáló szegélynövényzet összetétele és struktúrája bizonyult meghatározó tényezőnek (Delettre et al. 1992, Delettre és Morvan 2000). A rajzás alapvetően nem része a diszperzióknak, bár az imágók a szél által elsodródhatnak. Általában a pihenőhely környékén figyelhető meg, szerepe pedig a hímek és nőtények egymásra találása és párzása (Armitage et al. 1995). A párzást követően ismét jelentősebb távolságokat tehetnek meg, miközben a nőtények elrepülnek a rajzás helyétől, hogy megfelelő tojásrakó helyet keressenek. Lerner és mtsai. (2011) nőtény árvaszúnyogokat vizsgálva megállapították, hogy a tojások lerakása nem véletlenszerűen történik. A tojásrakó helyet vizuálisan választják ki, melyben nagy szerepe van a polarizált fénynek, valamint az élőhely hozzáférhetőségének és benépesültségének (Meltser et al. 2008, Lerner et al. 2008, 2011).

A lerakott tojásokból kikelő, első stádiumú lárva szintén átmegegy egy aktív diszperziós fázison (víztesten belül), mielőtt kiválasztaná a további fejlődéséhez megfelelő feltételeket biztosító, szűken értelmezett élőhelyet (Silver et al. 2000, Walker 2006). Silver és mtsai. (2000) laboratóriumi vizsgálatok során azt is megfigyelték, hogy a lárvák valamennyi stádiumban mozogtak a rendelkezésre álló élőhely foltok között, ha azokban a táplálékforrások megközelíthető távolságban (néhány centimétertől egy-két méteres távolságig), elszórtan álltak rendelkezésre. Ugyanakkor, a táplálékforrások csoportosulása, fragmentáltsága esetén a lárvák eloszlási mintázata a fejlődésükkel és az egyes foltok lárva denzitásával is változott.

A lárvákra a vízi életfeltételek igen erős szelekciós hatást gyakorolnak. A szelekciót irányító tényezőket azonban sokszor csak közvetve, pl. a nagyobb térbeli lépték mentén megfigyelhető környezeti gradiensek alapján vizsgálták. Számos információ áll rendelkezésünkre a földrajzi elterjedésükről, amit nagyban meghatároz élőhelyük elhelyezkedése (földrajzi szélesség, magasság; Armitage et al. 1995, Sæther et al. 2000, Ferrington Jr. 2008, Milošević et al. 2013), valamint különböző klimatikus tényezők (Walker 2006). A klíma hatása az árvaszúnyog együttesekre paleoökológiai szempontból (klímarekonstrukciós modellek kidolgozása során) rendkívül jelentősnek bizonyult, ezért is kezdték el Észak-Amerikában, valamint Európában részletesebben feltérképezni a taxonok eloszlási és gyakorisági mintázatait széles klimatikus gradiensek mentén (Walker 2006). A vizsgálatok során megfigyelték, hogy az együttesek

alakulása erősen korrelált a víz hőmérsékletével, de a nyári középhőmérsékletet még ennél is fontosabbnak találták (Nyman et al. 2005, Luoto 2011, Eggermont és Heiri 2012). A hőmérséklet szerepe összetett. Közvetlenül hatással van a lárvák fejlődésére és viselkedésére, de közvetetten, a tó produktívitasán keresztül is befolyásolja őket (Pinder 1986, Bitušik és Svitok 2006, Walker 2006, Eggermont és Heiri 2012). Emellett, a fajok életciklusának különbségeiből adódóan természetesen az évszakosságnak is szerepe van az együttesek alakulásában (Tóth et al. 2012, Milošević et al. 2013).

A vízfolyások, állóvizek közötti, regionális léptékű eloszlási mintázatokat vizsgálva, a vízgyűjtő terület nagysága, geológiai jellemzői, illetve magának az élőhelynek a nagysága, heterogenitása bizonyult meghatározónak (Mousavi 2002, Gajewski et al. 2005, Bitušik és Svitok 2006, Ferrington Jr. 2008, Puntí et al. 2009, Milošević et al. 2013). Ezek mellett, állóvizek esetében a mélység, valamint a pH (Mousavi 2002, Gajewski et al. 2005), míg vízfolyásoknál a meder szélessége, stabilitása, a vízfolyás rendűsége, a vízszint, vízsebesség és az antropogén hatások (vízkémiai jellemzőkben tükröződve) voltak a legfontosabb tényezők (Fesl 2002, Puntí et al. 2009, Milošević et al. 2013). A vízminőségi jellemzők, főként a táplálék minősége, mennyisége és az oxigén viszonyok együttes alakító szerepét felismerve, a korai ökológiai munkákban elkezdték kidolgozni a különböző produktívitású állóvizek osztályozását a hozzájuk köthető jellegzetes együttesek, indikátor fajok alapján (lásd Sæther 1979, Porinchu és MacDonald 2003). Ezen osztályozási rendszerek azonban relatíve mély állóvizek, főként a profundális régió jellemző együtteseinek alapulnak, így sekély állóvizek esetén nem alkalmazhatóak. Ezt a hiányt igyekezett pótolni Nyman és Korhola (2005), akik szubarktikus sekély tavak tipizálása során három csoportot és a hozzájuk tartozó árvaszúnyog együttest különítettek el, elsősorban az üledék szerves anyag tartalma, a magnézium mennyisége és a fajgazdagság alapján.

Az elterjedési mintázatok alakításában szerepet játszó, kisebb térbeli léptékben ható környezeti szűrők és térbeli folyamatok (diszperzió) jelentősége már kevésbé ismert, annak ellenére, hogy a nagyobb felbontású (mikrohabitat szintű) vizsgálatok során sokkal pontosabb képet kaphatunk az árvaszúnyoglárvák eloszlására ténylegesen ható folyamatokról. A vízhőmérséklet, oxigén koncentráció, pH, vezetőképesség mellett számos munkában kiemelik a növényzet jelenlétét, típusát, az üledék jellemzőket,

valamint a rendelkezésre álló táplálék mennyiségét és minőségét, mint alapvető befolyásoló erővel bíró változókat (Thorp és Chesser 1983, Ruse 1994, Real et al. 2000, Ali et al. 2002, Rae 2004, Nyman et al. 2005, Kurek és Cwynar 2009, Čerba et al. 2010, Rae 2013). Ugyanakkor Luoto (2011) meghatározónak talált egyéb fizikokémiai jellemzőket is; mint az összes foszfor és nitrogén tartalom, a víz színe és átlátszósága. A vízmélység szintén jelentős szerepet játszik a lárvák eloszlásának alakulásában, hatása azonban összefügg más tényezők (pl. vízkémiai, illetve üledékjellemzők, hőmérséklet, makrovegetáció) e gradiens menti változásával, így önálló szerepét nehéz egyértelműen elkülöníteni (Ali et al. 2002, Wilson és Gajewski 2004, Eggermont et al. 2008, Luoto 2012). Nyman és mtsai. (2005) sekély állóvizek esetében nem is találták lényegesnek.

Az üledékjellemzők közül a legmeghatározóbbak a szemcseméret, valamint a szerves anyag és oxigén tartalom (Pinder 1986, Ruse 1994, Wolfram 1996, Porinchu és MacDonald 2003, Wilson és Gajewski 2004, Nyman et al. 2005, Syrovátka et al. 2009, Rae 2013). Rae (2004), a lárvák, általa megfigyelt, erősen fajspecifikus, főként az üledék szemcseméretével összefüggő, élőhely választásának egyik okaként említi, hogy azok mennyire képesek behatolni az üledékbe. Arra a következtetésre jutott, hogy például a finomabb szemcséjű üledéket előnyben részesítő csoportot olyan fajok alkották, melyek elég erősek ahhoz, hogy betúrják magukat az üledékbe. Ugyanakkor, Ruse (1994) munkájára hivatkozva leírja, hogy nem csak az egyes fajok, de a stádiumok eloszlását is befolyásolja a szemcseméret. Ruse (1994) ugyanis azt tapasztalta, hogy a korai stádiumú lárvák – a későbbi stádiumokhoz képest – sokkal gyakoribbak voltak a nagyobb szemcseméretű üledéken, amit az üledékben való mozgási képesség mellett, a táplálkozási szokásaikkal magyarázott.

Hazánkban Tóth Mónika (Tóth 2012, Tóth et al. 2012) vizsgálta részletesen a növényzethez kötődő árvaszűnyog együtteseket. Disszertációjában (Tóth 2012) a témával kapcsolatos szakirodalmat is jól összefoglalta, így erre nem térnek ki részleteiben. A növényállományok jelentősége – nagy vonalakban ismertette – abban rejlik, hogy amellet, hogy élőhelyként szolgálnak, és búvóhelyet biztosítanak a ragadozókkal és más zavarással szemben, igen fontos táplálékforrást is jelentenek (Papas 2007). Az együttesek összetételét számos módon befolyásolhatják. Példaként említve a növény szerkezete, összetettsége által – ami meghatározza a kolonizálható terület nagyságát – valamint a növényállomány összetétele,

sűrűsége, illetve az általuk biztosított élettér kémiai és fizikai jellemzői révén (Tóth 2012, Tóth et al. 2012 és az ott hivatkozott források). A Tóth és mtsai. (2012) által végzett felmérés újszerűsége abban rejlik, hogy nem egy domináns állományalkotó növényfajhoz való kötődést vizsgáltak, hanem a növényállományok szerkezete és az árvaszúnyoglárva-együttesek összetétele közti kapcsolatot. Várakozásaikkal ellentétben azonban nem találtak egyértelmű összefüggést a fajok, illetve táplálkozási csoportok eloszlása és a növényállományok jellemzői között. Feltételezéseik szerint, inkább a növényállomány szerkezeti tulajdonságai (helyzete, nagysága, sűrűsége) és a víztér jellemzői játszhatnak szerepet az együttesek alakításában. Ugyanakkor Tarkowska-Kukuryk (2014) pozitív kapcsolatot figyelt meg a lárva abundancia és a növényen megtelepedő algabevonat biomasszája között, és kiemelte, hogy alacsony tápanyagtartalom mellett a hozzáférhető algamennyiség nagymértékben befolyásolhatja az eloszlást. A táplálék mennyiségének és minőségének meghatározó szerepét a Balatonon végzett vizsgálatok is jól szemléltetik. A hosszú távú adatsorok ugyanis igen szoros kapcsolatot mutatnak a fitoplankton termelés (klorofill-a koncentráció) és az árvaszúnyoglárvák produkciója, dominancia viszonyai között (Specziár és Bíró 1998, Specziár és Vörös 2001, Istvánovics et al. 2007).

Összességében láthatjuk, hogy az élőlények eloszlását, gyakoriságát, diverzitását meghatározó tényezők hatása rendkívül összetett. A lokális és nagyobb léptékű folyamatok erősen összefügghetnek, az egyes tényezők jelentősége változhat a térbeli léptékkel, de ugyanakkor az élőlénycsoportok, fajok sajátosságaitól függően is (Cushman és McGarigal 2002, Capers et al. 2009, Heino et al. 2015). Ennél fogva az élőlények eloszlásában tapasztalt variancia magyarázata igen nagy kihívást jelenthet, és teljes mértékben nem is kivitelezhető, elkerülhetetlenül marad a varianciának egy olyan része, amit nem tudunk magyarázni. Ez több okra is visszavezethető. Még a gondosan megtervezett vizsgálat során is maradnak nem mért környezeti, térbeli vagy időbeli tényezők, mintavételi különbségek és mérési hibák (Capers et al. 2009, Puntí et al. 2009, Pilotto et al. 2012). A képet tovább bonyolítja, ha figyelembe vesszük a különböző interakciókat (pl. kompetíció, predáció), illetve ezek kölcsönhatását más biotikus és abiotikus tényezőkkel (Menge és Olson 1991, Schulz et al. 2012). Ezen felül számolnunk kell olyan véletlenszerű eseményekkel is, melyek befolyásolják például a diszperziót, a megfelelő élőhely megtalálását, vagy a túlélést (Capers et al. 2009, Vellend 2010, Schulz et al. 2012). Ugyanakkor, az együttesek alakulásában tapasztalt

térbeliség értelmezésekor felmerül a párhuzamosság (ható tényezők közötti erős korreláció) problémája is, így például a térbeli struktúrát mutató környezeti változók, vagy a térbeliséggel összefüggő egyéb, nem mért változók (környezeti változók, nem véletlenszerű eloszlást eredményező folyamatok) hatása, melyeket igen nehéz elkülöníteni (Vaughn és Taylor 2000, Dray et al. 2006, Schulz et al. 2012).

3.3. Diverzitás vizsgálatok

Az ökológiai folyamatok megértése szempontjából kulcsfontosságú az élőlény együttesek diverzitási mintázatainak felderítése (Ricklefs 2004), amit – akárcsak eloszlásukat – számos tényező, folyamat (lokális és regionális) befolyásol: köztük az élőhely heterogenitása, produktivitása, a kolonizálható terület nagysága, illetve távolsága a potenciálisan kolonizáló fajkészlettől, diszperzió, fajok közötti interakciók, stb. (Ricklefs 1987, Kraft et al. 2011, Mormul et al. 2011).

Ezzel összefüggésben, a diverzitás vizsgálata során alapvetően három kérdésre keressük a választ: (1) Hogyan alakul a helyi diverzitás (α) a környezeti tényezők és az élőhely térbeli pozíciójának (diszperziós tényező) függvényében? (2) Az együttesek összetételében mutatkozó eltérések (fajkicserélődés, β) mely környezeti és térbeli tényezőkkel hozhatóak összefüggésbe? (3) Miként befolyásolja az egyes környezeti gradiensek hossza, illetve a diszperziós távolság a teljes diverzitást (γ)?

A diverzitás szerveződésének e három szintje (α , β , γ) szoros kapcsolatban áll egymással (Loreau 2000). Egy hierarchikus rendszerben ugyanis a teljes, vagy regionális diverzitás (γ , a teljes fajszám) magában foglalja a lokális α - (a mintavételi egység átlagos fajgazdagsága), valamint a mintavételi egységek közötti fajkicserélődés mértékét, azaz a faji változatosságot kifejező β -diverzitást is (Crist et al. 2003, Jost 2007). A β -diverzitás a mintavétel tagoltságának függvényében további összetevőkre bontható. A fajkészlet változhat meghatározott (térbeli, időbeli, környezeti) gradiensek mentén (fajkicserélődés), amely hatások hierarchikusan rendeződve, magasabb rendű, magyarázott $\beta_{2\dots n}$ -diverzitás értékekkel jellemezhetőek. Ezzel szemben, a legkisebb mintacsoporton belül, a mintaegységek között megfigyelhető fajszám variabilitást a nem magyarázott (konkrét változóhoz nem köthető) β_1 fejezi ki (Anderson et al. 2011).

Az egyes komponensek hozzájárulását a teljes diverzitáshoz kétféleképpen vizsgálhatjuk: multiplikatív, vagy additív diverzitás felosztással. A multiplikatív szemlélet szerint az α és β diverzitás szorzata adja a γ , vagyis regionális diverzitást ($\gamma = \alpha \times \beta$; illetve $\gamma = \alpha \times \beta_1 \times \dots \times \beta_n$). Ennél a módszernél a β dimenzió nélküli, így hátránya, hogy ha több léptéket vizsgálunk, az egyes diverzitás komponenseket nem súlyozza egyformán (Gering et al. 2003). Ezzel szemben az additív, vagy összeadó módszer esetében a teljes diverzitást (γ) a mintán belüli átlagos diverzitás (α) és a minták közötti átlagos diverzitás (β) összegével fejezzük ki, vagyis $\gamma = \alpha + \beta$ (illetve $\gamma = \alpha + \beta_1 + \dots + \beta_n$). Ebben az esetben az α - és β -diverzitás mértékegysége megegyezik (pl. fajok száma), ami lehetővé teszi a komponensek közvetlen összevetését, valamint, hogy megadjuk a relatív hozzájárulásukat a teljes diverzitáshoz (Gering et al. 2003, Crist et al. 2003, Crist és Veech 2006). Emellett, a β -diverzitás különböző szintjeinek vizsgálatával nyomon követhetjük a fajösszetételben, fajgazdagságban megjelenő eltéréseket környezeti, földrajzi gradiensek, élőhely típusok mentén (Kraft et al. 2011, Beck et al. 2012, Karaus et al. 2013), illetve időbeli síkon (Summerville és Crist 2005). Tehát, a diverzitás komponensenkénti vizsgálata alapján visszakövetkeztethetünk azokra a biotikus és abiotikus környezeti sajátosságokra, melyek jelentős szerepet játszanak a diverzitás fenntartásában (Loreau 2000).

Az állóvizek együtteseinek diverzitásával foglalkozó munkák elsősorban a nagyobb léptékre, a földrajzi és időbeli folyamatokra koncentrálnak (Nyman et al. 2005, Stendera és Johnson 2005, Ptacnik et al. 2010, Suurkuuka et al. 2012, Angeler és Drakare 2013, Hamerlík et al. 2014), míg az adott víztesten belüli eloszlási mintázatok szerepe a teljes diverzitás alakulásában kevésbé ismert (de lásd pl. Flach et al. 2012). Pedig, ha a víztesten belüli β -diverzitást felosztjuk véletlenszerű, vagy nem magyarázott minták közötti variabilitást (β_1) és rendezett, környezettel összefüggő fajkicserélődést (β_2 , vagy magasabb szint) kifejező komponensekre, igen fontos információkat nyerhetünk arra vonatkozóan, hogy az élőhelyi heterogenitás mennyiben és miként befolyásolja a fajgazdagságot.

Az előző alfejezetben (3.2.) láthattuk, hogy az árvízszűnyog együttesek szerveződését nagyban meghatározzák a különböző környezeti gradiensek, illetve, hogy elsősorban a környezeti szűrő folyamatok alakíthatják a kis léptékű eloszlási mintázataikat (Heino 2013a,b). Ennél fogva azt is feltételezhetjük, hogy egy igen változatos környezeti feltételeket

biztosító állóvízen belül, az árvaszúnyog együttesek β -diverzitásának (vagyis a minták közötti átlagos diverzitás különbségeknél) jelentős része köthető valamilyen élőhely-, vagy környezeti gradienshez, és valószínűleg a fajkicserélődés mértéke is eltérhet a különböző környezeti gradiensek mentén. Azonban egyelőre nem készült olyan tanulmány, amely vizsgálta volna, hogy a különféle környezeti jellemzők által meghatározott egyedi gradiensek, egy adott víztéren belül, milyen relatív hatással bírnak a fajgazdagságra, árvaszúnyogok esetén.

3.4. Gyakorlati jelentőség – kitekintés

Az élőlény együttesek szerveződését és diverzitását befolyásoló tényezők, folyamatok megismerése és megértése nem csupán a kutatóknak fontos, a gyakorlati szakemberek munkáját is segíti. Az élőhelyvédelmi stratégiák kidolgozása során például érdemes szem előtt tartani a „metaközösség elmélet” alapelveit, mivel figyelembe veszi az élőlény együttesekre ható folyamatok komplexitását és léptékfüggőségét. Ennek jelentősége már akkor is kitűnik, ha végiggondoljuk, hogy néhány fontosabb, antropogén hatáshoz is köthető folyamatnak (mint például a klímaváltozás, tájhasználat, eutrofizáció, savasodás, környezeti feltételek megváltozása, élőhely degradáció) milyen térbeli lépték(ek)ben lehet következménye, amit figyelembe kell venni mind az eredmények értelmezésekor, mind a hatásbecslő modellek kidolgozása során (Dudgeon et al. 2006, Raunio et al. 2011, Heino 2013c). Raunio és mtsai. (2011) emellett kiemelik a kevésbé ismert, változatos taxonómiai csoportok (köztük az árvaszúnyogok) vizsgálatának fontosságát – az esetleges gyűjtési és azonosítási nehézségek ellenére is – mivel számos információt szolgáltatnak az élőhelyekről, környezeti feltételekről, melyek fontosak a diverzitás fenntartásában.

Egyre elterjedtebbé válik az a nézet is, hogy a biodiverzitás megőrzéséhez nem elég egy-egy fajt vagy élőhelyet védeni, nagyobb léptékben, közösségi szinten kell cselekedni (Galbraith et al. 2008, Karaus et al. 2013). Hogy ez milyen nagy kihívást is jelent, Dudgeon és mtsai (2006) munkájukban igen jól összefoglalják. Például már annak megállapítása is nehéz, hogy mekkora terület védelmére van szükség a diverzitás megvalósítható és hatékony megőrzéséhez. Ehhez célszerű tudnunk, hogy melyik az a lépték, amely leginkább hozzájárul a diverzitáshoz (Karaus et al. 2013). Gering és mtsai. (2003) például feltételezték, hogy a ritka fajokat

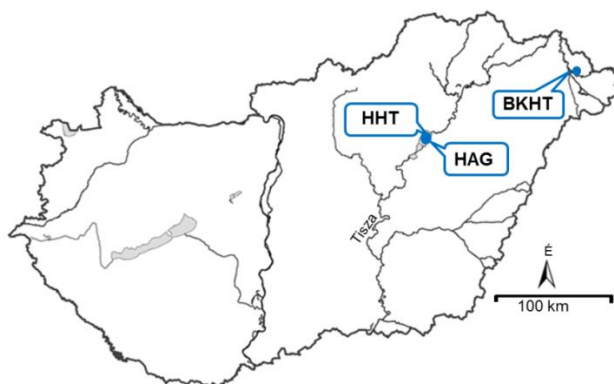
célzó, nagyobb léptékű, regionális intézkedésekkel a gyakoribb fajok fajgazdagságának, diverzitásának megőrzése is biztosított. A diverzitás komponensek vizsgálata így nagyban segíti a konzervációbiológusok munkáját. Egyrészt, mivel lényeges információt szolgáltatnak a hatékony terület- és élőhely kezelési programok megvalósításához, másrészt lehetővé teszik a diverzitás mintázatok háttérében húzódó fontosabb folyamatok jobb megismerését (Gering et al. 2003, Thrush et al. 2010).

4. Anyag és módszer

4.1. Tisza-menti holtmedrek

4.1.1. Mintavételi terület jellemzése

A Tisza mentén számos holtmeder található. Az általunk vizsgált holtmedrek közül a Boroszló-kerti-Holt-Tiszát (Gulács) és a Hordódi-Holt-Tiszát (Poroszló) a 19. században vágták le a Tiszáról a folyószabályozási munkálatok során, míg a Három-ágú (Poroszló) természetes lefűződéssel alakult ki (1. ábra).



1. ábra. A Boroszló-kerti-Holt-Tisza (BKHT), a Hordódi-Holt-Tisza (HHT) és a Három-ágú (HAG) elhelyezkedése a Tisza mentén.

A Felső-Tisza-vidéken, a Tisza jobb partjának hullámterében elhelyezkedő Boroszló-kerti-Holt-Tisza (BKHT, É 48°05'10", K 22°24'45") egy „szentély” jellegű, kopolya típusú holtmeder (1. kép, Dévai et al. 1995, 1999). Területe 14 ha, átlagos vízmélysége 1 m. Igen változatos, fajgazdag makrovegetációval rendelkezik. A vizsgálat idején a part menti sávot kiterjedt mocsári növényzet borította, melyben a vízi harmatkása (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.), keskenylevelű gyékény (*Typha angustifolia* L.), tavi káka (*Schoenoplectus lacustris* (L.) Palla), egyszerű békabuzogány (*Sparganium erectum* L.) és sás fajok (*Carex* spp.) domináltak. Emellett jelentős állományokat képezett a felszínen kiterülő levelű sulyom (*Trapa natans* L.) és fehér tündérrózsa (*Nymphaea alba* L.), de kisebb foltokban sárga tavirózsát (*Nuphar lutea* (L.) Sm.) is találtunk. Az alámerült

hínárállományokban, a kis mennyiségben megjelenő üveglevelű békaszőlő (*Potamogeton lucens* L.) és bodros békaszőlő (*Potamogeton crispus* L.) mellett, az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum* L.) dominanciája volt jellemző (Tóth 2012).



1. kép. A Boroszló-kerti-Holt-Tisza, Gulács (Fotó: Miskolczi Margit).

A Hordódi-Holt-Tisza (HHT, É 47°39'01", K 20°44'42") és a Három-ágú (HAG, É 47°39'29", K 20°44'45") a Tisza-tavi Madárrezervátum területén található, fokozottan védett holtmedrek. A Tisza-tó tiszavalki medencéjével csak keskeny csatornákon keresztül tartanak kapcsolatot.

A Hordódi-Holt-Tisza (2. kép) teljes területe 37 ha, ami nehezen megközelíthető. Ebből kifolyólag természetes állapotát sikerült megőrizni, azonban a feltöltődése az utóbbi időben felgyorsult, vízmélysége a korábbi 5-8 m-ről nagyjából 3 m-re csökkent. Ez az állapot kedvez a hínár- és mocsári növényzet kialakulásának. A mintavételek alatt a meder nagy részét sulyom, érdes tócsagaz, füzéres süllőhínár (*Myriophyllum spicatum* L.) és fehér tündérrózsa állományok borították, ugyanakkor kisebb foltokban rucaörömmel (*Salvinia natans* (L.)) és üveglevelű békaszőlővel is találkozhattunk. A parti régiót a keskenylevű gyékény, a vízi harmatkása és az egyszerű békabuzogány uralta (Tóth 2012).

A Három-ágú (3. kép) 0,9 m átlagmélységű, 11,8 ha területű holtmeder. A mintavételek ideje alatt itt szintén kiterjedt makrovegetációt találtunk. A partszegélyt nagyrészt keskenylevelű gyékény, vízi harmatkása és egyszerű békabuzogány borította. A hínárállományokra, a másik két holtmederhez

hasonlóan, a sulyom, fehér tündérrózsa, érdes tócsagaz, füzéres süllőhínár és az üveglevelű békaszőlő dominanciája volt jellemző.



2. kép. A Hordódi-Holt-Tisza, Poroszló (Fotó: Tóth Mónika).



3. kép. A Három-ágú, Poroszló, a mintavétel idején (Fotó: Tóth Mónika).

4.1.2. Növényállományok között élő árvaszúnyoglárvák gyűjtése, minták feldolgozása

Mintavételeinket 2008 nyarán, három alkalommal (június, július és augusztus hónapban) végeztük, a növényállományok kifejlődésétől az összeomlásukig. Mindhárom holtmederben, három érdes tócsagazos (*C. demersum*), fehér tündérrózsás (*N. alba*) és sulymos (*T. natans*) állományból gyűjtöttünk a vízfelszín közeléből, megközelítőleg azonos mélységből,

háromszori ismétléssel, ami összesen 81 mintát eredményezett. A mintavételhez egy plexiből készült, doboz alakú mintavevőt (30 x 30 x 20 cm; 0,018 m³) használtunk, melynek éles széllel rendelkező ajtaja lehetővé tette a növény elvágását. A merítéseket igyekeztünk úgy elvégezni, hogy közel azonos növénytömegeket kapjunk. Kiemeléskor a mintavevő alá egy 0,25 mm lyukbőségű kézi hálót tartottunk, hogy minimálisra csökkentsük az esetlegesen kisodródó állatok mennyiségét. A minták válogatását laboratóriumban végeztük, 24 órán belül. A növényeket 48 órán keresztül, 60°C-on szárítottuk, majd lemértük.

Az árvaszúnyoglárvákat 70%-os etil alkoholban tartósítottuk a további feldolgozásig. Ennek első lépéseként a lárvákat 10%-os KOH-oldatban megtisztítottuk az izomzat és a zsírszövetek nagy részétől, majd fukszinnal megfestettük, a fejtokon lévő bélyegek jobb láthatósága érdekében. Az így előkészített állatokból preparátumot készítettünk, 99%-os glicerinben.

Az azonosítást lehetőség szerint faji, vagy a legkisebb taxonómiai szintig végeztük, amihez Bíró (1981), Cranston (1982), Wiederholm (1983), Janecek (1998), Vallenduuk (1999), Sæther és munkatársai (2000), valamint Vallenduuk és Moller Pillot (2002) munkáit használtuk.

4.1.3. Adatok értékelése

Az árvaszúnyogok relatív gyakorisága, valamint a növényállomány (*C. demersum*, *N. alba* és *T. natans*), holtmeder (BKHT, HAG, HHT) és mintavételi hónap (június, július és augusztus) közötti kapcsolatot redundancia analízissel (RDA) vizsgáltuk, CANOCO 4.5 program segítségével (ter Braak és Šmilauer 2002). Az RDA-t egy előzetes DCA (Detrended Correspondence Analysis) elemzés alapján választottuk a viszonylag rövid gradienseink ($SD \leq 3,22$; lásd Lepš és Šmilauer 2003) miatt. Az elemzés előtt a százalékban kifejezett abundancia adatokat $\arcsin(x^{0,5})$ transzformáltuk, és a ritka fajokat, melyek egyedszáma a teljes egyedszám 0,5%-ánál kevesebb volt, kizártuk a vizsgálatból. Magyarázó változóinkat (növény, holtmeder, mintavételi hónap) pedig előzetesen bináris változókká alakítottuk (Lepš és Šmilauer 2003).

Első lépésben lefuttattunk egy előzetes, általános RDA modellt az összes lehetséges magyarázó változóval (Lepš és Šmilauer 2003). Ennek során beléptetéses változó szelekcióval (forward stepwise selection)

rangsoroltuk az egyes független változókat a modellre gyakorolt relatív hatásuk (F-próba) alapján, és Monte-Carlo permutációs teszttel (9 999 permutáció) vizsgáltuk a szignifikanciájukat. A nem szignifikáns változókat kizártuk a további elemzésből, így összesen hat – öt szignifikáns ($p < 0,05$; *T. natans*, Június, BKHT, *C. demersum*, HHT) és egy marginálisan szignifikáns ($p = 0,055$; Július) – változó került be az RDA modellbe. Kollinearitás miatt a *N. alba*, HAG és Augusztus csupán, mint kiegészítő (inaktív) változók kerültek be az analízisbe. Az ordinációs tengelyek, ill. a teljes modell szignifikanciáját szintén Monte-Carlo permutációs teszttel (9 999 permutáció) vizsgáltuk. Ezt követően egy sor redundancia és parciális redundancia (pRDA) analízist futtattunk le annak érdekében, hogy megállapítsuk, hogy a növényfaj, holtmeder és mintavételi hónap milyen arányban járul hozzá az árvaszúnyog közösségek szerkezetének alakításához (Cushman és McGarigal 2002).

Mintaszám alapú rarefaction eljárással (10 000 permutáció) elemeztük a mintavételi hatékonyság és a megtalált fajok száma közötti összefüggést, EcoSim 7.72 szoftver alkalmazásával (Gotelli és Entsminger 2011).

Additív diverzitás particionálás (Crist et al. 2003, Gering et al. 2003) segítségével igyekeztünk megadni, hogy az árvaszúnyogok teljes diverzitása (γ ; fajgazdagság) miként oszlik meg a mintán belüli α , valamint a hierarchikus térbeli (minták, növényállományok és holtmedrek közötti) és időbeli (hónapok közötti) β komponensek között. Az elemzések előtt azonban megvizsgáltuk, hogy az egyes minták fajgazdasága függ-e a minta nagyságától. Erre azért volt szükség, mert ugyan az általunk vett víz térfogata állandó volt, a változó növénytömegből eredően adott térfogatú mintáink eltérő növénytömeget tartalmaztak. A növényzet között élő árvaszúnyogok jelenléte és tömegessége pedig inkább a növényborítottsággal függ össze, mintsem az azt magában foglaló víz térfogatával (Strayer et al. 2003, Čerba et al. 2010, Tarkowska-Kukuryk 2010, Tóth et al. 2012). Sajnos, a tömegességgel szemben, a fajszám utólag csak körülményesen és eléggé korlátozottan standardizálható a mintaegységet illetően, így ha lehet ezt jobb kikerülni. Ezért teszteltük, (1) hogy a vizsgált növény tömeg mintánkénti eltérése valamilyen térbeli vagy időbeli változónak (növényállomány, holtmeder, mintavételi hónap) tulajdonítható-e, (2) hogy a mintán belüli fajgazdagság (α_{minta}) ténylegesen függ-e a növényállomány denzitásától. A növényállományok denzitása az egyes növényfajok között mutatott különbségeket, de a hónapok és holtmedrek között nem tapasztaltunk eltérést.

Ugyanakkor, mivel a minták fajgazdagsága (α) és a növényesűrűség a Pearson korreláció alapján ($df=79$, $r=0,074$, $p=0,408$) nem mutatott összefüggést, így a fajgazdagságot illetően nem tartottuk szükségesnek a mintánkénti növénytömeggel korrigálni adatainkat, azokat az eredeti formájukban használtuk elemzéseinkhez. A ritka fajokat egy *egyéb* kategóriába csoportosítottuk.

A fajsám, a teljes egyedszám és az egyes fajok egyedszámában megfigyelt minták közötti változatosságot variancia komponens elemzéssel (VCA) vizsgáltuk, annak becslésére, hogy ezen variabilitás milyen mértékben köthető a növényfajok, holtmedrek közötti és a szezonálitáshoz kapcsolódó különbségekhez. A magyarázó változók másod- és harmadrendű interakcióit is figyelembe vettük az elemzésnél. Minthogy adataink szimmetrikus elrendeződést mutattak, a VCA során az ANOVA alapú eljárást követtük; vagyis a faktorokat random hatásként kezeltük, I. típusú MS feltételeztünk, és teljes faktoriális elrendezést alkalmaztunk (Searle et al. 1992).

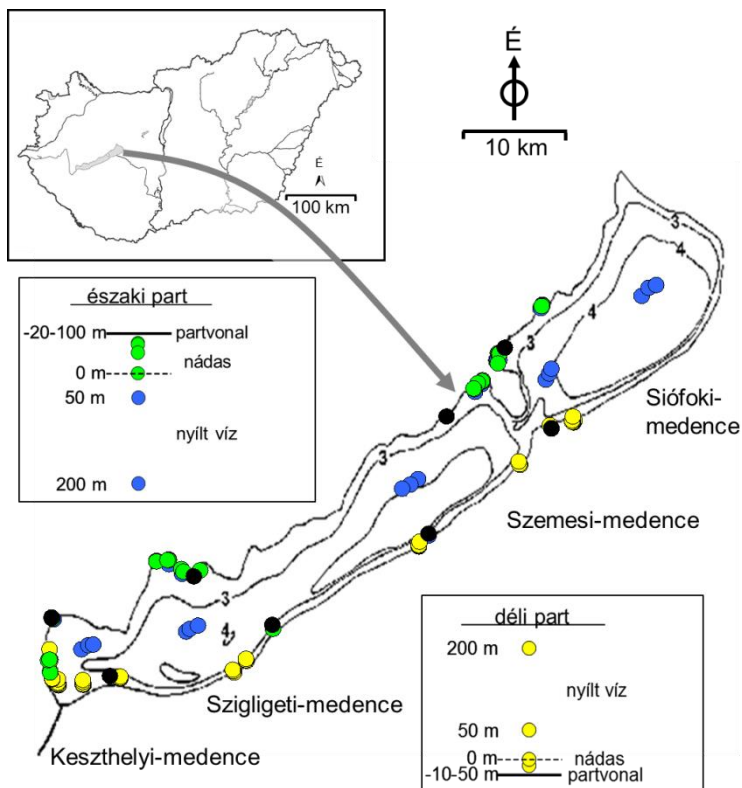
A diverzitást a következők szerint osztottuk fel: $\gamma = \alpha_{\text{minta}} + \beta_{\text{minta}} + \beta_{\text{növény}} + \beta_{\text{holtmeder}} + \beta_{\text{hónap}}$, ahol γ a teljes megfigyelt fajgazdagságot, α_{minta} a minták átlagos fajgazdagságát, β_{minta} , $\beta_{\text{növény}}$, $\beta_{\text{holtmeder}}$, $\beta_{\text{hónap}}$ pedig az egyes mintavételi szintek, vagyis a minták, növényállományok, holtmedrek és hónapok közötti átlagos fajgazdagságot jelöli. Az α és β komponensek kapott értékeit összehasonlítottuk egy null modellel. A null modell egyedenkénti, nem korlátozott randomizáción (individual based unrestricted randomization, 10 000 randomizáció) alapult, aminek értelmében az egyes egyedek ugyanolyan eséllyel jelenhetnek meg a mintákban (Crist et al. 2003). Ezt a véletlenszerű eloszlást hasonlítottuk össze az általunk ténylegesen tapasztalt eloszlással. Az elemzéshez PARTITION 3 programcsomagot alkalmaztunk (Veech és Crist 2009).

4.2. Balaton

4.2.1. Mintavételi terület jellemzése

A hazánk nyugati részén fekvő Balaton (2. ábra; É 46°42' - 47°04', K 17°15' - 18°10') Közép-Európa legnagyobb sekély tava. 596 km²-es felülete négy medencére tagolódik: Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, és Siófoki-medence. Átlagos vízmélysége 3,2 m, ami a Keszthelyi-medencétől (2,3 m) a Siófoki-medence (3,7 m) felé haladva kis mértékben növekszik. Az átlagos klorofill-a koncentráció is változik a medencék között; a Siófoki-medence felé csökken (26,6-9,7 µg/l, a 2008-2012 közötti átlag adatok alapján; http://www.ktm.hu/balaton/lang_en/index.htm; Istvánovics et al. 2007).

A tó területének nagy része (>85%) lágy, szerves anyagban szegény üledékkal és viszonylag állandó fiziko-kémiai állapottal jellemezhető, homogén nyílt víz. Ezzel szemben a parti régió igencsak heterogén (a környezeti jellemzőket az 1. Függelék tartalmazza), azonban csupán 47%-ára mondhatjuk, hogy természetes, vagy ahhoz közeli állapotban van. Ezen szakaszok nagyrészt az északi part mentén helyezkednek el, és általában közönséges náddal (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) borítottak, de foltokban találkozhatunk a keskenylevelű gyékény, valamint tavi káka állományaival is. Az alámerült hínárnövények közül a hínáros (*Potamogeton perfoliatus*) és fésűs békaszőlőt (*Potamogeton pectinatus*), az érdes tócsagagt, ill. a füzéres süllőhínárt, míg a felszínen kiterülő levelű hínárnövények közül a sárga vízitököt említhetjük meg gyakori fajként, de ezek is csak elszórtan vannak jelen. A part egy jelentős részét kövezéssel stabilizálták, melyre jellemző, hogy nagyjából fél méteres mélységig fonalas algákkal (döntően *Cladophora* sp.) borított. Emellett találunk számos nagyobb, kövezett, kereskedelmi kikötőt, kisebb horgászbejárókat, valamint fürdőzésre alkalmas partszakaszokat is. Az uralkodó északias széljárás jelentős különbségeket alakított ki az északi és déli part között, ami az aljzat összetételében mutatkozik meg. Az északi partra döntően a lágy üledék jellemző, szemben a déli part kemény, homokos aljzatával.



2. ábra. A mintavételi helyek eloszlása a Balatonon. A hasonló élőhelyi sajátosságokkal bíró mintavételi helyeket azonos színnel jelöltük: zöld körrel a lágy üledékű, növényzettel borított északi parti pontokat, illetve hajókikötőket; feketével a kövezést; kézzel a lágy üledékű, növényzetmentes nyíltvízi és északi parti mintavételi helyeket; valamint sárgával a homokos aljzatú déli parti helyeinket.

4.2.2. Üledéklakó árvaszúnyoglárva gyűjtése, minták feldolgozása

A mintavételekre 2012. június 26. és július 13. között került sor. Annak érdekében, hogy a főbb környezeti gradiensek minél nagyobb tartományát lefedjük, igyekeztünk minél több és változatosabb típusú élőhelyet bevonni a vizsgálatba, a tó teljes területén. Ennél fogva vizsgáltuk a nyíltvízi régiót (a tó hossz tengelye mentén), a természetes élőhelynek tekinthető nádasokat, a nádasokban található kisebb csónakbejárókat, a gyakoribb alámerült és felszínen kiterülő hínárállományokat, a módosított, part menti kövezést, valamint a leginkább bolygatásnak kitett, nagyobb vitorlás és hajókikötőket. A nádasokban egy, a parttól a nyíltvíz felé haladó transzekt mentén végeztünk gyűjtéseket, hogy minél átfogóbb képet

kaphassunk. Így lehetőség szerint mintát vettünk a nádas belsejéből, a nádas szélén, majd attól 50, ill. 200 méterre, a nyílt vízben (2. ábra). Összesen 128 mintavételi helyen, három ismétlésben gyűjtöttünk lárvákat az üledékből, Ekman-Birge üledékmarkoló segítségével. A három ismétlést egy mintaként kezeltük minden egyes hely esetén, így a teljes mintázott terület helyenként: 0,036 m² volt. Az üledékmintákat 0,25 mm-es hálóval átmostuk, majd műanyag tárolóedényekben laboratóriumba szállítottuk. Kövezéses élőhelyek esetén, a mintavétel során egy, az üledékmarkoló által vett mintának megfelelő, lemért felületű követ tisztítottunk meg. Az eltávolított algabevonatot, ill. üledéket szintén mintavételi edénybe mostuk. A mintákat a laboratóriumba szállítást követően, cukor oldatos flotációs módszerrel (Anderson 1959), élve válogattuk, majd 70%-os alkoholban tartósítottuk.

A lárvák azonosításához Euparal[®] oldatban tartós preparátumokat készítettem a korábban ismertetett módon. Az azonosítást ebben az esetben is lehetőség szerint faji, vagy a legkisebb taxonómiai szintig végeztem, amihez Bíró (1981), Cranston (1982), Wiederholm (1983), Janecek (1998), Vallenduuk (1999), Sæther és munkatársai (2000), valamint Vallenduuk és Moller Pillot (2002) munkáit használtam.

4.2.3. Lokális környezeti változók

A mért fizikai, kémiai, ill. biotikus változóink kiválasztása során igyekeztünk olyan tényezőkre koncentrálni, amelyek nagy valószínűséggel ténylegesen fontosak lehetnek az árvaszúnyoglárvák egyedsűrűsége és az együttesek összetétele szempontjából. Ehhez figyelembe vettük a rendelkezésünkre álló irodalmi adatokat is (pl.: Real et al. 2000; Rae 2004; Free et al. 2009; Puntí et al. 2009; Tóth et al. 2012). Minden egyes mintavételi helyen rögzítettük a vízmélységet, mértük a hőmérsékletet, ill. az üledék feletti vízréteg pH-ját, vezetőképességét (Hannah HI 98129 kombinált teszter segítségével) és oldott oxigén tartalmát (Votcraft DO-100 oxigén mérővel), valamint az üledék felső rétegének redox potenciálját (platina elektród). A mintavételi hely 3 m-es körzetében megbecsültük a növényborítottságot (%), mocsári növényzet – döntően nád, alámerült vagy felszínen kiterülő levelű hínárnövényzet, valamint az aljzat algaborítottsága), majd GPS segítségével rögzítettük, illetve MapSource 6.16.3 (Garmin Ltd., www.garmin.com) programot használva meghatároztuk az alámerült és felszínen kiterülő levelű hínárnövényzet területét. Az üledék minőségi

jellemzéséhez megbecsültük, hogy milyen százalékban tartalmazott agyagot, finom szemcsés frakciót, homokot, kavicsot, kagylóhéjat és nádgyökeret. Itt fontos megjegyeznünk, hogy a lágy, finom szemcsés (0,002-0,06 mm) üledéket a továbbiakban iszapnak nevezzük. Tudjuk, hogy ez nem teljesen korrekt megnevezés, de az egyszerűbb megfogalmazás, illetve a táblázatok és ábrák esetén a helyhiány szükségessé teszi a rövidítést. Szintén feljegyeztük az üledékben található finom, ill. durva lebomló növényi törmelék és nádlevél mennyiségét, egy hat kategóriás (0-5) skálán kifejezve. Két további üledék mintát vettünk a felső 2 cm-ből a klorofill-a tartalom, valamint a szerves anyag tartalom meghatározásához. A klorofillt forró metanollal vontuk ki Iwamura (1970) módszere alapján, majd spektrofotometriásan (Shimadzu UV-1601 spektrofotométer segítségével) mértük. A szerves anyag tartalmat izzításos tömegvesztés módszerrel (LOI550; Heiri et al. 2001) határoztuk meg, mely során az üledékmintát először 50°C-on, 72 órán keresztül légszáraz állapotig szárítottuk (amit időközi mérésekkel ellenőriztünk), majd 550°C-on izzítottuk egy órán át. A mért változókat, azok rövidítését, minimum, maximum és medián értékeit az 1. Függelék tartalmazza.

4.2.4. Térbeli változók

Térbeli változóinkat két csoportra osztottuk (1. Függelék). Egyrészt minden mintavételi helyet tó-léptékű földrajzi változókkal (TLT) jellemeztünk, amik a következők voltak: medence (Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, Siófoki-medence), észak-déli transzektben való elhelyezkedés (északi part, nyíltvíz, déli part), a legközelebbi parttól, nádtól, hínárállománytól, ill. nyílt víztől való távolság. Másrészt, hogy lefedjük az árvíznyugok eloszlásában jelentkező térbeli mintázat azon részét, amit a lokális környezeti és tó léptékű változók nem magyaráznak, főkoordináta analízis (principal coordinates of neighbour matrices; PCNM) segítségével létrehoztunk egy sor elméleti változót, melyek leképezik a mintavételi helyek közötti térbeli mintázatot, nagyobb, ill. kisebb léptékben. A változókat a mintavételi helyek GPS koordinátaiból képeztük (Borcard et al. 2004; Dray et al. 2006) PAST 2.17 szoftver segítségével (Hammer et al. 2001). A módszer, a PCNM változók segítségével, gyakorlatilag egy térképhez hasonlóan leképezi az összes mintavételi hely egymáshoz viszonyított helyzetét. Ehhez először a GPS koordináták segítségével létrehoztuk a

mintavételi helyek páronkénti távolságmátrixát. Ezt követően meghatároztunk egy 6 km-es küszöbértéket, a szomszédosnak tekinthető helyek közötti legnagyobb távolságot (ami egyben a nyílt víz és a part közötti legnagyobb távolságnak is megfelel). Abban az esetben, ha két mintavételi hely közötti távolság meghaladta ezt a küszöbértéket, a távolságot kicseréltük a küszöbérték négyszeresének megfelelő értékre, vagyis 24 km-re (Borcard és Legendre 2002). Ezzel a módosított távolságmátrixszal végeztünk főkoordináta analízist, majd az így kapott, összesen 76, pozitív sajátértékkel rendelkező főkoordináta adatot tartottuk meg PCNM változóként a további elemzésekhez (Borcard et al. 2004). Érdeemes megjegyeznünk, hogy a nagy sajátértékkel rendelkező PCNM változóink reprezentálják a nagyobb térbeli léptéket (pl. a medence léptéket a PCNM1–4 változók), míg a kisebb sajátértékkel rendelkezők a finomabb térbeli mintázatokat írják le.

4.2.5. Adatok értékelése

4.2.5.1. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvaszúnyoglárva-együttesek szerveződésére

Az árvaszúnyogok eloszlásának alakításában, mind a közösség, mind az egyes taxonok szintjén szerepet játszó térbeli és lokális környezeti tényezők jelentőségének becsléséhez particionális direkt gradiens és particionális többszörös másodfokú polinomiális regresszió analízist (MPRA), majd variancia particionálást végeztünk (Cushman és McGarigal 2002, Peres-Neto et al. 2006). A statisztikai elemzést megelőzően az extrém ritka taxonokat, melyek teljes abundanciája nem érte el a 0,1%-ot, ill. a minták kevesebb, mint 5%-ában voltak jelen, kizártuk az elemzésből, hogy ne befolyásolják aránytalanul a többváltozós analíziseket (Legendre és Legendre 2012). Az abundancia adatokat $\ln(x+1)$ transzformáltuk, hogy csökkenjen a kiugró értékek súlya, és eloszlásuk közelítsen a normálishoz. A tó léptékű térbeli változóink közül a medencéket, valamint az észak-déli transzektben való elhelyezkedést bináris változókként kezeltük, míg a távolságokat $\ln(x+1)$ transzformáltuk. A folytonos skálán mért lokális környezeti változókat (beleértve a százalékosan megadott értékeket is), a mérési skálától függően transzformáltuk, míg a PCNM változókat és a kategorikus lokális környezeti változókat nem változtattuk meg (lásd 1. Függelék).

Az előzetes DCA analízis alapján a gradienseink relatíve hosszúak voltak ($SD=4,11$), ezért a továbbiakban kanonikus korrespondencia analízist (CCA) végeztünk (Lepš és Šmilauer 2003). A többváltozós vizsgálatoknál fontos, hogy a változók egymástól függetlenek legyenek, így elsőként vizsgáltuk a potenciális magyarázó változóink kollinearitását, és kizártuk azokat, melyek korrelációs együtthatója (r) nagyobb volt, mint 0,7. A megmaradt változókat Monte Carlo randomizációs teszten (9 999 permutáció) alapuló, beléptetési módszerrel válogattuk tovább. A szelekció alapján összesen két TLT, 13 PCNM és 16 lokális környezeti változó került be a végső CCA modellbe (1. Függelék). Végül az együtteseket szignifikánsan befolyásoló változó csoportok hatásának felosztásához egy sor kanonikus korrespondencia és részleges kanonikus korrespondencia analízist futtattunk le (Cushman és McGarigal 2002). A DCA és CCA analíziseket CANOCO 4.5 verziójú szoftverrel végeztük (ter Braak és Šmilauer 2002).

Hasonlóan jártunk el a taxon szintű vizsgálat esetében végzett MPRA során; vagyis a változó szelekciót követően, a végső modellre futtattuk le a variancia particionálást. Ugyanazokat a magyarázó változókat alkalmaztuk, mint az együttes szintű elemzésnél, azzal a változtatással, hogy az MPRA analízisbe az egyes változók négyzetre emelt értékeit is bevontuk, független változókként. Ez a másodfokú regressziós eljárás lehetővé teszi, hogy az élőlények különböző környezeti gradiensekre adott válaszait mind lineáris mind unimodális válasz esetén modellezni tudjuk (Legendre és Legendre 2012). A változókat beléptetési módszerrel szelektáltuk, majd a szignifikánsnak bizonyult változókkal létrehoztuk a végső regressziós modellt. A regresszió analízist azokkal a gyakori fajokkal végeztük el, melyek több mint 25 mintában jelen voltak, STATISTICA 8.0 szoftver segítségével (www.statsoft.com).

A funkcionális élőhelyeket és a hozzájuk tartozó indikátor fajokat k -közép klaszteranalízis segítségével, STATISTICA 8.0 programcsomag (www.statsoft.com) használatával különítettük el, a mintavételi helyeknek az első három (ökológiai szempontból leginkább releváns) kanonikus CCA tengely mentén kapott koordináta értékeinek megfelelően. A legjobban magyarázható eredményt négy csoport elkülönítésével kaptuk. A csoportok környezeti jellemzőiben jelentkező különbségeket Kruskal-Wallis, ill. azt követően Mann-Whitney páronkénti post hoc teszttel elemeztük. Az egyes élőhely típusok karakter taxonjait IndVal módszerrel, IndVal 2.0

programcsomagot (<http://old.biodiversite.wallonie.be/outils/indval/>; Dufrêne és Legendre 1997) alkalmazva azonosítottuk. A módszer lényege, hogy a taxonok relatív abundanciáját és relatív előfordulási gyakoriságát figyelembe véve, minden taxonnak kiszámítja az élőhelytípus csoportokra vonatkoztatott indikátor értékét, ami 0 és 100 közé esik, majd Monte Carlo randomizációval (9999 ismétléssel) teszteli azok szignifikanciáját.

Végül vizsgáltuk azon árvaszűnyog taxonok optimumát és toleranciáját, melyek több mint 10 mintában jelen voltak. Az optimum és tolerancia értékeket csak a folytonos skálán mért környezeti változókra számítottuk ki. Ennek során az ökológiában (Puntí et al. 2009), és főként a paleoökológia területén (Brodersen és Anderson 2002) széles körben alkalmazott, súlyozott átlagokon alapuló regresszió elemzést végeztünk, C2 1.7.4. szoftver segítségével (Juggins 2007; <http://www.staff.ncl.ac.uk/staff/stephen.juggins/software/C2Home.htm>).

4.2.5.2. Üledéklakó árvaszűnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén

Az elemzéseket megelőzően kialakítottunk nyolc élőhely kategóriát, majd minden egyes mintavételi helyet besoroltunk ezek valamelyikébe. A kategóriák a következőképpen alakultak: 1) északi parti nádas, 2) északi növényzetmentes parti régió, 3) növényzetmentes nyíltvízi terület, 4) déli növényzetmentes parti terület, 5) déli parti nádas, 6) nádfallal határolt kisebb kikötők, 7) kövezéses, nagy kereskedelmi kikötők, 8) kövezés (partbiztosító, hullámválasztó kitérő). Mindezek mellett, helyeinket a környezeti gradiensek mentén is csoportosítottuk. Ehhez szükség volt a változók előzetes rendezésére, amely során mindegyiknél hat kategóriát hoztunk létre. A környezeti változókat, melyek egy környezeti gradienst képviseltek, vagy már a kezdetektől hat kategóriás skálán adtuk meg (kivéve a medencét, aminek négy, illetve az észak-déli transzektben való elhelyezkedést, aminek három kategóriája van), vagy utólagosan soroltuk be. A százalékos skálán kifejezett környezeti gradienseinket hat egyenlő tartományra osztottuk fel. A fennmaradt folyamatos változókat logaritmikusan transzformáltuk, majd ezen transzformált értékeket szintén hat egyenlő hosszúságú intervallumra osztottuk. A logaritmikus transzformáció közelítette a kevésbé reprezentált,

kiugró értékeket az adathalmaz centrumához, ami lehetővé tette a mintavételi helyek kiegyensúlyozottabb eloszlását a gradiens kategóriák között.

A mintavételi hatékonyság nagyban meghatározza a megtalált fajok számát. Így ahhoz, hogy összehasonlíthassuk az egyes minták fajgazdagságát, első lépésben mintaszám- és egyedalapú rarefaction eljárással (10 000 permutáció) elemeztük a mintavételi erőfeszítés és a megtalált fajok száma közötti összefüggést, EcoSim 7.72 szoftver segítségével (Gotelli és Entsminger 2011). A fajtelítődési görbék megmutatják, hogy nagyobb ráfordítással várhatóan kerültek volna-e elő még fajok a mintákból, és lehetővé teszik az eltérő nagyságú mintacsoportok fajgazdagságának (γ -diverzitás) összehasonlítását (Gotelli és Colwell 2001).

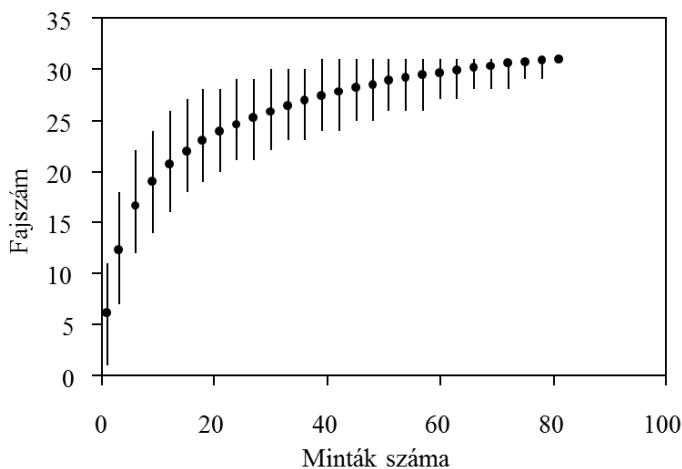
Az árvaszúnyog diverzitás komponenseit hierarchikus diverzitás felosztást alkalmazva elemeztük, összevetve a tapasztalt és a null modell alapján várható mintázatokat (Crist et al. 2003, Gering et al. 2003). A vizsgálatokat mind az additív, mind a multiplikatív megközelítést figyelembe véve elvégeztük (Lande 1996, Veech et al. 2002). Így a teljes diverzitást a következőképpen osztottuk fel: $\gamma = \alpha + \beta_1 + \beta_2$ (additív), ill. $\gamma = \alpha \times \beta_1 \times \beta_2$ (multiplikatív), ahol γ a teljes fajszámot, α a mintavételi helyek átlagos fajszámát, β_1 az adott élőhely-, ill. környezeti gradiens kategóriába tartozó mintavételi helyek fajszámában mutatkozó különbségeket, és β_2 az egyes élőhely csoportok és környezeti gradiens kategóriák faji összetételében jelentkező eltéréseket jelöli. Lényeges kiemelni, hogy míg az α ugyanaz, a β_1 és β_2 komponensek értéke és mértékegysége eltér az additív és multiplikatív modellben (a β -nak nincs mértékegysége a multiplikatív modellben). Végül, az egyes környezeti gradienseket a tapasztalt, valamint várt β_2 értékek közötti különbség és arány alapján rangsoroltuk annak érdekében, hogy megbecsüljük hozzájárulásukat a teljes árvaszúnyog diverzitáshoz.

A minta csoportok (vagyis az élőhely típusok és a környezeti gradiens kategóriák) átlagos α -diverzitásának különbségeit variancia elemzéssel (ANOVA) vizsgáltuk, amit Tukey HDS post hoc teszttel egészítettünk ki a szignifikáns hatások esetén. Ugyanakkor, a folyamatos skálán mért gradiensek mentén is tanulmányoztuk az α -diverzitási mintázatokat. Ehhez lefuttatunk egy sor regressziós elemzést, azonban szignifikáns összefüggést csak az α kismértékű csökkenése és a növekvő vízmélység, illetve azzal összefüggő gradiensek (úgy, mint parttól, nádtól, hínárnövényzettől való távolság) között találtunk (így ezen eredmények bemutatásától eltekintek a dolgozatban).

5. Eredmények

5.1. Növényállományok között élő árvaszúnyog együttesek diverzitása

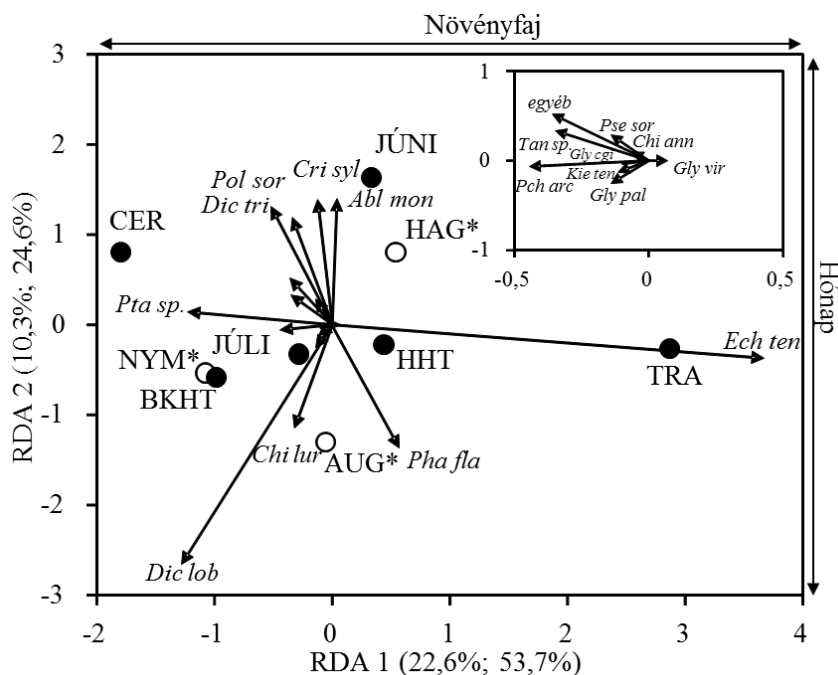
A tiszai holtmedrekből 31 taxon (négy a Tanypodinae, négy az Orthoclaadiinae és 23 a Chironominae alcsaládból) 3088 egyedét azonosítottuk. Az együttesekre elsősorban a *Paratanytarsus* sp., *Dicrotendipes lobiger*, *Dicrotendipes tritonus* és *Endochironomus tendens* taxonok dominanciája volt jellemző, melyek együttesen a teljes egyedszám 65,5%-át adták. A mintánkénti taxonszám 1-14 ($6,1 \pm 2,9$; α_{minta}), míg a teljes abundancia 1-168 (38 ± 35) egyed/minta és 113-17387 (2358 ± 3634) egyed kg^{-1} növény száraz tömeg között változott. A fajtelítődési görbe azonban nem érte el a telítődési szakaszt, ami arra utal, hogy fokozott mintavétellel várhatóan előkerültek volna még további fajok (3. ábra).



3. ábra. A növényállományok között élő árvaszúnyogok mintaszámra vonatkoztatott fajtelítődési görbéje ($\pm 95\%$ CI).

Redundancia analízis ($F=8,93$; $p<0,001$) és variancia particionálás segítségével az árvaszúnyogok relatív gyakoriságában tapasztalt eltérések 42%-át tudtuk megmagyarázni (4. ábra). Ebből 23,9% a növényfajnak, 8,5% a holtmedernek, míg 9,6% a mintavételi hónapnak volt tulajdonítható. Az ordinációs diagram első tengelye a teljes variancia 22,6%-át magyarázta. A tengely mentén az árvaszúnyog taxonok eloszlása elsősorban a különböző növényfajokkal hozható összefüggésbe. Láthatjuk például, hogy az *E. tendens* magas egyedszáma egyértelműen a sulyomhoz, míg a *Paratanytarsus* sp. taxoné az érdes tócsagazhoz köthető. A második tengely

(10,3%) a szezonalitást ölelte fel, és egy időbeli váltást mutatott az *Ablabesmyia monilis*, *Cricotopus sylvestris* csoport, *D. tritonus* és *Polypedilum sordens* dominanciájával jellemezhető júniusi együttes, illetve a július-augusztusi együttes között, melyben inkább a *Chironomus luridus* csoport, *D. lobiger* és *Phaenopsectra flavipes* egyedei jelentek meg nagy számban. A harmadik tengely (4,8%, nem ábrázoltam) mentén a holtmedrek közti variabilitás jelent meg. A tengely a *Paratanytarsus* sp. jelentős előfordulását mutatta a Három-ágúban, valamint az *egyéb* (ritka) taxonok kötődését a Boroszló-kerti-Holt-Tiszához.

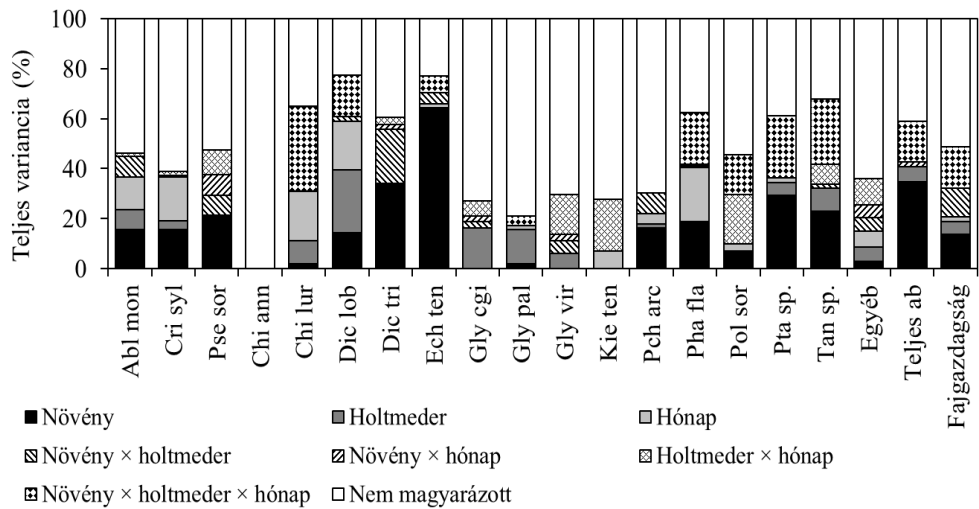


4. ábra. Az árvaszúnyogok (nyíl) relatív gyakorisága és a magyarázó változók (kör) közötti összefüggést leíró RDA diagram. A tengely neve melletti zárójelben a taxon adatok, valamint a taxon – változó közötti kapcsolat, tengelyek által magyarázott variációjának százalékos értékét tüntettük fel. A biplot ábrázolás skálázási tényezője 6,5 volt. A jobb felső sarokban, a grafikon középpontjának közelében elhelyezkedő árvaszúnyog taxonokat láthatjuk kinagyítva. A *-gal jelölt változók kiegészítő (inaktív) változók. Az *egyéb* megjelölés a ritka taxonokat foglalja magába. CER – *Ceratophyllum demersum*; NYM – *Nymphaea alba*; Tra – *Trapa natans*; BKHT – Boroszló-kerti-Holt-Tisza; HHT – Hordódi-Holt-Tisza; HAG – Három-ágú.

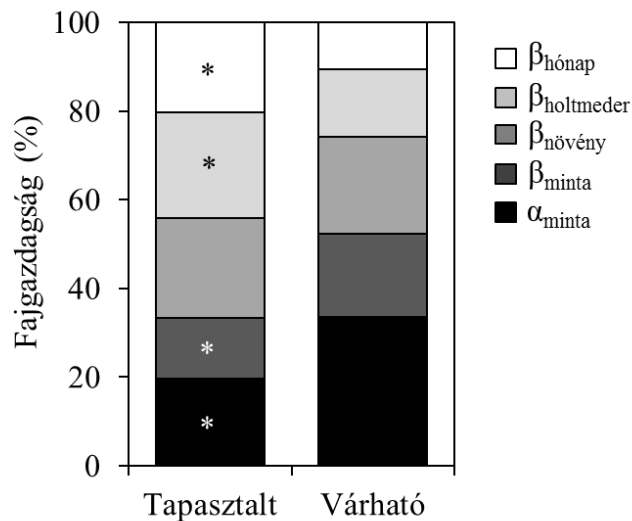
Variancia komponens elemzés (VCA) segítségével megadtuk, hogy a változók önmagukban, illetve együttesen milyen jelentőséggel bírnak a teljes abundancia, a domináns taxonok abundanciájának, valamint a fajgazdagság alakítása szempontjából (5. ábra). A változók a teljes árvaszúnyog gyakoriságnak (59,1%) és a *D. lobiger* (77,4%) és *E. tendens* (76,9%) eloszlási mintázatának számottevő hányadára magyarázatot adtak. Ezzel szemben, a *Chironomus annularius* csoportnál nem találtunk összefüggést a gyakoriság adatok és a változóink között. Tíz taxon esetén a variancia több mint 10%-át az állományalkotó növényfajok befolyásolták; főként a *D. tritomus* (33,6%) és *E. tendens* (64,3%) eloszlásának alakításában játszottak jelentős szerepet, de a teljes árvaszúnyog abundanciából is 34,7%-ot magyaráztak. A holtmeder a *D. lobiger*, *Glyptotendipes cauliginellus* és *Glyptotendipes pallens* taxonok szempontjából volt meghatározó, míg a mintavételi hónap az *A. monilis*, *C. sylvestris* csoport, *C. luridus* csoport, *D. lobiger* és *P. flavipes* gyakoriságában tapasztalt különbségeket befolyásolta. A változók együttes hatása szintén fontosnak bizonyult; például a növényfaj×hónap a *D. tritomus*; holtmeder×hónap a *Kiefferulus tendipediformis* és *P. sordens*; míg a növényfaj×holtmeder×hónap a *C. luridus* csoport, *Paratanytarsus* sp. és *Tanytarsus* sp. taxonok gyakorisági mintázatának alakítása szempontjából.

A fajgazdagságban tapasztalt változatosságot nagymértékben a növényfajok befolyásolták; ezek hatása önmagukban a teljes variancia 13,8%-át magyarázták. A holtmedrek egyedüli magyarázó ereje jóval alacsonyabbnak (5,2%) bizonyult, ugyanakkor a két változó együttes hatása szintén jelentős volt, mintegy 11,6%-ot magyarázott a varianciából (5. ábra).

Az árvaszúnyog diverzitás komponenseinek általunk tapasztalt aránya szignifikánsan eltért a null modell alapján várt értékektől (6. ábra). A kisebb léptékű élőhelyi diverzitás viszonylag alacsonynak bizonyult, mind az α_{minta} (19,7%; $p < 0,001$), mind a β_{minta} (13,5%, $p < 0,001$) diverzitása a null modell alapján várt alatt maradt. Ezzel szemben a holtmedrek ($\beta_{holtmeder}$; 23,9%; $p < 0,001$) és hónapok ($\beta_{hónap}$; 20,3%; $p < 0,001$) esetében a vártnál magasabb értékeket kaptunk, míg a $\beta_{növény}$ nem tért el a null modell által megadott eredménytől.



5. ábra. Az árszányogok abundanciáját és fajgazdagságát befolyásoló változók hatásának variancia komponens elemzése.



6. ábra. A teljes árszányog diverzitás (γ ; fajgazdagság) megoszlása az additív α (mintán belüli) és β (minták, növényállományok, holtmedrek, hónapok közötti) komponensek között. A null modelltől való szignifikáns eltérést *-gal jelöltük.

5.2. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvaszúnyoglárva-együttesekre

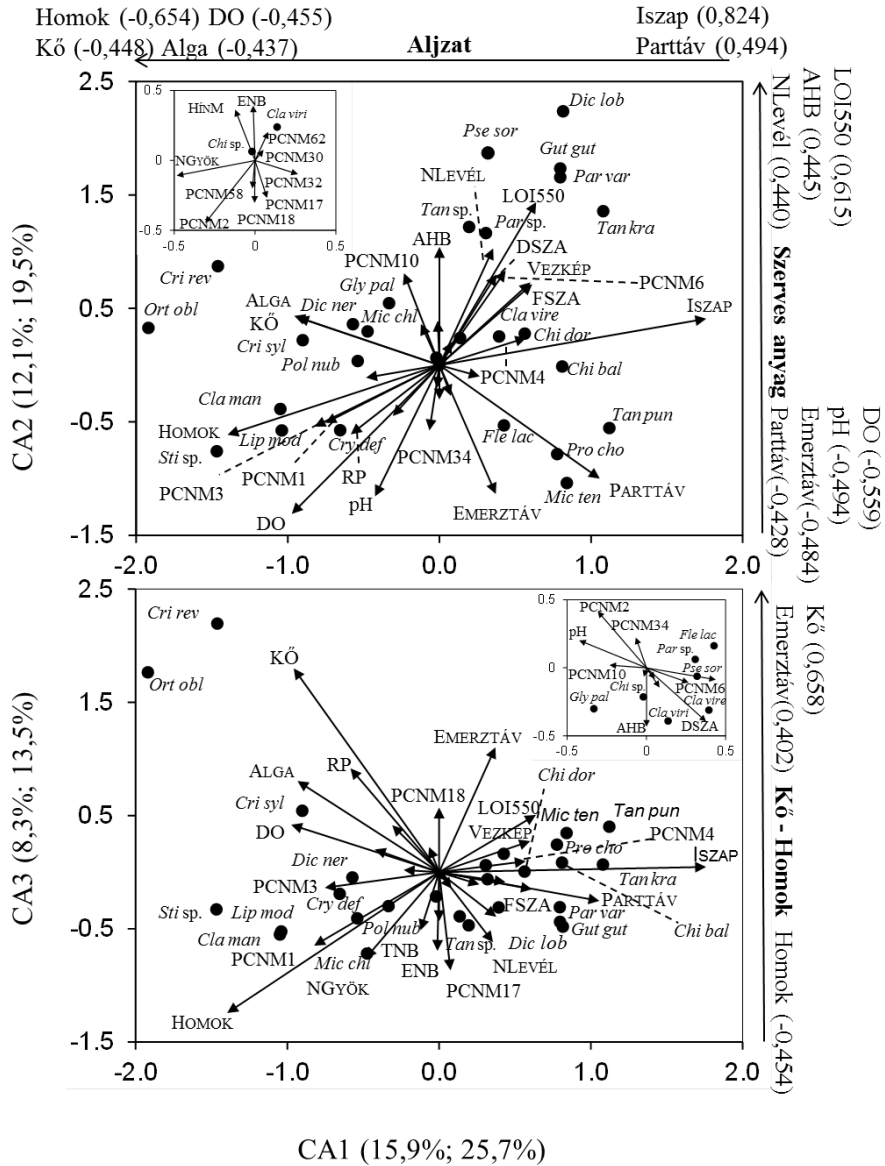
5.2.1. Az együttesek, valamint az egyes domináns taxonok eloszlását befolyásoló tényezők

A balatoni felmérés során összesen 40 taxon 13 804 egyedét sikerült azonosítanom. A legtöbb taxon (29) a Chironominae alcsaládba tartozott. Emellett 7 taxon került elő a Tanypodinae és 4 az Orthoclaadiinae alcsaládból (1. táblázat). A taxonok száma mintánként 2 és 22 között változott, átlagosan 8 taxon volt. A leggyakoribb taxonok a *Cladotanytarsus mancus* csoport, *Polypedilum nubeculosum*, *Chironomus balatonicus*, *Chironomus dorsalis*, *Cricotopus sylvestris* csoport és *Procladius choreus* voltak.

A szignifikáns és nem kollineáris TLT, PCNM és környezeti változókon alapuló CCA modell az árvaszúnyogok relatív abundanciájának teljes varianciájából (sajátérték: 2,496) összesen 61,9%-ot (sajátérték: 1,546) magyarázott (7. ábra). Az első CCA tengely, amely mentén megfigyelhetünk egy, az üledék keménységével (keménytől – kő vagy homok – a lágy, finom szemcsés felé mutató), valamint az oldott oxigén koncentrációval (DO) összefüggő gradienst, az árvaszúnyog taxonok eloszlásában mutatkozó különbség 15,9%-át magyarázta. Ugyanakkor, néhány nagyobb léptékű térbeli mintázat is megjelent a tengelyen, melyeket a PCNM1, PCNM3 változók és a parttól mért távolság (Parttáv) jelöl. A második tengely az árvaszúnyog adatok varianciájából 12,1%-ot magyarázott, és egy szerves anyag (LOI550) gradienst mutatott; az alámerült hínár borítottsággal (AHB) és az üledékben lévő nádlevél (NLevél) mennyiségével pozitív, míg az oxigén koncentrációval, pH-val és az emerz növényzettől (Emerztáv) és parttól való távolságot (Parttáv) jelölő TLT változókkal negatív korrelációt tapasztaltunk. A harmadik CCA tengely a varianciának már csupán 8,3%-ára adott magyarázatot, és a kövezéses, valamint homokos aljzatú (déli parti) élőhelyek közötti különbségeket jelenítette meg.

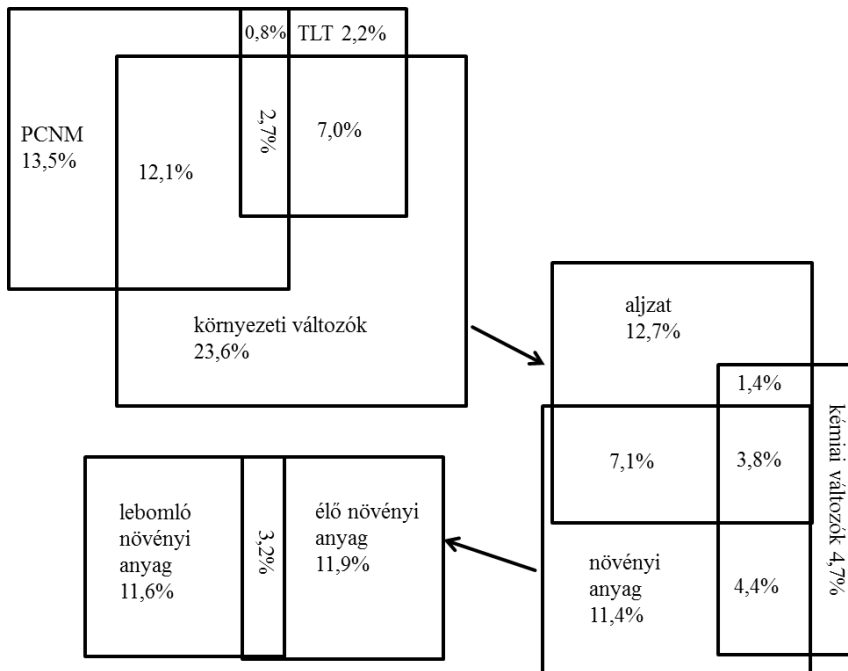
1. táblázat. Az előkerült árvaszúnyog taxonok listája, a taxon nevek rövidítése, az egyes taxonok egyedszáma (N), relatív gyakorisága (N%) és előfordulási gyakorisága (FO%).

	Röv.	N	N%	FO%
Tanypodinae				
<i>Ablabesmyia longistyla</i> Fittkau, 1962	Abl-long	8	0,058	3,13
<i>Ablabesmyia phatta</i> (Egger, 1864)	Abl-pha	10	0,072	2,34
<i>Guttipelopia guttipennis</i> (van der Wulp, 1861)	Gut-gut	89	0,645	6,25
<i>Monopelopia tenuicalcar</i> (Kieffer, 1918)	Mon-ten	1	0,007	0,78
<i>Procladius (Holotanypus) choreus</i> (Meigen, 1804)	Pro-cho	1083	7,846	65,63
<i>Tanypus (Tanypus) kraatzi</i> (Kieffer, 1912)	Tan-kra	257	1,862	20,31
<i>Tanypus (Tanypus) punctipennis</i> Meigen, 1818	Tan-pun	349	2,528	34,38
Orthoclađiinae				
<i>Cricotopus (Isocladius) reversus</i> Hirvenoja, 1973	Cri-rev	374	2,707	16,41
<i>Cricotopus (Isocladius) sylvestris</i> gr.	Cri-syl	1132	8,199	49,22
<i>Orthocladus (Orthocladus) oblidens</i> (Walker, 1856)	Ort-obl	112	0,811	11,72
<i>Psectrocladius sordidellus</i> gr.	Pse-sor	65	0,471	7,03
Chironominae				
<i>Chironomus (Chironomus) balatonicus</i> Devai, Wuelker & Scholl 1983	Chi-bal	1158	8,386	60,94
<i>Chironomus (Lobochironomus) dorsalis</i> Meigen, 1818	Chi-dor	1013	7,340	55,47
<i>Chironomus (Chironomus) salinarius</i> Kieffer, 1915	Chi-sal	12	0,087	6,25
<i>Chironomus</i> sp.	Chi-sp	88	0,638	30,47
<i>Cladopelma virecens</i> (Meigen, 1818)	Cla-vire	762	5,520	38,28
<i>Cladopelma viridulum</i> (Linnaeus, 1767)	Cla-viri	72	0,522	15,63
<i>Cladotanytarsus mancus</i> gr.	Cla-man	2887	20,917	48,44
<i>Cryptochironomus (Cryptochironomus) defectus</i> (Kieffer, 1913)	Cry-def	399	2,888	61,72
<i>Dicrotendipes lobiger</i> (Kieffer, 1921)	Dic-lob	27	0,196	5,47
<i>Dicrotendipes nervosus</i> (Staeger, 1839)	Dic-ner	128	0,931	35,16
<i>Dicrotendipes tritonus</i> (Kieffer, 1916)	Dic-tri	7	0,051	1,56
<i>Endochironomus tendens</i> (Fabricius, 1775)	End-ten	1	0,007	0,78
<i>Fleuria lacustris</i> Kieffer, 1924	Fle-lac	65	0,472	11,72
<i>Glyptotendipes (Glyptotendipes) pallens</i> (Meigen, 1804)	Gly-pal	29	0,211	10,16
<i>Harnischia</i> sp.	Har-sp	6	0,043	3,91
<i>Kiefferulus (Kiefferulus) tendipediformis</i> (Goetghebuer, 1921)	Kie-ten	18	0,130	1,56
<i>Lipiniella moderata</i> Kalugina, 1970	Lip-mod	37	0,268	14,06
<i>Microchironomus tener</i> (Kieffer, 1918)	Mic-ten	335	2,427	49,22
<i>Microtendipes chloris</i> agg.	Mic-chl	410	2,970	21,09
<i>Neozavrelia</i> sp.	Neo-sp	3	0,021	0,78
<i>Parachironomus varus</i> (Goetghebuer, 1921)	Par-var	123	0,891	10,16
<i>Parachironomus vitiosus</i> (Goetghebuer, 1921)	Par-vit	1	0,007	0,78
<i>Paratanytarsus</i> sp.	Par-sp	137	0,993	19,53
<i>Polypedilum (Polypedilum) nubeculosum</i> (Meigen, 1804)	Pol-nub	2218	16,069	56,25
<i>Polypedilum (Pentapedilum) sordens</i> (van der Wulp, 1875)	Pol-sor	1	0,007	0,78
<i>Stictochironomus</i> sp.	Sti-sp	131	0,947	20,31
<i>Synendotendipes dispar</i> gr.	Syn-dis	5	0,036	3,13
<i>Tanytarsus</i> sp.	Tan-sp	249	1,805	19,53
<i>Zavreliella marmorata</i> (van der Wulp, 1859)	Zav-mar	2	0,014	1,56



7. ábra. Az árvásúnyog taxonok abundancia adatai, illetve a térbeli és környezeti változók közötti kapcsolat elemzésének eredménye a CCA első és második (a), illetve első és harmadik (b) tengelye (CA) mentén. A tengely neve melletti zárójelben a taxon adatok, valamint a taxon – változó közötti kapcsolat, tengelyek által magyarázott varianciájának százalékos értékét tüntettük fel. A biplot ábrázolás skálázási tényezője 2,6 volt. A legnagyobb magyarázó erővel bíró változók r értékét a tengelyek felett, zárójelben adtuk meg. A bal, ill. jobb felső sarokban, a grafikon középpontjának közelében elhelyezkedő árvásúnyog taxonokat és magyarázó változókat láthatjuk kinagyítva. A változók rövidítéseit az 1. Függelék, míg a taxon nevek rövidítéseit a 1. táblázat tartalmazza.

Az egyes változó csoportokat tekintve, a lokális környezeti változók az árvaszúnyog együttesek varianciájának 45,4%-át, a TLT változók a 12,7%-át, míg a PCNM változók a 29,1%-át magyarázták (8. ábra). Ugyanakkor a lokális környezeti és térbeli (TLT és PCNM) változók együttes hatása relatíve magasnak (21,8%) bizonyult, ami a környezeti jellemzők jelentős mértékű térbeli strukturáltságára enged következtetni. A TLT változók (vagyis a nádfaltól, valamint parttól mért távolság) a parttól a nyílt víz felé mutató mintázatokat képviselték. A variancia particionálás eredményeként azt tapasztaltuk, hogy ezen változók hatása önmagukban viszonylag kicsi volt (2,2%), a PCNM (13,5%) és lokális környezeti (23,6%) változók önálló hatásához képest.

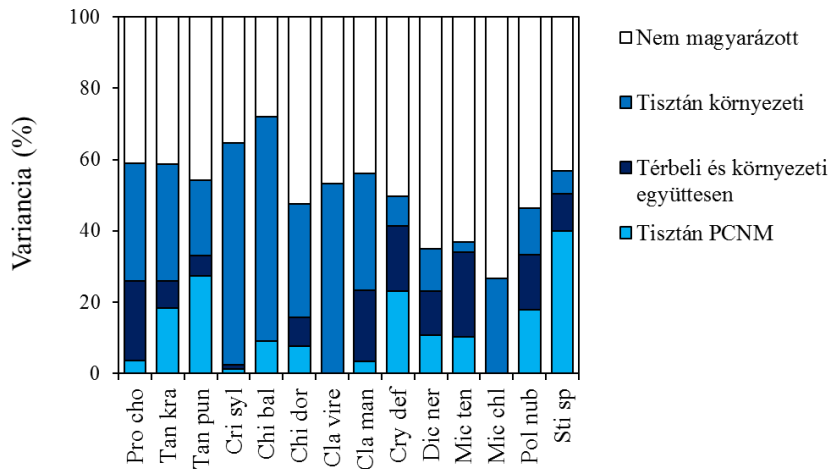


8. ábra. A térbeli és lokális környezeti tényezők árvaszúnyog együttesek összetételére gyakorolt hatásának variancia felosztása. A teljes magyarázott variancia 61,9%. A négyzetek mérete arányos az egyes komponensek magyarázó erejével. A változók listáját és csoportosítását az 1. Függelék tartalmazza. A PCNM rövidítés a főkoordináta analízissel (principal coordinate analysis of neighbouring matrix) képzett térbeli változók csoportját jelöli, TLT alatt pedig a tó léptékű térbeli változóinkat értjük.

A lokális környezeti változók csoportját további három komponensre bontottuk szét: 1) aljzat típusa, 2) növényi anyag és 3) kémiai jellemzők. Ezek közül a vízkémiai jellemzők magyarázó ereje bizonyult a legkisebbnek

(14,3%, közösen magyarázott résszel együtt), ugyanakkor erősen átfedett az aljzat típus (25,0%) és a növényi anyag (26,7%) hatásával. A növényi anyag befolyását tovább bontva azt tapasztaltuk, hogy az élő és lebomló növényi anyag hatása az együttesek szerveződése szempontjából nagyjából megegyezett (külön-külön 11,9 és 11,6%).

Az üledéklakó árvaszúnyoglárva eloszlási mintázatát az egyes taxonok szintjén vizsgálva azt tapasztaltuk, hogy a lokális környezeti tényezők rendszerint nagyobb magyarázó erővel bírnak, mint a térbeli, TLT és PCNM változók (9. ábra, 2. táblázat). Főként a *C. sylvestris* csoport, a *C. balatonicus*, *Cladopelma virescens* és *Microtendipes chloris* csoport tagjai bizonyultak érzékenyek a környezeti tényezőkre. Eloszlási mintázatukat szinte teljes mértékben környezeti változók határozták meg, a térbeliség alig befolyásolta. Az egyedsűrűségbeli különbségek szintén jelentős hányadát tulajdoníthatjuk a környezeti változóknak a *P. choreus* és *C. mancus* csoport tagjai esetében, náluk azonban már nagyobb szerepet játszott a térbeliség. Ugyanakkor voltak olyan taxonok is, mint a *Cryptochironomus defectus*, *P. nubeculosum* és *Stictochironomus* sp., melyek eloszlását elsősorban a térbeli folyamatok irányították. Ebben az esetben, a térbeli és környezeti tényezők együttes hatása mellett, jelentős befolyással bírtak a tisztán térbeli változók is, ami alapján feltételezhetjük, hogy ezen taxonok diszperziója limitált.



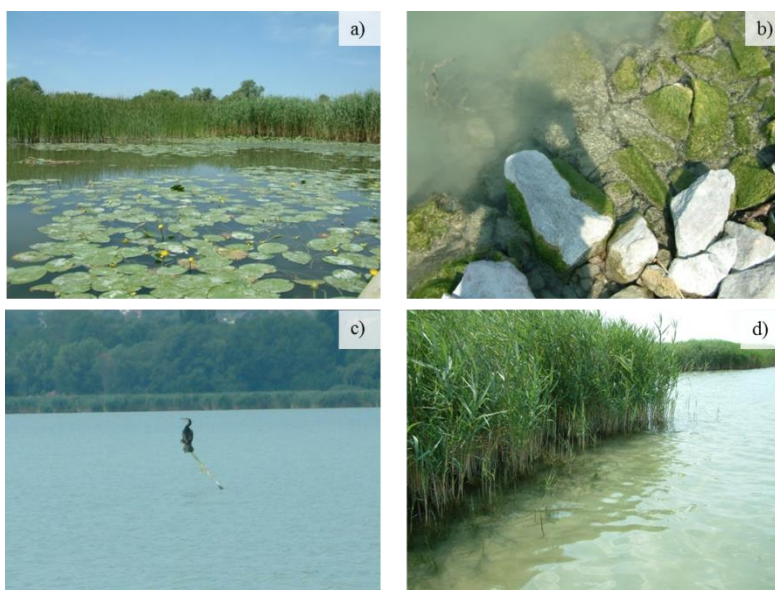
9. ábra. A többszörös másodfokú polinomiális regresszió alapuló variancia felosztás eredménye az egyes domináns taxonok szintjén. A tó léptékű térbeli (TLT) változók hatását a térbeli és környezeti tényezők által közösen magyarázott rész foglalja magába. A taxon nevek rövidítését a 1. táblázat tartalmazza.

2. táblázat. A gyakori árvaszúnyog taxonokkal végzett többszörös másodfokú polinomiális regresszió analízis eredményei.

	PCNIM változók száma (normál és négyzetes alak)	Tó-leptéktű térbeli változók	Környezeti változók	R^2_{adj}	df	F	P
<i>Procladius choreus</i>	2	Emerziáv	(pH) ² , (Vezkép) ² , Iszap, (Iszap) ² , ENB	0,59	8; 119	23,9	<0,001
<i>Tanytus kraatzii</i>	4	-	DO, (DO) ² , (AHB) ² , FHB	0,587	8; 119	23,6	<0,001
<i>Tanytus punctipennis</i>	8	Partiáv	Iszap, (LOI550) ² , (AHB) ²	0,542	12; 115	13,5	<0,001
<i>Cricotopus sylvestris</i> gr.	1	-	(RP) ² , Vezkép, Homok, (Homok) ² , Kő, (LOI550) ² , AHB, FHB, (FHB) ²	0,647	10; 117	24,3	<0,001
<i>Chironomus balatonicus</i>	4	-	(pH) ² , (RP) ² , Vezkép, Homok, Kő, NGyök, LOI550, (LOI550) ² , (FHB) ²	0,712	13; 114	25,2	<0,001
<i>Chironomus dorsalis</i>	3	Partiáv, (Partiáv) ²	(DO) ² , RP, (RP) ² , Iszap	0,476	9; 118	13,8	<0,001
<i>Cladopelma virescens</i>	-	-	DO, (DO) ² , FHB, HimM, (HimM) ² , (FSZA) ² , DSZA, (DSZA) ² , Nlevél	0,532	9; 118	17,0	<0,001
<i>Cladotanytarsus mancus</i> gr.	1	Partiáv	Homok, (Homok) ²	0,561	4; 123	41,6	<0,001
<i>Cryptochironomus defectus</i>	4	-	RP, Homok	0,498	6; 121	22,0	<0,001
<i>Dicrotendipes nervosus</i>	4	Partiáv	Vezkép, (AHB) ²	0,349	7; 120	10,7	<0,001
<i>Microchironomus tener</i>	3	Partiáv	(Iszap) ² , Alga, LOI550	0,451	7; 120	15,9	<0,001
<i>Microtendipes chloris</i> agg.	-	-	(Kő) ² , (NGyök) ² , (Alga) ² , DSZA	0,265	4; 123	12,5	<0,001
<i>Polypedium nubeculosum</i>	4	(Emerziáv) ² , Partiáv, (Partiáv) ²	(RP) ² , (LOI550) ²	0,464	9; 118	13,2	<0,001
<i>Stictochironomus</i> sp.	4	Partiáv	Homok, Alga	0,567	7; 120	24,8	<0,001

5.2.2. A funkcionális élőhely jellemzése

A kanonikus korrespondencia analízis (CCA) négy funkcionális élőhely típust és hozzá kapcsolódó lárva együttest különített el, elsősorban az aljzat típusa (pontosabban iszap, homok és kő) és szerves anyag tartalma alapján. Így az 1. csoportba kerültek az északi parti növényállományos mintavételi helyek, valamint a kikötők; a 2. csoportot alkotják a kövezéses élőhelyek; a 3. csoportot a nyíltvízi és növényállomány-mentes északi parti mintavételi helyek; és a 4. csoport foglalja magába a déli parti élőhelyeket (4. kép; az élőhelyek eloszlása a 2. ábrán látható). Ezt a csoportosítást a *k*-közép klaszteranalízis is alátámasztotta (10. ábra.). A csoportok élőhelyi jellemzőit és a hozzájuk kapcsolódó indikátor taxonokat a 3. és 4. táblázat tartalmazza.



4. kép. Élőhely csoportok. a) északi parti növényállomány; b) kövezés; c) nyíltvíz; d) déli parti nádas.

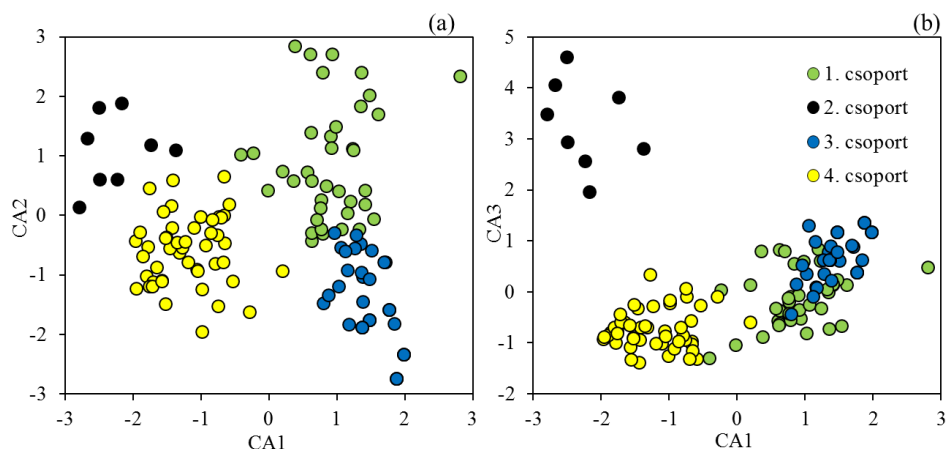
Az élőhely csoportok jellemzése során, az adott rendszeren belül alacsonynak tekintettük a 3-8 mg l⁻¹, közepesnek a 8-15 mg l⁻¹, míg magasnak a 15-21 mg l⁻¹ oxigén tartalmat. A redox potenciál esetében pedig a -66-90 mV közöttiekre alacsony, a 90-180 mV közöttiekre közepes, és a 180-366 mV közöttiekre magas értékeként hivatkozunk.

Röviden összefoglalva, az 1. csoportot képező mintavételi helyekre jellemző a növényzeti borítás, valamint a szerves anyagban gazdag, alacsony vagy közepes oxigén tartalmú és redox potenciálú lágy, finom szemcsés üledék. Összesen 10 indikátor taxon köthető ehhez az élőhely csoporthoz; köztük például a *C. virescens*, *C. balatonicus*, *Tanytus kraatzi*, *C. dorsalis* és *Paratanytarsus* sp.

A 2. csoport alacsony vízmélységen található, *Cladophora* sp. algával borított kövezéses élőhelyein, jó oxigén viszonyokat és magas redox potenciál értékeket mértünk. Itt jellemzően a *Cricotopus reversus*, *C. sylvestris* csoport és *Orthocladius oblidens* taxonok fordultak elő.

A nyíltvízi és növényzetmentes északi parti helyeken (3. csoport), az 1. csoporthoz hasonlóan, lágy, finom szemcsés üledék alkotta az aljzatot, közepes szerves anyag tartalommal. Az oxigén ellátottság közepes vagy magas volt, alacsony vagy közepes redox potenciál értékekkel. Indikátor taxonokként pedig a *P. choreus*, *Microchironomus tener* és *Tanytus punctipennis* jelentek meg.

A 4. csoportot alkotó élőhelyek homokos aljzatára alacsony szerves anyag tartalom, középestől magas oxigén koncentráció és közepes redox potenciál volt jellemző, ami a *C. mancus* csoport, valamint *C. defectus* és *Stictochironomus* sp. taxonoknak kedvezett.



10. ábra. A mintavételi helyek csoportosulása a kanonikus korrespondencia elemzés első és második (a) és első és harmadik (b) tengelye (CA) mentén. A *k*-közép módszer eredménye alapján a mintavételi helyek négy csoportba tömörültek. 1. csoport (zölddel): északi parti növényállománnyal borított helyek és kikötők; 2. csoport (feketével): kövezés; 3. csoport (kékkel): nyíltvízi és növényzetmentes északi parti helyek; 4. csoport (sárgával) homokos aljzatú déli parti mintavételi helyek.

3. táblázat. A funkcionális élőhely csoportok főbb környezeti jellemzőinek medián, minimum és maximum értékei. A csoportok élőhelyi sajátosságaiban mutatkozó különbségeket Kruskal-Wallis módszerrel (ANOVA K-W) teszteltük. A jobb felső indexben eltérő betűvel jelölt medián értékek, a Mann-Whitney páronkénti post-hoc teszt alapján, szignifikánsan különböznek egymástól ($P < 0,05$). A rövidítéseket az 1. Függelék tartalmazza.

	1. csoport (38 hely)		2. csoport (8 hely)		3. csoport (34 hely)		4. csoport (48 hely)		K-W				
	median	max.	median	max.	median	max.	median	max.					
Emerziáv (m)	1 ^a	0	1000	3	400	245 ^b	1	5500	2 ^a	0	500	49,2	<0,001
Hínártáv (m)	5 ^a	0	200	1	50	270 ^b	0	5500	15 ^a	0	450	31,2	<0,001
Nyíltáv (m)	20 ^b	0	129	0	50	0 ^a	0	50	0 ^a	0	100	27,6	<0,001
Parttáv (m)	38 ^b	0	190	0	1	303 ^d	5	5500	54 ^c	0	380	50,1	<0,001
VízM (m)	0,7 ^c	0,1	2,3	0	0,2	2,3 ^d	0,3	4,5	0,6 ^b	0,1	2,2	64,1	<0,001
T (°C)	25,4 ^b	18,8	27,4	19,7	29,8	22,9 ^a	21,6	27,1	26,5 ^c	19,4	33,3	20,5	<0,001
pH	7,2 ^a	5,6	8,2	6,7	7,9	7,8 ^b	6,7	8,4	7,7 ^b	6,5	9	25,2	<0,001
DO (mg l ⁻¹)	8,9 ^a	3,6	14,1	9,6	17	12,9 ^b	11,1	16,1	14,4 ^b	6,7	20,6	67,7	<0,001
RP (mV)	36 ^a	-67	149	289	365	137 ^b	-48	184	90 ^b	-15	279	42,9	<0,001
Vezkép (µS cm ⁻¹)	847 ^c	760	914	832 ^{abc}	858	841 ^b	806	868	814 ^a	634	864	25,2	<0,001
Agyag (%)	0	0	0	0	0	0	0	50	0	0	0	2,8	0,429
Izszap (%)	100 ^d	20	100	0	0	100 ^c	0	100	10 ^b	0	70	96,9	<0,001
Homok (%)	0 ^a	0	60	0	0	0 ^a	0	0	90 ^b	30	100	114	<0,001
KagylóH (%)	0 ^a	0	80	0	0	0 ^b	0	60	0 ^a	0	40	12,4	0,006
Kő (%)	0 ^a	0	0	100	100	0 ^a	0	10	0 ^a	0	20	103,4	<0,001
NGyök (0-5)	0 ^a	0	3	0 ^{ab}	0	0 ^d	0	5	0 ^b	0	5	12,6	0,006
Alga (%)	0 ^a	0	80	30	100	0 ^a	0	0	0 ^a	0	100	45,8	<0,001
ENB (%)	8 ^c	0	100	0 ^{ab}	0	0 ^a	0	30	0 ^{bc}	0	80	21,9	<0,001
AHB (%)	0 ^a	0	100	0 ^a	0	0 ^a	0	30	0 ^a	0	90	8	0,046
FHB (%)	0	0	80	0	0	0	0	0	0	0	30	5	0,175
TNB (%)	55 ^c	0	100	0 ^{ad}	0	0 ^{ad}	0	60	30 ^b	0	95	46,4	<0,001
HínM (m ²)	0	0	2000	0	0	0	0	500	0	0	5000	10,4	0,016
Chl-a (µg g üledék dwt ⁻¹)	51 ^b	9	1195	427 ^c	1078	17 ^a	1	744	17 ^a	2	104	47,9	<0,001
LOI550 (%)	16 ^c	4	81	19 ^c	45	8 ^b	5	27	1 ^a	1	26	88,1	<0,001
FSZA (0-5)	0 ^c	0	5	0 ^{ab}	0	0 ^b	0	1	0 ^a	0	1	24,9	<0,001
DSZA (0-5)	0 ^b	0	5	0 ^a	0	0 ^a	0	2	0 ^a	0	2	23,1	<0,001
NLevél (0-5)	2 ^b	0	5	0 ^a	0	0 ^a	0	2	0 ^a	0	5	32,9	<0,001

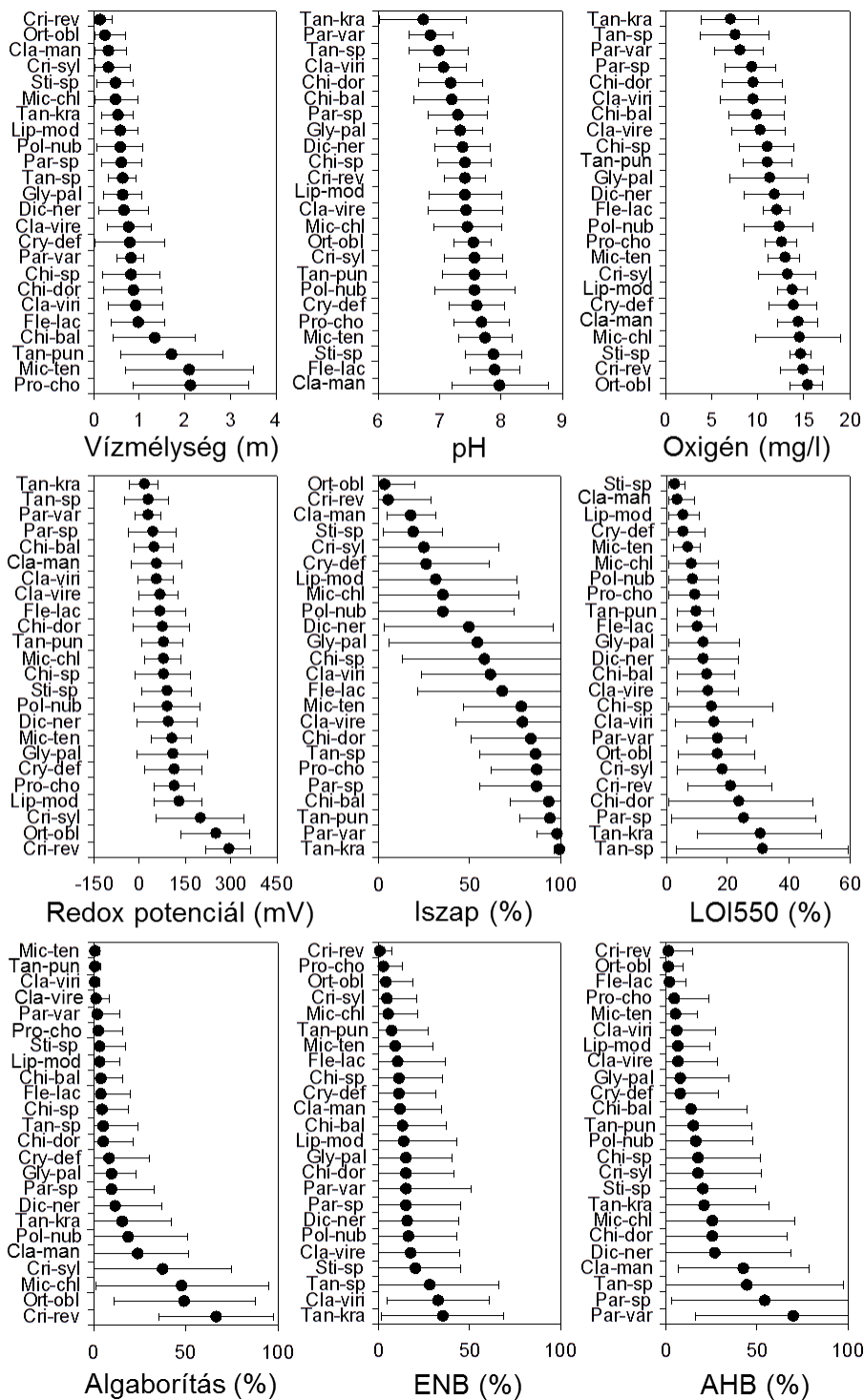
4. táblázat. A négy élőhely csoport jellemző árvaszúnyog taxonjainak indikátor értékei (IV – indicator values) és statisztikai szignifikanciája (9 999 permutációval).

	Taxon	IV	<i>t</i>	Rank	<i>P</i>
1. csoport	<i>Cladopelma virescens</i>	62,1	6,09	9	<0,05
	<i>Chironomus balatonicus</i>	58,8	6,19	4	<0,05
	<i>Tanypus kraatzi</i>	56,6	8,21	3	<0,05
	<i>Chironomus dorsalis</i>	44,6	3,42	126	<0,05
	<i>Paratanytarsus</i> sp.	33,4	3,83	103	<0,05
	<i>Parachironomus varus</i>	31,4	4,85	40	<0,05
	<i>Tanytarsus</i> sp.	30,5	3,29	152	<0,05
	<i>Cladopelma viridulum</i>	21,1	2,27	395	<0,05
	<i>Guttipelopia guttipennis</i>	21,1	3,58	127	<0,05
	<i>Dicrotendipes lobiger</i>	18,4	3,06	177	<0,05
2. csoport	<i>Cricotopus reversus</i>	86,2	13,46	1	<0,05
	<i>Cricotopus sylvestris</i> gr.	85,5	9,72	1	<0,05
	<i>Orthocladius oblidens</i>	59,4	10,33	1	<0,05
3. csoport	<i>Procladius choreus</i>	68,8	8,71	1	<0,05
	<i>Microchironomus tener</i>	62,7	7,13	4	<0,05
	<i>Tanypus punctipennis</i>	38,4	4	82	<0,05
4. csoport	<i>Cladotanytarsus mancus</i> gr.	72	6,07	4	<0,05
	<i>Cryptochironomus defectus</i>	42,8	3,84	66	<0,05
	<i>Stictochironomus</i> sp.	38,1	4,85	41	<0,05

5.2.3. A domináns taxonok optimumai és tolerancia spektrumai

Vizgáltuk azon domináns taxonok optimumát és toleranciáját, melyek több mint 10 mintában jelen voltak. A főbb környezeti gradiensekre kapott eredményeinket a 11. ábra mutatja be. Láthatjuk, hogy az 1. élőhely csoport karakter taxonjai, pontosabban a *T. kraatzi*, *Paratanytarsus* sp. és *C. dorsalis* taxonok számára az alacsony oldott oxigén tartalom és az alacsony redox potenciálú, lágy, finomszemcsés üledék bizonyult az optimálisnak. Az üledék szerves anyag tartalmát (LOI550), valamint a felszínen kiterülő levelű és az alámerült hínárborítást tekintve, a toleranciájuk viszonylag széles

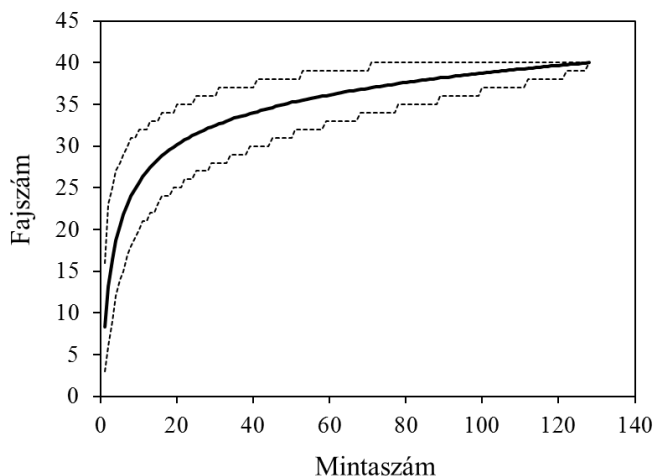
tartományban mozgott, de az optimumuk magas volt. Nem meglepő, hogy a kövezéses (2. csoport: *C. reversus*, *C. sylvestris* csoport és *O. oblidens*) és nyíltvízi (3. csoport: *P. choreus*, *M. tener* és *T. punctipennis*) élőhelyek jellemző taxonjai bizonyos optimum görbék két ellentétes végén foglaltak helyet. A *C. reversus*, *C. sylvestris* csoport és *O. oblidens* előfordulása a magas oxigén koncentrációjú és redox potenciálú, algával borított élőhelyekre korlátozódott, és az élőhelyi sajátosságoknak megfelelően a kevésbé iszapos üledéket kedvelték. Ezzel szemben a *P. choreus*, *M. tener* és *T. punctipennis* számára a nagyobb vízmélység, lágy, finom szemcsés üledék, közepes oxigén és redox viszonyok, illetve az alacsony algaborítás biztosított kedvező feltételeket. A 4. csoport indikátorainak (*C. mancus* csoport, *C. defectus* és *Stictochironomus* sp.) szintén az alacsony vízállás, de homokos aljzat kedvezett. A redox potenciál, valamint a felszínen kiterülő levelű és az alámerült hínárborítás tekintetében közepes optimummal rendelkeztek, ugyanakkor az alacsony szervesanyag tartalom (LOI550) és algaborítás mutatkozott számukra ideálisnak. A pH esetében nem tapasztaltunk igazán nagy eltéréseket; a *T. kraatzi* optima volt a legalacsonyabb, és a *C. mancus* csoporté a legmagasabb, amihez mindkét taxonnál viszonylag széles tűrőképesség párosult. Ugyanakkor, meglehetősen változatos tolerancia tartományokat kaptunk mind a taxonok, mind a környezeti változók vonatkozásában. Például, azok a taxonok tolerálták leginkább a különböző vízmélységeket, szerves anyag tartalmat (LOI550) és hínárborítást, melyek a legmagasabb optimum értékeket mutatták ezekre a tényezőkre. Azonban, az aljzat százalékos iszap tartalma tekintetében azoknál a taxonoknál tapasztaltunk széles tűrőképességet, melyek a közepes értékeket találták optimálisnak.



11. ábra. A domináns árvaszűnyog taxonok optimuma és tolerancia tartománya különböző környezeti változók vonatkozásában. A taxon nevek rövidítését az 1. táblázat tartalmazza.

5.3. Az üledéklakó árvaszűnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén

Az intenzív mintavétel eredményeként a teljes fajkészletünk, vagyis a γ -diverzitás, összesen 40 taxont ölel fel (lásd 1. táblázat). Négy taxon volt, melyből egyetlen, és egy, melyből összesen két egyedet tudtunk kimutatni az intenzív gyűjtés eredményeként. Ez a ritka taxonok jelentőségét mutatja, amit tovább erősít, hogy a mintaszámra vonatkoztatott fajtelitődési görbe alapján, a további mintavétel várhatóan újabb fajokat eredményezett volna (12. ábra).

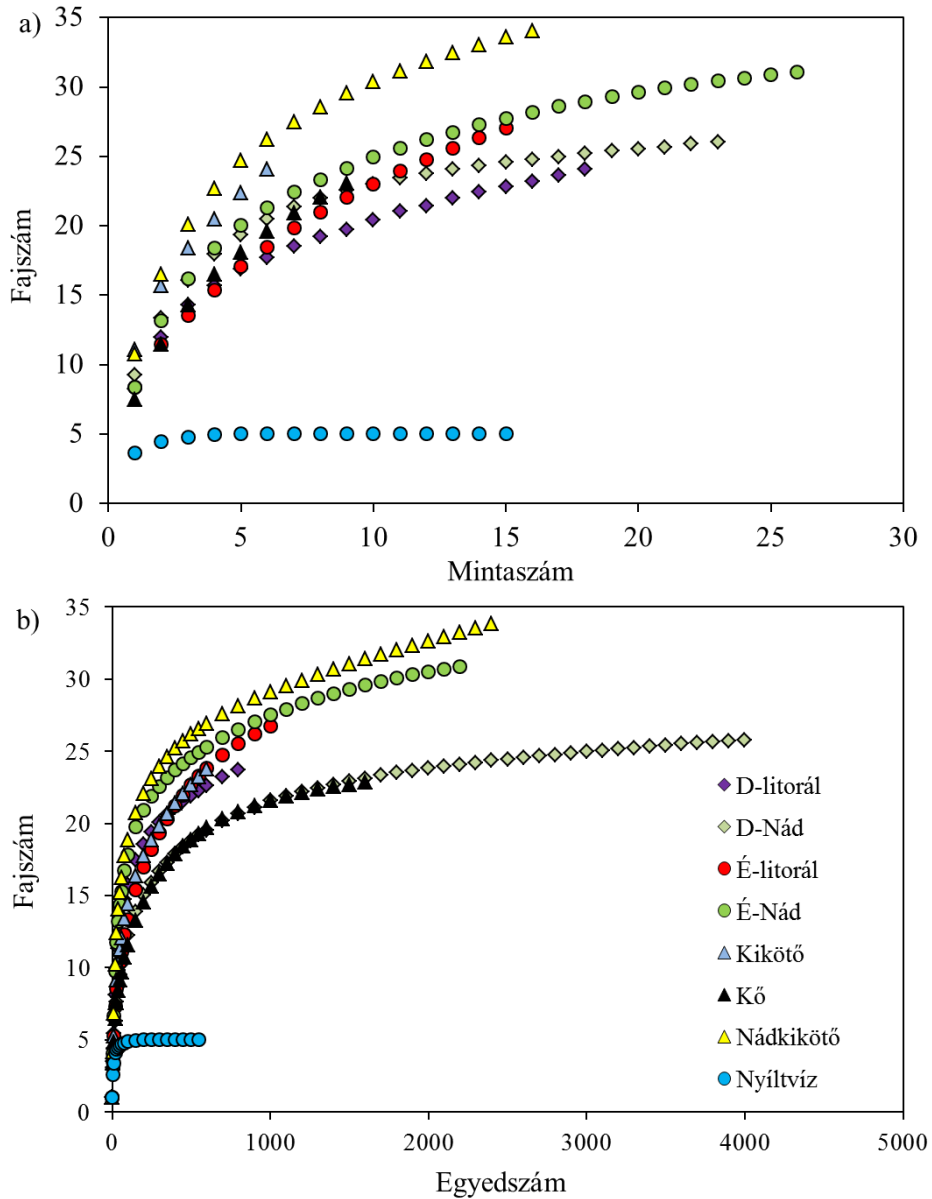


12. ábra. Az üledéklakó árvaszűnyogok mintaszámra vonatkoztatott fajtelitődési görbéje.

A legalacsonyabb fajgazdagságot a nyíltvízi régióban tapasztaltuk, ahol a görbe 5 taxonnál érte el a telítődési szakaszt, a legmagasabbat pedig a kisebb nádkikötők esetében, aminek a görbéje még 34 taxonnál is meredeken emelkedett. A többi élőhely csoport fajgazdagságában is tapasztaltunk különbségeket, de ezek már nem különültek el olyan élesen egymástól (13a ábra). Az egyedszámra vonatkoztatott fajtelitődési görbék is hasonló tendenciát mutatnak; a fajszegény nyíltvízi régió elválik a többi élőhely csoporttól, azonban a nádkikötők fajgazdagsága már nem haladja meg kiugró mértékben a többi csoportét (13b ábra).

A diverzitás particionálást mind az additív, mind a multiplikatív módszerrel elvégeztük. Azonban, mivel az elemzések minden változó (élőhely, illetve egyedi környezeti változók; β_2 szint) esetében a teljes 128 elemű mintára épültek, a modellekben az α - és γ -diverzitás állandó volt (8,2; ill. 40). A tó léptékben tapasztalt α -diverzitást (8,2 taxon; 14. ábra)

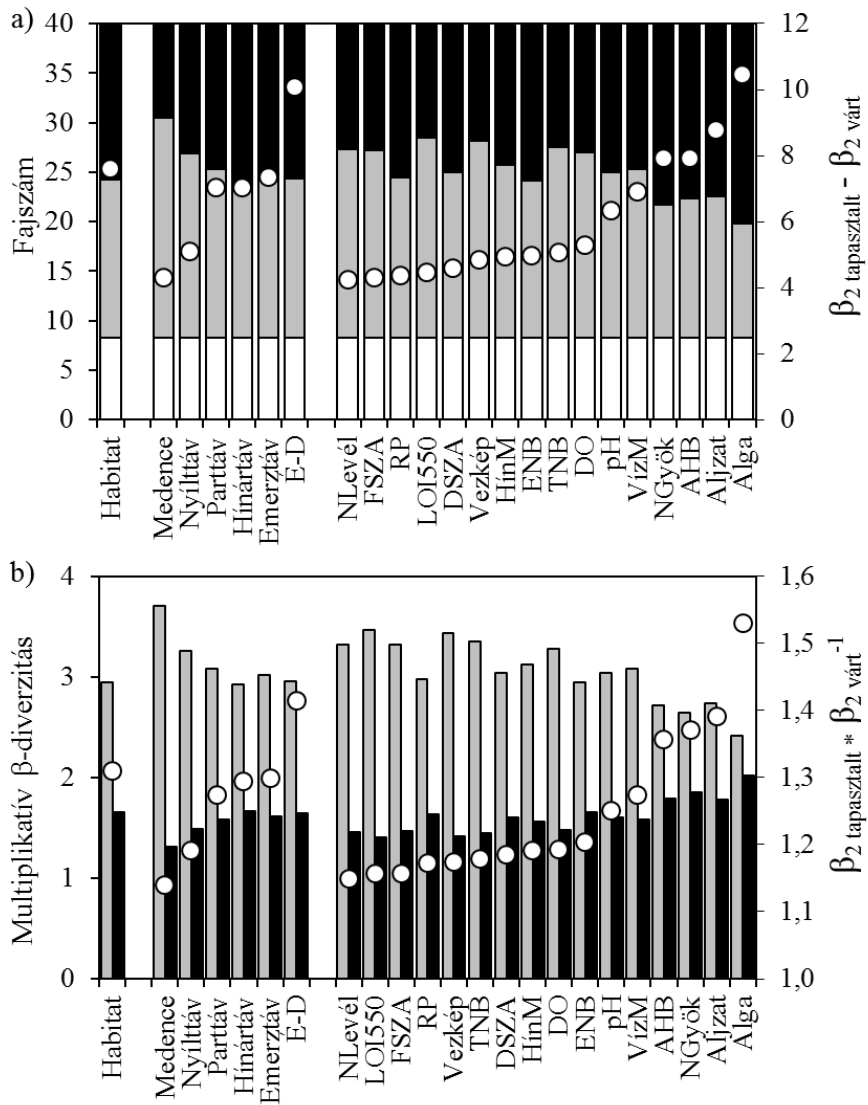
meglepően alacsonynak találtuk; a null modell alapján várt értéknek (16,8 taxon) csupán a fele volt. Ez arra enged következtetni, hogy a fajok eloszlása határozottan nem véletlenszerűen alakult a mintavételi helyek között.



13. ábra. Az üledéklakó árvaszűnyogok a) mintaszámra és b) egyedszámra vonatkoztatott fajtelődési görbéi élőhely csoportonként.

A mintánkénti átlagos taxonszám szignifikánsan alacsonyabbnak (kevesebb, mint fele) bizonyult a nyíltvízi régióban ($3,5 \pm 0,5$; α), mint a többi élőhelyen, amelyek között e tekintetben lényegi eltérés nem mutatkozott (7,4-11,0). A mintavételi helyek átlagos fajgazdagsága szintén szignifikánsan variált a 13 vizsgált környezeti gradiens mentén, azonban ezen eltérések nem mutattak határozott tendenciát.

A mintavételi helyek közötti β_1 -diverzitás mind a szubjektív (általunk előre kijelölt) élőhelyek, mind az egyes konkrét környezeti gradiensek mentén végzett elemzések során, illetve mind az additív, mind a multiplikatív diverzitás felosztással a vártnál magasabbnak bizonyult (14a ábra). Az élőhelyek közötti β_2 -diverzitás 7,6 taxonnal meghaladta az előre jelzett értéket az additív modell alapján (14a ábra), ami az élőhely típusok fajkészletének jelentős mértékű különbözőségére utal. A környezeti gradiensek mentén szintén szignifikáns taxon kicserélődésre enged következtetni a vártnál 4,2-10,5 taxonnal magasabb β_2 -diverzitás. A megfigyelt és a várt β_2 -diverzitás különbsége alapján (csökkenő sorrendben) az algaborítás, az aljzat típus, a hínárborítás, a nádgyökér jelenlét, a nádfaltól való távolság, a hínárállománytól való távolság, a parttól való távolság, a vízmélység és a pH gradiensek befolyásolták leginkább a taxon kicserélődést. Ezt az eredményt a multiplikatív diverzitás felosztás is alátámasztotta, csupán az egyes vizsgált gradiensek fontossági sorrendjében volt némi eltérés az additív módszerhez képest (14b ábra).



14. ábra. Additív (a) és multiplikatív (b) diverzitás felosztás élőhely típus szerint, illetve az indirekt térbeli és direkt környezeti gradiensek mentén, két hierarchikus szinten: a minták (α és β_1) és környezeti gradiensek (β_2 ; élőhely típus, térbeli és- direkt környezeti gradiens). Az α -diverzitást fehérrel, a β_1 -diverzitást szürkével, a β_2 -diverzitást feketével jelöltük. A fehér körök a β_2 tapasztalt - β_2 várt és β_2 tapasztalt * β_2 várt értékeket jelölik. Megjegyezzük, hogy a multiplikatív modellben a β -diverzitás komponensnek nincs mértékegysége, az α -diverzitást pedig nem jelenítettük meg, ugyanis megegyezik az additív modellével (a). A rövidítések magyarázatát az 1. Függelék tartalmazza.

6. Értékelés

6.1. Növényállományok között élő árvaszúnyog együttesek diverzitása

Összességében elmondhatjuk, hogy az egyes növényállományok, holtmedrek, valamint hónapok árvaszúnyog együtteseinek jelentősen eltértek egymástól. Mindegyik magyarító változó befolyásolta az együttesek összetételét, ugyanakkor önmagukban, illetve közösen más-más jelentőséggel bírtak a teljes abundancia, a domináns taxonok abundanciájának, valamint a fajgazdagság alakítása szempontjából.

Ismert, hogy makrovegetáció jelentős szerepet tölt be számos makrogerinctelen szervezet, köztük az árvaszúnyogok életében. Azon kívül, hogy élő- és bűvő helyként szolgálnak, a rajtuk képződő bevonat által fontos táplálékforrást is jelentenek (Papas 2007). Emellett, az eltérő szerkezetű, morfológiai megjelenésű növényfajok más-más környezeti viszonyokat teremtenek az élőlényeknek (Papas 2007, Thomaz és Cunha 2010). Abban pedig több kutató egyetért, hogy a növények által nyújtott környezeti, táplálkozási és élőhelyi feltételek sokkal nagyobb szerepet játszanak a makrogerinctelen együttesek szerveződésében, mint az, hogy milyen növényfajt népesítenek be (Cyr és Downing 1988, Lalonde és Downing 1992, Pieczyńska et al. 1999, Tarkowska-Kukuryk és Kornijów 2008). Az összetett felépítésű növények például nagyobb területet biztosítanak kolonizációs és táplálkozási szempontból, illetve változatosabb életteret is jelentenek az élőlények számára, így általában magasabb abundanciát és diverzebb együttest képesek fenntartani, mint a kevésbé összetett szerkezetű növények (Thomaz és Cunha 2010). Az általunk tapasztalt mintázatok részben ennek megfelelően alakultak. A tagolt, alámerült és felszínen kiterülő levéllel rendelkező *Ceratophyllum* állományokban kaptuk a legnagyobb abundancia értékeket, valamint α - és γ -diverzitást (hasonlóan, mint Cheruvilil et al. 2002, Hansen et al. 2010, Hinojosa-Garro et al. 2010, Tóth et al. 2012). Mindazonáltal, az egyszerű, felszínen kiterülő levelű fehér tündérrózsás állományokban magasabb volt a fajgazdagság, mint a sulymos állományokban, ami alámerült és felszínen kiterülő leveleivel összetettebbnek tekinthető. Ehhez hasonló eredményről számolt be Tarkowska-Kukuryk (2014), aki az egyszerű szerkezetű *Stratiotes aloides* és *Potamogeton lucens* fajokon tapasztalt magasabb fajgazdagságot és denzitást, ami, pozitív kapcsolatot mutatott a növényeken található algabevonattal.

Ugyanakkor megemlíteném, hogy McAbendroth és mtsai. (2005), illetve Dibble és mtsai. (2006) különböző vízinváziókat vizsgálva leírták, hogy a növények szerkezete által meghatározott élőhelyi komplexitás különböző térbeli skálákon mérve másként hat. Ehhez hozzáadódik az is, hogy az a lépték, amelyen az élőlények érzékelik és hasznosítják a környezetüket, függ a testmérettől. Vagyis, a kisebb testű élőlények a növények olyan részein/részeiben élnek inkább, ami a nagyobb testmérettel rendelkezőknek kedvezőtlen (kisebb rések, merevebb növényi részek, stb.). A tagoltság, összetettség ezáltal nem csak az eloszlást befolyásolja, hanem az élőlények közötti interakciókat is, ami szintén hat az együttes szerkezetre.

A vizsgálat kezdetén feltételeztük, hogy a holtmedrek között, valamint szezonálisan, az árvászályog együttesek szerkezetében jelentős eltéréseket fogunk tapasztalni a kolonizációs és szelektív folyamatoknak, illetve az egyes fajok életvitelében fennálló eltéréseknek köszönhetően. A holtmedrek fajkészletükben valóban jelentősen különböztek; az előkerült taxonoknak csupán 48,8%-a jelent meg mindháromban. Mindazonáltal, a Hordódi-Holt-Tisza és a Három-ágú árvászályog együttesének összetétele oly mértékű hasonlóságot mutatott egymással, ami a két holtmeder közötti szabad diszperzióra enged következtetni. A távolabb elhelyezkedő BKHT árvászályog faunája már jobban eltért a másik két holtmederétől. A legtöbb taxon, és a ritka taxonok nagy része is innen került elő, valamint a legmagasabb α -diverzitást is itt észleltük. Mindez ellent mondani látszik a fajszám-terület összefüggésnek (Williams 1943, Adler et al. 2005, Matias et al. 2010). Az elmélet alapján ugyanis a HHT esetében vártuk a legnagyobb fajszámot, mivel a területe 2,5-szer nagyobb, mint a BKHT-é vagy a HAG-é. Ugyanakkor Crist és Veech (2006) leírja, hogy nem lehet ilyen egyértelműen párhuzamot vonni. A fajszám-terület összefüggés ugyanis a β -diverzitást teljes mértékben a terület nagyságnak tulajdonítja, ami csak egyértelműen elhatárolható élőhelyek, vagy izolált együttesek esetében valósulhat meg. Munkájukban azonban kiemelik, hogy az élőhelyek közötti különbségek alakításában sokkal nagyobb szerepet játszhatnak a terület nagyságától független változók, folyamatok (pl. élőhelyi heterogenitás, diszperzió). Ennek alapján, és figyelembe véve, hogy a teljes árvászályog gyakoriság hasonlóan alakult a holtmedrek között, arra a következtetésre jutottunk, hogy elsősorban a holtmedrekben uralkodó környezeti feltételek (kémiai tulajdonságok, az elérhető táplálékforrások, predáció) okozhatták a fajkészletbeli különbségeket.

Čerba és mtsai. (2010) *Myriophyllum* állományok árvaszúnyog együtteseinek három fő kolonizációs ciklust tudtak elkülöníteni az idő előrehaladtával, a taxonok dominancia viszonyainak változására alapozva. A növényállományok megjelenésétől kezdve hasonló kolonizációs mintázatot vártunk, egyed és fajszám növekedéssel. Ez azonban nem így történt. A taxonok 90%-a már a júniusi mintákban jelen volt és azt követően, az erősen csökkenő fajszám mellett, mindössze három új taxont sikerült kimutatnunk. Mindez a kialakuló növényállományok igen gyors kolonizációjára utal, illetve, hogy a különbségek alakításában az együttesekre ható környezeti szűrő folyamatoknak, valamint a taxonok fenológiai sajátosságainak volt jelentős szerepe. Ugyanakkor, tekintve, hogy csak a fajgazdagság csökkent a vegetációs periódus alatt, míg a teljes abundancia nem, feltételezhetjük, hogy ezek a szűrő folyamatok inkább faj, mint csoport (értsd Chironomidae kontra egyéb vízi makrogerictelen) specifikusak. Az α -diverzitás (vagyis a mintánkénti átlagos fajgazdagság) szintén stabil maradt a vizsgálat alatt. Ez, az idővel csökkenő teljes fajgazdagság mellett jelzi, hogy a növénylakó árvaszúnyog együttesek szezonális szukcessziójuk során homogenizálódnak.

6.2. Térbeli és lokális környezeti tényezők hatása az üledéklakó árvaszúnyoglárva-együttesekre

A növényállományok között élő árvaszúnyogok tanulmányozása újabb kérdéseket vetett fel az együttesek szerveződésére ható folyamatokkal kapcsolatban, aminek megismeréséhez a Balaton változatos élőhelyeinek vizsgálatával igyekeztünk közelebb kerülni. Az élőhelyi heterogenitás és a környezeti tényezők relatíve hosszú gradiensei megfelelő háttérrel biztosítottak a környezeti szűrő folyamatok megfigyeléséhez. Ugyanakkor feltételeztük, hogy a tó nagyságából adódóan, a térbeliségnek is szerepe lesz az együttesek alakításában, jóllehet, az eloszlási mintázatokat tanulmányozó vizsgálatok általában arra a következtetésre jutottak, hogy kis léptékben (mint pl. egy tavon belül), a relatíve jó diszperziós képességű élőlényekre elsődlegesen a lokális környezeti szűrő folyamatoknak van hatása, a térbeli folyamatok kevésbé jelentősek (Leibold et al. 2004, Cottenie 2005, Beisner et al. 2006, Heino 2013a,b).

A környezeti szűrők erős befolyásoló szerepét az együttesek szintjén és számos taxon esetén valóban tapasztaltuk. Mindazonáltal azt is elmondhatjuk, hogy az árvaszúnyoglárvák tavon belüli eloszlásában

mutatkozó nem-véletlenszerű mintázat egy jelentős része a lokális környezeti feltételektől függetlennek bizonyult, vagyis térbeli tényezőkhöz volt köthető.

Az együtteseket alakító térbeli folyamatokat a térbeli változóink két csoportja igen jól lefedte. A tó-léptékű változók nem csak a tavon belüli, durvább környezeti mintázatokat, hanem a diszperziót befolyásoló térbeliség egy részét is leképezték. A parttól, illetve emerz növényzettől való távolság, például, megjelenít egy parttól a nyílt víz felé mutató gradienst, amivel együtt jár több környezeti jellemző megváltozása is; úgy, mint a vízmélység növekedése, a növényzeti borítás és az üledék szerves anyag tartalmának csökkenése, stb.. Ezen kívül, a nyílt víz felé haladva egyre nő a tavon belüli élőhelyek és azon környező vizes élőhelyek (berkek) közötti távolság, melyek fajkészlete kolonizációs szempontból fontos lehet, ami befolyásolja a benépesülést (Patrick és Swan 2011). Ugyanakkor, ezek a tényezők önmagukban csak igen kis magyarázó erővel bírtak, hatásuk nagyrészt átfedett a környezeti és PCNM változókéval. A PCNM analízis viszont lehetővé teszi az adatokban rejlő térbeli struktúra szélesebb skálán történő vizsgálatát is, ami tovább segíti a diszperziós folyamatok felismerését (Borcard et al. 2004, Cottenie 2005).

Az árvaszúnyogok imágóit közepes vagy jó diszperziós képességű élőlényeknek tartják. Ez azonban függ számos környezeti tényezőtől (pl. légmozgás), és fajonként is igen eltérő lehet (Armitage et al. 1995, Heino 2013a,b). Delettre és mtsai. (1992) jelentős különbségeket találtak a szárazföldi és a vízben fejlődő lárvájú árvaszúnyog fajok diszperziós viselkedésében. A vízi lárvával rendelkezők például mozogtak a megfigyelt területek között, de előnyben részesítették a nyíltabb élőhelyeket, és nem igazán távolodtak el a nyíltvíztől. A szárazföldiek között viszont voltak, akik igen messzire elrepültek. Emellett, az egyes fajok az élőhely fragmentáltságára és változatosságára is másként reagáltak. Delettre és Morvan (2000) ezt a megfigyelést tovább vizsgálva megállapították, hogy tájléptékben a víztől való távolság, illetve a táj nyíltsága, lokális léptékben pedig a bűvőhelyként szolgáló makrovegetáció minősége és struktúrája gyakorol hatást az imágók eloszlására. Nem teljesen ismert, hogy pontosabban milyen folyamatok alakíthatják a fajok közötti különbségeket, de biztosan függ azok mobilitásától, gyakoriságától, az alap fajkészlet eloszlásától és diverzitásától is (Palmer et al. 1996, Shurin et al. 2000, Patrick és Swan 2011, Heino 2013b). Ezek a különbségek ugyanakkor megmutatkoznak a diszperziós folyamatok, és a környezeti szűrők

egymáshoz viszonyított jelentőségében is (McCauley 2007, Pandit et al. 2009, Verberk et al. 2010). Specziár és Vörös (2001), illetve Specziár (2008) leírták, hogy a *C. balatonicus*, ami a Balaton egy gyakori, nagyobb testű faja, igen magas diszperziós kapacitással rendelkezik, és megfelelő táplálkozási feltételek (algaprodukció) mellett, egyetlen generáció alatt is képes a tó jelentős területét kolonizálni. Ezzel szemben más, kisebb testméretű, szintén nyíltvízi fajok (*P. choreus*, *T. punctipennis*, illetve *M. tener*) elterjedési mintázatában tapasztalt variancia jó része PCNM változókhoz volt köthető, ami limitált diszperzióra utal, ezen a kisebb, tavi léptéken is.

A környezeti, PCNM és tó-léptékű térbeli változók befolyásoló hatásának nagyarányú átfedése a környezeti feltételek jelentős térbeli strukturáltságára utal, amit megfigyelhetünk a parttól a nyíltvíz felé mutató gradiens mentén, valamint az északi és déli part közötti különbségekben is. A nyíltvíz árvaszűnyog együtteseinek korábban már leírtak egy alga abundanciával összefüggő, longitudinális gradienst (Specziár és Bíró 1998, Specziár és Vörös 2001). Azonban, a mi esetünkben sem a klorofill-a koncentráció, sem a medence (mint tó-léptékű változó) nem került be a statisztikai elemzésbe magyarázó változóként. Ennek az lehet az oka, hogy elemzéseinkben a parti zónán belüli és a litorális – nyíltvíz közötti gradiensek markáns hatása valószínűleg elnyomta ezt a gyengébb, hosszirányú trendet.

A környezeti változók közül az üledék fizikai jellemzői és a különböző növényi anyagok (alga, élő vízi növények és növényi törmelékek) jelenléte bírt különösen erős magyarázó erővel. A finom szemcsés üledék frakció aránya, valamint a kövezés például egyértelműen meghatározza az üledékben lakó, a tubulusokat készítő és az üledék felszínén, szabadon élő lárvák eloszlását (Wolfram 1996, Rae 2004). Az árvaszűnyog taxonok környezeti optimuma szintén e tényező mentén válik el legélesebben (Árva et al. 2015). A kémiai változók önmagukban már kevésbé befolyásolták az együtteseket, hatásuk nagyban átfedett az üledékével és a növényével. Az üledék fizikai sajátosságai gyakran más változókkal is korrelálnak, melyek hatást gyakorolnak az árvaszűnyog együttesek szerkezetére (Ruse 1994, Rae 2013). A Balatonban például, a homokos, vagy még inkább a köves aljzatú élőhelyek általában hullámvásznak kitettek, és alacsony szerves anyag tartalommal és magas oxigén koncentrációval voltak jellemezhetőek.

A szerves anyag tartalom szintén meghatározó az árvaszűnyogok eloszlása szempontjából, már mikrohabitat szinten is (Ruse 1994, Ali et al. 2002, Syrovátka et al. 2009). Jóllehet a lebomló növényi anyagok fontos

táplálékforrást jelentenek, gyakran kedvezőtlen kémiai környezetet teremtenek az élőlények számára (Carpenter és Lodge 1986, Porinchu és McDonald 2003, Papas 2007). Nem meglepő módon, a legmagasabb szervesanyag (LOI550) értékeket az északi part nádas állományainál mértük, és itt kaptuk a legalacsonyabb oxigén koncentráció és redox potenciál értékeket is, amit leginkább a *T. kraatzi*, valamint a *Tanytarsus* és *Paratanytarsus* taxonok tudtak tolerálni.

Elsősorban az üledék fizikai tulajdonságait, a növényállományok sűrűségét és a lebomló növényi anyagokat alapul véve négy élőhely csoportot, és hozzájuk kapcsolódó árvaszúnyoglárva-együttest tudtunk elkülöníteni. Az élőhely csoportok a következőképpen alakultak: (1) északi, növényállományos part menti élőhelyek, valamint kikötők, finom szemcsés üledékkel és magas szerves anyag tartalommal; (2) algával borított kövezés; (3) alacsony szerves anyaggal és finomszemcsés üledékkel jellemezhető nyíltvíz; (4) homokos aljzatú, szerves anyagban szegény déli parti élőhelyek. Észak-déli irányban megfigyelhettünk egy természetes élőhely és együttes gradienst, amit erősen befolyásol a régióban domináló északi szél. Emellett az emberi hatás is egyértelműen megmutatkozott, két új élőhely típust eredményezve. Az egyik a part stabilizálását biztosító kövezés (2. csoport), amit *C. reversus*, *C. sylvestris* csoport és *Orthocladius oblidens* dominanciájú, jellegzetes együttesek népesítettek be. A másik a védett hajókikötők, melyek együtteseinek összetétele az északi parti, növényállományos élőhelyekéhez hasonlított.

Eredményeink alapján tehát elmondhatjuk, hogy a tó üledéklakó árvaszúnyog együtteseinek szerveződését jól magyarázták a „metaközösség elmélet” különböző alapelvei. Azonban más vizsgálatokhoz hasonlóan (McCauley 2007, Pandit et al. 2009, Verberk et al. 2010), láthattuk, hogy a térbeli és környezeti folyamatok jelentősége igen eltérhet a fajok között. Ebből adódóan úgy véljük, hogy a faj-környezet kölcsönhatást leíró, prediktív modellekben nagyobb figyelmet kell fordítani az együtteseket alakító térbeli változók szerepére, tavi léptékben is.

6.3. Az üledéklakó árvaszúnyog taxonok diverzitásának vizsgálata szubjektív élőhelyek és egyedi környezeti gradiensek mentén

Látván, milyen lényeges hatással vannak a környezeti feltételek, illetve a különböző környezeti gradiensek az árvaszúnyogok eloszlására és a taxonok élettér felosztására (optimum és tolerancia eltérések), feltételeztük, hogy a fajgazdagságra és a fajkicserélődésre szintén lesz befolyásuk. Ennek vizsgálatára hierarchikus diverzitás felosztást alkalmaztunk, és elemeztük, hogy a teljes fajgazdagsághoz mennyiben járulnak hozzá az α -, és β -diverzitás komponensek. Ugyanakkor, a tavon belüli diverzitás mintázatok megértéséhez lényeges megismernünk, hogy miként változik a β -diverzitás a különböző élőhelyek, valamint környezeti gradiensek között. Ezért a β -diverzitást felosztottuk minták közötti nem magyarázott variabilitásra (β_1), és környezeti feltételekhez köthető fajkicserélődésre (β_2).

A mintán belüli, α -diverzitást meglepően alacsonynak találtuk (20,5%), vagyis a teljes diverzitás nagy részét a β -komponensek alakították. Ehhez hasonló α -diverzitást tapasztaltak Suurkuuka és mtsai. (2012), három finn tó litorális zónájának makrogerinctelen együtteseit vizsgálva. Ugyanakkor, jóval magasabbnak bizonyult a Stendera és Johnson (2005) által, 677 svéd tó szintén litorális makrogerinctelen együtteseinél észlelt 5-8%-os értékekhez képest. Nem szabad elfelejtenünk azonban, hogy az α -, és β -diverzitás mintázatok alakulása léptékfüggő, ennél fogva az, hogy mit határozunk meg lokális diverzitásnak nem csupán a diverzitás felosztást befolyásolja (Matias et al. 2010, Beck et al. 2012), hanem a diverzitás komponensek relatív jelentőségét is (Schmera és Erős 2008). A gyűjtéseink során alkalmazott Ekman-Birge markoló által mintázott üledékfelület, az üledéklakó makrogerinctelen vizsgálatok esetében standard mintavételi egységnek tekinthető, így biodiverzitás vizsgálatokban szintén gyakran alapul veszik, mint α -diverzitást (pl. Free et al. 2009, Molozzi et al. 2013). A fentebb említett makrogerinctelen vizsgálatok (Stendera és Johnson 2005, Suurkuuka et al. 2012) „kick and sweep” módszeren alapultak, mely esetben a gyűjtés jelentősen nagyobb felületről, más szelektivitással (kézihálós gyűjtés) történik. A miénkhez hasonló mintavételi módszert alkalmazva, Molozzi és mtsai. (2013) a mintán belüli α -diverzitás (43,7%), illetve a minták közötti β_1 -diverzitás komponens hozzájárulását találták meghatározónak a teljes makrogerinctelen diverzitáshoz. A régiók és vízgyűjtők közötti fajkicserélődés mértéke itt elenyésző volt.

A környezeti gradiensek mentén nem sikerült megfigyelnünk semmilyen jellegzetes trendet az α -diverzitás alakulásában, azt leszámítva, hogy szignifikánsan kevesebb taxon volt jelen a nyíltvízi mintákban, mint a part menti élőhelyeken. Ebből arra következtethetünk, hogy a tavon belül más folyamatok irányíthatják az együttesek szerveződését, mint nagyobb léptékben, ahol inkább a szélesebb környezeti gradiensek (pl. klimatikus gradiensek) hatása érvényesül (Nyman et al. 2005, Kraft et al. 2011).

Mind a környezeti változók heterogenitásához köthető β_2 -diverzitás, mind az élőhelyek közötti, nem magyarázható variabilitást reprezentáló β_1 -diverzitás a vártnál magasabbnak bizonyult. Várakozásainknak megfelelően, a fajgazdagság jelentősen eltért az egyes élőhely típusok között, és a magas β_2 érték szignifikáns fajkicserélődésre utal ezen a szinten. Külön kiemelendő, hogy a Balaton területének nagy részét kitevő nyíltvízről csupán az összes taxon 12,5%-a (5 taxon) került elő, és a fajtelítődési görbe több faj jelenlétét nem is valószínűsítette. Mindezek mellett, a magas α -diverzitása (70,6%) arra utal, hogy ezen az élőhelyen sokkal egyenletesebb a fajok eloszlása, mint más habitatokban. Összességében, figyelembe véve a tó teljes fajkészletének alacsony reprezentáltságát a nyíltvízen, úgy gondoljuk, jóval nagyobb hangsúlyt kellene fektetni a part menti élőhelyekre a felmérések és a monitoring vizsgálatok során.

A legnagyobb fajgazdagságot a már korábban is említett, ember által létrehozott, kisebb, nádasokban megbúvó csónakkikötőkben találtuk. Annak ellenére, hogy ez az élőhely a tó egészéhez viszonyítva igen csekély területet fed le, a talált fajok nagy része jelen volt ezekben a kikötőkben, és a rarefaction analízis alapján számos további fajt is találhattunk volna. A magas fajgazdagság az élőhely sajátosságaival magyarázható; a magas növényzeti borítottságnak köszönhetően heterogén, táplálékban gazdag (lebomló növényi anyag, baktérium flóra, stb.) környezetet biztosít az élőlények számára, illetve a hullámszárnak sincsenek úgy kitéve, mint a hasonló, természetes élőhelyek. Ez az eredmény ellentmondani látszik annak az általános véleménynek, miszerint az emberi beavatkozások okozta élőhely változások a diverzitás leromlásához, csökkenéséhez vezetnek (Dudgeon et al. 2006). Ellenben a hasonló, kis léptékű módosítások növelhetik az élőhelyi heterogenitást a viszonylag tagolatlan állóvizekben, mivel új habitatokat jelentenek. Példaként említhetjük, a hajó kikötők mellett, a partot biztosító kövezést, mely rendkívül jó oxigén ellátottsággal, a rajta megtelepedő algabevonattal és az erős hullámszárnak való kitettséggel ugyancsak egyedi

feltételeket szolgáltat az élőlények számára. A fajgazdagságot általában elsősorban az élőhely nagyságával és szerkezeti komplexitásával hozzák összefüggésbe (Drakare et al. 2006, Thrush et al. 2010, Hamerlík et al. 2014). Eredményeink arra mutatnak, hogy az élőhelyi heterogenitás sokkal fontosabb szerepet tölt be az árvaszűnyog együttesek targon belüli diverzitásának alakításában, mint a különböző élőhely típusok nagysága.

Az élőhelyi sajátosságok (lokális környezeti változók) jelentős mértékben hozzájárultak a tapasztalt β -diverzitáshoz. Ez egybevág azzal a megfigyelésünkkel, miszerint az árvaszűnyog taxonok, optimumukat és toleranciájukat tekintve, elkülönülnek egyes környezeti gradiensek, mint például algaborítás, az aljzat összetétele, alámerült hínárborítás, mentén (Árva et al. 2015). Ugyanakkor, a fajkicserélődés (β_2 -diverzitás) környezeti gradiensek közötti eltérését is jelzi. Részletesebben, a mintavételi helyeket különböző változók mentén vizsgálva, néhány környezeti gradiens nagyobb magyarázó erővel bírt a teljes β -diverzitást tekintve, mint az előre meghatározott élőhely típusok. Ez az eredmény azt sugallja, hogy a gradienseken alapuló vizsgálati módszerek kis léptékben is alkalmazhatóak, és több információt nyújthatnak a diverzitási mintázatokra, valamint a mögöttük húzódó folyamatokra vonatkozóan, mint a hagyományos, hierarchikus térbeli egységeket, vagy szubjektív élőhely kategóriákat alkalmazó felosztás. A legnagyobb fajkicserélődést az algaborítás-gradiens mentén tapasztaltuk, melynek mértéke a vízmélység és szerves anyag tartalom csökkenésével, valamint az aljzat keménységével (homok, kő felé haladva) nőtt, és magasabb oxigén koncentrációval társult. A makrogerinctelenek β -diverzitásának igen fontos irányító tényezője az aljzat változatossága (Stoffels et al. 2005, Ligiero et al. 2010, Hepp et al. 2012, Suurkuuka et al. 2012). Az is ismert, hogy a különböző árvaszűnyog taxonok előnyben részesítenek bizonyos aljzat típusokat (Čerba et al. 2010, Tóth et al. 2013), így nem meglepő, hogy az üledék összetételének változatossága szintén befolyásolja a fajkicserélődés mértékét. Ezek mellett az alámerült hínárborítás, valamint a nádgyökér jelenléte tűnt fel lényeges gradiensként.

A teljes diverzitás szignifikáns részét adta a nem magyarázott, β_1 -diverzitás komponens. Ez, a fajok aggregált eloszlását jelzi, ami a magasabb β szintek által felölelt élőhelyi, környezeti hatásoktól függetlenül alakult ki. A gyakorisági adatokon alapuló módszerekkel ellentétben (Cushman és MacGarigal 2002, Peres-Neto et al. 2006), az átlagos fajgazdagságból számított β -diverzitás esetében nem áll rendelkezésünkre olyan statisztikai

módszer, mely alkalmas lenne a teljes β -diverzitást szétbontani több, azonos szerveződési szinteken, párhuzamosan ható környezeti gradiens mentén, csupán a hierarchikus változók hatását tudtuk vizsgálni. Tekintve, hogy ennek következtében minden olyan változó hatását, mely nem került be az analízisbe, a β_1 komponens láttatja, mindenképp szükségesnek véljük a diverzitási mintázatok több, hierarchikus szinten (pl. térbeli skálák az egyes környezeti gradiensek ellenében) történő vizsgálatát. Mindez jelentősen hozzájárulna a biodiverzitás szerveződésének megismeréséhez, megértéséhez. A limitált diszperzió szintén befolyásolhatja a β -diverzitás alakulását, főként szélesebb földrajzi skálán (Palmer et al. 1996, Thrush et al. et al. 2010, Logue et al. 2011). Annak ellenére, hogy a balatoni lárvaegyüttesek eloszlásában a térbeli változók, diszperziós folyamatok meghatározónak bizonyultak, a diverzitásra gyakorolt hatásukat nem tudtuk kimutatni. Ez abból adódik, hogy tudomásunk szerint, még nem dolgoztak ki megfelelő statisztikai módszert, mellyel megoldható lenne a diszperziós limitáció elkülönítése a β -diverzitáson (fajgazdagságot tekintve) belül. Így ez is a β_1 -diverzitás részeként jelenik meg.

6.4. Eredményeim gyakorlati jelentősége

Annak részletes megismerése, hogy milyen folyamatok játszanak szerepet az együttesek szerveződésében és a biodiverzitás alakításában, a gyakorlati természetvédelem szempontjából igen jelentős. Többek között segítséget nyújthat a természetvédelmi területek megfelelő kijelölésében. Eredményeim több pontja így a gyakorlatban is jól felhasználható. Láthattuk ugyanis, hogy a Tisza-menti holtmedrek fajgazdagságában, a hasonló növényállományok ellenére, jelentős eltérések adódhatnak, ami a holtmedrek által nyújtott, egyedi környezeti feltételekkel magyarázható. A vártnál jóval magasabb fajkicserélődés mutatja, hogy a diverzitás megőrzése akkor lehet hatékony, ha a védelem számos holtágra kiterjed. Az élőhelyi sajátosságok a Balaton esetében is jelentős mértékben hozzájárultak a tapasztalt β -diverzitáshoz. Itt fontos kiemelnünk a tó teljes fajkészletének alacsony reprezentáltságát a nyíltvízen. Eredményeim arra mutatnak, hogy az élőhelyi heterogenitás sokkal fontosabb szerepet tölt be az árvayszűnyog együttesek tavon belüli diverzitásának alakításában, mint a különböző élőhely típusok nagysága. Ez alapján úgy gondoljuk, hogy az eddigi gyakorlattal ellentétben (a homogén nyíltvíz rendszeres monitoringja), jóval nagyobb hangsúlyt kellene fektetni a

part menti élőhelyekre a felmérések és a monitoring vizsgálatok során. A jelentős fajkicserélődés (β_2 -diverzitás) a holtmedrek, illetve környezeti gradiensek között szintén azt sugallja, hogy érdemes lenne megfontolni a több élőhely típust felölelő, valamint gradienseken alapuló vizsgálati módszerek alkalmazását. Eredményeim alapján ugyanis ezek kis léptékben is használhatóak, ráadásul több információt nyújthatnak a diverzitási mintázatokra, valamint a mögöttük húzódó folyamatokra vonatkozóan, mint a hagyományos, hierarchikus térbeli egységeket, vagy szubjektív élőhely kategóriákat alkalmazó felosztás. Ehhez azonban fontos tudnunk azt is, hogy az adott víztesten belül uralkodó környezeti gradiensek miként befolyásolják a fajkicserélődést, amit a taxonok optimumának és toleranciájának vizsgálata elősegíthet. Mindezen ismeretek mellett, indikátor taxonok kijelölésével még részletesebb információkat kaphatunk a környezeti viszonyokra vonatkozóan, ami alapján hatékonyan nyomon követhetjük az esetleges változásokat és azok következményeit.

Eredményeim igazolták, hogy az árvaszűnyog együttesek mintázatának alakításában még kisebb, tavi léptékben is számottevő szerepe lehet a diszperziós folyamatoknak (térbeliség). Ez alapján úgy véljük, hogy a faj-környezet kölcsönhatást leíró, prediktív modellekben nagyobb figyelmet kell fordítani az együtteseket alakító térbeli változók szerepére is.

7. Az új tudományos eredmények összefoglalása

- Az egyöntetű növényzet között élő árvaszúnyogok relatív abundanciájában és a fajgazdagságban tapasztalt eltérések jelentős mértékben a növényfajokhoz voltak köthetőek.
- A vártnál erősebb, szignifikáns fajkicserélődést tapasztaltunk az egyes holtmedrek és a különböző hónapok között.
- A szezonálisan stabil α -diverzitás, és a vegetációs periódus alatt csökkenő γ -diverzitás a növényzet között élő árvaszúnyog együttesek hasonlóvá válását jelezte az évente ismétlődő kolonizációs szukcesszió során a tiszai holtmedrekben.
- Eredményeink igazolták, hogy az árvaszúnyog együttesek mintázatának alakításában még kisebb, tavi léptékben is számottevő szerepe lehet a diszperziós folyamatoknak (térbeliség).
- A helyi környezeti tényezők közül elsősorban az üledék fizikai jellemzői, szerves anyag tartalma és a növényborítottság bizonyult kiemelt fontosságúnak.
- A környezeti viszonyok és az árvaszúnyog együttesek kapcsolati viszonyai alapján négy „funkcionális” élőhely típust és hozzájuk kötődő indikátor taxonokat sikerült azonosítanunk a Balatonban.
- Számos környezeti tényezőre vonatkozóan meghatároztuk a domináns taxonok optimumát és tolerancia spektrumát.
- Elsőként írtuk le az árvaszúnyog taxonok kicserélődését (β -diverzitás) különböző (alternatív) környezeti gradiensek és élőhely típusok mentén, egy tavon belül. Hasonló vizsgálatot más élőlény csoportok esetében sem ismerünk.
- A vártnál jóval alacsonyabb lokális (α : mintán belüli) diverzitást tapasztaltunk, és igazoltuk a környezeti heterogenitáshoz kötődő β -diverzitás kiemelt szerepét a Balatonon belül.
- Eredményeink kiemelik a környezeti gradiensek mentén végbemenő fajkicserélődés (β_2 -diverzitás) mérésének fontosságát még relatíve kis térbeli léptékek esetén is.

8. Összefoglalás

A közösségek, köztük az árvaszúnyoglárva-együttesek eloszlásának és diverzitásának alakításában szerepet játszó környezeti és térbeli tényezők feltárása kulcsfontosságú az ökológiai folyamatok megértése szempontjából. Dolgozatomban ezen kérdéskörrel foglalkoztam két területen, Tisza-menti holtmedrekben, illetve a Balatonon.

A Tisza-menti holtmedrek növényállományait benépesítő együttesek vizsgálata során elsősorban a különböző vizek, a növényállományok és az időbeliség hatására koncentráltunk. Eredményeink alapján elmondhatjuk, hogy az egyes növényfajok szerkezete és a szezonális jelentősége befolyásolta az állományokon kialakuló együttesek összetételét, valamint a fajgazdagságot. Ugyanakkor, e tényezők más-más jelentőséggel bírtak a teljes abundancia, valamint a fajgazdagság alakítása szempontjából, és a hatásuk taxononként is eltért. Kimutattuk, hogy állandó α diverzitás mellett, a növényállományok árvaszúnyog együtteseinek szezonális szukcessziójuk során homogenizálódnak. Ezen következtetések újabb kérdéseket vetettek fel az együttesek szerveződésére ható folyamatokkal kapcsolatban.

A Balaton nagysága, élőhelyi heterogenitása, és a környezeti jellemzők relatív hosszú gradiensre megfelelő háttérrel biztosítottak a környezeti és térbeli szűrő folyamatok megfigyeléséhez. Az alkalmazott statisztikai módszerek pedig lehetővé tették e tényezők hatásának elkülönítését, nem csupán az együttesek, de az egyes taxonok szintjén is. Eredményeinkből egyértelműen kitűnik a környezeti változók, főként az üledék fizikai jellemzőinek és a különböző növényi anyagok (alga, élő és lebomló vízi növények) jelenlétének erős befolyásoló szerepe az együttesek szintjén és számos taxon esetén. Elsősorban az üledék fizikai tulajdonságait, a növényállományok sűrűségét és a lebomló növényi anyagokat alapul véve négy élőhely csoportot, és hozzájuk kapcsolódó árvaszúnyoglárva-együttest tudunk elkülöníteni. Mindazonáltal azt is elmondhatjuk, hogy az árvaszúnyoglárva tavon belüli eloszlásában mutatkozó nem-véletlenszerű mintázat egy jelentős része a lokális környezeti feltételektől függetlennek bizonyult, vagyis térbeli tényezőkhez volt köthető, amely diszperziós korlátokat jelez.

Feltételeztük, hogy a különböző környezeti gradienseknek nem csak az eloszlásra és a taxonok optimum és tolerancia alapján történő elkülönülésére lesz hatásuk, hanem a fajgazdagságra és a fajkicserélődésre is.

E hipotézist hierarchikus diverzitás felosztással elemeztük; vizsgáltuk, hogy a teljes fajgazdagsághoz mennyiben járulnak hozzá az α -diverzitás, és a minták közötti sztochasztikus, illetve nem magyarázott variabilitás (β_1), valamint a környezeti feltételekhez köthető fajkicserélődés (β_2). A fajkicserélődést leginkább az algaborítás, az aljzat típus, a felszínen kiterülő hínár borítás, a nádgyökér jelenléte, a nádfaltól való távolság, a hínárállománytól való távolság, parttól való távolság, vízmélység és pH gradiensek befolyásolták. Ugyanakkor, a teljes diverzitás szignifikáns részét adta a nem magyarázott, β_1 -diverzitás komponens, ami magában foglalja számos olyan változó hatását, melyek elkülönítését a jelenleg rendelkezésre álló statisztikai módszerek nem teszik lehetővé.

Megállapítottuk, hogy a térbeli és környezeti folyamatok jelentősége igencsak eltérhet az egyes fajok között. Emellett úgy véljük, hogy a faj-környezet kölcsönhatást leíró, prediktív modellekben, illetve a felmérések során nagyobb figyelmet kell fordítani az együtteseket alakító térbeli változók szerepére, és az élőhelyi heterogenitás jelentőségére, tavi léptékben is. Több eredményünk fontos gyakorlati jelentőséggel is bír és közvetlenül hasznosítható a biológiai vízminősítésben és a természetvédelemben.

9. Summary

Exploring the distribution and diversity of communities and underlying environmental and spatial processes is essential for expanding our ecological knowledge. Therefore, I studied this issue in chironomid assemblages in oxbow lakes of River Tisza, and in Lake Balaton.

In case of plant-dwelling chironomid assemblages of River Tisza, we concentrated primarily on the influence of the different oxbow lakes, macrophyte stands and season. According to our results, structure of different plant species, oxbow lakes and sampling months had significant effect on assemblage composition and species richness. On the other hand, importance of these factors varied between species and regarding total abundance and total species richness. We detected a stable α - and decreasing γ -diversity during the seasonal succession, which indicated the homogenization of chironomid assemblages through the vegetation season.

The extended area of Lake Balaton along with its relatively long environmental gradients provided a great opportunity for further examination of environmental and spatial filtering processes. In addition, applied statistical tools enabled us to separate the relative roles of these processes not only at assemblage but also at individual taxon level. Our results show the predominant influence of local environmental variables, especially sediment physical characteristics and presence of different plant tissues (algae, living and decomposing macrophytes) on the assemblages and several taxa. Based mainly on physical characteristics of the sediment, density of macrophytes and decomposing plant materials four site groups and associated chironomid assemblages could be separated. Nevertheless, a substantial fraction of non-random spatial patterns in within lake chironomid distribution proved to be independent of local environmental features, which indicates a limited dispersal as well.

We hypothesized that environmental gradients affect not only the larval distribution and separation by their optima and tolerances, but also the species richness and turnover. By using a hierarchical partitioning framework we analysed the contribution of α -diversity, among sample variability (β_1) and taxon turnover (β_2 -diversity) which is directly related to various attributes of environmental heterogeneity to total species richness. Taxon turnover was most influential along algae coverage, substratum type, submerged macrophyte coverage, presence of reed-grass root, distances from

the nearest reed grass stand, from submerged macrophyte stand and from shore, water depth and pH gradients. However, substantial proportion of total diversity was unexplained β_1 -diversity. This diversity component captures the effects of several factors that could not be separated by available statistical tools.

We established that importance of certain environmental and spatial processes varied substantially among taxa. Consequently, we propose that predictive models assessing species-environment relationships should better take into account the impact of spatial variables and habitat heterogeneity even at lake scale. Some of the results proved to have practical importance and could be used in bioassessment and conservation actions.

10. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Dr. Nagy Sándor Alexnek és Dr. Specziár Andrásnak a munkám során nyújtott rengeteg segítséget, szakmai tanácsot és támogatást.

Köszönet illeti Dobos Gézát a mintavételeknél nyújtott segítségéért, illetve Horváth Hajnalkát a klorofill tartalom meghatározásáért.

Külön köszönettel tartozom Tóth Mónikának, aki BSc hallgatóként megismertetett az árvaszűnyogokkal, és azóta mellettem áll mind szakmailag, mind barátként.

A kutatás a TÁMOP 4.2.4.A/2-11-1-2012-0001 azonosító számú Nemzeti Kiválóság Program – Hazai hallgatói, illetve kutatói személyi támogatást biztosító rendszer kidolgozása és működtetése országos program című kiemelt projekt keretében zajlott. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

11. Irodalomjegyzék

11.1. Az értekezésben hivatkozott publikációk jegyzéke

- Adler, P.B. – White, E.P. – Lauenroth, W.K. – Kaufman, D.M. – Rassweiler, A. – Rusak, J.A. 2005: Evidence for a general species-time-area relationship. – *Ecology* 86: 2032–2039.
- Ali, A. – Frouz, J. – Lobinske, R.J. 2002: Spatio-temporal effects of selected physico-chemical variables of water, algae and sediment chemistry on the larval community of nuisance Chironomidae (Diptera) in a natural and a man-made lake in central Florida. – *Hydrobiologia* 470: 181–193.
- Anderson, R.O. 1959: A modified flotation technique for sorting bottom fauna samples. – *Limnology and Oceanography* 4: 223–225.
- Anderson, M.J. – Crist, T.O. – Chase, J.M. – Vellend, M. – Inouye, B.D. – Freestone, A.L. – Sanders, N.J. – Cornell, H.V. – Cornita, L.S. – Davies, K.F. – Harrison, S.P. – Kraft, N.J.B. – Stegen, J.C. – Swenson, N.G. 2011: Navigating the multiple meanings of β diversity: a roadmap for the practicing ecologist. – *Ecology Letters* 14: 19–28.
- Angeler, D.G. – Drakare, S. 2013: Tracing alpha, beta, and gamma diversity responses to environmental change in boreal lakes. – *Oecologia* 172: 1191–1202.
- Armitage, P. – Cranston, P.S. – Pinder, L.C.V. (eds.) 1995: *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges.* – Chapman & Hall, London, XII + 572 pp.
- Árva, D. – Tóth, M. – Horváth, H. – Nagy, S.A. – Specziár, A. 2015: The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. – *Hydrobiologia* 742: 249–266.
- Beck, J. – Holloway, J.D. – Vun Khen, C. – Kitching, I.J. 2012: Diversity partitioning confirms the importance of beta components in tropical rainforest Lepidoptera. – *The American Naturalist* 180: E64–E74.
- Beisner, B. E. – Peres-Neto, P.R. – Lindström, E.S. – Barnett, A. – Longht, M.R. 2006: The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. – *Ecology* 87: 2985–2991.
- Bitušík, P. – Svitok, M. 2006: Structure of chironomid assemblages along environmental and geographical gradients in the Bohemian Forest lakes

- (Central Europe): An exploratory analysis. – *Biologia*, Bratislava 61: 467–476.
- Bíró K. 1981: Az árvaszúnyoglárva (Chironomidae) kishatározója. In: Felföldy L. (szerk.): *Vízügyi Hidrobiológia* 11. kötet. – VÍZDOK, Budapest 229 pp.
- Borcard, D. – Legendre, P. 2002: All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrix. – *Ecological Modelling* 153: 51–68.
- Borcard, D. – Legendre, P. – Avois-Jacquet, C. – Toumisto, H. 2004: Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. – *Ecology* 85: 1826–1832.
- Brind'Amour, A. – Boisclair, D. – Legendre, P. – Borcard, D. 2005: Multiscale spatial distribution of a littoral fish community in relation to environmental variables. – *Limnology and Oceanography* 50: 465–479.
- Brodersen, K.P. – Anderson, N.J. 2002: Distribution of chironomids (Diptera) in low arctic West Greenland lakes: trophic conditions, temperature and environmental reconstructions. – *Freshwater Biology* 47: 1137–1157.
- Capers, R. S. – Selsky, R. – Bugbee, G.J. 2009: The relative importance of local conditions and regional processes in structuring aquatic plant communities. – *Freshwater Biology* 55: 952–966.
- Carpenter, S.R. – Lodge, D.M. 1986: Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. – *Aquatic Botany* 26: 341–370.
- Čerba, D. – Mihaljević, Z. – Vidaković, J. 2010. Colonisation of temporary macrophyte substratum by midges (Chironomidae: Diptera). – *Annales de Limnologie* 46: 181–190.
- Cheruvilil, K.S. – Soranno, P.A. – Madsen, J.D. – Roberson, M.J. 2002: Plant architecture and epiphytic macroinvertebrate communities: the role of an exotic dissected macrophyte. – *Journal of the North American Benthological Society* 21: 261–277.
- Cottenie, K. 2005: Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. – *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Cranston, P.S. 1982: A key to the Larvae of the British Orthocladiinae (Chironominae). – *Freshwater Biological Association, Scientific Publication* 45, 153 pp.
- Crist, T.O. – Veech, J.A. 2006: Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with

- sample size and habitat area. – *Ecology Letters* 9: 923–932.
- Crist, T.O. – Veech, J.A. – Summerville, K.S. – Gering, J.C. 2003: Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of α , β and γ diversity. – *The American Naturalist* 162: 734–743.
- Cushman, S.A. – McGarigal, K. 2002: Hierarchical, multi-scale decomposition of species-environment relationships. – *Landscape Ecology* 17: 637–646.
- Cyr, H. – Downing, J.A. 1988: The abundance of phytophilous invertebrates on different species of submerged macrophytes. – *Freshwater Biology* 20: 365–374.
- Delettre, Y.R. – Morvan, N. 2000: Dispersal of adult aquatic Chironomidae (Diptera) in agricultural landscapes. – *Freshwater Biology* 44: 399–411.
- Delettre, Y. – Tréhen, P. – Grootaert, P. 1992: Space heterogeneity, space use and short-range dispersal in Diptera: A case study. – *Landscape Ecology* 6: 175–181.
- Dévai Gy. – Szilágyi G. – Tóth A. – Aradi Cs. – Kiss B. – Nagy S. – Olajos P. (szerk.) 1995: Az ökológiai sajátosságok felmérése a Tisza-mente Tiszabecs és Kisköre közötti szakaszán. – Zárójelentés, Kézirat, KLTE Ökológiai Tanszéke, Élővilágvédelmi és Konzervációökológiai Részleg, Debrecen.
- Dévai Gy. – Végvári P. – Nagy S. – Bancsi I. – Müller Z. – Csabai Z. – Bárdosi E. – Gőri Sz. – Grigorszky I. – Győriné M. B. – Juhász P. – Kaszáné K. M. – Kelemenné Sz. E. – Kiss B. – Kovács P. – Macalik K. – Móra A. – Olajos P. – Miskolczi M. – Teszárné N. M. – Tóth A. – Turcsányi I. – Zsuga K. 1999: A Boroszló-kerti-Holt-Tisza ökológiai vízminősége – *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* 10: 13–216.
- Dibble, E.D. – Thomaz, S.M. – Padial, A.A. 2006: Spatial complexity measured at a multi-scale in three aquatic plant species. – *Journal of Freshwater Ecology* 21: 239–247.
- Drakare, S. – Lennon, J.J. – Hillebrand, H. 2006: The imprint of the geographical, evolutionary and ecological context on species-area relationships. – *Ecology Letters* 9: 215–227.
- Dray, S. – Legendre, P. – Peres-Neto, P.R. 2006: Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of

- neighbour matrix (PCNM). – *Ecological Modelling* 196: 483–493.
- Dudgeon, D. – Arthington, A.H. – Gessner, M.O. – Kawabata, Z.-I. – Knowler, D.J. – Lévêque, C. – Naiman, R.J. – Prieur-Richard, A.-H. – Soto, D. – Stiassny, M.L.J. – Sullivan, C.A. 2006: Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. – *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Dufrêne, M. – Legendre, P. 1997: Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. – *Ecological Monographs* 67: 345–366. – <http://old.biodiversite.wallonie.be/outils/indval/>
- Eggermont, H. – Heiri, O. 2012: The chironomid-temperature relationship: expression in nature and paleoenvironmental implications. – *Biological Reviews* 87: 430–456.
- Eggermont, H. – Kennedy, D. – Hasiotis, S.T. – Verschuren, D. – Cohen, A. 2008: Distribution of living larval Chironomidae (Insecta: Diptera) along a depth transect at Kigoma Bay, Lake Tanganyika: implications for paleoenvironmental reconstruction. – *African Entomology* 16: 162–184.
- Epler, J.H. 2001: Identification Manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. – Special Publication SJ2001-SP13. North Carolina Department of Environment and Natural Resources, Raleigh, NC, and St. Johns River Water Management District, Palatka, FL. 526 pp.
- Ferrington Jr., L.C. 2008: Global diversity of non-biting midges (Chironomidae; Insecta-Diptera) in freshwater. – *Hydrobiologia* 595: 444–455.
- Fesl, C. 2002: Biodiversity and resource use of larval chironomids in relation to environmental factors in a large river. – *Freshwater Biology* 47: 1065–1087.
- Flach, P.Z.S. – Ozorio, C.P. – Melo, A.S. 2012: Alpha and beta components of diversity of freshwater nematodes at different spatial scales in subtropical coastal lakes. – *Fundamental and Applied Limnology* 180: 249–258.
- Free, G. – Solimini, A.G. – Rossaro, B. – Marziali, L. – Giacchini, R. – Paracchini, B. – Ghiani, M. – Vaccaro, S. – Gawlik, B.M. – Fresner, R. – Santner, G. – Schönhuber, M. – Cardoso, A.C. 2009: Modelling lake

- macroinvertebrate species in the shallow sublittoral: relative roles of habitat, lake morphology, aquatic chemistry and sediment composition. – *Hydrobiologia* 633: 123–136.
- Gajewski, K. – Bouchard, G. – Wilson, S.E. – Kurek, J. – Cwynar, L.C. 2005: Distribution of Chironomidae (Insecta: Diptera) head capsules in recent sediments of Canadian Arctic lakes. – *Hydrobiologia* 549: 131–143.
- Galbraith, H.S. – Vaughn, C.C. – Meier, C.K. 2008: Environmental variables interact across spatial scales to structure trichopteran assemblages in Ouachita Mountain rivers. – *Hydrobiologia* 596: 401–411.
- Gering, J.C. – Crist, T.O. – Veech, J.A. 2003: Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: implication for regional conservation of biodiversity. – *Conservation Biology* 17: 488–499.
- Gotelli, N.J. – Entsminger, G.L. 2011: EcoSim: Null Models Software for Ecology, Version 7. – Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho, VT 05465. – <http://garyentsminger.com/ecosim.htm>.
- Gotelli, N.J. – Colwell, R.K. 2001: Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. – *Ecology Letters* 4: 379–391.
- Gravel, D. – Canham, C.D. – Beaudet, M. – Messier, C. 2006: Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. – *Ecology Letters* 9: 399–409.
- Grönroos, M. – Heino, J. – Siqueira, T. – Landeiro, V.L. – Kotanen, J. – Bini, L.M. 2013: Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. – *Ecology and Evolution* 3: 4473–4487.
- Hamerlík, L. – Svitok, M. – Novikmec, M. – Očadlík, M. – Bitušík, P. 2014: Local, among-site, and regional diversity patterns of benthic macroinvertebrates in high altitude waterbodies: do ponds differ from lakes? – *Hydrobiologia* 723: 41–52.
- Hammer, Ø. – Harper, D.A.T. – Ryan, P.D. 2001: PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4: 1–9.
- Hansen, J.P. – Wikström, S.A. – Axemar, H. – Kautsky, L. 2010: Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. – *Aquatic Ecology* 45: 11–22.

- Heino, J. 2011: A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. – *Freshwater Biology* 56: 1703–1722.
- Heino, J. 2013a: Environmental heterogeneity, dispersal mode, and co-occurrence in stream macroinvertebrates. – *Ecology and Evolution* 3: 344–355.
- Heino, J. 2013b: Does dispersal ability affect the relative importance of environmental control and spatial structuring of littoral macroinvertebrate communities? – *Oecologia* 171: 971–980.
- Heino, J. 2013c: The importance of metacommunity ecology for environmental assessment research in the freshwater realm. – *Biological Reviews* 88: 166–178.
- Heino, J. – Melo, A.S. – Siqueira, T. – Soininen, J. – Valanko, S. – Bini, L.M. 2015: Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. – *Freshwater Biology*, *in press*.
- Heiri, O – Lotter, A.F. – Lemcke, G. 2001: Loss on ignition as a method for estimating organic and carbon content in sediments: reproducibility and comparability of results. – *Journal of Paleolimnology* 25: 101–110.
- Hepp, U.L. – Landeiro, V.L. – Melo, A.S. 2012: Experimental assessment of the effects of environmental factors and longitudinal position on alpha and beta diversities of aquatic insects in a neotropical stream. – *International Review of Hydrobiology* 97: 157–167.
- Hinojosa-Garro, D. – Mason, C.F. – Underwood, G.J.C. 2010: Influence of macrophyte spatial architecture on periphyton and macroinvertebrate community structure in shallow water bodies under contrasting land management. – *Fundamental and Applied Limnology* 177: 19–37.
- Istvánovics, V. – Clement, A. – Somlyódy, L. – Specziár, A. – G.-Tóth, L. – Padisák, J. 2007: Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. – *Hydrobiologia* 581: 305–318.
- Iwamura, T. – Nagai, H. – Ishimura, S. 1970: Improved methods for determining contents of chlorophyll, protein, ribonucleic and desoxyribonucleic acid in planktonic populations. – *International Review of Hydrobiology* 55: 131–147.
- Janecek, B.F.R. 1998: Diptera: Chironomidae (Zuckmücken). Bestimmung von 4. Larvenstadien mitteleuropäischer Gattungen und österreichischer Arten. – In: Moog, O. (ed.): *Fauna Aquatica Austriaca V*. Universität

- für Bodenkultur, Wien, 117 pp.
- Jost, L. 2007: Partitioning diversity into independent alpha and beta components. – *Ecology* 88: 2427–2439.
- Juggins, S. 2007: C2 Version 1.5 User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. – Newcastle University, Newcastle upon Tyne, UK. – <http://www.staff.ncl.ac.uk/staff/stephen.juggins/software/C2Home.htm>
- Karaus, U. – Larsen, S. – Guillong, H. – Tockner, K. 2013: The contribution of lateral aquatic habitats to insect diversity along river corridors in the Alps. – *Landscape Ecology* 28: 1755–1767.
- Kraft, N.J.B. – Comita, L.S. – Chase, J.M. – Sanders, N.J. – Swenson, N.G. – Crist, T.O. – Stegen, J.C. – Vellend, M. – Boyle, B. – Anderson, M.J. – Cornell, H.V. – Davies, K.F. – Freestone, A.L. – Inouye, B.D. – Harrison, S.P. – Myers, J.A. 2011: Disentangling the drivers of β diversity along latitudinal and elevational gradients. – *Science* 333: 1755–1758.
- Kurek, J. – Cwynar, L.C. 2009: Effects of within-lake gradients on the distribution of fossil chironomids from maar lakes in western Alaska: implications for environmental reconstructions. – *Hydrobiologia* 623: 37–52.
- Lalonde, S. – Downing, J.A. 1992: Phytofauna of eleven macrophyte beds of differing trophic status, depth, and composition. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 992–1000.
- Lande, R. 1996: Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. – *Oikos* 76: 5–13.
- Legendre, P. – Legendre, L. 2012: Numerical ecology. – Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Leibold, M.A. – Holyoak, M. – Mouquet, N. – Amarasekare, P. – Chase, J.M. – Hoopes, M.F. – Holt, R.D. – Shurin, J.B. – Law, R. – Tilman, D. – Loreau, M. – Gonzales, A. 2004: The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. – *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lepš, J. – Šmilauer, P. 2003: Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. – Cambridge University Press, New York.
- Lerner, A. – Meltser, N. – Sapir, N. – Erlick, C. – Shashar, N. – Broza, M. 2008: Reflected polarization guides chironomid females to oviposition sites. – *The Journal of Experimental Biology* 211: 3536–3543.

- Lerner, A. – Sapir, N. – Erlick, C. – Meltser, N. – Broza, M. – Shashar, N. 2011: Habitat availability mediates chironomid density-dependent oviposition. – *Oecologia* 165: 905–914.
- Ligeiro, R. – Melo, A.S. – Callisto, M. 2010: Spatial scale and the diversity of macroinvertebrates in a Neotropical catchment. – *Freshwater Biology* 55: 424–435.
- Logue, J.B. – Mouquet, N. – Peter, H. – Hillebrand, H. – The Metacommunity Working Group 2011: Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. – *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482–491.
- Loreau, M. 2000: Are communities saturated? On the relationship between α , β and γ diversity. – *Ecology Letters* 3: 73–76.
- Luoto, T.P. 2011: The relationship between water quality and chironomid distribution in Finland – A new assemblage-based tool for assessments of long-term nutrient dynamics. – *Ecological Indicators* 11: 255–262.
- Luoto, T.P. 2012: Spatial uniformity in depth optima of midges: evidence from sedimentary archives of shallow Alpine and boreal lakes. – *Journal of Limnology* 71: 228–232.
- Matias, M.G. – Underwood, A.J. – Hochuli, D.F. – Coleman, R.A. 2010: Independent effects of patch size and structural complexity on diversity of benthic macroinvertebrates. – *Ecology* 91: 1908–1915.
- McAbendroth, L. – Ramsay, P.M. – Foggo, A. – Rundle, S.D. – Bilton, D.T. 2005: Does macrophyte fractal complexity drive invertebrate diversity, biomass and body size distributions? – *Oikos* 111: 279–290.
- McCauley, S.J. 2007: The role of local and regional processes in structuring larval dragonfly distributions across habitat gradients. – *Oikos* 116: 121–133.
- Menge, B.A. – Olson, A.M. 1990: Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. – *Trends in Ecology & Evolution* 5: 52–57.
- Meltser, N. – Kashi, Y. – Broza, M. 2008: Does polarized light guide chironomids to navigate toward water surfaces? – *Boletim do Museu Municipal do Funchal (História Natural)* 13: 141–149.
- Milošević, D. – Simić, V. – Stojković, M. – Čerba, D. – Mančev, D. – Petrović, A. – Paunović, M. 2013: Spatio-temporal pattern of the Chironomidae community: toward the use of non-biting midges in bioassessment programs. – *Aquatic Ecology* 47: 37–55.

- Molozzi, J. – Hepp, L.U. – Callisto, M. 2013: The additive partitioning of macroinvertebrate diversity in tropical reservoirs. – *Marine & Freshwater Research* 64: 609–617.
- Mormul, R.P. – Thomaz, S.M. – Takeda, A.M. – Behrend, R.D. 2011: Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity. – *Biotropica* 43: 738–745.
- Mousavi, S.K. 2002: Boreal chironomid communities and their relations to environmental factors – the impact of lake depth, size and acidity. – *Boreal Environment Research* 7: 63–75.
- Mykrä, H. – Heino, J. – Muotka, T. 2007: Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. – *Global Ecology and Biogeography* 16: 149–159.
- Nyman, M.T. – Korhola, A.A. 2005: Chironomid-based classification of lakes in western Finnish Lapland. – *Boreal Environment Research* 10: 239–254.
- Nyman, M. – Korhola, A. – Brooks, S.J. 2005: The distribution and diversity of Chironomidae (Insecta: Diptera) in western Finnish Lapland, with special emphasis on shallow lakes. – *Global Ecology and Biogeography* 14: 137–153.
- Odume, O.N. – Muller, W.J. 2011: Diversity and structure of Chironomidae communities in relation to water quality differences in the Swartkops River. – *Physics and Chemistry of the Earth* 36: 929–938.
- Palmer, M.A., – Allan, J.D. – Butman, C.A. 1996: Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. – *Trends in Ecology & Evolution* 11: 322–326.
- Pandit, S.N. – Kolasa, J. – Cottenie, K. 2009: Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. – *Ecology* 90: 2253–2262.
- Papas, P. 2007: Effect of macrophytes on aquatic invertebrates – a literature review. – Technical Report Series No. 158, Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Melbourne, Victoria, pp. 1–22.
- Patrick, C.J. – Swan, C.M. 2011: Reconstructing the assembly of a stream-insect metacommunity. – *Journal of North American Benthological Society* 30: 259–272.
- Peres-Neto, P.R. – Legendre, P. – Dray, S. – Borcard, D. 2006: Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of

- fractions. – Ecology 87: 2614–2625.
- Pieczyńska, E. – Kołodziejczyk, A. – Rybak, J.I. 1999: The responses of littoral invertebrates to eutrophication-linked changes in plant communities. – Hydrobiologia 391: 9–21.
- Pilotto, F. – Free, G. – Cardoso, A.C. – Wolfram, G. – Solimini, A. G. 2012: Spatial variance of profundal benthic communities in response to eutrophication and morphological pressures. – Fundamental and Applied Limnology 180: 101–110.
- Pinder, L.C.V. 1986: Biology of freshwater Chironomidae. – Annual Review of Entomology 31: 1–23.
- Porinchu, D. F. – MacDonald, G.M. 2003: The use and application of freshwater midges (Chironomidae: Insecta: Diptera) in geographical research. – Progress in Physical Geography 27: 378–422.
- Ptacnik, R. – Andersen, T. – Brettum, P. – Lepistö, L. – Willén, E. 2010: Regional species pools control community saturation in lake phytoplankton. Proceedings of the Royal Society B 277: 3755–3764.
- Puntí, T. – Rieradevall, M. – Prat, N. 2009: Environmental factors, spatial variation and specific requirements of Chironomidae in Mediterranean reference streams. – Journal of the North American Benthological Society 28: 247–265.
- Rae, J.G. 2004: The colonization response of lotic chironomid larvae to substrate size and heterogeneity. – Hydrobiologia 524: 115–124.
- Rae, J.G. 2013: Abiotic factors affect microhabitat selection and community dynamics in a sandy-bottom lotic chironomid midge assemblage. – Hydrobiologia 700: 121–130.
- Raunio, J. – Heino, J. – Paasivirta, L. 2011: Non-biting midges in biodiversity conservation and environmental assessment: Findings from boreal freshwater ecosystems. – Ecological Indicators 11: 1057–1064.
- Real, M. – Rieradevall, M. – Prat, N. 2000: *Chironomus* species (Diptera: Chironomidae) in the profundal benthos of Spanish reservoirs and lakes: factors affecting distribution patterns. – Freshwater Biology 43: 1–18.
- Ricklefs, R.E. 1987: Community diversity: relative roles of local and regional processes. – Science, New Series 235: 167–171.
- Ricklefs, R.E. 2004: A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. – Ecology Letters 7: 1–15.
- Ruse, L.P. 1994: Chironomid microdistribution in gravel of an English chalk

- river. – *Freshwater Biology* 32: 533–551.
- Sæther, O.A. 1979: Chironomid communities as water quality indicators. – *Holarctic Ecology* 2: 65–74.
- Sæther, O.A. – Ashe, P. – Murray, D.A. 2000: A.6. Family Chironomidae. In: Papp, L. – Darvas, B. (eds.): *Contribution to a Manual of Palearctic Diptera*. Appendix. – Science Herald, Budapest, pp. 113–334.
- Schmera, D. – Erős, T. 2008: Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. – *Fundamental and Applied Limnology* 172: 205–215.
- Schulz, G. – Siqueira, T. – Stefan, G. – Roque, F.O. 2012: Passive and active dispersers respond similarly to environmental and spatial processes: an example from metacommunity dynamics of tree hole invertebrates. – *Fundamental and Applied Limnology* 181: 315–326.
- Searle, S.R. – Casella, G. – McCulloch, C.E. 1992: *Variance Components*. – Wiley, New York, pp. 1–501.
- Shurin, J.B. – Havel, J.E. – Leibold, M.A. – Pinel-Alloul, B. 2000: Local and regional zooplankton species richness: a scale-independent test for saturation. – *Ecology* 81: 3062–3073.
- Silver, P. – Cooper, J.K. – Palmer, M.A. – Davis, E.J. 2000: The arrangement of resources in patchy landscapes: effects on distribution, survival, and resource acquisition on chironomids. – *Oecologia* 124: 216–224.
- Specziár, A. 2008: Life history patterns of *Procladius choreus*, *Tanytus punctipennis* and *Chironomus balatonicus* in Lake Balaton. – *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 44: 181–188.
- Specziár, A. – Biró, P. 1998: Spatial distribution and short-term changes of benthic macrofauna in Lake Balaton (Hungary). – *Hydrobiologia* 389: 203–216.
- Specziár, A. – Vörös, L. 2001: Long term dynamics of Lake Balaton's chironomid fauna and its dependence on the phytoplankton production. – *Archiv für Hydrobiologie* 152: 119–142.
- Statsoft, Inc.: <http://www.statsoft.com/#>
- Stendera, S.E.S. – Johnson, R.K. 2005: Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. – *Freshwater Biology* 50: 1360–1375.
- Stoffels, R.J. – Clarke, K.R. – Closs, G.P. 2005: Spatial scale and benthic community organisation in the littoral zones of large oligotrophic lakes: potential for cross-scale interactions. – *Freshwater Biology* 50: 1131–

1145.

- Strayer, D.L. – Lutz, C. – Malcom, H.M. – Munger, K. – Shaw, W.H. 2003: Invertebrate communities associated with a native (*Vallisneria americana*) and an alien (*Trapa natans*) macrophyte in a large river. – *Freshwater Biology* 48: 1938–1949.
- Summerville, K.S. – Crist, T.O. 2005: Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. – *Biodiversity and Conservation* 14: 3393–3406.
- Suurkuukka, H. – Meissner, K.K. – Muotka, T. 2012: Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. – *Diversity and Distributions* 18: 931–941.
- Syrovátka, V. – Schenková, J. – Brabec, K. 2009: The distribution of chironomid larvae and oligochaetes within a stony-bottomed river stretch: the role of substrate and hydraulic characteristics. – *Fundamental and Applied Limnology* 174: 43–62.
- Tarkowska-Kukuryk, M. 2010: Epiphytic chironomids on rigid hornwort (*Ceratophyllum demersum* L.), the relation between the community structure and lake status. – *Oceanological and Hydrobiological Studies* XXXIX/4: 117–133.
- Tarkowska-Kukuryk, M. 2014: Spatial distribution of epiphytic chironomid larvae in a shallow macrophyte-dominated lake: effect of macrophyte species and food resources. – *Limnology* 15: 141–153.
- Tarkowska-Kukuryk, M. – Kornijów, R. 2008: Influence of spatial distribution of submerged macrophytes on Chironomidae assemblages in shallow lakes. – *Polish Journal of Ecology* 56: 569–579.
- ter Braak, C.J.F. – Šmilauer, P. 2002: CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5). – Microcomputer Power, Ithaca, New York.
- Thomaz, S.M. – Cunha, E.R. 2010: The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. – *Acta Limnologica Brasiliensia* 22: 218–236.
- Thorp, J.H. – Chesser, R.K. 1983: Seasonal responses of lentic midge assemblages to environmental gradients. – *Holarctic Ecology* 6: 123–132.

- Thrush, S.F. – Hewitt, J.E. – Cummings, V.J. – Norkko, A. – Chiantore, M. – 2010: β -diversity and species accumulation in Antarctic coastal benthos: influence of habitat, distance and productivity an ecological connectivity. – PLoS ONE 5: e11899.
- Tóth M. 2012: A növényzet szerepe az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli előfordulásában. – Egyetemi doktori (PhD) értekezés, Debrecen, 111 pp.
- Tóth, M. – Móra, A. – Kiss, B. – Dévai, Gy. – Specziár, A. 2012: Are macrophyte-dwelling Chironomidae (Diptera) largely opportunistic in selecting plant species? – European Journal of Entomology 109: 247–260.
- Tóth, M. – Árva, D. – Nagy, S.A. – Specziár, A. 2013: Species diversity and abundance of plant-dwelling chironomids across hierarchical habitat and seasonal scales in the oxbow lakes of River Tisza, Hungary. – Fundamental and Applied Limnology 182: 309–321.
- Vallenduuk, H.J. 1999: Key to the Larvae of *Glyptotendipes* Kieffer (Diptera, Chironomidae) in Western Europe. – Privately published, Lelystad, 46 + 10 pp.
- Vallenduuk, H.J. – Moller Pillot, H.K.M. 2002: Key to the larvae of *Chironomus* in Western Europe. – Privately published, Lelystad, 20 pp.
- Van de Meutter, F. – De Meester, L. – Stoks, R. 2007: Metacommunity structure of pond macroinvertebrates: effects of dispersal mode and generation time. – Ecology 88: 1687–1695.
- Vanormelingen, P. – Cottenie, K. – Michels, E. – Muylaert, K. – Vyverman, W. – De Meester, L. 2008: The relative importance of dispersal and local processes in structuring phytoplankton communities in a set of highly connected ponds. – Freshwater Biology 53: 2170–2183.
- Vaughn, C.C. – Taylor, C.M. 2000: Macroecology of a host-parasite relationship. – Ecography 23: 11–20.
- Veech, J.A. – Crist, T.O. 2009: PARTITION: software for hierarchical partitioning of species diversity, version 3.0. – <http://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>.
- Veech, J.A. – Wildi, O. – Ewald, K.C. 2002: Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. – Landscape Ecology 15: 219–227.
- Vellend, M. 2010: Conceptual synthesis in community ecology. – The Quarterly Review of Biology 85: 183–206.

- Verberk, W.C.E.P. – van der Velde, G. – Esselink, H. 2010: Explaining abundance–occupancy relationships in specialists and generalists: a case study on aquatic macroinvertebrates in standing waters. – *Journal of Animal Ecology* 79: 589–601.
- Vermeulen, A.C. 1995: Elaborating chironomid deformities as bioindicators of toxic sediment stress: the potential application of mixture toxicity concepts. – *Annales Zoologici Fennici* 32: 265–285.
- Walker, I.R. 2006: Chironomid Overview (invited review). – In Elias, S.A. (ed.) *Encyclopedia of Quaternary Science*, Volume 1. Elsevier, Amsterdam pp. 360–366.
- Wiederholm, T. 1983: Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. – *Entomologica Scandinavica Supplement* 19: 1–457.
- Williams, C.B. 1943: Area and number of species. – *Nature* 152: 264–267.
- Wilson, S.E. – Gajewski, K. 2004: Modern chironomid assemblages and their relationship to physical and chemical variables in southwest Yukon and northern British Columbia Lakes. – *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34: 446–455.
- Wolfram, G. 1996: Distribution and production of chironomids (Diptera, Chironomidae) in a shallow, alkaline lake (Neusiedler See, Austria). – *Hydrobiologia* 318: 103–115.
- http://www.ktm.hu/balaton/lang_en/index.htm

11.2. A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

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

Tóth, M. – **Árva, D.** – Nagy, S.A. – Specziár, A. 2013: Species diversity and abundance of plant-dwelling chironomids across hierarchical habitat and seasonal scales in the oxbow lakes of River Tisza, Hungary. – *Fundamental and Applied Limnology* 182: 309-321. **IF: 1.00**

Árva, D. – Tóth, M. – Horváth, H. – Nagy, S.A. – Specziár, A. 2015: The relative importance of spatial and environmental processes in distribution of benthic chironomid larvae within a large and shallow lake. – *Hydrobiologia* 742: 249–266. **IF: 2.275***

Árva, D. – Specziár, A. – Erős, T. – Tóth, M. 2015: Effects of habitat types and within lake environmental gradients on the diversity of chironomid assemblages. – *Limnologia* 53: 26-34. **IF: 1.80***

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

Árva D. – Tóth M. – Dévai Gy. 2009: Növényzethez kötődő árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) tér- és időbeli változásai a Boroszló-kerti-Holt-Tisza hínárállományaiban [Spatio-temporal changes of phytal-dwelling chironomid assemblages (Diptera: Chironomidae) in submerged vegetation of the backwater Boroszló-kerti-Holt-Tisza]. – *Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica* 20: 09–20.

Tóth M. – **Árva D.** – Móra A. 2011: A Balaton nyíltvízi bentikus makrogerinctelenjeinek gyűjtésére használt mintavevők összehasonlítása [Comparative study for sediment samplers collecting benthic macroinvertebrates in Lake Balaton]. – *Hidrológiai Közlöny* 91/6: 104–106.

11.2.3. Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

Árva D. – Tóth M. – Hotváth H. – Nagy S.A. – Specziár A. 2013: Biotikus és abiotikus környezeti tényezők szerepe az üledéklakó árvaszúnyog-együttesek eloszlásában, a Balatonban. – LV. Hidrobiológus Napok, 2013. október 2-4., Tihany

11.2.4. Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

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

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

Árva, D. –Tóth, M. –Nagy, S.A. – Specziár, A. 2013: Distribution of species diversity and abundance of plant-dwelling chironomids across hierarchical habitat and seasonal scales in the oxbow lakes of River Tisza. – Fresh Blood for Fresh Water, Young Aquatic Science, 2013. február 27. – március 1., Lunz am See, Austria

Árva, D. – Tóth, M. – Horváth, H. – Nagy, S.A. – Specziár, A. 2014: The relative importance of spatial processes and environmental filtering in structuring distribution of benthic chironomid larvae in a large and shallow lake. – 19th International Symposium on Chironomidae, 2014. augusztus 17 - 22., České Budějovice, Czech Republic

Árva, D. – Tóth, M. – Erős, T. – Specziár, A. 2014: Scale dependence of taxon turnover: the relative importance of various within lake environmental gradients in sustaining chironomid diversity. – 19th International Symposium on Chironomidae, 2014. augusztus 17 - 22., České Budějovice, Czech Republic

11.2.5. Egyéb közlemények jegyzéke

Árva D. – Móra A. – Tóth M. – Nosek J. 2011: A metafiton árvaszúnyoglárva-együttese a Duna árterein (Béda–Karapanca, Gemenc, Szigetköz) [Chironomid larvae (Diptera: Chironomidae) assemblages associated with aquatic macrovegetation in the floodplains of River Danube (Béda–Karapanca, Gemenc, Szigetköz)]. – Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 26: 09–20.

Kati S. – Mozsár A. – **Árva D.** – Cozma N.J. – Czeglédi I. – Antal L. – Erős T. – Nagy S.A. 2013: Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) egy álló- és egy folyóvízi populációjának táplálkozásökológiai vizsgálata. – Pisces Hungarici7: 73–83.

Kati, S. – Mozsár, A. – **Árva, D.** – Cozma, N.J. – Czeglédi, I. – Antal, L. – Nagy, S.A. – Erős, T. 2015: Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe. – International Review of Hydrobiology, 100: 116–128.

11.2.6. Egyéb poszterelőadások jegyzéke

Árva D. – Móra A. – Tóth M. – Nosek J. 2011: Növényállományok árvaszúnyog-együttese (Diptera: Chironomidae) a Duna árterén (Béda–Karapanca, Gemenc, Szigetköz). – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, 2011. április 14-16., Jósvafő

Kati S. – Mozsár A. – **Árva D.** – Cozma N.J. – Czeglédi I. – Antal L. – Erős T. – Nagy S.A. 2013: Egy inváziós halfaj, az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) táplálkozásökológiai vizsgálata. – V. Magyar Haltani Konferencia, 2013. március 21., Debrecen

12. Függelék

1. Függelék. A vizsgált térbeli és lokális környezeti változók jegyzéke. A táblázat tartalmazza a változók rövidítését, az alkalmazott transzformáció típusát, valamint a medián, minimum és maximum értékeit. A PCNM változók közül csak a kanonikus korrespondancia analízisbe beválogatott változókat tüntetjük fel. A * jelölt változók kollinearitás miatt estek ki, míg a ** jelölt változók a forward stepwise szelekció során zártuk ki a végső kanonikus korrespondancia analízisből. TLT = tó-léptékű térbeli változók; PCNM = PCNM analízissel létrehozott térbeli változók.

	Rövidítés	Változó csoport	Alcsoport	Transzformáció típusa	Median	Min.	Max.
Keszthelyi-medence (nominális) *	Keszt	térbeli	TLT	-	-	-	-
Szigligeti-medence (nominális) *	Szig	térbeli	TLT	-	-	-	-
Szemesi-medence (nominális) *	Szem	térbeli	TLT	-	-	-	-
Siófoki-medence (nominális) *	Sió	térbeli	TLT	-	-	-	-
Északi part (nominális) *	Északi	térbeli	TLT	-	-	-	-
Nyíltvíz (nominális) *	Nyílt	térbeli	TLT	-	-	-	-
Déli part (nominális) *	Déli	térbeli	TLT	-	-	-	-
Emerz növényzettől való távolság (m)	Emerztáv	térbeli	TLT	$\ln(x + 1)$	10	0	5500
Hínárnövényzettől való távolság (m) *	Hínártáv	térbeli	TLT	$\ln(x + 1)$	20	0	5500
Nyíltvíztől való távolság (m) **	Nyílttáv	térbeli	TLT	$\ln(x + 1)$	0	0	129
Parttól való távolság (m)	Parttáv	térbeli	TLT	$\ln(x + 1)$	60	0	5500
PCNM1	PCNM1	térbeli	PCNM	-	1750	-12355	12814
PCNM2	PCNM2	térbeli	PCNM	-	12621	-7171	13339
PCNM3	PCNM3	térbeli	PCNM	-	5347	-7844	14266
PCNM4	PCNM4	térbeli	PCNM	-	-33	-11797	7931
PCNM6	PCNM6	térbeli	PCNM	-	7565	-7340	14931
PCNM10	PCNM10	térbeli	PCNM	-	1940	1728	13397
PCNM17	PCNM17	térbeli	PCNM	-	1016	1016	1016
PCNM18	PCNM18	térbeli	PCNM	-	0	-769	2969
PCNM30	PCNM30	térbeli	PCNM	-	0	-38	49
PCNM32	PCNM32	térbeli	PCNM	-	0	-32	30
PCNM34	PCNM34	térbeli	PCNM	-	0	-29	33
PCNM58	PCNM58	térbeli	PCNM	-	0	-6	13
PCNM62	PCNM62	térbeli	PCNM	-	0	-3	7

1. Függelék (Folytatás...)

Vízmélység (m) *	VízM	környezeti	fizikai	$\ln(x+1)$	0,7	0,03	4,5
Hőmérséklet (°C)**	T	környezeti	fizikai	$\ln(x+1)$	25,1	18,8	33,3
pH	pH	környezeti	kémiai	$\ln(x+1)$	7,6	5,6	9
Oldott oxigén tartalom (mg l ⁻¹)	DO	környezeti	kémiai	$\ln(x+1)$	12,85	3,6	20,6
Redox potenciál (mV)	RP	környezeti	kémiai	$\ln(x-x_{\min}+1)$	102	-67	365
Vezetőképesség (mS cm ⁻¹)	Vezkép	környezeti	kémiai	$\ln(x+1)$	837	634	914
Agyag (≤0,002 mm; %)**	Agyag	környezeti	aljzat	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	50
Iszap (0,002-0,06 mm; %)	Iszap	környezeti	aljzat	$\arcsin(x^{0,5})$	80	0	100
Homok (0,06-2 mm; %)	Homok	környezeti	aljzat	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	100
Kő (>200 mm; %)	Kő	környezeti	aljzat	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	100
Kagylóhéj (%)**	KagylóH	környezeti	aljzat	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	80
Nádgökér (0-5)	NGyök	környezeti	aljzat	-	0	0	5
Algaborítás (%)	Alga	környezeti	élő növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	100
Emerz növényzeti borítás (%)	ENB	környezeti	élő növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	100
Alámerült hínár borítás (%)	AHB	környezeti	élő növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	100
Felszínen kiterülő levelű hínár borítás (%)**	FHB	környezeti	élő növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	0	0	80
Teljes növényborítás (%)*	TNB	környezeti	élő növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	5	0	100
Hínárfolt mérete (m ²)	HínM	környezeti	élő növényi anyag	$\ln(x+1)$	0	0	5000
Üledék klorofill-a tartalma (µg g üledék szt ⁻¹)**	Chl-a	környezeti	élő növényi anyag	$\ln(x+1)$	23,403	0,6293	1194,6
Izzítási veszteség 550 °C (%)	LOI550	környezeti	lebomló növényi anyag	$\arcsin(x^{0,5})$	7,337	0,6888	81,118
Finomszemcsés (≤1 mm) lebomló szerves anyag tartalom (0-5)	FSZA	környezeti	lebomló növényi anyag	-	0	0	5
Durva szemcsés (>1 mm) lebomló szerves anyag tartalom (0-5)	DSZA	környezeti	lebomló növényi anyag	-	0	0	5
Nádlevel (0-5)	NLevél	környezeti	lebomló növényi anyag	-	0	0	5