

Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Doktori Iskola

**A malakofauna tér- és időbeli mintázata a magyarországi
Duna-szakasz egy vízrendszerében**

PhD értekezés

Bódis Erika

2012

Témavezető és témabizottsági tagok:

.....
Dr. habil Hornung Erzsébet
Szent István Egyetem
Állatorvos-tudományi Kar, Ökológiai Tanszék
témavezető

Dr. Nosek János
témavezető

Dr. Majoros Gábor
témabizottság tagja

Dr. Sólymos Péter
témabizottság tagja

Készült 8 példányban. Ez a n. sz. példány.

Bódis Erika

Tartalomjegyzék

1. Összefoglalás	5
3. Bevezetés és célkitűzés	8
4. Irodalmi áttekintés	11
4.1. A MALAKOFAUNA TÉR- ÉS IDŐBELI MINTÁZATA, ÉS AZ EZT BEFOLYÁSOLÓ KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK (TERMÉSZETES ÉS ANTROPOGÉN EREDETŰ STRESSZ HATÁSOK)	11
4.2. AZ INVÁZIÓS FAJOK JELENTŐSÉGE ÉS TERJEDÉSE A DUNÁBAN	16
4.2.1. <i>A Corbicula fluminea</i> biomassza dinamikája, és a biomasszáját befolyásoló környezeti tényezők .	21
4.2.2. <i>A Corbicula</i> kagylónem két morfortípusa	24
4.3. KUTATÁSI ELŐZMÉNYEK	25
5. Anyag és módszer	26
5.1. MINTAVÉTELI HELYEK ÉS IDŐPONTOK	26
5.2. MINTAVÉTELI MÓDSZEREK ÉS A MINTÁK FELDOLGOZÁSA	28
5.2.1. <i>Mintavételezés</i>	28
5.2.2. <i>Határozás</i>	28
5.2.3. <i>Környezeti tényezők és mérésük</i>	28
5.2.4. <i>A populációs struktúra elemzése</i>	30
5.2.5. <i>A morfortípusok genetikai vizsgálata</i>	31
5.3. STATISZTIKAI MÓDSZEREK	32
6. Eredmények	34
6.1. A MINTAVÉTELI HELYEK KÖRNYEZETI JELLEMZÉSE	34
6.2. A MINTAVÉTELI HELYEK SZAKASZJELLEG-ELEMZÉSE A TELJES MALAKOFAUNA ALAPJÁN	37
6.3. A MALAKOFAUNA DIVERZITÁSA ÉS DENZITÁSA	40
6.4. A MALAKOFAUNA TÉR- ÉS IDŐBELI MINTÁZATA	43
6.4.1. <i>Kagylófauna</i>	43
6.4.2. <i>Csigafauna</i>	45
6.5. A MALAKOFAUNA DIVERZITÁSÁT, VALAMINT TÉR- ÉS IDŐBELI MINTÁZATÁT BEFOLYÁSOLÓ KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK	48
6.6. AZ INVÁZIÓS FAJOK ELTERJEDÉSE, DENZITÁSA ÉS LEHETSÉGES HATÁSAIK	61
6.6.1. <i>A Corbicula fluminea</i> biomassza dinamikája, és a biomasszáját befolyásoló környezeti tényezők .	64
6.6.2. <i>A Corbicula</i> kagylónem két morfortípusának összehasonlítása genetikai analízissel, valamint a populációk struktúrájának elemzésével	68
7. Megbeszélés, következtetések	74
7.1. A MINTAVÉTELI HELYEK KÖRNYEZETI JELLEMZÉSE ÉS SZAKASZJELLEG-ELEMZÉSE	74
7.2. A MALAKOFAUNA FAUNISZTIKAI ÉRTÉKELÉSE	75
7.3. A MALAKOFAUNA DIVERZITÁSA ÉS DENZITÁSA, TÉR- ÉS IDŐBELI MINTÁZATA, VALAMINT AZ EZT BEFOLYÁSOLÓ KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK	77
7.4. AZ INVÁZIÓS FAJOK ELTERJEDÉSE, DENZITÁSA ÉS LEHETSÉGES HATÁSAIK	83
7.4.1. <i>A Corbicula fluminea</i> biomassza dinamikája, és a biomasszáját befolyásoló környezeti tényezők .	86
7.4.2. <i>A Corbicula</i> kagylónem két morfortípusának összehasonlítása	90
8. Új tudományos eredmények	92
9. Irodalom	96
10. A doktori kutatás eredményeinek közlései	114
11. Köszönetnyilvánítás	118
12. Mellékletek	119

Rövidítések jegyzéke

S1, S2	Hosszúvölgyi-patak (1. és 2. mintavételi hely)
S3, S4	Börzsönyi-patak (1. és 2. mintavételi hely)
R1, R2	Ipoly (1. és 2. mintavételi hely)
LR1	Kismaros (1689.4 fkm)
LR2	Göd (1669.8 fkm)
LR3	Göd (1668.2 fkm)
LR4	Ercsi (1614.0 fkm)
LR5	Paks (1530.0 fkm)
LR6	Paks (1526.0 fkm)
SA1	Gödi-mellékág (1669.8 fkm)
SA2, SA3	Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ág (1636.3 fkm és 1634.6 fkm)
C	durva mederanyag frakció (2360-710 μm)
F	finom mederanyag frakció (710-250 μm)
V	nagyon finom mederanyag frakció (250-63 μm)
U	ultra finom mederanyag frakció (< 63 μm)
TBOM	mederanyag teljes szervesanyag-tartalma
CBOM	durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma
FBOM	finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma
VBOM	nagyon finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma
UBOM	ultra finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma
HR	hypocrenon
ER	epirhitron
MR	metarhitron
HR	hyporhitron
EP	epipotamon
MP	metapotamon
HP	hypopotamon
COI	mitokondriális citokróom c oxidáz I-es alegység
CF1, CF2	<i>Corbicula</i> morfortípus 1 és 2

1. Összefoglalás

Annak ellenére, hogy az édesvízi kagylók és csigák központi szerepet töltenek be a vízi ökoszisztémákban, tér- és időbeli mintázataik, abundancia viszonyaik és élőhelyi igényeik kutatása a folyóvízi rendszerekben, különösen nagy folyókban, hiányos. Főként az egészen kistermetű, de nagy mennyiségben előforduló kagylók (*Sphaeriidae* kagylócsalád) szerepéről tudunk keveset, mivel apró méretük miatt határozásuk bonyolult, és így kevesen foglalkoztak velük. A jelen dolgozatban egy másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam kontinuum mentén a teljes malakofauna (11 csiga- és 4 kagylócsalád) tér- és időbeli mintázatát, diverzitását és denzitását vizsgáltuk 2007 és 2008 során szezonális minták alapján, többváltozós statisztikai módszerekkel. Feltártuk az inváziós *Corbicula fluminea* kagylófajnak, mint a hazai malakofauna lényeges új elemének biomassa dinamikáját és populációs struktúráját, és a kagylónem taxonómiai és filogenetikai problémáira is kerestük a választ génhálózatos módszerrel.

A két éves vizsgálat során összesen 22 kagylófajt és 27 csigafajt sikerült kimutatni. A vizsgált fajok közül 7 védett Magyarországon, 11 pedig idegenhonos. A *Pisidium subtruncatum*, *Corbicula fluminea* kagylófajok és a *Lithoglyphus naticoides* csigafaj magas denzitás adatai arra engednek következtetni, hogy ezeknek a fajoknak kulcsfontosságú ökológiai szerepe van a vizsgált vízrendszerben.

A folyóvízi folytonossági elv (River Continuum Concept, Vannote et al. 1980) szerint a makrogerinctelen közösségek fajszáma és diverzitása folyási irányban növekszik a források szintjétől a közepes méretű folyószakaszokig az élővilág környezeti specializációjának eredményeként. Az általunk másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam kontinuum mentén vizsgált malakofauna térbeli elrendeződése is hasonló tendenciát mutat. A legalacsonyabb fajgazdagság a patakokban mutatható ki, míg a legmagasabb fajszám és diverzitás értékeket a malakoközösségek a közepes méretű lpolyban és a Duna mellékágaiban érték el.

A vizsgált kontinuum mentén három kagyló-fajegyüttest és hat csiga-fajegyüttest különíthetünk el. A legalacsonyabb diverzitással és abundanciával rendelkező malakoegyüttesek a patakokra jellemzőek, ezeken a helyeken domináns fajként a *Pisidium casertanum*, *Pisidium personatum*, *Radix labiata*, *Haitia acuta* és *Ancylus fluviatilis* jelent meg. A legnagyobb diverzitással és abundanciával jellemezhető együttesek az lpolyban, a Duna mellékágaiban, és a Duna főágának iszapos és homokos aljzattípusú élőhelyein fordultak elő. Ezekben a csoportokban a *Pisidium subtruncatum*, *Pisidium henslowanum*, *Pisidium supinum* kagylófaj, és a *Lithoglyphus naticoides*, *Borysthenia naticina*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, és *Potamopyrgus antipodarum* csigafaj volt a domináns. A közepes mértékű fajgazdagsággal és abundanciával jellemezhető együttesek a

Duna főágának kavicsos és köves aljzattípusú élőhelyein kerültek elő, és domináns fajokként a *Corbicula fluminea*, *Sphaerium rivicola*, *Pisidium supinum* kagylófaj, és a *Theodoxus fluviatilis*, *Lithoglyphus naticoides* csigafaj jelent meg.

A patakok kevésbé kedvező élőhelyet nyújtanak a kagylók többségének, ugyanakkor a finom és ultra finom mederanyag frakciókat tartalmazó aljzattípusok és a víztest magas vezetőképessége mellett statisztikailag szignifikánsan magas a kagyló-fajegyüttesek diverzitása. A csiga-fajegyüttesek főleg a Duna gyenge vízáramlással jellemezhető mellékágaiban értek el magas diverzitást, ahol a vegetáció is gazdagabb volt a többi élőhelyhez viszonyítva. A finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakcióknak, és a durva mederanyag frakció szerves anyag tartalmának pozitív, a turbiditásnak pedig statisztikailag szignifikáns negatív hatása volt a csigaközösségek diverzitására. Ez arra utal, hogy a finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakciókat tartalmazó aljzattípusok a csigák többsége számára kedvező élőhelyet biztosítanak, és a durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma valószínűleg ideális táplálékforrást jelent a detrituszevő csigafajok számára. A magas turbiditás kapcsolatban állhat az erősebb vízáramlással, ami nem kedvez a csigaegyüttesek fajgazdagságának, mivel csak egyes csigafajok képesek megélni az erősebb áramlás viszonyok mellett.

Összeségében elmondható, hogy a malakofauna fajegyütteseinek térbeli mintázata lokális és tájleptékű skálán is értelmezhető. Az eredményeink azt mutatják, hogy a térléptéket is figyelembe véve a vizsgált másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam kontinuum két szakaszra bontható. A másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam szakaszon (S1-LR1) kimutatható a kontinuitás jelensége, míg a folyam további szakaszán a lokális természetes (áramlás, aljzat összetétel) és az antropogén hatások idézik elő vagy erősítik a folyam mozaikos térbeli mintázatát.

A *Corbicula fluminea* inváziós kagylófaj az elmúlt évtizedben a Duna bentikus életközösségének domináns tagjává vált. A biomassa, denzitás és átlagos testhosszúság adatok szignifikáns térbeli különbséget mutattak a mintavételi helyek és a víztípusok között. A legmagasabb értékek a Duna főágában, és a Gödi-mellékágban figyelhetők meg, ahol a klorofill-a tartalom magas volt, és Paksnál, ahol a víz hőmérséklet állandóan magas volt a Paksi Atomerőmű hűtővizének hatására. Ez utóbbi élőhely a *C. fluminea* számára a hőmérséklet szempontjából menedékhelyként is tekinthető, ahol az optimális hőmérsékleti körülmények következtében az egyedek a 40 mm-es testhosszúságot is elérhetik. Az elemzések szerint a biomasszában megmutatkozó különbségek főként a mederanyag frakciók arányával, a víz hőmérséklettel és a bentikus szervesanyag-tartalommal hozhatóak összefüggésbe.

A *Corbicula* kagylónem esetén, a héj morfológiai tulajdonságai különösen magas plaszticitást mutatnak, és a kagylónemen belül a fajok megkülönböztetése még mindig megoldásra váró

feladat. Annak érdekében, hogy a magyarországi Duna-szakaszon előforduló két morfortípusról kiderítsük, hogy egy, vagy két fajt takar, az egy helyen élő két morfortípus mitokondriális COI gén (citokróom c oxidáz I-es alegység) szekvenciáját, morfológiai tulajdonságait, populációinak struktúráját és szaporodásbiológiáját vetettük össze. A két morfortípus filogenetikai kapcsolatainak vizsgálatához a vizsgált minták génszekvenciáit és a már Génbankban létező publikált génszekvenciák adathalmazát a median joining analízis segítségével elemeztük a tradicionálisan használt génfa alkotó módszerek helyett. A COI génszekvencia elemzése nem mutatott egyértelmű illeszkedést a morfológia alapján meghatározott taxonómiai kategóriákkal. Ezért azt mondhatjuk, hogy a COI génen alapuló kódolás nem alkalmas annak eldöntésére, hogy a két dunai morfortípus különböző taxonhoz tartozik, vagy sem. Mindazonáltal a két morfortípus különböző kládokhoz tartozott, a morfortípus-1 a *C. fluminea* kagylófajjal került egy csoportba, míg a morfortípus-2 egy külön kládba lett sorolva, ami eddig még csak nem-natív populációkból került elő, és a natív elterjedési területe még felfedezetlen. A szaporodásbiológiát tekintve egyértelmű különbségeket lehet felfedezni a két morfortípus között. A morfortípus-1 csak egy szaporodási periódussal rendelkezik az év során, míg a morfortípus-2-nek két szaporodási periódusa van, mindkettő a téli évszakhoz köthető. Összességében a héjmorfológiában, mitokondriális DNS szekvenciában, és szaporodásbiológiában megfigyelt különbségek jelzik, hogy a két morfortípus két különálló taxonként való kezelése valószínűleg helyes. Mindazonáltal, a morfortípus-2 esetén a "*C. fluminalis*" fajnév használata még korai, mivel a filogenetikai kapcsolata a natív *C. fluminalis* fajjal még nem bizonyított. Amíg a *Corbicula* kagylónem részletes genetikai vizsgálata a *C. fluminalis* eredeti, afrikai és nyugat-ázsiai elterjedési területén nem történik meg, a morfortípus-2 eredete és taxonómiai pozíciója megoldatlan marad.

3. Bevezetés és célkitűzés

A Föld növekvő népessége egyre jobban igénybe veszi a természeti erőforrásokat, az élőhelyek soha nem látott mértékű pusztulását és a természeti rendszerek nagymértékű változását előidézve (MEA 2005). Általánosságban globális homogenizáció figyelhető meg a közösségek összetételében az endemikus és őshonos fajok eltűnésének, és a generalista és inváziós fajok előretörésének köszönhetően (McKinney és Lockwood 1999, Mace et al. 2005). A biodiverzitás számos egymással összekapcsolódó szempontrendszer szerint értelmezhető, magába foglalja mind a genetikai diverzitást, mind az élőhely heterogenitást, így fajokon belüli és fajok közötti szinten, valamint az egész ökoszisztéma szintjén is megjelenik (Gaston és Spicer 2004). A globális édesvízi biodiverzitás nagyobb ütemben hanyatlik, mint a hatásoknak leginkább kitett szárazföldi ökoszisztémák, az édesvízi élőhelyek és fajok átlagosan jóval veszélyeztetettebb helyzetűek, mint a szárazföldiek (McAllister et al. 1997). Az édesvízi fajok kihalási rátáját ötször nagyobb mértékűre becsülik, mint bármely más fajcsoportét (Ricciardi és Rasumussen 1999), és ez az arány a valóságban feltételezhetően jóval nagyobb, mint amit a becslések mutatnak, mert a legtöbb fajról csak részleges adataink vannak, az édesvízi közösségekről és a teljes ökoszisztémáról pedig még ennél is kevesebb információ áll rendelkezésünkre.

A vizek malakofaunáját alkotó aktív szűrő táplálkozású kagylók és a detrituszevő, valamint legelésző táplálkozást folytató vízi csigák fontos szerepet töltenek be a vizek anyag- és energiaforgalmában (Vaughn és Hakenkamp 2001). A szűrő táplálkozású kagylóknak nagy jelentőségük van a primer produkció és a detrituszlánc összekapcsolásában, valamint a lebegő és az üledékben található szerves anyagok átszűrésében, amiket táplálékként feldolgozva hozzájárulnak a vizek öntisztulási folyamataihoz (Strayer et al. 2004). A legelésző csigáknak pedig a bevonatképző algaközösségek mennyiségének és összetételének szabályozásában van lényeges szerepe (Swamikannu és Hoagland 1989). Mindkét bentikus élőlénycsoport a vízi táplálékhálózatok fontos láncszemét képezi a halak, a vízimadarak és a vízirovarok táplálékának alkotóelemeiként. A malakoközösség tagjai kiválóan használhatóak az áramló vizek bioindikátoraként is, mivel aljzathoz kötődő, holobiont, azaz egész életük során a vízben élő, kis helyváltoztatási képességű szervezetekként érzékenyen reagálnak a vízáramlásban és az oxigénháztartásban bekövetkezett változásokra, a különböző eredetű szennyezésekre és a vízrendezésekre egyaránt.

Annak ellenére, hogy ez a bentikus csoport központi szerepet tölt be a vízi ökoszisztémákban, a térbeli és időbeli mintázataik, abundancia viszonyaik és élőhely igényeik kutatása folyóvízi rendszerekben, különösen nagy folyókban, hiányos. Főként az egészen kistermetű, de nagy mennyiségben előforduló kagylók (Sphaeriidae kagylócsalád)

szerepéről tudunk keveset, mivel apró méretük és egyszerű alkotású héjuk következtében határozásuk bonyolult, és így kevesen foglalkoztak velük.

A malakofauna kutatása időszerű és kiemelten jelentős a konzervációbiológia és az inváziós fajok biológiája szempontjából is. Az édesvízi kagylók és egyes csigafajok is igen érzékenyen reagálnak az antropogén zavarásokra (szennyezés, élőhely degradáció, idegenhonos fajok behurcolása), minek következtében az elmúlt évtizedekben faji sokféleségük, biodiverzitásuk rohamosan csökkent és jelenleg az édesvízi kagylókat az állatvilág egyik legveszélyeztetettebb csoportjaként tartják számon. A szennyezésre különösen érzékeny nagytestű kagylófajok populációinak száma folyamatosan csökken mind globális mind regionális skálán nézve (Bogan 1993, Lydeard et al. 2004). Mivel a kagylók és a vízi csigafajok az anyag- és energiaforgalomban, valamint a kedvező vízminőség megteremtésében alapvető szerepet játszanak, pusztulásuk az egészséges vízi ökoszisztéma fennmaradását veszélyeztetheti.

Az inváziós fajok vizsgálatának aktualitást ad a közelmúltban egységesített európai víziút hálózat. A Rajna-Majna-Duna vízrendszerben mindkét irányból terjedő fajok (a pontokaspikus területekről a *Dreissena polymorpha* és a nemrég megjelent *Dreissena rostriformis bugensis*, a Rajna vízrendszere felől a *Corbicula fluminea*) jelentős hatással lehetnek az őshonos faunaelemekre, és az egész vízi ökoszisztéma anyagforgalmi folyamataira.

A *C. fluminea* a magyar Duna-szakaszon 1999-ben jelent meg először (Csányi 1998-99), és az elmúlt évtizedben a Duna főága mellett a mellékágakat is meghódította, egyes élőhelyeken a bentikus élőlényközösség domináns tagjává vált. A *C. fluminea* kagylófajt az egyik legjelentősebb vízi inváziós fajként tartják számon, amely a vízi ökoszisztéma számos elemét befolyásolja, az őshonos fajoktól kezdve a különböző ökoszisztéma funkciókig. A *Corbicula* kagylónem taxonómiai és filogenetikai szempontból is érdekes problémákat vet fel. Az Európában található morfortípusok besorolása még megoldatlan.

A jelen dolgozatban a malakofauna térbeli és időbeli mintázatát, diverzitását és denzitását vizsgáltuk egy másodrendű patak-folyam kontinuum mentén 2007 és 2008 során szezonális minták alapján. Vizsgáltuk továbbá az inváziós *C. fluminea* kagylófajnak, mint a malakofauna lényeges új elemének biomassa dinamikáját, populációs struktúráját és a kagylónem taxonómiai és filogenetikai problémáira is megoldást próbáltunk találni.

A vizsgálatok során a következő kérdésekre kerestük a választ:

- 1) Hogyan változik a malakofauna diverzitása és denzitása térben és időben a vizsgált vízrendszerben?
 - a) Hogyan változik a malakofauna térbeli mintázata egy másodrendű patak-folyam kontinuum mentén?
 - b) Hogyan változik a malakofauna időbeli mintázata szezonálisan és az évek során?
- 2) Mely környezeti változók befolyásolhatják leginkább a malakoközösségek diverzitását, denzitását, valamint térbeli és időbeli mintázatát?
- 3) Milyen természetes és antropogén eredetű stressz hatások befolyásolhatják leginkább a malakofauna közösség szerkezetét?
- 4) A védett és inváziós fajok milyen előfordulási gyakorisággal és abundanciával jelennek meg a vizsgált területen?
- 5) Hogyan jellemezhető a *Corbicula fluminea* inváziós kagylófaj biomassa dinamikája és populációs struktúrája, valamint mely környezeti tényezők befolyásolják ezek alakulását?
- 6) A *Corbicula* kagylónem képviselői a hazai Duna-szakaszon két fajhoz vagy két morfortípushoz tartoznak?

4. Irodalmi áttekintés

4.1. A malakofauna tér- és időbeli mintázata, és az ezt befolyásoló környezeti tényezők (természetes és antropogén eredetű stressz hatások)

A hidrobiológusok egyik legfontosabb feladata a vízi rendszerek (ezen belül a kevésbé ismert folyóvizek) struktúrájának és funkciójának a megértése, amihez az élőlények térbeli és időbeli mintázatának részletes ismerete szervesen hozzátartozik. A geomorfológiai tulajdonságok a bentikus közösségek szerkezetét lokális skálán befolyásolják (Hurn és Wallace 1987), míg a folyóvizek hossz-szelvénybeli jellemvonásai tájleptékű skálán érvényesülnek (Vannote et al. 1980, Minshall et al. 1985). A lokális fizikai tulajdonságok és a hossz-szelvényben változó jellemvonások közösen alakítják a bentikus közösségszerkezet változó mintázatát egy folyó kontinuum mentén.

A folyóvízi életközösségek mintázatában bekövetkező változások már régóta foglalkoztatják a kutatókat. A jelenség értelmezésére számos elméleti megközelítést dolgoztak ki: többek között a zonalitás koncepcióját (Illies és Botosaneanu 1963), a folyóvízi folytonossági elvet (Vannote et al. 1980), a sorozatos diszkontinuitás koncepcióját (Ward és Stanford 1982), a „Flood Pulse” koncepciót (Junk et al. 1989), és a „Riverine Productivity” modellt (Thorp és Delong 1994). A zonalitás azon a feltevésen alapszik, hogy a forrásvidéktől a folyó torkolatáig a vízfolyást egymástól többé-kevésbé elkülönülő zónákra oszthatjuk, melyeket egyedi életközösségek telepítenek be. A folyóvízi folytonossági elv ugyanakkor a folyót struktúrájában és funkciójában eltérő életközösségek folyamatának tekinti, amelyre jellemző, hogy a felső szakaszon megtermelődött szerves anyag folyamatosan transzportálódik az alsó szakaszra és ez a társulások struktúráját és funkcióját alapvetően meghatározza a vízfolyás hosszában. A folyóvízi ökoszisztéma szintézis (Thorp et al. 2006) a legújabb koncepciók közé tartozik és a hosszanti folyamatokat a felt-dinamikai elméletekkel ötvözi, és így elősegíti a gyakran mozaikos, nem összefüggő mintázat értelmezését a folyóvizek forrásától a torkolatáig haladva.

A malakofauna longitudinális eloszlásának létezésére először Mouthon (1981) munkája derített fényt. A zonalitás elvének megfelelően speciális malakoközösségeket írt le a hypocrenon szinttájtól a hypopotamon szinttájig, majd a malakofauna hosszanti változásának vizsgálatát mennyiségi mintavételekkel is kiegészítette és több vízrendszerre is kiterjesztette (Mouthon 1999). Az összesített eredmények alapján pedig igazolta a malakofauna longitudinális eloszlásának általános létezését. A vizsgálatok során 9 malakotípust különböztetett meg. A szakaszjellegekhez a fajokat az előfordulási gyakoriságuk és abundanciájuk maximuma alapján rendelte.

Az 1. táblázatban láthatóak az egyes malakotípusokhoz rendelhető szakaszjelleg, valamint a malakotípushoz tartozó domináns kagyló-és csigafajok előfordulási gyakoriságuk és abundanciájuk alapján.

1. táblázat: A Mouthon (1999) által leírt 9 malakotípus jellemzői. Jelölések: az aláhúzott fajnevek mind előfordulási gyakoriságuk, mind abundanciájuk alapján az adott szakaszjelleg domináns fjai.

Malakotípusok	Szakaszjelleg	Domináns fajok (előfordulási gyakoriság alapján)	Domináns fajok (abundancia alapján)
I.	eucrenon	<u>Bythinella sp.</u>	<u>Bythinella sp.</u>
II.	hypocrenon	<u>Pisidium personatum</u> , <u>Galba truncatula</u> , <u>Belgrandia sp.</u>	<u>Pisidium personatum</u> , <u>Galba truncatula</u> , <u>Belgrandia sp.</u>
III.	epirithron	<u>Pisidium casertanum</u> , <u>Pisidium tenuilineatum</u>	<u>Pisidium casertanum</u> , <u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Potamopyrgus antipodarum</u> , <u>Pisidium tenuilineatum</u> , <u>Pisidium amnicum</u>
IV.	metarithron	<u>Ancylus fluviatilis</u>	<u>Ancylus fluviatilis</u>
V.	hyporhitron	<u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Pisidium amnicum</u>	<u>Gyraulus albus</u> , <u>Lymnaea palustris</u>
VI.	hyporithron-epipotamon	<u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Gyraulus albus</u> , <u>Lymnaea palustris</u> , <u>Radix labiata</u> , <u>Pisidium milium</u> , <u>Pisidium nitidum</u> , <u>Bithynia tentaculata</u> , <u>Bathymorphalus contortus</u> , <u>Sphaerium corneum</u> , <u>Pisidium hibernicum</u> , <u>Planorbis carinatus</u> , <u>Physa fontinalis</u> , <u>Anisus vortex</u> , <u>Valvata cristata</u>	<u>Radix labiata</u> , <u>Pisidium milium</u> , <u>Pisidium nitidum</u> , <u>Bithynia tentaculata</u> , <u>Bathymorphalus contortus</u> , <u>Sphaerium corneum</u> , <u>Pisidium hibernicum</u> , <u>Planorbis carinatus</u> , <u>Physa fontinalis</u> , <u>Anisus vortex</u> , <u>Valvata cristata</u> , <u>Pisidium henslowanum</u> , <u>Lymnaea stagnalis</u>
VII.	epipotamon	<u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Sphaerium corneum</u> , <u>Pisidium henslowanum</u> , <u>Valvata piscinalis</u> , <u>Pisidium casertanum var. ponderosum</u> , <u>Musculium lacustre</u> , <u>Lithoglyphus naticoides</u>	<u>Valvata piscinalis</u> , <u>Pisidium casertanum var. ponderosum</u> , <u>Pisidium supinum</u> , <u>Musculium lacustre</u> , <u>Lithoglyphus naticoides</u>
VIII.	metapotamon	<u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Bithynia tentaculata</u> , <u>Pisidium henslowanum</u> , <u>Lymnaea stagnalis</u> , <u>Theodoxus fluviatilis</u> , <u>Lymnaea auricularia</u> , <u>Unio crassus</u> , <u>Armiger crista</u> , <u>Pisidium moitessierianum</u> , <u>Anodonta sp.</u> , <u>Unio pictorum</u> , <u>Bithynia leachi</u> , <u>Acroloxus lacustris</u> , <u>Potomida littoralis</u> , <u>Pseudanodonta elongata</u> , <u>Sphaerium rivicola</u> , <u>Unio tumidus</u> , <u>Hippeutis complanata</u> , <u>Viviparus viviparus</u>	<u>Theodoxus fluviatilis</u> , <u>Lymnaea auricularia</u> , <u>Unio crassus</u> , <u>Armiger crista</u> , <u>Pisidium moitessierianum</u> , <u>Anodonta sp.</u> , <u>Unio pictorum</u> , <u>Bithynia leachi</u> , <u>Acroloxus lacustris</u> , <u>Potomida littoralis</u> , <u>Pseudanodonta elongata</u> , <u>Sphaerium rivicola</u> , <u>Unio tumidus</u>
IX.	hypopotamon	<u>Pisidium subtruncatum</u> , <u>Potamopyrgus antipodarum</u> , <u>Pisidium henslowanum</u> , <u>Pisidium supinum</u> , <u>Haitia acuta</u> , <u>Dreissena polymorpha</u> , <u>Menetus dilatatus</u> , <u>Ferrissia wautieri</u> , <u>Sphaerium solidum</u>	<u>Haitia acuta</u> , <u>Hippeutis complanata</u> , <u>Viviparus viviparus</u> , <u>Dreissena polymorpha</u> , <u>Menetus dilatatus</u> , <u>Ferrissia wautieri</u> , <u>Sphaerium solidum</u>

Számos tanulmány, amely a makrogerinctelenek térbeli eloszlásával foglalkozik, kiemeli azoknak az abiotikus tényezőknek a fontosságát, amik a közösségek stuktúráját kisebb,

lokális szinten érintik. Legtöbb esetben a hidrológiai és a szubsztrát viszonyok szerepelnek kulcsfontosságú környezeti tényezőként a bentikus közösségek szerkezetének alakításában (Rempel et al. 2000, Eedy és Giberson 2007). Az aljzat típusa, a szedimentológiai tulajdonságok, valamint a vízsebesség alapvetően befolyásolják a bentoszban élő fajok, többek között a puhatestűek eloszlását (Pardo és Armitage 1997, Beisel et al. 1998, Brown 2003, Heino et al. 2004, Jurkiewicz-Karnkowska és Zbikowski 2004, Brooks et al. 2005, Beaty et al. 2006, Sousa et al. 2007a, 2008a, Miserendino 2009).

Ugyanakkor az elmúlt évtizedekben nagyszámú tanulmány kimutatta, hogy az édesvízi puhatestűek diverzitása, abundanciája, és a víztest kalcium tartalma, valamint az ezzel összefüggő keménysége, alkalinitása, vezetőképessége és pH-ja között is erős pozitív korreláció figyelhető meg (Dillon 2000). A víz magas Ca-tartalma fiziológiai követelmény a kagylók számára, ez térbeli eloszlásukban is tükröződik. A borsókagylókat a Ca-tartalomra mutatott szenzitivitásuk miatt a vizek savasodásának indikátoraiként is tekinthetjük. Még a legtoleránsabb *Pisidium* faj, a *Pisidium casertanum* átlagos súlya is erős korrelációt mutat a tavak lúgosságával. Az alkalinitás csökkenésével a kagylópopuláció átlagos mérete is csökken (Saunders és Kling 1990).

A természetben a szervezetek sokszor szuboptimális feltételek mellett kénytelenek élni. A kedvezőtlen biotikus és abiotikus tényezők kombinációja sokszoros stressz hatásként is jelentkezhet, amihez az élőlények megpróbálnak alkalmazkodni, hogy életben maradhassanak. Ez különösen azokra a bentikus gerinctelen szervezetekre jellemző, melyeknek korlátozott a mozgási képességük, és így kevésbé képesek elkerülni a kedvezőtlen körülményeket (Heinonen 2001). A bentikus életmód nagyfokú alkalmazkodást kíván az ott élő szervezetektől. Az áradások során jelentősen megnő a vízhozam és az aljzat közelében a vízsebesség felerősödik. Ilyenkor a víz a folyómedret erősen megbolygatja, az üledéket kisebb-nagyobb távolságokba elhordja az üledékben élő szervezetekkel együtt. Az üledékben tartózkodó élőlények (a malakofauna esetén különösen a vékony héjú, kistestű kagylókat fenyegeti veszély) a kövekhez és egymáshoz csapódva megsérülhetnek, elpusztulhatnak. A nyár eleji árvíz nagyon kedvezőtlen, mivel az a puhatestűek szaporodási ciklusában érkezik. Az áradások során a folyó nagy mennyiségű hordalékot hurcol magával, ami lerakódva betemeti az adott helyen élő kagylókat, csigákat, további pusztulásokat okozva, és máshonnan származó példányokat, héjakat is kever a lokális faunához (Richnovszky 1970, Boulton et al. 1992, Lancaster és Hildrew 1993, Strayer 1999). Mouthon (2005) a *Pisidium subtruncatum* populációdinamikájának vizsgálata során kimutatta, hogy az áradások nagysága és időtartama meghatározó szerepet játszik a kagylófaj populációdinamikájában és nagymértékben zavarja az életsiklusának az alakulását.

A természetes stressz-hatások (perturbancia) mellett a közvetlen, vagy közvetett antropogén hatások (diszturbancia) is jelentősen befolyásolják a malakofauna térbeli eloszlását. Közvetlen hatásként említhetőek a különböző eredetű szennyezések (kémiai és hőszennyezés), az élőhely degradációja a folyórendezések (kotrások, gátak létesítése) során, míg közvetett hatás a globális klímaváltozás miatt bekövetkező extrém nyári vízhőmérséklet emelkedés, és az idegenhonos fajok behurcolása.

A szennyezések hatásai megmutatkoznak a puhatestű fajegyüttesek szerkezetében. A puhatestűek érzékenyen reagálnak a különböző eredetű szennyezésekre, ezért a vízminőség megállapításához is alkalmazzák őket bioindikátorként. Indikátor szervezetekként való alkalmazásuk azért is lehetséges, mert egyes fajok ökológiai tűréshatárai nagy különbségeket mutatnak. Mouthon (1996) vizsgálatai szerint az Unionidae, Hydrobiidae, Bithyniidae család tagjai reagálnak a legnagyobb érzékenységgel a szennyezésre; a Planorbidae, Acroloxidae, Sphaeriidae, Neritidae, Ancyliidae, Viviparidae, Dreissenidae családok mérsékelt szennyezést elviselnek; míg a Valvatidae, Lymnaeidae, Physidae családok toleránsak a szennyezésekkel szemben, azaz nagyobb mértékű szennyezést is képesek elviselni. Mouthon (1996) a puhatestű fajok biológiailag lebontható szennyezésekre mutatott érzékenysége és toleranciája alapján 12 malakológiai csoportot különböztetett meg (2. táblázat).

2. táblázat: A Mouthon (1996) által szennyezésekre mutatott érzékenység és tolerancia szerint elkülönített 12 malakológiai csoport.

Érzékenység					Tolerancia
1	2	3	4	5	6
<i>Unio tumidus</i>	<i>Anisus vortex</i>	<i>Lymnaea stagnalis</i>	<i>Sphaerium solidum</i>	<i>Ferrissia wautieri</i>	<i>Valvata piscinalis</i>
<i>Pseudanodonta elongata</i>	<i>Bithynia leachii</i>	<i>Physa fontinalis</i>	<i>Sphaerium rivicola</i>	<i>Viviparus viviparus</i>	<i>Sphaerium corneum</i>
	<i>Belgrandia sp.</i>	<i>Planorbis carinatus</i>	<i>Pisidium moeessierianum</i>	<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Pisidium hibernicum</i>
	<i>Pisidium amnicum</i>	<i>Pisidium supinum</i>	<i>Unio pictorum</i>		
	<i>Pisidium tenuilineatum</i>	<i>Unio crassus</i>	<i>Anodonta anatina</i>		
			<i>Potomida littoralis</i>		
7	8	9	10	11	12
<i>Galba truncatula</i>	<i>Gyraulus albus</i>	<i>Stagnicola palustris</i>	<i>Radix labiata</i>	<i>Bathymphalus contortus</i>	<i>Haltia acuta</i>
<i>Armiger crista</i>	<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	<i>Hippeutis complanata</i>	<i>Radix auricularia</i>	<i>Valvata cristata</i>	
<i>Acroloxus lacustris</i>	<i>Pisidium personatum</i>		<i>Ancylus fluviatilis</i>		
<i>Bithynia tentaculata</i>			<i>Pisidium casertanum</i>		
<i>Theodoxus fluviatilis</i>					
<i>Musculium lacustre</i>					
<i>Pisidium subtruncatum</i>					
<i>Pisidium nitidum</i>					
<i>Pisidium milium</i>					
<i>Pisidium henslowanum</i>					

A globális klímaváltozásnak erőteljes hatása van a puhatestűek közösségére is, mivel a vízhőmérséklet nyáron különösen magas értékeket érhet el, amire egyes érzékenyebb fajok tömeges pusztulással válaszolnak, és a populációk regenerációja nagyon lassú folyamat. Mouthon és Daufrense (2006) a 2003-as nyári hőhullámnak a puhatestű közösségekre kifejtett hatását vizsgálta a Saône folyóban és kutatásaik során megállapították, hogy a vízhőmérséklet extrém emelkedése jelentős és igen gyors változást eredményezhet a puhatestűek közösségszerkezetében (különösen a borsóbagylók (*Pisidium*) veszélyeztetettek) és drasztikusan csökkentheti a fajgazdagságukat és a fajok denzitását. A

borsókagylók életciklusa nagymértékben környezetfüggő. A borsókagylókat gyors növekedés jellemzi 20 °C-nál magasabb vízhőmérsékletnél, valamint magas oxigén és ásványi anyag tartalom mellett (Mouthon 2005), azonban a túl magas vízhőmérséklet, ami nyáron oxigénhiánnyal is együtt jár, akadályozza a borsókagylók növekedését és befolyásolja táplálkozásukat és metabolizmusukat (Holopainen és Hanski 1986). Sousa et al. (2011a) a 2005-ös nyári hőhullám, ami egyben különösen alacsony oxigéntartalommal és redox-potenciállal járt együtt, és a *Pisidium amnicum* kagylófaj populációinak drasztikus hanyatlása között találtak összefüggést. Ezen tanulmányok alapján, ha a nyári hőhullámok gyakorisága növekszik az elkövetkező években, mint ahogy azt számos klímamodell előre jelzi, a nagy folyók puhatestű közösségei még inkább veszélyeztetett helyzetbe kerülnek.

A 2005-ös hőhullám a Minho folyóban nemcsak az őshonos kagylófaunát érintette, hanem a nagy mennyiségben jelen lévő *Corbicula fluminea* idegenhonos kagylófaj mortalitási rátáját is növelte (Sousa et al. 2008a, Ilari et al. 2011). Mindazonáltal a *C. fluminea* populációi gyorsan regenerálódtak, ami egyben utal arra is, hogy a társulások új elemeként megjelenő idegenhonos fajok r-stratégista életmódjuknak köszönhetően jól alkalmazkodnak a folyóvizekben gyakran változó körülményekhez, és ez által jelentős kompetíciós hatást fejthetnek ki az őshonos faunára.

A puhatestűek két osztálya, a kagylók és csigák nagyon különböző felépítésük és lényeges életmódbeli különbségeik következtében más és más módon töltik be szerepüket az életközösségekben. Annak ellenére, hogy esetenként hasonló szerepet játszanak a közösségben, nincsenek közvetlen ökológiai kapcsolatban egymással, és környezeti igényeik eltérőek. A kagylók és csigák eltérő ökológiai igényeit jól szemlélteti Zieritz és Waringer (2008) munkája, melyben kimutatták, hogy a kagylók és csigák dominanciája a patakrendűség hatására különbözőképpen változik.

4.2. Az inváziós fajok jelentősége és terjedése a Dunában

A fajok elterjedésének környezeti és klimatikus akadályok szabnak korlátot. A földrajzi izoláció eredményeként az evolúció külön utat járt be minden egyes nagy geográfiai régióban. Így a Föld különböző részein eltérő fajok élnek, és a legtöbb faj csak egy bizonyos területen képes megélni, míg más fajoknak idővel folyamatosan változik az elterjedési területe (Sax et al. 2005). Azonban egyes fajok terjeszkedése különösen felgyorsult az emberi hatások következtében az elmúlt évtizedekben. Az emberi tevékenységek egyik egyre lényegesebb következménye az, hogy különböző élőlényeket juttat el olyan területekre, ahova azok egyébként nem kerülnének be. Európában több mint tízezer, más kontinensről szándékosan vagy véletlenül behurcolt állat- és növényfaj fordul elő (DAISIE 2011). Ezek egy része kis területen telepedett meg, mások viszont robbanásszerűen elszaporodtak, és gyorsan terjednek. Ez utóbbi esetben biológiai invázióról beszélünk. Ennek a folyamatnak a következményeként az életközösségek homogenizálódása figyelhető meg. Világméretű összehasonlításban ez a folyamat a fajok eltűnésének több mint 40%-ában játszik szerepet, az esetek csaknem negyedében ez az elsődleges oka annak, ha egy faj veszélyeztetetté válik (Abramovitz 1996). Amellett, hogy a földi biodiverzitást alapvetően befolyásolja, a biológiai invázióknak gyakorlati szempontból is kiemelkedő fontosságú következményei vannak, számos mezőgazdasági, egészségügyi és gazdasági probléma kialakulását idegenhonos inváziós fajok okozzák (Lochwood et al. 2007).

Jelenleg, globális skálán nézve az inváziós fajok az egyik legjelentősebb ökológiai problémát jelentik a Földön, s ennek következtében a legfontosabb kutatási területek közé sorolhatóak. Az inváziós fajok számtalan káros hatását és kiirtásuk korlátozott lehetőségeit tekintve megtelepedésük és terjeszkedésük nyomon követése alapvető fontosságú (Kolar és Lodge 2002). Az inváziós folyamatok tanulmányozása során egyéb ökológiai, evolúcióbíológiai és biogeográfiai folyamatokat is megérthetünk. Mivel az invázió nyomonkövetése a jelenleg zajló folyamatok megfigyelésére ad lehetőséget, további információkat nyerhetünk az idegenhonos fajok terjeszkedéséről, genetikai információtartalmának változásáról, és magas denzitásuk következtében ökoszisztéma formáló hatásokról (Lee 2002, Sax et al. 2005). Minden ökoszisztéma érzékenyen reagál az idegenhonos fajok jelenlétére, de a vízi ökoszisztémák különösen sérülékenyek, és az utóbbi évtizedekben az édesvízi inváziós fajok rohamos mértékű terjeszkedése a legkártékonyabb és legkevésbé visszafordítható zavarásokat okozza a vízrendszerekben. Különös figyelmet érdemelnek azok az inváziós fajok, melyek hamar domináns tagjává válnak az ökoszisztémának, és tulajdonságaikkal annak struktúráját és funkcióját jelentősen átalakítják. Az édesvízi idegenhonos fajok gyors terjedése a nemzetközi kereskedelem során felerősödő hajóforgalomnak, a növekvő rekreációs tevékenységeknek és a természetes vízrendszerek átfarmálásának köszönhető,

valamint az őshonos élővilág degradációjával és az élőhelyek eltűnésével is összefüggésben áll (Cohen és Carlton 1998, Everett 2000).

A Duna az egyik legjelentősebb inváziós folyosó a palearktikus régió déli részén (Galil et al. 2007), és Európa egyik legfontosabb vízi útvonalaként számos inváziós faj terjedésében fontos szerepet játszik. Ráadásul a Duna–Majna–Rajna-csatorna megépítésével ez a szerep felerősödött, mivel közvetlen összeköttetés létesült korábban egymással kapcsolatban nem álló vízrendszerek között, ami számos újabb inváziós faj terjedését segítette elő (Bij de Vaate et al. 2002). A Duna mentén északnyugati és délkeleti irányból is számos gerinces és gerinctelen faj érkezett Magyarországra. Bizonyos állatcsoportok képviselői közül csak idegenhonos fajokat találunk a Dunában, mások esetében a megfigyelt egyedszámban fordul elő jelentős eltolódás az inváziós fajok javára (Puky et al. 2010).

A magyar Duna-szakaszon 5 inváziós kagylófaj (*Anodonta woodiana*, *Corbicula fluminea*, „*Corbicula fluminalis*”, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena rostriformis bugensis*) és 6 inváziós csigafaj (*Ferrissia fragilis*, *Haitia acuta*, *Lithoglyphus naticoides*, *Melanoides tuberculatus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Theodoxus fluviatilis*) található.

Az *Anodonta woodiana* (Lea 1834) eredeti elterjedési területe Dél-Kelet-Ázsia, az Amur folyó medencéje. Magyarországon az 1960-as években találták meg először a biharugrai halastavakban, ahova valószínűleg glochidium lárváinak segítségével került be, melyek a betelepített növényevő halakon élősködtek (Petró 1984). A magyar Duna-szakaszon először 1984-ben találták meg (Popa et al. 2007), azóta egyes helyeken kedvező életkörülményeket találva tömegessé vált.



1. kép: *Anodonta woodiana* kagylótemető Paksnál.

A *Dreissena polymorpha* (Pallas 1771) (közismert néven vándorkagyló) az egyik legagresszívabb inváziós faj az egész világon. Ez a Balti- és Fekete tenger területén őshonos kagylófaj Európa legtöbb folyóvizét meghódította, a magyar Duna-szakaszon már 1867-től megtalálható (Tittizer 2006).



2. kép: A byssus fonalak segítségével köre települt *Dreissena polymorpha*.

A Dreissenidae családba tartozó kagylók az egyedüli édesvízi kagylófajok, melyek byssus fonalak segítségével képesek magukat nagy mennyiségben szilárd aljzathoz rögzíteni és planktonikus lárvá alakkal rendelkeznek. Ez az életmenet stratégia kedvezően hat gyors elterjedésükre és tömeges megjelenést tesz lehetővé. A szintén ponto-kaszpikus *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrusov, 1897) csak az 1900-as évek közepétől kezdett el terjedni a Dnyeper felső szakaszán a vándorkagylóhoz hasonló útvonalon. A *D. rostriformis bugensis* kagylófajt a Dunában először a torkolat közelében, Románia területén találták meg (Micu és Telembici 2004), majd 2006-ban a román-szerb szakaszon (Popa és Popa 2006), valamint Nyugat-Európában, Hollandiában is azonosították (Molloy et al. 2007). A magyarországi Duna-szakaszon több élő példánya először a profundális régió mederkotrása során került elő 2008 májusában (Szekeres et al. 2008).



3. kép: *Dreissena polymorpha*



4. kép: *Dreissena rostriformis bugensis*

A *Corbicula* nemzetségbe tartozó fajok Dél-Kelet-Ázsia édes- és brakk vizeiben, Indiában, Ausztráliában és a Csendes-óceáni szigetvilág területén őshonosak. Az 1970-es évek végén a *Corbicula* kagylónem képviselőit valószínűleg a hajók ballasztvizével hurcolták be Európába. A *Corbicula* nem fajait a magyarországi Duna-szakaszon először 1999 júniusában azonosították (Csányi 1998-99). A *C. fluminea* (O.F. Müller, 1774) rövid idő alatt az egész magyarországi Duna-szakaszon elterjedté vált, a szigetközi hullámtéren is tért hódított (Bódis 2006), és kevesebb, mint egy évtized alatt az egyik legtömegesebb kagylófajjává vált a Duna főágának magyarországi szakaszán, denzitása a Duna-kanyarban eléri a 736 egyed m⁻²-t (Bódis 2007).



5. kép: *Corbicula fluminea*



A *Lithoglyphus naticoides* (C. Pfeiffer, 1828) a Fekete-tenger nyugati részén őshonos, Európába a 19. század második felében vándorolt be (Bij de Vaate et al. 2002).

6. kép: *Lithoglyphus naticoides*

A folyóvizek potamon jellegű szinttárait kedveli (Mouthon 1999), és a köves, homokos, vagy iszapos aljzattípuson is megél (Mouthon 2007). Mivel számos parazita (*Apophallus muehlingi*, *Apophallus donicus*) közttes gazdája, így terjedésével a fertőzéseket is magával hurcolhatja (Tyutin és Slynko 2010).

A *Potamopyrgus antipodarum* (Gray, 1843) Új-Zélandon őshonos csigafaj, és a 19. század közepétől elterjedési területét kiterjesztette Ausztrália, Európa, és Észak-Amerika területeire is (Richards 2002). Ennek a csigafajnak igen széles az ökológiai toleranciája, de a legmagasabb abundancia értékeket általában a magas produktivitású, állandó hőmérsékletű és vízhozamú élőhelyeken éri el (Richards 2002). A magyar Duna-szakaszon 1987-ben kerültek elő első példányai Komárom és Zebegény térségéből (Frank et al. 1990).



7. kép: *Potamopyrgus antipodarum*

A *Ferrissia fragilis* (Tryon, 1863) sok tanulmányban *Ferrissia wautieri* (Mirolli, 1960) néven szerepel. Nemrég azonban molekuláris taxonómiai módszerek alkalmazásával kimutatták, hogy ez a faj valójában Észak-Amerikából származik, és 1949-re datálták első európai megjelenését (Walther et al. 2006). A magyar Duna-szakaszon 1967-től megtalálható (Tittizer 2006), főleg az állóvízi körülményeket részesíti előnyben.



8. kép: *Ferrissia fragilis*

A *Haitia acuta* (korábban *Physa/Physella acuta*) (Draparnaud 1805) Észak-Amerikából származik, amit újabban reprodukciós izolációt vizsgáló tanulmányok is alátámasztanak (Dillon et al. 2002, Taylor 2003). Európában először 1805-ben találták meg (Anderson 2003), és kezdetben a mediterrán területeken terjedt el, majd később Észak-Európában is megjelent. Gyakran fordul elő hőerőművek hűtővizének kifolyásánál (Serafinski et al. 1989), és nagy ökológiai toleranciával rendelkezik, extrém hőmérsékleti körülményeket és szennyezést is elvisel (Wethington 2004). A magyar Duna-szakaszon 1967-től megtalálható (Tittizer 2006).



9. kép: *Haitia acuta*

A *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) eredetileg brakkvizekben él, a Rajnában és a Duna alsó szakaszán is őshonos, ahonnan feltételezhetően az 1900-as évek végén kezdett el terjeszkedni a felső szakaszokra (Csányi 1996, Schultz és Schultz 2001, Cejka és Horskak 2002). A magyarországi Duna-szakaszon első példányai 1987-ben kerültek elő Budapest környékéről (Csányi 1996). Jelenleg az egyik leggyakoribb csigafaj, a magyarországi Duna-szakasz teljes hosszában megtalálható.



10. kép: *Theodoxus fluviatilis*

A *Melanoides tuberculatus* (Müller, 1774) Kelet-Afrika és Dél-Kelet-Ázsia szubtrópusi, trópusi területein őshonos. A *M. tuberculatus* jelentős alga-fogyasztása következtében az akvaristák körében kedvelt faj, és minden valószínűséggel, közvetítésükkel került be Észak-Amerikába is az 1930-as években (Benson 2011). Nagymértékben tolerálja a brakkvízi körülményeket és az alacsony oxigénszintet is. A meghódított területeken az őshonos faunát kiszoríthatja, és számos, halaknál fertőzést okozó mételyfajnak lehet a köztesgazdája (Pinto és Melo 2011).



11. kép: *Melanoides tuberculatus*

4.2.1. A *Corbicula fluminea* biomassa dinamikája, és a biomassáját befolyásoló környezeti tényezők

Az emberi tevékenységeknek köszönhetően és az opportunistá életmód következtében (kitűnő terjedési képesség, magas ökológiai tolerancia, magas fekunditás és növekedési ütem, korai ivarérettség, és speciális reprodukciós biológia) néhány kagylófaj elterjedési területe különösen megnőtt és ezek a fajok a bentikus életközösség domináns tagjává váltak (Sousa et al. 2008b, 2009). A domináns kagylófajok különös figyelmet érdemelnek, mert befolyásolhatják a vizek anyag- és energiaforgalmát, valamint a minőségét, és az egész vízi ökoszisztéma struktúrájában és funkciójában jelentős változásokat okozhatnak (Karatayev et al. 2006).

A *Corbicula fluminea* az egyik legsikeresebben terjeszkedő faj vízi rendszerekben (Sousa et al. 2008c). Ez a faj nagy mennyisége következtében a vízi ökoszisztéma legtöbb elemét képes befolyásolni, beleértve az őshonos fajokat és az ökoszisztéma funkciókat is, és igen súlyos gazdasági károkat is okozhat például ipari létesítmények csőrendszereinek eltömítésével (Isom 1986, Phelps 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999, Hakenkamp et al. 2001, Sousa et al. 2008c).

A *C. fluminea* Ázsia, Ausztrália, Közel-Kelet, Afrika és Madagaszkár édes- és brakkvizeiben őshonos (Morton 1977, Glaubrecht et al. 2007), azonban az elmúlt évszázadban a világon mindenütt elterjedt. Észak-Amerikában az 1920-as években regisztrálták a megjelenését (Burch 1944, Counts 1981), majd az 1970-es évek során Dél-Amerikában (Ituarte 1981) és az 1980-as években Európában is megfigyelték a jelenlétét (Mouthon 1981). Manapság a *C. fluminea* Észak-Amerika legtöbb részén megtalálható (McMahon 1982, 1999), és Dél-Amerikában (Ituarte 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999, Callil és Mansur 2002), valamint Európában is egyre nagyobb területeket hódít meg (Den Hartog et al. 1992, Schleuter 1992, Mouthon 2000, Beran 2006, Elliott és zu Ermgassen 2008, Perez-Quintero 2008).

Inváziós tulajdonságai, valamint ökoszisztéma átalakító képessége miatt fontos nyomon követni a terjedését, valamint vizsgálni biomassa dinamikáját és populációs struktúráját. Számos tanulmány foglalkozik a *C. fluminea* populációdinamikájával és biomasszájának alakulásával amerikai (Aldridge és McMahon 1978, Hornbach 1992, Phelps 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999, Morgan et al. 2003) és európai ökoszisztémákban (Mouthon 2001a,b, 2003, 2004, Sousa 2008 a,b), azonban a nemzetközi jelentőségű Dunában hasonló vizsgálatokat még nem készítették.

A *C. fluminea* a Rajnából először 1987-ben került elő, ahol rövid idő alatt tömegessé vált (Den Hartog et al. 1992). Miután a Majna-Duna csatornát megnyitották (Tittizer 1997) a *C. fluminea* a Rajnából a Dunába is bekerült valószínűleg a hajóforgalom következtében, majd a Dunában nyugatról kelet felé terjedt tovább (Tittizer és Taxacher 1997, Csányi 1998-1999,

Bij de Vaate és Hulea 2000, Vrabec et al. 2003, Paunović et al. 2007). A *C. fluminea* kagylófajt először a magyarországi Duna-szakasz alsó szakaszán, Paks környékén mutatták ki (Csányi 1998-1999), ahol egy jelentős hajókikötő található. Így feltételezhetően a *C. fluminea* Magyarországra is a hajókkal érkezett. Manapság a *C. fluminea* denzitása eléri a 736 egyed m^{-2} -t a Duna főágában, és relatív abundanciája a kagylóközösségben 81% is lehet (Bódis 2007).

A Rajnában a *C. fluminea* rohamos terjedése a víz felmelegedésével, a vízminőség romlásával, és az 1986-os Sandoz katasztrófa következtében egyes őshonos fajok eltűnésével állt összefüggésben (Den Hartog et al. 1992). A Duna vízminőségében a Rajnáéhoz hasonló mértékű romlás nem tapasztalható, azonban a Dunában az elmúlt évtizedek során szintén növekedés figyelhető meg a víz átlaghőmérsékletében (Harka és Bíró 2007), ami kapcsolatban állhat a termofil *C. fluminea* (French és Schlosser 1991) gyors elterjedésével. A *C. fluminea* 2°C-nál alacsonyabb víz hőmérséklet mellett már nem életképes (French és Schlosser 1996). Mindazonáltal a télen hidegebb hőmérsékletű vizekben is előfordulhatnak életképes populációi, ha lehetősége van menedéket találni hőerőművek közelében, ahonnan a melegebb évszakokban újra népesíthet területeket (French és Schlosser 1996).

A *C. fluminea* kolonizációs sikeressége eltérő különböző ökoszisztémákban. Általában azokat a vizeket kolonizálja sikeresen, ahol a hidrológiai viszonyok szezonálisan kiegyenlítettek. Így a nagy folyók torkolatvidékén nagy mennyiségben képes elszaporodni, a denzitása és biomasszája ezeken az élőhelyeken a 4000 egyed m^{-2} és 550 g AFDW m^{-2} értékeket is elérheti (Sousa 2008a, b, Phelps 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999). Azonban hasonló geológiai és hidrológiai tulajdonságokat mutató élőhelyeken is különböző biomassza értékeket érhet el, mint ahogy azt a Minho és Lima folyó torkolatvidéke is jól példázza (Sousa et al. 2006). Ez a tény rámutat arra, hogy további abiotikus és biotikus faktorok is lényeges szerepet játszanak a *C. fluminea* inváziós sikerességében. Számos vizsgálat kimutatta, hogy a magas oxigén koncentráció, redox-potenciál, keménység, klorofill-a tartalom, szerves anyag mennyiség, valamint a kavics és a homok aljzattípus kedvez a *C. fluminea* kagylófaj életműködésének (McMahon 1983, Foe és Knight 1985, Belanger 1991, Hornbach 1992, Cataldo és Boltovskoy 1999, Mouthon 2003, Bagatini et al. 2007, Sousa et al. 2008d).

Általánosságban egy inváziós faj sikerességéhez (potenciális képesség arra, hogy sokféle élőhelyet kolonizáljon és rövid idő alatt nagy geográfiai elterjedést érjen el) a következő tényezők járulnak hozzá: számottevő genetikai variabilitás és fenotipikus plaszticitás; számos környezeti tényezővel szemben magas fiziológiai tolerancia, r-stratégista életmód (rövid generációs idő, gyors növekedés, gyors ivarérettség, nagy fekunditás); magas diszperziós képesség; emberi tevékenységekhez köthető folyamatok (Lodge 1993). Mindemellett

alapvető fontosságú a propagulum nyomás (a behurcolás/megjelenés idejében az egyedek száma) (Ricciardi 2007).

A *C. fluminea* inváziós sikeressége inkább a biológiai sajátosságainak (r-stratégista életmód: rövid élettartam (1-5 év), gyors növekedés (kétféle táplálkozásmód), gyors ivarérettség (3.-9. hónap), nagy fekunditás (akár 60000-70000 egyed); speciális szaporodás, magas diszperziós képesség) és az emberi közvetítésnek köszönhető, mint a fiziológiai toleranciájának (McMahon 2002). A *C. fluminea* ugyanis egyes környezeti tényezőkre, mint a hipoxia, alacsony pH, alacsony Ca-tartalom, nagyon alacsony, vagy magas hőmérséklet érzékenyen reagál (Johnson és McMahon 1998, Sousa et al. 2007a, 2008e). A *C. fluminea* sikeres megtelepedésének és elterjedésének számos negatív és pozitív hatása is lehet a kolonizált ökoszisztémában (3. táblázat).

3. táblázat: A *Corbicula fluminea* lehetséges negatív és pozitív hatásai.

Negatív hatások	Pozitív hatások
kompetíció bentikus fajokkal az élelemforrásért, vagy az élőhelyért (Vaughn és Hakenkamp 2001)	az üres kagylóhéjak élőhelyként és menedékhelyként szolgálnak más bentikus fajok számára (Gutiérrez et al. 2003)
a magas filtrációs ráta a planktonikus tápanyagforrás mennyiségét korlátozza, és az Unionidae kagylócsalád glochidium lárváit elpusztíthatja (Strayer 1999)	új élelemforrás bentikus és pelágikus fajok számára (Cantanhede et al. 2008)
tömeges pusztulás során a vízminőség számottevően romlik, ami a többi biotikus elem számára katasztrofális hatással jár (Johnson és McMahon 1998, Strayer 1999)	a magas filtrációs ráta következtében a vízminőség javítása (Phelps 1994)
élőbevonat képzés, ipari létesítmények csőrendszereinek eltömítése (Darrington 2002)	a vízminőség javulása megnövelheti a makrofita borítottságot egyes helyeken (Phelps 1994)

4.2.2. A *Corbicula* kagylónem két morfortípusa

A *Corbicula* fajok taxonómiai és szisztematikai megítélése a változatos héjmorfológiájuk következtében még ma sem tisztázott, habár az elmúlt évtizedekben számos szisztematikát érintő bizonytalanságra fény derült szaporodásbiológiájuk tanulmányozása során (Glaubrecht et al. 2003).

A *Corbicula* taxonok száma az eredeti elterjedési területükön és a terjeszkedésük során elfoglalt helyeken egyaránt vitatott. Ázsiában korábban számos *Corbicula* nemhez tartozó fajt írtak le morfológiai bélyegek alapján (Prashad 1929). Később ezek számát Morton (1986) az eltérő héjmorfológiai jellegek, szaporodásbiológiai sajátosságok, és ökológiai igények alapján kettőre csökkentette (*C. fluminea*, mint édesvízi faj és *C. fluminalis*, mint brakkvízi faj). Számos szerző azonban több faj létezését közli (Park et al. 2000, 2002, 2003, Glaubrecht et al. 2003). A morfológiai, valamint a molekuláris biológiai eredmények egy összetett származási vonal jelenlétét igazolják. Amerikában három eltérő morfortípust különböztetnek meg, melyek közül kettő ("Form A" and "Form B") Észak-Amerikában, egy pedig ("Form C") Dél-Amerikában található (Siripattrawan et al. 2000, Lee et al. 2005). Európában legalább két morfortípus ismert. Ezt a két morfortípust általában két különálló fajnak tartják (*C. fluminea* és *C. fluminalis*) (Schleuter 1992, Csányi 1998-1999, Rajagopal et al. 2000, Mouthon és Parghentanian 2004). Azonban allozimeken és mitokondriális COI szekvencián alapuló genetikai elemzések (Renard et al. 2000), valamint DAF-ujjlenyomat, mitokondriális COI és nukleáris ITS1 szekvenciák vizsgálata (Pfenninger et al. 2002) kimutatta, hogy a két faj létezése nem egyértelmű. Renard et al. (2000) szerint a két morfortípus három különböző taxont takar, melyek a *C. fluminea*, *C. fluminalis* és egy korábban azonosítatlan faj (*C. spec.*). A Rajnában szimpatrikusan megjelenő *Corbicula* populációk molekuláris biológiai vizsgálatai két eltérő evolúciós származási vonal meglétét igazolták, melyek kriptikus hibridek létrehozására képesek (Pfenninger et al. 2002). A nem teljes szaporodási izolációra hivatkozva Pfenninger et al. (2002) azt javasolták, hogy a *Corbicula* vonalakat inkább egy olyan laza csoportosulásként kell kezelni, melyben a fajok elkülönülése a kezdeti stádiumban van, semmint hogy néhány jól definiált fajként említenénk őket.

4.3. Kutatási előzmények

A magyar Duna-szakasz malakológiai vizsgálatainak kezdetei a 19. század második felére tehetőek. Az édesvízi puhatestűekről írt első tudományos adatokat Hazay (1880-1881) közölte Budapest térségéből. A teljes hazai Duna-szakasz puhatestűiről több összefoglaló jellegű munka mellett (Clessin 1887, Csiki 1918, Dudich 1948, 1967, Bothár 1966, Berczik 1966, Richnovszky 1967, 1970, Frank et al. 1990, Csányi 1996, Varga et al. 1998-99) a kisebb folyószakaszok faunáját érintő dolgozatok is megjelentek (Gebhardt 1961, Richnovszky 1963, Pintér 1957, Tyahun 1977, Csányi 1994, Nosek 1996, Varga és Csányi 1996, Varga és Uherkovich 2002). A magyarországi Duna-szakasz apró méretű kagylóinak közösségével azonban kevesen foglalkoztak. Az első összefoglaló tanulmányt a hazai borsókagylókról Wagner (1943) írta. A Börzsönyben élő borsókagylókról Pintér és Suara (2004) munkájában, valamint Eröss Zoltán doktori értekezésében (2007) találunk szórványos adatokat. A hazai borsókagylók elhanyagolt csoportnak tekinthetőek, mivel határozásuk felettébb nehéz kis méretük (1.5:1.35:1 - 8:6.1:4.1mm /hosszúság:magasság:szélesség/) és egyszerű alkotású héjuk következtében.

A hazai kagylófauna vizsgálatával 2000-ben diplomamunkám készítése közben kezdtem el foglalkozni, melynek során a magyarországi Duna-szakasz kagylóinak faunisztikai felmérésére került sor. A faunisztikai adatsorok értékelése közben a kagylófauna állományszerkezetének alakulására és az egyes környezeti paraméterekhez fűződő viszonyára is fény derült (Bódis és Oertel 2005).

Azonban a kezdeti állományfeltáró vizsgálatok rámutattak a bentikus életmódú kagylók mennyiségi mintavételének és feldolgozásának, valamint a kagylók teljes malakofaunára történő kiegészítésének szükségességére. A vizsgálatok során felmerült az igény egyes, életmódjukban jelentős különbségeket mutató kagylófajok biomasszájának megállapítására és populációdinamikai jellemzésére is.

Továbbá érdemes a malakofauna tér- és időbeli mintázatát egy nagyobb vízgyűjtő szintű megközelítésben vizsgálni a tájléptékű szemlélet érdekében, amihez nélkülözhetetlen a hazai Duna-szakasz faunisztikai felmérését kiterjeszteni a főágon, valamint a vizes élőhelyeken („wetland”) (Szigetköz, Gemenc) kívül a Dunába ömlő mellékvizekre is. Ehhez a jelenlegi vizsgálatban a Börzsönyt választottam, mint modell területet, ahol az Ipoly, valamint a harmadrendű Börzsönyi-patak és a másodrendű Hosszúvölgyi-patak faunáját is vizsgálhattam.

5. Anyag és módszer

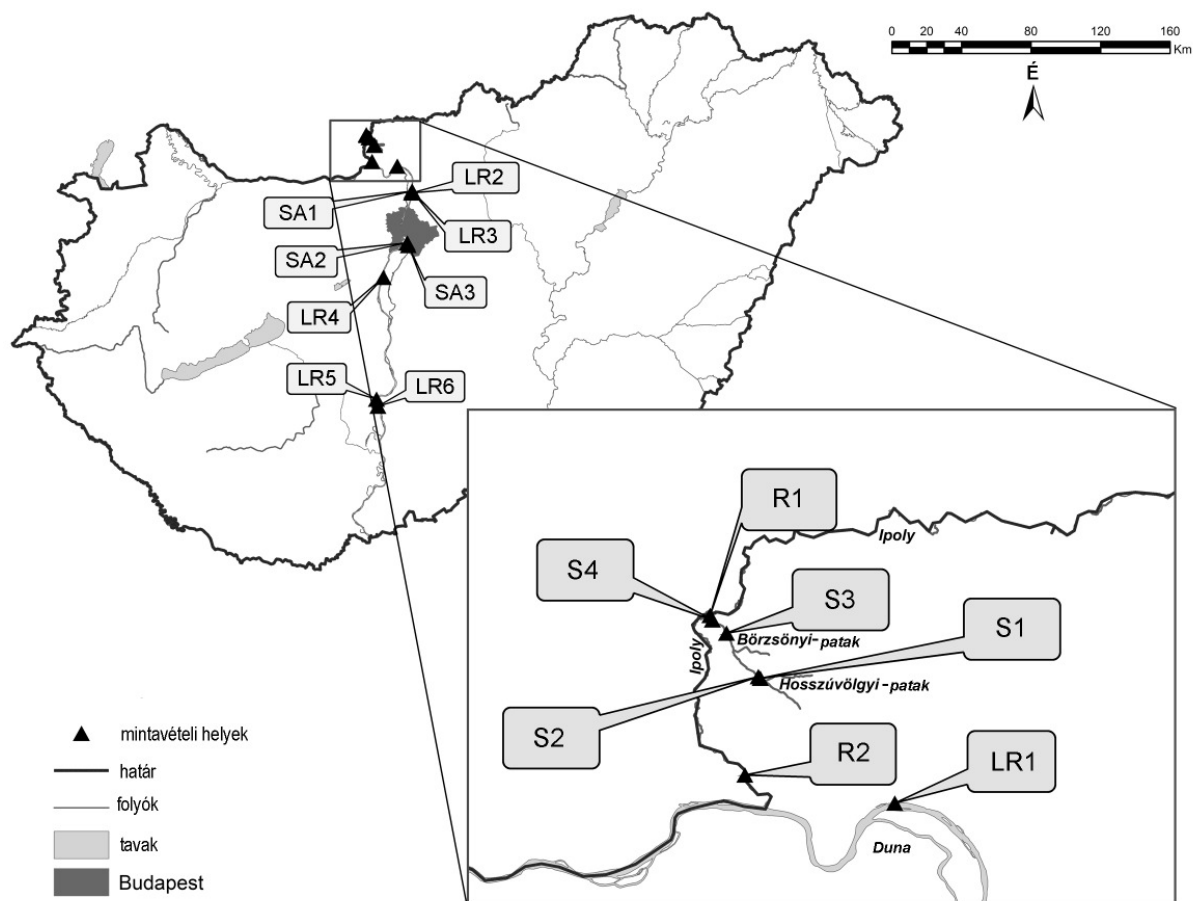
5.1. Mintavételi helyek és időpontok

A malakofauna vizsgálatát egy másodrendű patak-folyam kontinuum mentén végeztük a Duna vízrendszerében. A Duna Közép-Európa leghosszabb folyója (2857 km), magyarországi szakasza 417 km hosszú, a hazai vízgyűjtő területe 39000 km², és az átlagos vízhozama megközelítően 2200 m³ s⁻¹. A folyómeder esése meredek a felső szakaszon Pozsony és Szap között (30-35 cm km⁻¹), azonban ez a lejtésszög csökken Szap és az Ipoly torkolata között (8-12 cm km⁻¹). További csökkenés figyelhető meg az Ipoly torkolata és Paks között (7-10 cm km⁻¹), és végül a folyómeder esése a legalacsonyabb Paks alatt (5 cm km⁻¹) (Tóry 1952). A vízsebesség a meder lejtésszögének megfelelően csökken folyásirányban, és ezzel összefüggésben a durva frakció aránya is folyamatosan csökken a mederanyagban.

A közepes vízhozamú Ipoly a magyarországi Duna-szakasz bal partján található legnagyobb mellékfolyó. Korábban a hosszúsága 257 km volt, de a vízszabályozásoknak tulajdoníthatóan 215 km-re csökkent. Vízgyűjtő területe 5108 km², amiből Magyarországon 1430 km² található. A vízhozam 3 m³ s⁻¹ és 360 m³ s⁻¹ között ingadozik, 21 m³ s⁻¹ éves átlagértékkel. Az Ipoly széles ártere számos tavat foglal magába, a folyómeder esése alacsony. Számos alacsonyabb rendű, nagy esésű patak ömlik az Ipolyba, melyeknek a vízgyűjtő területe a Börzsönyben található. A Börzsöny kis kiterjedése és változatos geográfiai tulajdonságai következtében a patakok, mint a vizsgált Hosszúvölgyi- és Börzsönyi-patak viszonylagosan rövidek (5-25 km) és kicsi, igen változatos vízhozammal rendelkeznek (1-2 m³ s⁻¹ és 40 m³ s⁻¹ között).

A vizsgált 15 mintavételi hely a következő víztípusokban található: a másodrendű Hosszúvölgyi-pataokban két hely: S1 és S2; a harmadrendű Börzsönyi-pataokban két hely: S3 és S4; a negyedrendű Ipolyban két hely: Vámosmikola (R1) és Ipolydamásd (R2); a kilencedrendű Dunában, a főágban hat hely: Kismaros (LR1), Göd (LR2, LR3), Ercsi (LR4) és Paks (LR5 és LR6); és a mellékágakban három hely: Göd (SA1) és Ráckevei-(Soroksári)-Duna (SA2 és SA3) (1. ábra és 4. táblázat).

A malakofauna vizsgálatához a mederanyagból 2007-ben négy alkalommal (április, június, augusztus és október) és 2008-ban három alkalommal (május, július, október) vettünk mennyiségi mintákat. A környezeti tényezők felmérése a malakofauna gyűjtésével párhuzamosan zajlott.



1. ábra: A mintavételi helyek elrendezése (Hosszúvölgyi-patak: S1, S2; Börzsönyi-patak: S3, S4; Ipoly: R1, R2; Duna főága: LR1, LR2, LR3, LR4, LR5, LR6; Duna mellékágai: SA1, SA2, SA3).

4. táblázat: A mintavételi helyekhez tartozó kódok, koordináták és időpontok. (2007 áprilisában az LR2-es és LR3-as mintavételi helyen, valamint 2007 augusztusában az S4-es mintavételi helyen nem tudtunk abiotikus faktorokat mérni. Az LR6-os mintavételi helyen 2006-ban, valamint 2007 márciusában *Corbicula* mintákat gyűjtöttünk a populációs struktúra elemzéséhez.)

víztypus	kód	távolság a Duna torkolatától (km)	koordináta WGS'84 (GPS, N)	koordináta WGS'84 (GPS, E)	mintavétel időpontja (biotikus és abiotikus faktorok)
másodrendű patak	S1	1754.9	47°55' 46,70"	18°50' 31,66"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
	S2	1754.5	47°55' 52,22"	18°50' 21,53"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
harmadrendű patak	S3	1748.2	47°58' 07,51"	18°47' 53,37"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
	S4	1745.3	47°58' 48,97"	18°46' 47,35"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
Ipoly	R1	1744.8	47°59' 02,64"	18°46' 35,94"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
	R2	1718.0	47°50' 44,88"	18°49' 20,51"	2007 (IV,VI,VII I,X); 2008 (IV,VII,X)
Duna főága	LR1	1689.4	47°49' 17,84"	19°00' 57,64"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	LR2	1669.8	47°41' 34,81"	19°07' 42,35"	2007 (IV,VI,VIII,X); 2008 (IV,VII,X)
	LR3	1668.2	47°41' 01,24"	19°07' 33,43"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	LR4	1614.0	47°14' 52,93"	18°54' 37,20"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	LR5	1530.0	46°37' 09,01"	18°51' 37,58"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	LR6	1526.0	46°34' 56,91"	18°52' 20,50"	2006 (X, XI, XII); 2007 (III, IV,VI,VIII,X); 2008 (IV,VII,X)
Duna mellékágai	SA1	1669.8	47°41' 35,33"	19°07' 47,05"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	SA2	1636.3	47°25' 37,09"	19°05' 33,12"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)
	SA3	1634.6	47°24' 43,23"	19°06' 04,18"	2007 (IV,VI,VI II,X); 2008 (IV,VII,X)

5.2. Mintavételi módszerek és a minták feldolgozása

5.2.1 Mintavételezés

A mintavételek minden esetben alacsony vízállásnál, budapesti vízmércén mért 150-250 cm közötti időszakban történtek, hogy a minták gyűjtése ugyanarról a helyről történhessen. Minden egyes mintavételi helyen 4 párhuzamos mennyiségi mintát vettünk 0.5 m²-es területről véletlenszerűen a hossz-szelvény mentén 10-15 m-es körzetben. A patakok esetében a mintavételek a medence jellegű élőhelyeken (mély, lassú vízáramlású, döntően homokos-iszapos aljzattal jellemezhető élőhelyfoltok) történtek, mert a patakokban előforduló *Pisidium* kagylónemhez tartozó fajok döntő többségben ezeken az élőhelyeken fordulnak elő (Erős et al. 2005). Az összehasonlíthatóság és a relatív hiba csökkentése végett egységes módszerrel vettük az összes mintát. A gyűjtésekhez 25 cm-es élhosszúságú és 500 µm lyukbőségű vízhálót használtunk, ami többféle mintavételi eszköz és módszer közül a legalkalmasabbnak bizonyult a kagyló- és csigafajok gyűjtéséhez. A vízhálót iszapos, puha aljzaton kotróhálóként alkalmaztuk, míg kavicsos, kemény aljzaton a „kick & sweep” módszer segítségével történt a gyűjtés. A mintákat a helyszínen 4%-os formaldehid oldatban konzerváltuk, majd a laboratóriumi feldolgozás után 70%-os alkoholban tároltuk. A genetikai analízishez vett mintákat a helyszínen 96%-os alkoholban tartósítottuk.

5.2.2 Határozás

A *Pisidium* és *Sphaerium* kagylónem a nehezen határozható taxonok közé tartozik, azonosításuk kidolgozott határozókulcsok (Richnovszky és Pintér 1979, Soós 1957, Ellis 1962, Glöer és Meier-Brook 1998) segítségével történt. Az adatok elemzése kizárólag élő egyedek alapján készült. A fajlista a CLECOM-project (Check-list of the European Continental Mollusca) által kidolgozott nomenklatúrát (Falkner et al. 2001), valamint a hazai helyzetképet bemutató katalógust (Fehér és Gubányi 2001) követi. A ritka és védett fajok Fehér et al. (2004) munkája alapján lettek bejegyezve.

5.2.3. Környezeti tényezők és mérések

A standard fizikai-kémiai paramétereket (hőmérséklet, vízáramlás, vezetőképesség, zavarosság, redox-potenciál, és pH) a helyszínen mértük. A hőmérséklet, vezetőképesség, redox-potenciál és pH méréséhez a WTW többfunkciós hordozható mérőműszert (WTW, Weilheim, Germany) használtunk, míg a zavarosságot a Lovibond PC Checkit hordozható műszerrel (Tintometer GmbH, Dortmund, Germany) mértük. A vízsebesség mérése Gelwick (1990) módszere alapján történt, mely szerint mértük, hogy egy lebegő tárgy 2 méteres

hosszúságú szakaszt mennyi idő alatt tesz meg. Az oldott oxigén mérése a laborban Winkler módszer segítségével történt (Felföldy 1987). A klorofill-a tartalom koncentrációjának meghatározásához metanolos extrakciós módszert használtunk (Goodwin 1976), a kivonat abszorbanciáját 653, 666 és 747 nm-en mértük.

A mederanyag frakcióinak, valamint szervesanyag-tartalmának meghatározását Tóth Bence végezte a Duna-kutató Intézetben, az OTKA T 046180 számú pályázata keretében. Minden alkalom során az 5 párhuzamos minta gyűjtése 4 cm-es átmérőjű csőmintavevővel, a mederanyag 5 cm-es felső rétegéből történt. A 63 cm³-es térfogatú, mélyfagyasztva tárolt minták a laboratóriumban szitasorozat alkalmazásával nedvesen 4 frakcióra lettek választva: durva (C: 2360-710 µm), finom (F: 710-250 µm), nagyon finom (V: 250-63 µm) és ultra finom (U: < 63 µm). A mederanyag szervesanyag-tartalma (BOM) a négy frakcióban külön-külön került meghatározásra az izzítási veszteség (550 °C, 4 óra) módszerével (Heiri et al. 2001). A felső 5 cm-es rétegre vonatkozó eredmények a hamumentes száraz tömeg felületre számított egységében (AFDW g m⁻²) mind a négy frakcióra és a teljes mederanyagra (CBOM, FBOM, VBOM, UBOM és TBOM) is ki lettek számítva.

A mederanyag textúrájának felméréséhez az előforduló aljzattípusokat (kő, kavics, homok, iszap, detritusz és vegetáció (partmenti vegetáció, makrofiták, gyökérszövet) minden mintavételi helyen feljegyeztük. Az aljzattípusokat az összetevők maximális dimenziója alapján különítettük el a Grossman et al. (1998) által leírt módszert módosítva: kő (6-30 cm), kavics (0.2-6 cm), homok (0.005-0.2 cm), és iszap (<0.005 cm).

A tengerszint feletti magasságot a helyszínen GPS segítségével rögzítettük. A Duna torkolatától vett távolságot, valamint a folyómeder szélességét térképek és légi fotók segítségével azonosítottuk.

A *Corbicula* kagylónem populációs struktúrájának elemzéséhez a lehetséges legtöbb egyed megpróbáltuk összegyűjteni 15 perces időtartam alatt. A *Corbicula* mintákat Paksnál (LR6) gyűjtöttük, ahol mindkét morfortípus előfordult. 2006 és 2007 októbere között 8 alkalommal végeztünk gyűjtést, amikor a vízállás lehetővé tette a mintavételt. A mintavételi hely Paksnál a Paksi Atomerőmű hűtővizének kifolyása alatt található, ezért itt a víz hőmérséklet folyamatosan magas értékeket ér el (éves átlagban 23 °C körül ingadozik). A *Corbicula* kagylónem genetikai analíziséhez Paksnál, és összehasonlítás céljából Gödnél (LR3) is vettünk mintát.

5.2.4. A populációs struktúra elemzése

A *Corbicula* kagylónem morfológiai tulajdonságainak felméréséhez a gyűjtött egyedeken morfometriai vizsgálatokat végeztünk. 728 egyedben a következő morfometriai változókat mértük 0.01 mm-es pontossággal digitális tolómérő (adult egyedek), valamint okulár mikrométer (2-3 mm-nél kisebb juvenilis egyedek) segítségével: testhosszúság (antero-posterior dimenzió), testmagasság (dorsal-ventral dimenzió), testszélesség (bal-jobb dimenzió összezárt teknők esetén). A nedves testtömeget analikai mérlegen mértük le, és a testhossz-nedves testtömeg összefüggést meghatároztuk. A testmagasság/testhossz és testszélesség/testhossz arányok megállapításához az egyedeket 3 méretkategóriába csoportosítottuk, hogy az allometrikus növekedés okozta különbségeket kiküszöböljük. Az első kategória a 6 mm-nél kisebb juvenilis egyedeket, a második kategória a 6-20 mm közötti adult egyedeket, míg a harmadik kategória a 20 mm-nél nagyobb adult egyedeket tartalmazta. A gravid egyedek százalékos előfordulásának és a szaporodási periódusnak a meghatározásához időpontonként mindkét morfortípusból 10-10 adult egyedet random módon választottuk ki, és a belső kopoltyúlemezükben vizsgáltuk az embriók jelenlétét avagy hiányát.

A biomassa meghatározásának különböző megközelítései léteznek: i) az egyedek tömegének közvetlen mérése, ii) a biomassa becslése a térfogat alapján, iii) átszámítás a testhossz-száraz tömeg összefüggés alapján. Az utóbbi (iii) módszernek jelentős előnye, hogy gyorsan kivitelezhető és pontosabb eredményt ad, mint az első két módszer alkalmazása (Burgherr és Meyer 1997). A testhossz-száraz tömeg összefüggésének leírásához legtöbbször hatvány és másodfokú egyenleten alapuló modelleket (Burgherr és Meyer 1997, Meyer 1989, Wenzel et al. 1990), valamint néhány esetben lineáris modelleket is használnak (Meyer 1989, Wenzel et al. 1990). A legtöbb esetben a legmagasabb determinációs együttható a hatvány függvény alkalmazásakor figyelhető meg (Smock 1980, Burgherr és Meyer 1997). A *Corbicula fluminea* esetében a modellek elkészítésénél általában a testhosszúságot használják, mint lineáris dimenziót (Bagatini et al. 2007).

A *C. fluminea* biomasszájának kiszámításához 14 méretkategóriába sorolható 216 egyedet vizsgáltunk. A laboratóriumban az egyedeket 60 °C-on 48 órán át szárítottuk és a testhosszúságuk (2 és 22 mm között) alapján különböző méretkategóriákba soroltuk. Egy méretkategória általában 10 egyedet tartalmazott egyes kategóriák kivételével, ahova a gyűjtés során nem került elő elég egyed. A juvenilis (2-10 mm) és adult (11-22 mm) egyedekre külön modell készült, hogy az allometrikus növekedésből származó különbségeket kiküszöböljük. A juvenilis és adult egyedek szétválasztása Kraemer és Galloway (1986) által meghatározott testhosszúság alapján történt, mely szerint a *C. fluminea* 3-6 hónapos korában 6-10 mm-es testhosszúság mellett már ivarérett.

5.2.5 A morfortípusok genetikai vizsgálata

Annak érdekében, hogy a *Corbicula* kagylónem Magyarországon található két morfortípusának a filogenetikai származását megállapítsuk, a gyűjtött egyedekben a mitokondriális citokróom c oxidáz I-es alegység (COI) nevű gént vizsgáltuk. Azért ezt a gént választottuk az elemzéshez, mert az összehasonlító elemzésekhez a *Corbicula* COI szekvenciák nagy számban állnak rendelkezésre a Génbankban és a laboratóriumi módszerek már jól megalapozottak. Mivel ez a vizsgálat inkább egy elsődleges azonosítást szolgált, és nem egy populációgenetikai felmérést, így csak populációnként és morfortípusonként egy-egy egyed feldolgozására került sor (morfortípus-1: Göd (LR3, 1 egyed), Paks (LR6, 1 egyed); morfortípus-2: Paks (LR6, 1 egyed)).

A genomiális DNS kinyerését, felszaporítását és szekvenálását Dr. Thomas von Rintelen végezte a berlini Humboldt Egyetem Természettudományi Múzeumában Glaubrecht et al. (2003) által leírt módszerek alapján. A DNS izolálás a kagylóláb 1-2 mm³-es szövetéből CTAB-módszerrel történt. PCR (polimeráz láncreakció – polymerase chain reaction) segítségével a COI gén 5' végének kb. 710 bp hosszúságú szakasza került felszaporításra. A PCR reakciót Perkin Elmer GeneAmp 9600 thermocycler készülékben végezték, az alábbi összetevőkkel: 1X Taq puffer, 1.5 mM MgCl₂, 200-200 µM dNTP, 1–2.5 U Taq polimeráz, körülbelül 100 nM DNA, ddH₂O segítségével kiegészítve 25 µl végtérfogatra. A kezdeti denaturációs lépést (3 perc 94 °C-on) 35 ciklus követte (1-1 perc 94 °C-on, 45–53 °C-on, és 72 °C-on), majd egy végső elongációs lépés (5 perc). Az amplifikációt az alábbi primerpárral végezték: LCO1490 (5'-GGTCAACAATCATAAAGATATTGG-3') és HCO2198 (5'-TAACTTCAGGGTGACCAAAAATCA-3') (Folmer et al. 1994). A PCR-termék tisztítása a QiaQuick PCR purification kit (Qiagen) segítségével történt, a standard protokoll utasításait követve. A bázissorrend-meghatározás az ABI PrismBigDye™ terminator kit segítségével történt. A meghatározott DNS-szekvenciák a GenBank adatbázisban az alábbi azonosító számokon szerepelnek: GQ401360-GQ401362. A kapott szekvencia-adatokat összevetettük a GenBank adatbázisban korábban közzétett *Corbicula* szekvenciákkal. Az illesztést MEGA 3.1 (Kumar et al. 2004) szoftver segítségével végeztük. Azokat a szekvenciákat, melyek csak a hiányzó bázispárokból különböztek, egy haplotípusba vontuk össze és 614 bázispár hosszúságúra vágtuk őket. Így összesen 94 haplotípust analizáltunk, melyek közül 63 a kagylónem natív elterjedési területéről származik. Külcsoportként a *Neocorbicula limosa* (AF196277) kagylófajt használtuk. A filogenetikai mintázat leírásához median network készült a median-joining módszer segítségével (Bandelt et al., 1999) a NETWORK verzió 4.2.0.1 (Röhl, 1997) alkalmazásával.

5.3. Statisztikai módszerek

A mintavételi helyek környezeti jellemzéséhez főkomponens analízist (PCA) használtunk a PAST programcsomag (Hammer et al. 2001) segítségével. Az egyes mintavételi helyekhez tartozó kagyló- és csiga-fajegyűttek, valamint a teljes malakofauna denzitását, fajszámát, Shannon diverzitását, és Pielou-féle egyenletességét a PAST programcsomaggal értékeltük (Hammer et al. 2001). A kagyló és csiga-fajegyűttek térbeli mintázatának vizsgálatához cluster analízist készítettünk a PRIMER programcsomag (Clarke és Warwick 2001) segítségével. A cluster analízis során a helyek közötti hasonlósági mátrix számításához Bray–Curtis koefficienszt használtunk, és az elemzéshez a csoportátlag osztályozó módszert választottuk. A denzitási adatokat negyedik gyökfüggvénnyel transzformáltuk. A kétutas keresztezett ANOSIM2 (ANalysis Of SIMilarity) tesztet használtuk ahhoz, hogy a mintavételi helyek és időpontok szerinti különbségeket megtaláljuk. Ez a nem-parametrikus teszt előre választott csoportokat vet össze a rangsorolt hasonlóságok alapján. A SIMPER tesztet (SIMilarity PERcentages procedure) alkalmaztuk ahhoz, hogy megállapítsuk, hogy a cluster által képzett csoportokon belüli hasonlósághoz mely fajok, milyen százalékban járulnak hozzá.

Többszörös lineáris regressziót alkalmaztunk a kagyló- és csiga-fajegyűttek diverzitása és a környezeti paraméterek közötti összefüggések felderítésére. A modellbe a környezeti tényezők mellé magyarázó változóként bevontuk a víztípusokat, az éveket és a hónapokat is. A regressziós elemzés előtt a variancia inflációs faktort is vizsgáltuk, hogy az egymással erősen korreláló változókat kiszűrjük. Poisson regresszió segítségével vizsgáltuk, hogy az inváziós fajok és a ritka fajok gyakoriság eloszlása között milyen kapcsolat figyelhető meg. A modellek érvényességét a reziduumok elemzésével vizsgáltuk, és diagnosztikus ábrákat alkalmaztunk a heteroszkedaszticitás (hibatagok szórásnégyzetének állandósága), a normalitás, és a torzító adatpontok ellenőrzésére. Mindkét analízis az R programcsomag használatával történt (R Development Core Team 2007).

A kagyló- és csigaállományok összetétele valamint a környezeti paraméterek kapcsolatának elemzéséhez kanonikus korrespondencia analízist (CCA) használtunk a CANOCO programcsomag 4.5-ös verziójának segítségével (Ter Braak és Smilauer 2002). Detrended korrespondencia analízist (DCA) (Hill és Gauch 1980) végeztünk annak eldöntésére, hogy az elemzések során milyen válaszgörbét adó modell használható. Lineáris válaszgörbét adó modell esetén redundancia analízist (RDA) szoktak alkalmazni, míg unimodális esetén pedig kanonikus korrespondencia analízist (CCA). A DCA elemzés eredményeként a közösségi gradiensek hosszúsága a CCA elemzés használatát indokolta (Jongman et al. 1995). Az elemzés előtt azokat a környezeti változókat, melyek a fajegyűttekre a legnagyobb hatást gyakorolták "forward selection" eljárással választottuk ki és rangsoroltuk. Random Monte

Carlo permutációs tesztet használtunk az abiotikus hatások szignifikanciájának megálapításához, valamint a modell szignifikanciájának a teszteléséhez.

A *Corbicula* morfometriai adatainak elemzéséhez kéttényezős ANOVA-t használtunk az R programcsomag (R Development Core Team 2007) segítségével. Amikor a kéttényezős ANOVA szignifikáns különbséget talált a középértékek között, Tukey tesztet alkalmaztunk a középértékek összehasonlításra.

A *C. fluminea* biomaszájának számításához a szárazanyag-tartalom (SZT) és testhosszúság (H) közötti összefüggést nem-lineáris regressziós modellel határoztuk meg. A vizsgált függvények közül a determinációs együttható (r^2) alapján a Past programcsomag 1.36-os verziójának segítségével (Hammer et al. 2001) a hatványfüggvény ($SZT = a * H^b$) bizonyult a legjobbnak, ahol SZT a teljes szárazanyag-tartalom (g) és H a teljes testhosszúság (mm), a és b pedig konstans paraméterek. A paraméterek optimalizálása a MS Excel Solver programjával történt. ANOVA-t alkalmaztunk annak érdekében, hogy a *C. fluminea* biomaszájában, denzitásában és átlagos testhosszúságában a helyek, víztípusok, hónapok és évek közötti különbségeket kimutassuk. Többszörös lineáris regressziót alkalmaztunk a *C. fluminea* biomaszája és a környezeti paraméterek közötti összefüggések felderítésére. A modellbe a környezeti tényezők mellé magyarázó változóként bevontuk az éveket és a hónapokat is. A variancia homogenizálása érdekében a biomasz értékeket logaritmikusan transzformáltuk. A regressziós elemzés előtt ebben az esetben is vizsgáltuk a variancia inflációs faktort, hogy az egymással erősen korreláló változókat kiszűrjük. A modell érvényességét a reziduumok elemzésével vizsgáltuk, és diagnosztikus ábrákat alkalmaztunk a heteroszkedaszticitás (hibatagok szórásnégyzetének állandósága), a normalitás, és a torzító adatpontok ellenőrzésére. Mindkét analízis az R programcsomag használatával történt (R Development Core Team 2007).

A mintavételi helyek szakaszjelleg elemzése Mouthon (1999) munkája alapján, valamint a Fauna Aquatica Austriaca (Moog 2002) fajokra kidolgozott szakaszjelleg-indikációs értékei szerint történt. Egy mintavételi hely adott szakaszjellegbe (pl.: eucrenon) sorolására a következő képletet (Moog és Ofenböck 2003) alkalmaztuk:

$$R_{euc} = \frac{\sum_{i=1}^n euc_i * A_i}{\sum_{i=1}^n A_i}$$

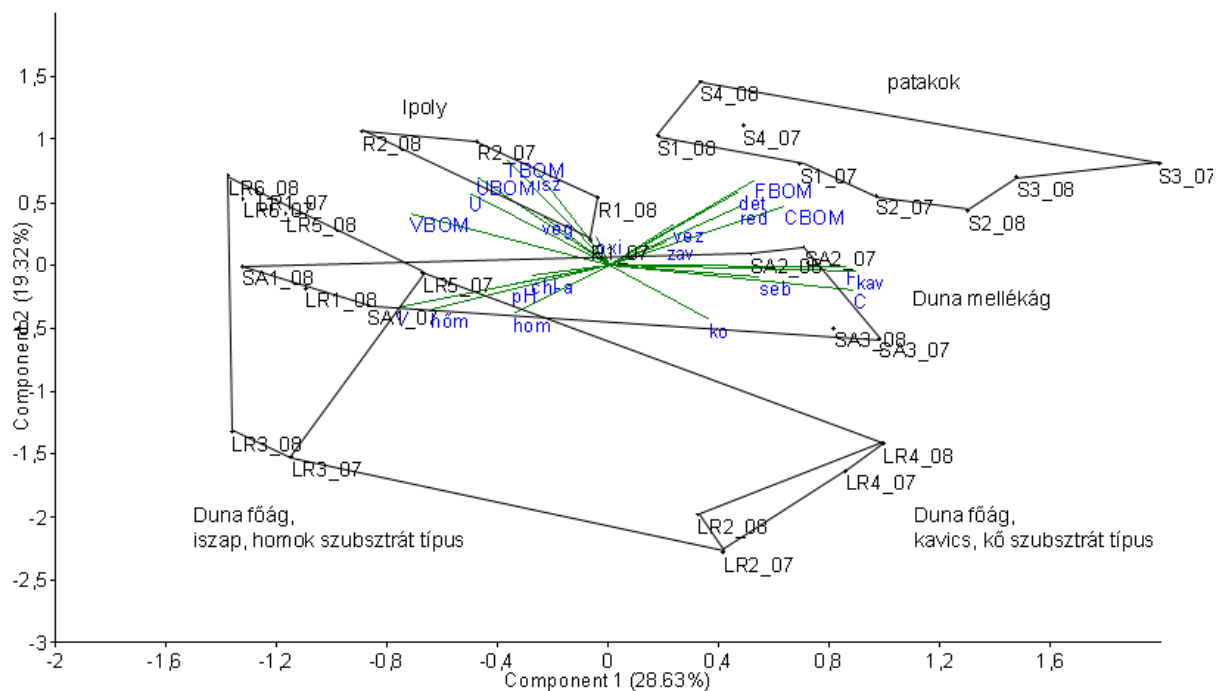
euc_i = egy faj eucrenon szakaszjelleghez tartozó indikációs értéke
 A_i = egy faj abundanciája/denzitása a vizsgált mintavételi helyen

6. Eredmények

6.1. A mintavételi helyek környezeti jellemzése

A környezeti paraméterek éves átlag és szórás értékei az 1. és 2. mellékletben szerepelnek. A víz hőmérséklet a patakoktól a Duna felé nőtt, és az átlagos értéke 11.3°C (patak, S3) és 23.4°C (Duna, LR6) között ingadozott. Az átlagos vízviszesség 13.7 fnu (R2) és 80.4 fnu (S2) között változott. A vezetőképesség a harmadrendű Börzsönyi-pataokban és az Ipolyban volt a legmagasabb, átlagos értéke 324.7 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (S1) és 632.3 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (S4) között fluktuált. Az átlagos redox-potenciál 155.5 mV (LR3) és 266 mV (SA2) közötti értékekkel volt jellemezhető. Az átlagos oldott oxigén 6.7 mg l⁻¹ (S1, S3, SA2) és 11.2 mg l⁻¹ (SA1) között ingadozott. Az átlagos pH a patakokban és a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban volt a legalacsonyabb, 8.0 (SA3) és 9.3 (R2) közötti átlagos értékekkel. A mederanyag teljes szervesanyag-tartalma a patakokban, az Ipolyban és azokon a dunai mintavételi helyeken volt a magasabb, ahol az ultra finom mederanyag frakció dominált (LR1, LR6) és átlagos értéke 213.4 g m⁻² (LR2) és 2881.1 g m⁻² (LR1) között változott. A mederanyag frakciók aránya folyási irány szerint változott. A durva mederanyag frakció aránya a patakokban és a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban volt magasabb, valamint azokon a Duna főágában található mintavételi helyeken (LR2, LR4), ahol a köves-kavicsos aljzattípus dominált.

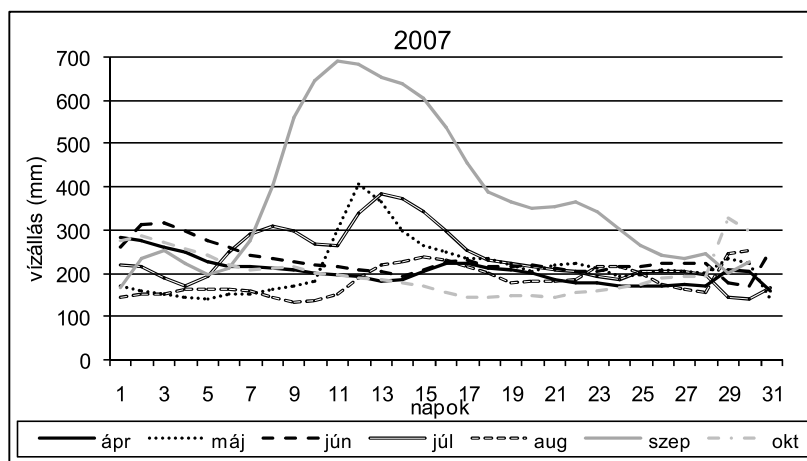
A főkomponens analízis szerint a mintavételi helyek az évek szerint nem különülnek el egymástól, és a csoportosulásuk a környezeti paraméterek közül elsősorban a mederanyag frakciók arányával, a teljes szervesanyag-tartalommal és az aljzattípusokkal magyarázható (2. ábra). Az első tengely a variancia 28.63%-át magyarázza, és a durva, valamint finom mederanyag frakciókkal, a kavics, kő aljzattípusokkal és a vízsebességgel áll pozitív összefüggésben, míg a nagyon finom, valamint ultra finom mederanyag frakciókkal, és a hőmérséklettel negatív összefüggést mutat. Azaz az első tengely mentén a mintavételi helyek a mederanyag frakciók aránya, valamint az aljzattípusok és vízsebesség szerint különülnek el. A durva és finom mederanyag frakciókkal, kő, kavics aljzattípusokkal és erős vízsebességgel jellemezhető helyek (patakok, Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ág, és egyes kavicsos, köves dunai főági helyek (LR2, LR4)) a jobb oldalon csoportosulnak, míg a finomabb mederanyag frakciókkal, iszap és homok aljzat típusokkal jellemezhető helyek (Ipoly, Gödi-mellékág, és az iszapos, homokos dunai főági helyek (LR1, LR3, LR5, LR6)) a bal oldalon csoportosulnak.



2. ábra: Az évenkénti mintavételi helyek főkomponens analízise (PCA) a környezeti paraméterek alapján. Az egyes tengelyek százalékos hozzájárulása a teljes variációhoz zárójelben szerepel. Jelölések: C-durva mederanyag frakció, F-finom mederanyag frakció, V-nagyon finom mederanyag frakció, U-ultra finom mederanyag frakció, TBOM-teljes szervesanyag-tartalom, CBOM-durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, FBOM-finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, VBOM-nagyon finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, UBOM-ultra finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, det-detritusz, veg-vegetáció, kav-kavics, ko-kő, seb-vízsebesség, hőm-hőmérséklet, vez-vezetőképesség, zav-zavarosság, red-redox potenciál, oxi-oxigén tartalom.

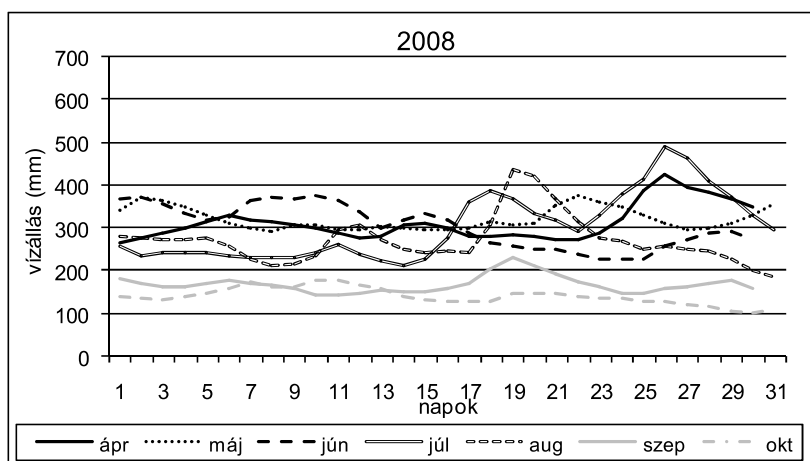
A második tengely a variancia 19.32%-át magyarázza, és pozitív összefüggésben áll a teljes szervesanyag-tartalommal, az ultra finom mederanyag frakcióval és annak szerves anyag tartalmával, valamint az iszap és detritusz aljzattípussal, és negatív összefüggés mutatható ki a nagyon finom mederanyag frakcióval és homok, kő aljzattípussal. Tehát a második tengely mentén a mintavételi helyek a teljes szervesanyag-tartalom és a mederanyag frakciók egy finomabb felbontása szerint különülnek el. A felső területen azok a helyek csoportosulnak, melyeknek magas a szervesanyag-tartalma (patakok, Ipoly, Duna mellékágai, LR1, LR5, LR6), az alsó területen pedig azok, melyeknek alacsony a szervesanyag-tartalma (LR2, LR3, LR4).

A két év során a mintavételek időszakában a vízállás (3. és 4. ábra) és a vízhozam (5. ábra) eltérően alakult. A 2007-es évben az alacsonyabb vízhozamoknak köszönhetően minden alkalommal azonos, kedvező vízállás mellett tudtunk mintákat gyűjteni és az egyenletes vízhozam kedvezően hatott a kagyló- és csigaállományra.

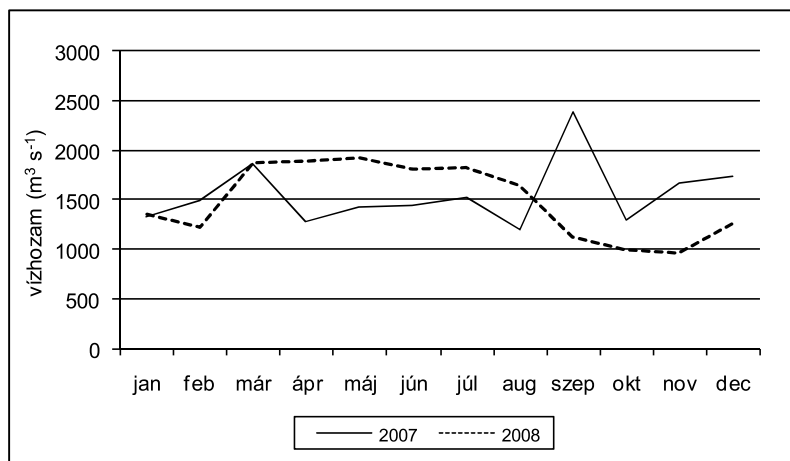


3. ábra: A vízallás ingadozása 2007-ben a mintavételek időszakában, áprilistól októberig.

2008-ban magasabb volt a vízhozam a vizsgálati periódusban, és ennek következtében a mederanyag folyamatos átrendeződés alatt állt, ami az adott területen élő kagyló- és csigaállományok átalakulását is eredményezhette, mivel egyes fajokat a nagyobb vízhozam elsodorhat, vagy károsíthat.



4. ábra: A vízallás ingadozása 2008-ban a mintavételek időszakában, áprilistól októberig.



5. ábra: A havi vízhozam alakulása 2007 és 2008-ban.

6.2. A mintavételi helyek szakaszjelleg-elemzése a teljes malakofauna alapján

Egyes kagyló- és csigafajok az áramló vizek bizonyos szakaszaihoz kötődnek környezeti igényüknek megfelelően. A szakaszjelleg-indikáció elve szerint a kagyló- és csigafajok által preferált szakaszjelleg és a vizsgált mintavételi hely fajkészletének ismeretében megállapítható, hogy a vizsgált mintavételi hely milyen szakaszjellegbe sorolható. A mintavételi helyek szakaszjelleg elemzése a teljes malakofauna 2007. évi átlagos adatai alapján készült. A Mouthon által leírt 9 malakotípushoz (ami 9 szakaszjelleghez rendelhető) előfordulási gyakoriságuk vagy abundanciájuk alapján tartozó kagyló- és csigafajok denzitás adatai szerint az egyes mintavételi helyeknek a megfeleltetése az 6. és 7. ábrán látható.

A **hypocrenon** szakaszjellegét indikáló fajok (*Pisidium personatum*, *Galba truncatula*) a Börzsönyi-pataokban és a Duna gyors áramlású, kavicsos aljzatú mintavételi helyén (LR4) jelentek meg.

Az **epirithron** szakaszjelleghez kötődő fajok (*P. casertanum*, *P. amnicum*, *P. subtruncatum*, *Potamopyrgus antipodarum*) a Hosszúvölgyi- és a Börzsönyi-pataokban is előfordultak, azonban a Börzsönyi-pataokban, az Ipolyban, a magyarországi Duna-szakasz felső részén (LR1) és a Soroksári-(Ráckevei)-Duna-ágban voltak dominánsak.

A **metarithron** szakaszra jellemző *Ancylus fluviatilis* csigafaj a Börzsönyi-pataokban, az Ipolyban, és a Duna gyors áramlású, kavicsos aljzatú mintavételi helyén (LR4) jelent meg.

A **hyporithron** szakaszjellegbe sorolható fajok (*P. amnicum* és *Gyraulus albus*) a legnagyobb denzitással az Ipolyból, és a magyarországi Duna-szakasz felső részéről (LR1) kerültek elő.

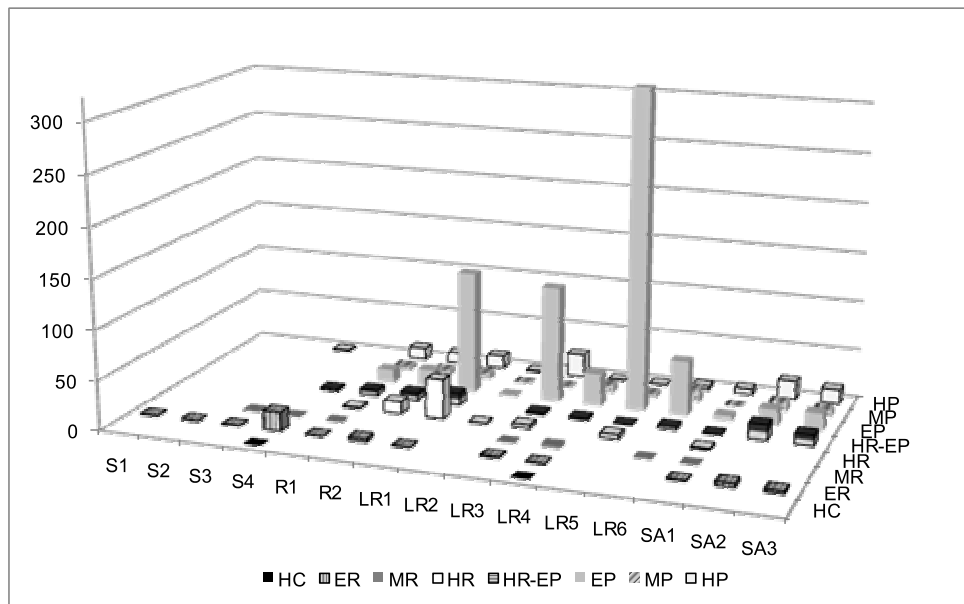
A **hyporithron-epipotamon** átmeneti szakaszjelleghez rendelhető fajok (előfordulási gyakoriság és abundancia alapján: *Galba truncatula*, *Anisus vortex*, *Bithynia tentaculata*, *Physa fontinalis*, *Radix labiata*, *P. nitidum*, *Bathyomphalus contortus*; csak előfordulási gyakoriság alapján: *P. subtruncatum*; csak abundancia alapján: *Lymnaea stagnalis*, *P. henslowanum*, *Sphaerium corneum*) az Ipolyban, a magyarországi Duna-szakasz felső részén (LR1) és a Soroksári-(Ráckevei)-Duna-ágban voltak dominánsak.

Az **epipotamon** szakaszra jellemző fajok (előfordulási gyakoriság és abundancia alapján: *Lithoglyphus naticoides*, *Valvata piscinalis*, *Musculium lacustre*, *P. casertanum* var. *ponderosum*; csak előfordulási gyakoriság alapján: *Pisidium henslowanum*, *Sphaerium corneum*, *P. subtruncatum*; csak abundancia alapján: *P. supinum*) a Duna főágának mintavételi helyein jelentek meg nagy denzitással.

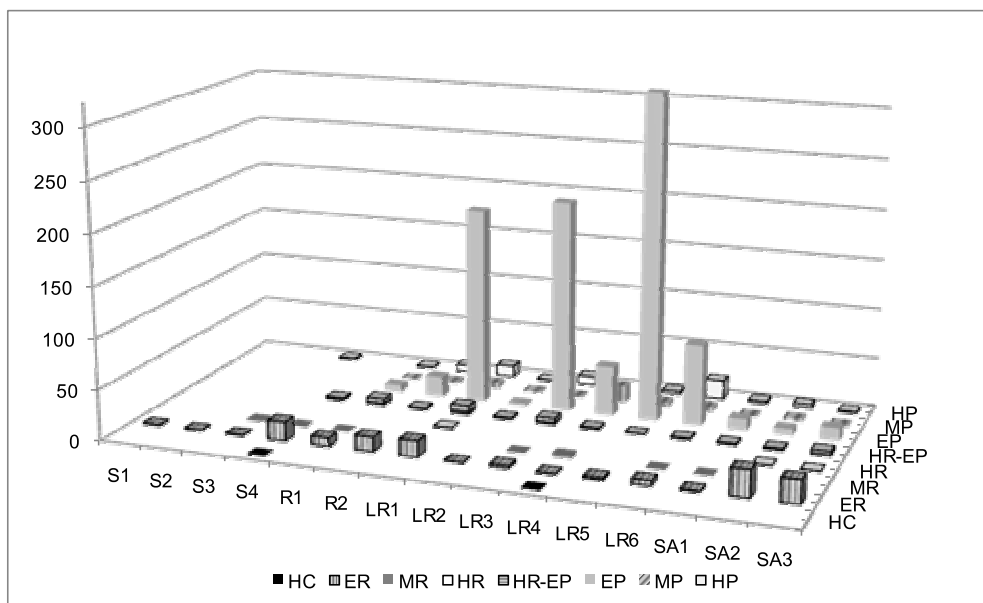
A **metapotamon** szakaszjellegét indikáló fajok (előfordulási gyakoriság és abundancia alapján: *Acroloxus lacustris*, *Theodoxus fluviatilis*, *Anodonta anatina*, *P. moitessierianum*, *Sphaerium rivicola*, *Unio crassus*, *U. pictorum*, *U. tumidus*, *Lymnaea auricularia*; csak

előfordulási gyakoriság alapján: *Lymnaea stagnalis*, *Hippeutis complanatus*, *Viviparus acerosus*, *P. subtruncatum*) főleg a magyarországi Duna-szakasz alsó részén és a Soroksári-(Ráckevei)-Duna-ágban voltak dominánsak.

A **hypopotamon** szakaszjelleghez kötődő fajok (előfordulási gyakoriság és abundancia alapján: *Haitia acuta*, *Dreissena polymorpha*, *Sphaerium solidum*, *Ferrissia fragilis*; csak előfordulási gyakoriság alapján: *Potamopyrgus antipodarum*, *P. supinum*, *P. subtruncatum*; csak abundancia alapján: *Viviparus acerosus*, *Hippeutis complanatus*) a Duna főágában és a Soroksári-(Ráckevei)-Duna-ágban jelentek meg nagy denzitás értékekkel.



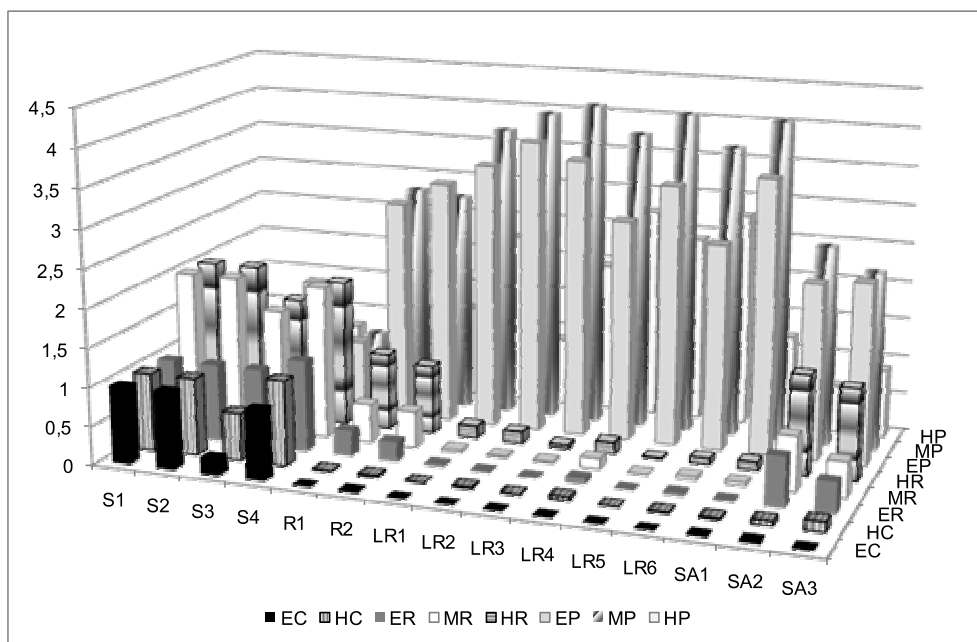
6. ábra: A mintavételi helyek szakaszjelleg értékei a Moulton-féle kategorizálás (előfordulási gyakoriság) alapján. Jelmagyarázat: HC – hypocrenon, ER – epirhitron, MR – metarhitron, HR – hyporhitron, EP – epipotamon, MP – metapotamon, HP – hypopotamon.



7. ábra: A mintavételi helyek szakaszjelleg értékei a Moulton-féle kategorizálás (abundancia viszonyok) alapján. Jelmagyarázat: HC – hypocrenon, ER – epirhitron, MR – metarhitron, HR – hyporhitron, EP – epipotamon, MP – metapotamon, HP – hypopotamon.

Összesítve a Hosszúvölgyi- és a Börzsönyi-patak hypocrenon-epirithron-metarithron szakaszjellegű, az Ipolyban azonban többféle szakaszjelleghez (epirithrontól a hypopotamonig) rendelhető faj is előfordult. A Duna változatos képet mutat, de leginkább epipotamon-metapotamon-hypopotamon jellegű, a mellékágakban pedig szintén találhatunk epirithron, de hypopotamon szakaszjelleghez köthető fajokat is.

A Fauna Aquatica Austriacaban megadott kagyló- és csigafajok szakaszjelleg indikációs értékei alapján (8. ábra) a Hosszúvölgyi- és Börzsönyi-patak a metarithron-hyporithron szakaszba sorolható, bár a Börzsönyi-patak egyik mintavételi helyén epipotamon szinttáját kedvelő fajok is megjelentek. Az Ipoly mindkét mintavételi helye (Vámosmikola, Ipolydamásd) epipotamon, metapotamon jellegűt mutat, ahol inkább az epipotamon jelleg dominál. A Budapest feletti Duna-szakasz epipotamon-metapotamon szinttájú, míg a Budapest alatti Duna-szakaszon az epipotamon-metapotamon szinttáj mellett a hypopotamon szakaszjelleg is megjelenik, ami a paksi mintavételi helynél már a második domináns jelleggé válik. A Gödi-mellékág a főághoz hasonlóan epipotamon-metapotamon szinttájú folyószakaszba tehető, míg a Soroksári-(Ráckevei)-Duna-ág változatosabb képet mutat, de itt is az epipotamon-metapotamon jelleg dominál.



8. ábra: A mintavételi helyek szakaszjelleg értékei a Moog-féle kategorizálás alapján. Jelmagyarázat: EC – eucrenon, HC – hypocrenon, ER – epirithron, MR – metarithron, HR – hyporithron, EP – epipotamon, MP – metapotamon, HP – hypopotamon.

6.3. A malakofauna diverzitása és denzitása

A két év során összesen 22 kagylófaj és 1 fajváltozat 9932 egyede (2007: 22 faj és 1 fajváltozat, 7575 egyed; 2008: 21 faj és 1 fajváltozat, 2357 egyed) és 27 csigafaj 27179 egyede (2007: 23 faj, 21717 egyed; 2008: 21 faj, 5462 egyed) került elő.

A legnagyobb előfordulási gyakorisággal rendelkező kagylófaj 2007-ben a *Pisidium casertanum* (80.00%), 2008-ban a *C. fluminea* (66.67%). A legnagyobb relatív abundanciával rendelkező kagylófaj 2007-ben a *P. subtruncatum* (24.17%), 2008-ban a *C. fluminea* (25.31%). A legnagyobb előfordulási gyakorisággal és relatív abundanciával rendelkező csigafaj 2007-ben és 2008-ban is a *Lithoglyphus naticoides* (73.33%, 66.67%, 77.00%, 67.13%).

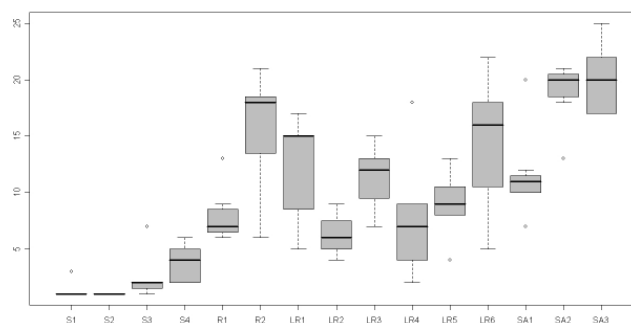
5. táblázat: Az előfordult kagyló- és csigafajok rendszertani besorolása, valamint előfordulási gyakorisága és relatív abundanciája a két év során.

FAJ	CSALAD	ELOFORDULASI GYAKORISAG (%)		RELATIV ABUNDANCIA (%)	
		2007	2008	2007	2008
<i>Anodonta anatina</i> (LINNAEUS, 1758)	Unionidae	40.00%	53.33%	0.21%	2.13%
<i>Anodonta woodiana</i> (LEA, 1834)	Unionidae	26.67%	26.67%	1.82%	1.61%
<i>Corbicula fluminea</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Corbiculidae	66.67%	66.67%	15.09%	25.31%
" <i>Corbicula fluminalis</i> " (O.F. MÜLLER, 1774)	Corbiculidae	6.67%	13.33%	2.43%	4.86%
<i>Dreissena polymorpha</i> (PALLAS, 1771)	Dreissenidae	53.33%	33.33%	1.44%	0.30%
<i>Dreissena rostriformis bugensis</i> (ANDRUSOV, 1897)	Dreissenidae	6.67%	0.00%	0.01%	0.00%
<i>Musculium lacustre</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Sphaeriidae	33.33%	26.67%	0.41%	1.39%
<i>Pisidium amnicum</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Sphaeriidae	46.67%	53.33%	6.99%	11.20%
<i>Pisidium casertanum</i> (POLI, 1791)	Sphaeriidae	80.00%	46.67%	3.55%	7.51%
<i>Pisidium casertanum var. ponderosum</i> (STELFOX, 1918)	Sphaeriidae	13.33%	6.67%	0.13%	0.26%
<i>Pisidium henslowanum</i> (SHEPPARD, 1823)	Sphaeriidae	73.33%	53.33%	9.09%	6.51%
<i>Pisidium moitessierianum</i> PALADILHE, 1866	Sphaeriidae	46.67%	26.67%	3.51%	3.91%
<i>Pisidium nitidum</i> JENYNS, 1832	Sphaeriidae	40.00%	33.33%	0.89%	1.09%
<i>Pisidium personatum</i> MALM, 1855	Sphaeriidae	6.67%	20.00%	0.01%	0.35%
<i>Pisidium subtruncatum</i> MALM, 1855	Sphaeriidae	60.00%	60.00%	24.17%	16.20%
<i>Pisidium supinum</i> A. SCHMIDT, 1851	Sphaeriidae	73.33%	53.33%	16.45%	6.69%
<i>Pseudanodonta complanata</i> (ROSSMÄSSLER, 1835)	Sphaeriidae	26.67%	33.33%	0.14%	0.56%
<i>Sphaerium corneum</i> (LINNAEUS, 1758)	Sphaeriidae	46.67%	40.00%	1.61%	3.08%
<i>Sphaerium rivicola</i> (LAMARCK, 1818)	Sphaeriidae	40.00%	40.00%	3.45%	1.39%
<i>Sphaerium solidum</i> (NORMAND, 1844)	Sphaeriidae	46.67%	40.00%	6.41%	1.43%
<i>Unio crassus</i> (RETZIUS, 1788)	Unionidae	13.33%	13.33%	0.49%	0.22%
<i>Unio pictorum</i> (LINNAEUS, 1758)	Unionidae	33.33%	26.67%	0.59%	2.04%
<i>Unio tumidus</i> (RETZIUS, 1788)	Unionidae	53.33%	46.67%	1.09%	1.95%
<i>Acroloxus lacustris</i> (LINNAEUS, 1758)	Acroloxidae	6.67%	6.67%	0.04%	0.12%
<i>Ancylus fluviatilis</i> O.F. MÜLLER, 1774	Planorbidae	46.67%	20.00%	0.16%	0.17%
<i>Anisus vortex</i> (LINNAEUS, 1758)	Planorbidae	13.33%	0.00%	0.01%	0.00%
<i>Bathymorphalus contortus</i> (LINNAEUS, 1758)	Planorbidae	0.00%	6.67%	0.00%	0.02%
<i>Bithynia tentaculata</i> (LINNAEUS, 1758)	Bithyniidae	46.67%	26.67%	0.49%	0.85%
<i>Borysthenia naticina</i> (MENKE, 1845)	Valvatidae	66.67%	40.00%	11.80%	3.55%
<i>Esperiana esperi</i> (A. FERRUSAC, 1823)	Melanopsidae	46.67%	26.67%	0.26%	0.12%
<i>Esperiana daudebartii</i> (PREVOST, 1821)	Melanopsidae	20.00%	6.67%	0.25%	0.30%
<i>Ferrissia fragilis</i> (TRYON, 1863)	Planorbidae	6.67%	0.00%	0.00%	0.00%
<i>Galba truncatula</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Lymnaeidae	13.33%	13.33%	0.03%	2.70%
<i>Gyraulus albus</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Planorbidae	20.00%	6.67%	0.02%	0.35%
<i>Gyraulus crista</i> (LINNAEUS, 1758)	Planorbidae	0.00%	6.67%	0.00%	0.05%
<i>Haitia acuta</i> (DRAPARNAUD, 1805)	Physidae	46.67%	53.33%	0.89%	2.90%
<i>Hippeutis complanatus</i> (LINNAEUS, 1758)	Planorbidae	0.00%	6.67%	0.00%	0.02%
<i>Lithoglyphus naticoides</i> (C. PFEIFFER, 1828)	Lithoglyphidae	73.33%	66.67%	77.00%	67.13%
<i>Lymnaea stagnalis</i> (LINNAEUS, 1758)	Lymnaeidae	20.00%	13.33%	0.06%	0.05%
<i>Melanooides tuberculatus</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Melanopsidae	6.67%	0.00%	0.00%	0.00%
<i>Physa fontinalis</i> (LINNAEUS, 1758)	Physidae	20.00%	0.00%	0.02%	0.00%
<i>Potamopyrgus antipodarum</i> (J.E. GRAY, 1843)	Hydrobiidae	53.33%	13.33%	0.80%	0.65%
<i>Radix auricularia</i> (LINNAEUS, 1758)	Lymnaeidae	0.00%	13.33%	0.00%	0.05%
<i>Radix labiata</i> (ROSSMÄSSLER, 1835)	Lymnaeidae	46.67%	13.33%	0.23%	2.67%
<i>Radix balthica</i> (LINNAEUS, 1758)	Lymnaeidae	40.00%	0.00%	0.06%	0.00%
<i>Theodoxus fluviatilis</i> (LINNAEUS, 1758)	Neritidae	60.00%	53.33%	2.08%	11.09%
<i>Theodoxus danubialis</i> (C. PFEIFFER, 1828)	Neritidae	40.00%	13.33%	0.16%	0.10%
<i>Theodoxus transversalis</i> (C. PFEIFFER, 1828)	Neritidae	6.67%	0.00%	0.01%	0.00%
<i>Valvata piscinalis</i> (O.F. MÜLLER, 1774)	Valvatidae	20.00%	13.33%	2.20%	4.35%
<i>Viviparus acerosus</i> (BOURGUIGNAT, 1862)	Viviparidae	46.67%	46.67%	3.42%	2.75%

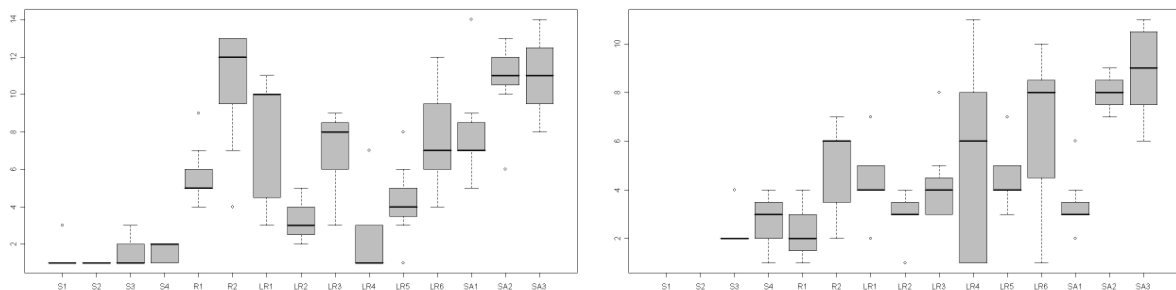
A kagyló- és csigafajok éves átlagos denzitás értékei a 3. 4. 5. 6. mellékletben, a szezonális fajszám, denzitás, diverzitás és egyenletesség adatai a 7. és 8. mellékletben láthatóak.

A helyenkénti denzitás, fajszám, Shannon diverzitás és Pielou egyenletesség jelentős térbeli variabilitást mutat (7. és 8. melléklet).

A teljes malakofaunára nézve a legnagyobb fajszámot (25 faj) a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban (SA3) figyeltük meg (9a ábra). A kagyló- és csigafaunát külön választva is a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban (SA3) található a legmagasabb fajszám. A legtöbb kagylófajt (14 faj) az SA3-as helyen találtuk, valamint a Gödi-mellékágban (SA1). A legtöbb csigafajt (11 faj) az SA3-as helyen gyűjtöttük, valamint az LR4-es helyen (9b ábra).



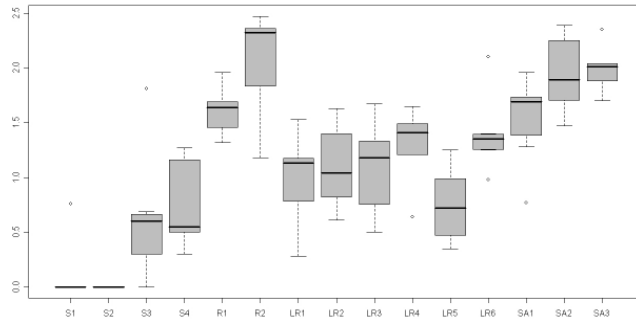
9a. ábra: A teljes malakofauna fajgazdagságának térbeli variabilitása.



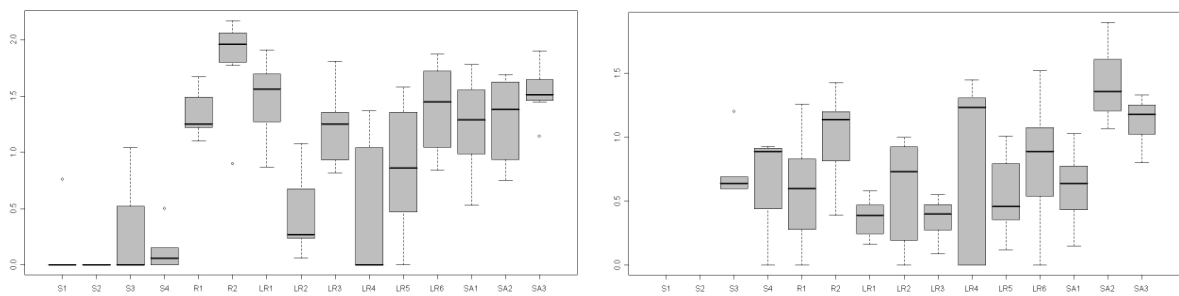
9b. ábra: A kagyló- (bal oldal) és csigafauna (jobb oldal) fajgazdagságának térbeli variabilitása.

A teljes malakofaunára nézve a legmagasabb diverzitás érték (2.47) az Ipolyban (R2) figyelhető meg (10a. ábra). A kagylófauna esetén hasonlóan az Ipolyban (R2) a legmagasabb a diverzitás (2.00). A csigaközösség a legmagasabb diverzitás értéket (1.90) a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban (SA2) érte el (10b. ábra).

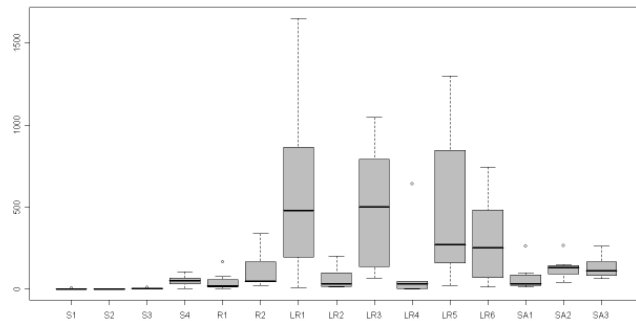
A teljes malakofaunára nézve a legmagasabb denzitás érték (1651 egyed m²) az LR1-es helyen jelent meg (11a ábra). A kagylófaunát (438.5 egyed m², 2007 október) és a csigafaunát (1516.5 egyed m², 2007 június) külön tekintve is az LR1-es helyen figyelhető meg a legmagasabb denzitás érték (11b ábra).



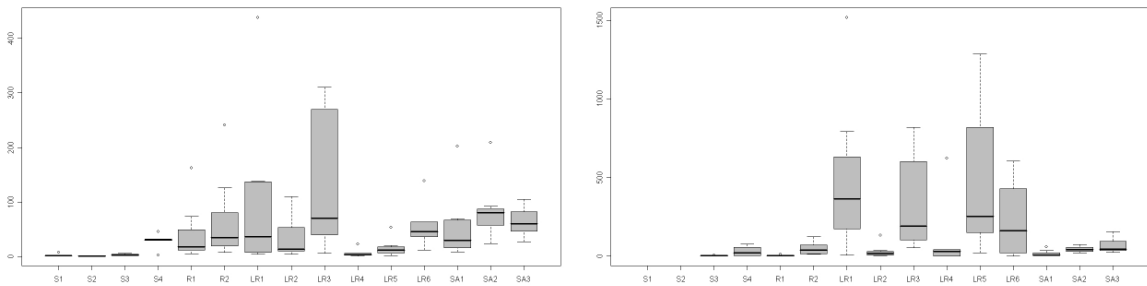
10a. ábra: A teljes malakofauna Shannon diverzitásának térbeli variabilitása.



10b. ábra: A kagyló- (bal oldal) és csigafauna (jobb oldal) Shannon diverzitásának térbeli variabilitása.



11a. ábra: A teljes malakofauna denzitásának térbeli variabilitása.



11b. ábra: A kagyló- (bal oldalon) és csigafauna denzitásának térbeli variabilitása.

6.4. A malakofauna tér- és időbeli mintázata

A malakofaunát a kagyló- és csigafauna alapján külön elemeztük, mivel két eltérő ökológiai igényű csoportról van szó.

A kagylófauna két éves adatsorának elemzése során kiderült, hogy a helyek faunájának összetétele között szignifikáns a különbség ($R=0.502$, $p=0.001$), és a két év faunájának összetétele között is szignifikáns különbséget találtunk ($R=0.09$, $p=0.016$). Amikor azonban a 2007-es évet külön elemeztük, a helyek faunájának összetétele között ismét szignifikáns volt a különbség ($R=0.55$; $p=0.001$), de a hónapok között statisztikai különbség nem figyelhető meg ($R=0.033$; $p=0.254$). A 2008-as adatsor külön elemzése során is hasonló eredményeket kaptunk, azaz a helyek faunájának összetétele között szignifikáns volt a különbség ($R=0.604$, $p=0.001$), azonban szezonális különbségeket ($R=0.091$, $p=0.161$) nem lehetett detektálni.

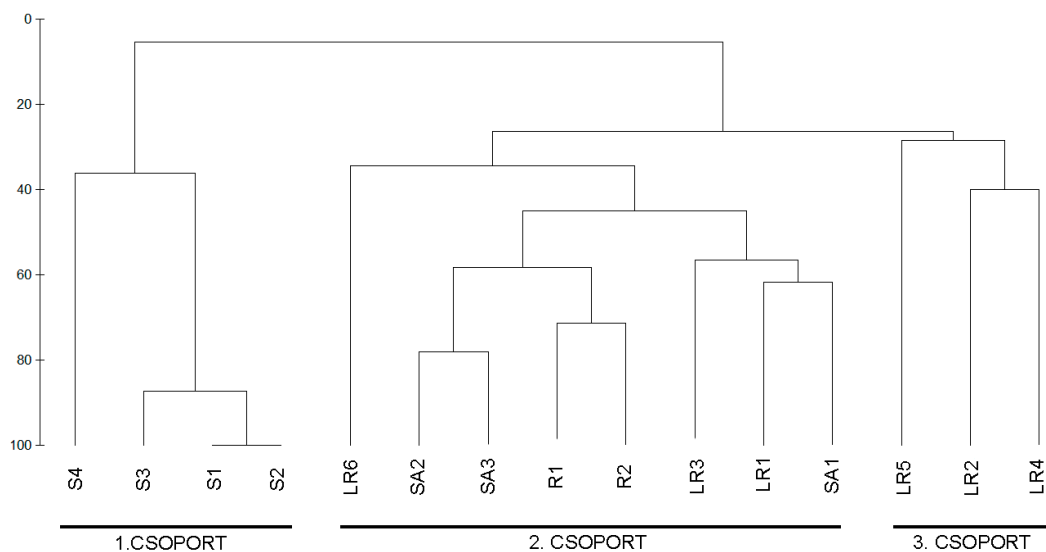
A csigafauna két éves adatsorának elemzése során kiderült, hogy mind a helyek ($R=0.49$, $p=0.001$), mind a két év faunájának összetétele között ($R=0.172$, $p=0.001$) szignifikáns a különbség. A 2007-es és 2008-as adatsor külön elemzésénél is szignifikáns különbséget kaptunk a helyekre (2007: $R=0.622$, $p=0.001$; 2008: $R=0.389$, $p=0.002$), azonban 2007-ben a hónapok faunájának összetétele között is szignifikáns volt az eltérés ($R=0.162$, $p=0.016$), míg 2008-ban nem találtunk szezonális különbséget ($R=-0.07$, $p=0.745$).

A malakofauna térbeli mintázatát a 2007-es adatok alapján elemeztük, mivel 2007-ben szezonálisan 4 alkalommal sikerült adatokat gyűjteni. Továbbá, a 2007-es év vízjárása is kedvezőbb volt, és így az nem zavarta a malakofauna fajgyűjtéseinek alakulását.

Az ANOSIM2 elemzésnél kapott eredmények azt mutatják, hogy szezonálisan nincs különbség a kagylófauna összetételében, így a térbeli mintázat vizsgálatánál az éves átlagos adatokat elemeztük a kagylók esetén. A csigafauna esetén viszont találtunk szignifikáns különbséget a hónapok között, így itt a szezonális adatokat használtuk az elemzéshez.

6.4.1. Kagylófauna

A cluster analízis (12. ábra) három jól elkülönülő csoportot mutat, s a szétválásért felelős fajok a 6. táblázatban láthatóak.



12. ábra: A mintavételi helyek hierarchikus osztályozása a kagylófauna alapján (Bray–Curtis koefficiens, csoportátlag osztályozó algoritmus).

Az első csoportba sorolt helyek (S1, S2, S3 és S4) a patakokhoz tartoznak, melyek alacsonyabb vízhőmérséklettel, pH-val, valamint magasabb teljes szervesanyag-tartalommal, és durva mederanyag frakcióval jellemezhetőek. A denzitás és a fajgazdagság nagyon alacsony volt ezeken a helyeken (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 5.1 egyed m⁻², 0.004 és 0.006), és csak 2 faj volt jelen. A csoportban a *Pisidium casertanum* volt a jellegzetes faj. A *P. personatum* csak a Börzsönyi-patak második mintavételi helyén (S4) került elő közel a Börzsönyi-patak ipolyi torkolatához.

6. táblázat: A cluster analízis alapján elkülönülő csoportokért felelős fajok összesített hasonlóság értékei. Csak azok a fajok lettek feltüntetve, melyek összesítve több mint 90 %-ban járultak hozzá a teljes hasonlósághoz.

	1. csoport	2. csoport	3. csoport
<i>Pisidium casertanum</i>	100.00	-	-
<i>Pisidium subtruncatum</i>	-	36.17	-
<i>Pisidium supinum</i>	-	67.72	92.97
<i>Pisidium henslowanum</i>	-	53.83	-
<i>Corbicula fluminea</i>	-	75.45	79.62
<i>Pisidium amnicum</i>	-	81.03	-
<i>Sphaerium solidum</i>	-	86.54	-
<i>Sphaerium corneum</i>	-	89.18	-
<i>Pisidium moitessierianum</i>	-	91.10	-
<i>Sphaerium rivicola</i>	-	-	89.32

A második csoportba sorolt helyek (LR6, SA2, SA3, R1, R2, LR3, LR1 és SA1) az Ipolyhoz, a Duna mellékágaihoz és az iszapos, homokos aljzatstruktúrával rendelkező főági élőhelyekhez tartoznak. Ebben a csoportban volt a legmagasabb a denzitás és a diverzitás (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 109.6 egyed m⁻², 1.425

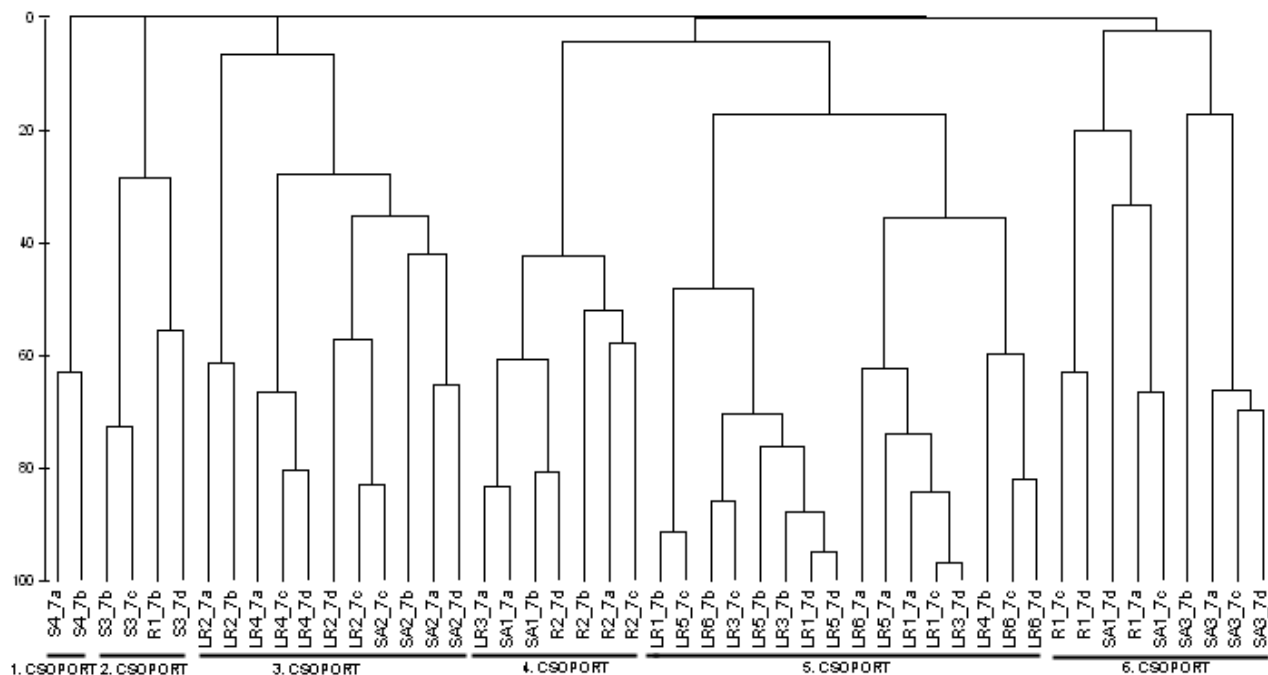
és 0.674). Összesen 14 faj fordult elő ezeken a helyeken és a domináns fajok a következők voltak: *P. subtruncatum*, *P. henslowanum*, *P. supinum*, *Corbicula fluminea*, *P. amnicum*, *Sphaerium solidum*, *S. corneum*, és a *P. moitessierianum* szintén megfelelő életkörülményeket talált az említett élőhelyeken. A „*C. fluminalis*” (morfotípus-2, Bódis et al. 2011) csak az LR6-os mintavételi helyen jelent meg (Paks), az *Anodonta woodiana* pedig csak az LR6-os mintavételi helyen (Paks), valamint a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban fordult elő. A csoporton belül három alcsoportot lehet megkülönböztetni: az LR6-os mintavételi helyet, ahol különösen magas volt a víz hőmérséklet a Paksi Atomerőmű hűtővizének hatása miatt; az Ipoly és Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ág mintavételi helyeit, melyek hasonló vízhozammal rendelkeznek; és a Duna főágának iszapos, homokos aljzatstruktúrával rendelkező élőhelyeit.

A harmadik csoportba sorolt helyek (LR5, LR2 és LR4) azokhoz a Duna főágában található élőhelyekhez tartoznak, melyeket kavicsos, köves aljzattípus és erős vízáramlás jellemez. A denzitás és a fajgazdagság magasabb volt, mint az első csoportban, de alacsonyabb, mint a másodikban (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 16.5 egyed m^{-2} , 0.651 és 0.443), és összesen 8 faj került elő. A csoportban a *C. fluminea* és a *S. rivicola* volt a domináns faj.

6.4.2. Csigafauna

A cluster analízis (13. ábra) hat jól elkülönülő csoportot mutat, s a szétválásért felelős fajok az 7. táblázatban láthatóak.

Az első csoportba sorolt hely (S4) a Börzsönyi-patak második mintavételi helyéhez tartozik, mely alacsonyabb víz hőmérséklettel, pH-val, valamint magasabb teljes szervesanyag-tartalommal, és durva mederanyag frakcióval jellemezhető. A denzitás és a fajgazdagság nagyon alacsony volt ezen a helyen (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 4.8 egyed m^{-2} , 0.5 és 0.4), és csak 3 faj volt jelen. A csoportban a jellegzetes faj a *Radix labiata* volt.



13. ábra: A mintavételi helyek hierarchikus osztályozása a csigafauna alapján (Bray–Curtis koefficiens, csoportátlag osztályozó algoritmus). Jelölések: a-április, b-június, c-augusztus, d-október.

7. táblázat: A cluster analízis alapján elkülönülő csoportokért felelős fajok összesített hasonlóság értékei. Csak azok a fajok lettek feltüntetve, melyek összesítve több mint 90 %-ban járultak hozzá a teljes hasonlósághoz.

	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport	5. csoport	6. csoport
<i>Radix labiata</i>	100.00	-	-	-	-	-
<i>Haitia acuta</i>	-	73.58	-	-	-	89.48
<i>Ancylus fluviatilis</i>	-	100.00	-	-	-	-
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	-	-	61.05	-	-	-
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	-	-	91.35	87.25	88.97	58.50
<i>Borysthenia naticina</i>	-	-	-	94.50	97.45	-
<i>Valvata piscinalis</i>	-	-	-	-	-	76.18
<i>Bithynia tentaculata</i>	-	-	-	-	-	84.97
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	-	-	-	-	-	93.82

A második csoportba sorolt helyek (S3, R1b) a Börzsönyi-patak első mintavételi helyéhez tartoznak, valamint az Ipoly első mintavételi helyének áprilisi csiga-fajegyűttese is ebbe a csoportba sorolható. A denzitás és a fajgazdagság (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 3.3 egyed m⁻², 0.7 és 0.8) nagyon alacsony volt ebben a csoportban is, és szintén csak 3 faj volt jelen. A csoportban a *Haitia acuta* és az *Ancylus fluviatilis* volt a domináns faj.

A harmadik csoportba sorolt helyek (LR2, LR4acd, SA2) a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ághoz, és a Duna főágának kavicsos aljzatú helyeihez tartoznak. Ebben a csoportban már magasabb volt a denzitás és fajgazdagság (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-

féle egyenletesség: 26.7 egyed m⁻², 1.0 és 0.6), és összesen 16 faj volt jelen. A csoportban a *Theodoxus fluviatilis* és *Lithoglyphus naticoides* volt a domináns faj.

A negyedik csoportba sorolt helyek (R2, SA1ab, LR3a) az Ipoly második mintavételi helyéhez tartoznak, valamint a Gödi-mellékág áprilisi, és júniusi csiga-fajegyüttese, és a Duna főágának homokos aljzattal jellemezhető mintavételi helyén az áprilisi csigafaj-együttes is ide sorolható. Ebben a csoportban magas volt a denzitás (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 64.1 egyed m⁻², 0.8 és 0.5), és összesen 13 faj volt jelen. A csoportban a *L. naticoides* és a *Borysthenia naticina* volt a domináns faj.

Az ötödik csoportba sorolt helyek (LR1, LR3bcd, LR4b, LR5, LR6) többségében iszapos, vagy homokos aljzatösszetétellel rendelkeznek, a denzitás különösen magas volt ebben a csoportban (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 583.2 egyed m⁻², 0.6 és 0.3), és összesen 19 faj volt jelen. A csoportban a *L. naticoides* és a *B. naticina* volt a domináns faj.

A hatodik csoportba sorolt helyek (R1acd, SA1cd, SA3) főleg abban hasonlítanak, hogy a vizsgálati időben mindenhol jelen volt a vízínövényzet, ami a csigafajoknak kedvező életteret biztosított, így ebben a csoportban magasabb volt a fajgazdagság (átlagos denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség: 45.2 egyed m⁻², 0.9 és 0.6), és összesen 17 faj volt jelen. A csoportban a *L. naticoides*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *H. acuta*, és *Potamopyrgus antipodarum* volt a domináns faj.

6.5. A malakofauna diverzitását, valamint tér- és időbeli mintázatát befolyásoló környezeti tényezők

Többszörös lineáris regresszió segítségével vizsgáltuk a kagyló- és csiga-fajegyüttesek diverzitására ható környezeti tényezőket. A kagyló- és csiga-fajegyüttesek diverzitás viszonyaira statisztikailag szignifikánsan ható abiotikus faktorok a 8. és 9. táblázatban láthatóak.

8. táblázat: A kagyló-fajegyüttesek Shannon diverzitás adatainak többszörös lineáris regressziója a víztípusok, hónapok, évek és környezeti változók szerint (korrigált R^2 : 0.5382, F-érték: 4.972, df: 22 és 53, p-érték: $8.981e^{-07}$). Szignifikancia kódok: '***' 0.01 '**' 0.05.

	Együttható	Együttható standard hibája	t érték	p érték
Intercept	-287.300	459.100	-0.626	0.534
Duna főága Bp. alatt	-0.217	0.219	-0.991	0.326
Hosszúvölgyi-patak	-0.811	0.428	-1.894	0.064
Börzsönyi-patak	-1.226	0.398	-3.083	0.003**
Ipoly	-0.158	0.275	-0.573	0.569
Duna mellékágai	0.250	0.205	1.221	0.228
augusztus	0.129	0.320	0.402	0.689
június	0.164	0.330	0.498	0.620
október	-0.112	0.397	-0.281	0.780
év	0.142	0.228	0.624	0.535
FBOM	0.000	0.000	-0.606	0.547
VBOM	0.000	0.001	0.394	0.695
UBOM	0.000	0.000	-0.080	0.936
F	0.023	0.010	2.203	0.032 *
V	0.016	0.008	1.910	0.062
U	0.028	0.012	2.393	0.020 *
vízáramlás	0.911	0.655	1.391	0.170
turbiditás	-0.003	0.004	-0.662	0.511
vezetőképesség	0.002	0.001	2.502	0.015*
hőmérséklet	-0.008	0.026	-0.325	0.746
redox-potenciál	0.001	0.002	0.679	0.500
pH	-0.025	0.173	-0.144	0.886
oxigén tartalom	-0.027	0.047	-0.575	0.567

A kagylófauna diverzitása nagyon alacsony volt a patakokban, a Börzsönyi-pataokban a kagylóközösség diverzitása szignifikánsan eltért a többi víztípustól. A patakokban csak 2 kagylófaj jelent meg, ami jelzi, hogy a patakok víztere kevésbé kedvező élőhelyet nyújt a kagylók többségének. A finom és ultra finom mederanyag frakciókat tartalmazó aljzattípusok és a víztest vezetőképessége statisztikailag szignifikáns hatást gyakoroltak a kagylóközösség diverzitására, ami mutatja, hogy a finom és ultra finom szemcseméretű aljzat esetén és a víztest magas vezetőképessége mellett nagy a kagyló-fajegyüttesek diverzitása.

9. táblázat: A csiga-fajegyüttesek Shannon diverzitás adatainak többszörös lineáris regressziója a víztípusok, hónapok, évek és környezeti változók szerint (korrigált R^2 : 0.3249, F-érték: 2.487, df: 22 és 46, p-érték: 0.004592). Szignifikancia kódok: "***" 0.01 "*" 0.05.

	Együttható	Együttható standard hibája	t érték	p érték
Intercept	-243.100	402.100	-0.605	0.548
Duna főága Bp. alatt	0.233	0.178	1.306	0.198
Börzsönyi-patak	0.849	0.453	1.875	0.067
Ipoly	0.381	0.243	1.568	0.124
Duna mellékágai	0.596	0.184	3.249	0.002 **
augusztus	0.121	0.200	0.603	0.550
június	-0.253	0.269	-0.941	0.352
október	-0.178	0.293	-0.608	0.546
év	0.080	0.316	0.254	0.800
CBOM	0.002	0.001	2.025	0.049 *
FBOM	-0.001	0.001	-1.484	0.145
VBOM	-0.001	0.001	-1.987	0.053
UBOM	0.000	0.000	-1.928	0.060
F	0.025	0.011	2.288	0.027 *
V	0.021	0.009	2.291	0.027 *
U	0.035	0.013	2.641	0.011 *
vízáramlás	0.739	0.644	1.147	0.257
turbiditás	-0.008	0.003	-2.334	0.024 *
vezetőképesség	0.000	0.001	-0.207	0.837
hőmérséklet	-0.001	0.001	-0.625	0.535
redox-potenciál	0.037	0.024	1.559	0.126
pH	0.020	0.143	0.140	0.889
oxigén tartalom	-0.005	0.039	-0.137	0.891

A csiga-fajegyüttesek főleg a Duna gyenge vízáramlással jellemezhető mellékágaiban értek el magas diverzitást, amit a statisztikailag szignifikáns eltérés is bizonyít. Ezeken a helyeken a vegetáció is gazdagabb volt a többi élőhelyhez viszonyítva. A finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakciók, a durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, valamint a turbiditás statisztikailag szignifikánsan hatott a csigaközösségek diverzitására.

A fajegyüttesek és a környezeti tényezők kapcsolatát a 2007-es és a 2008-as év, valamint a kagyló- és csigafauna alapján külön-külön elemeztük.

A kagylófauna 2007-es adatsorának és a környezeti tényezőknek a kanonikus korrespondencia elemzése során kapott eredmény 48.0%-ban magyarázza a fajok variabilitását, míg 66.5%-ban a fajok és környezeti tényezők kapcsolatának a variabilitását. Az első tengely sajátértéke 0.576, a második tengelyé pedig 0.443 (10. táblázat). A CCA tengelyek sajátértékei szignifikánsnak bizonyultak, amikor a Monte Carlo permutációs teszttel vizsgáltuk őket (999 permutáció, $p < 0,05$). A vizsgált 22 környezeti tényező közül 15 tényezőnek (homok, kavics, vegetáció, finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, áramlás, turbiditás, detritusz, durva mederanyag frakció, kő, nagyon finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, ultra finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma,

vezetőképesség, redox-potenciál, iszap, ultra finom mederanyag frakció) volt szignifikáns hatása a kagyló-fajegyüttesek eloszlására (11. táblázat).

10. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) sajátértékei és az első négy tengely által magyarázott kumulatív variancia százalék.

	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Sajátérték	0.576	0.443	0.432	0.334
Faj-környezet kapcsolat	0.948	0.93	0.888	0.836
Kumulatív százalékos varianciája				
a fajoknak	15.5	27.4	39.0	48.0
a faj-környezet kapcsolatának	21.4	37.9	54.0	66.5

11. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) elemzésben szereplő környezeti tényezők rangsora a kagyló fajegyüttesekre gyakorolt hatásuk alapján („forward selection”, Monte Carlo permutációs teszt). p-érték: a Monte Carlo permutációs teszt szignifikancia szintje.

Környezeti tényező	Kód	Kumulatív varianca	Variancia (%)	p-érték
homok	hom	0.378	0.378	0.002
kavics	kav	0.706	0.328	0.002
vegetáció	veg	0.931	0.226	0.002
finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	FBOM	1.121	0.190	0.004
áramlás	ara	1.354	0.232	0.042
turbiditás	tur	1.531	0.177	0.004
detritusz	det	1.753	0.223	0.002
durva mederanyag frakció	C	1.938	0.185	0.002
kő	ko	2.078	0.140	0.004
nagyon finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	VBOM	2.203	0.125	0.006
ultra finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	UBOM	2.348	0.145	0.002
vezetőképesség	vez	2.442	0.095	0.010
redox-potenciál	red	2.535	0.093	0.004
iszap	isz	2.613	0.078	0.010
ultra finom mederanyag frakció	U	2.685	0.072	0.024

A 14a ábrán lehet látni a kagyló-fajegyüttesek csoportosulását 2007-ben a környezeti tényezők szerint. A *Pisidium personatum* és a *P. casertanum* az első tengely jobb szélén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a nagy mennyiségű detritusz, durva mederanyag frakció és magas vezetőképesség kedvező élőhelyet nyújtott számukra.

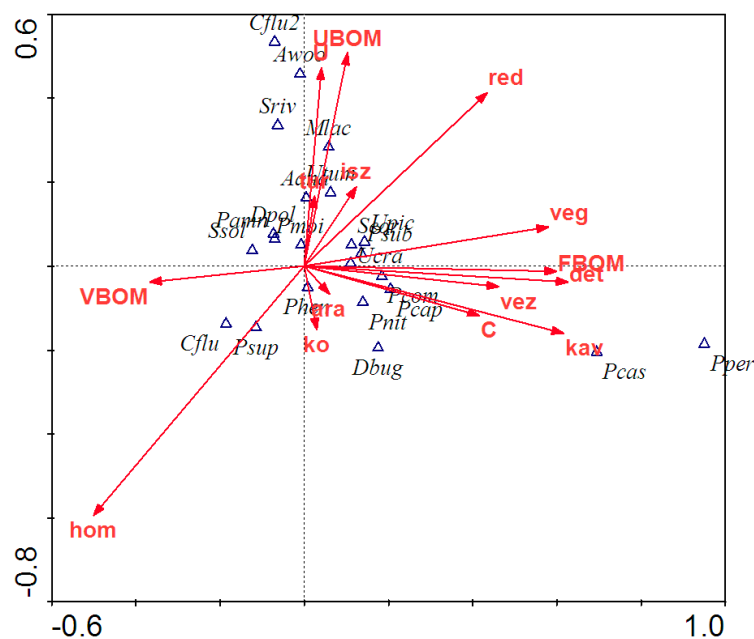
A *P. nitidum*, *P. subtruncatum*, *Sphaerium corneum*, *Pseudanodonta complanata*, *Unio crassus* és *U. pictorum* fajokból álló csoport szintén az első tengely pozitív felén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban az Ipolyban és a Duna mellékágaiban fordultak elő, ahol a vegetáció, a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, a magas vezetőképesség és redox-potenciál alkalmas közeget teremtett számukra.

A *S. rivicola*, „*Corbicula fluminalis*”, *Anodonta woodiana*, *Musculium lacustre*, *U. tumidus*, *Anodonta anatina*, *Dreissena polymorpha*, *P. amnicum*, *P. moitessierianum* és *S. solidum* a

második tengely felső részén csoportosul. Ezek a fajok főleg a Duna főágának azon helyein találhatóak, ahol az iszap aljzattípus dominál, és magas az ultra finom mederanyag frakció aránya, valamint a benne található szervesanyag-tartalom.

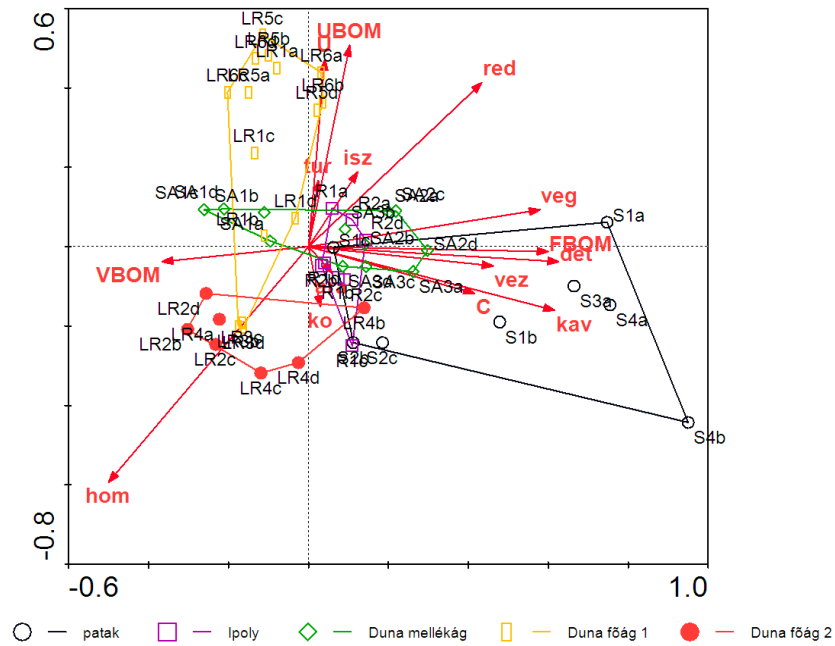
A *C. fluminea*, *P. supinum* és *P. henslowanum* a második tengely alsó részén helyezkedik el. Ezek a kagylófajok a Duna főágában azokon a helyeken is előfordulnak, ahol kő, vagy homok az aljzattípus és erős az áramlás.

A kagyló-fajegyüttesek eloszlását 2007-ben a legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, a vízáramlás, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, a turbiditás és a vezetőképesség sorolható. Az CCA első tengelye a kagylófajok és a mintavételi helyek eloszlását a mederanyag szervesanyag-tartalma és a víztest vezetőképessége mentén mutatja, a második tengely pedig az aljzattípusok és a mederanyag frakciók megoszlása, valamint a vízáramlás szerint tükrözi. A mintavételi helyek a vizsgált víztípusok szerint csoportosulnak: a patakok, az Ipoly, a Duna mellékágai és a Duna főágának azonos aljzattípusú mintavételi helyei egy-egy csoportot alkotnak (14b ábra).



14 a. és b. ábra. A kagyló-fajegyüttesek, környezeti tényezők és a mintavételi helyek kapcsolatának elemzése a 2007-es adatsor alapján kanonikus korrespondencia analízissel (CCA).

14a. A kagyló-fajegyüttesek csoportosulása a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). Jelölések: Aana-Anodonta anatina, Awoo-A. woodiana, Cflu1-Corbicula fluminea, Cflu2-„C. fluminalis”, Dpol-Dreissena polymorpha, Dbug-D. rostriformis bugensis, Mlac-Musculium lacustre, Pamn-Pisidium amnicum, Pcas-P. casertanum, Pcap-P. casertanum var. ponderosum, Phen-P. henslowanum, Pmoi-P. moitessierianum, Pnit-P. nitidum, Pper-P. personatum, Psub-P. subtruncatum, Psup-P. supinum, Pcom-Pseudanodonta complanata, Scor-Sphaerium corneum, Sriv-S. rivicola, Ssol-S. solidum, Ucra-Unio crassus, Upic-U. pictorum, Utum-U. tumidus. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 11. táblázatban szerepel.



14b. A mintavételi helyek elkülönülése a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). A mintavételi helyek 4 különböző időpontot jelölnek: a-április, b-június, c-augusztus, d-október. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 11. táblázatban szerepel.

A csigafauna 2007-es adatsorának és a környezeti tényezőknek a kanonikus korrespondencia elemzése során kapott eredmény 37.4%-ban magyarázza a fajok variabilitását, míg 91.3%-ban a fajok és környezeti tényezők kapcsolatának a variabilitását. Az első tengely sajátértéke 0.350, a második tengelyé pedig 0.272 (12. táblázat). A CCA tengelyek sajátértékei szignifikánsnak bizonyultak, amikor a Monte Carlo permutációs teszttel vizsgáltuk őket (999 permutáció, $p < 0,05$). A vizsgált 22 környezeti tényező közül 6 tényezőnek (kavics, iszap, finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, kő, durva mederanyag frakció, áramlás) volt szignifikáns hatása a csiga-fajegyüttesek eloszlására (13. táblázat).

12. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) sajátértékei és az első négy tengely által magyarázott kumulatív variancia százalék.

	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Sajátérték	0.350	0.272	0.150	0.113
Faj-környezet kapcsolat	0.912	0.926	0.736	0.816
Kumulatív százalékos varianciája				
a fajoknak	14.8	26.2	32.6	37.4
a faj-környezet kapcsolatának	36.0	64.1	79.6	91.3

13. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) elemzésben szereplő környezeti tényezők rangsora a csiga-fajegyüttesekre gyakorolt hatásuk alapján („forward selection”, Monte Carlo permutációs teszt). p-érték: a Monte Carlo permutációs teszt szignifikancia szintje.

Környezeti tényező	Kód	Kumulatív varianca	Variancia (%)	p-érték
kavics	kav	0.318	0.318	0.001
iszap	isz	0.592	0.274	0.001
finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	FBOM	0.722	0.130	0.002
kő	ko	0.807	0.085	0.032
durva mederanyag frakció	C	0.880	0.073	0.031
áramlás	ara	0.970	0.091	0.024

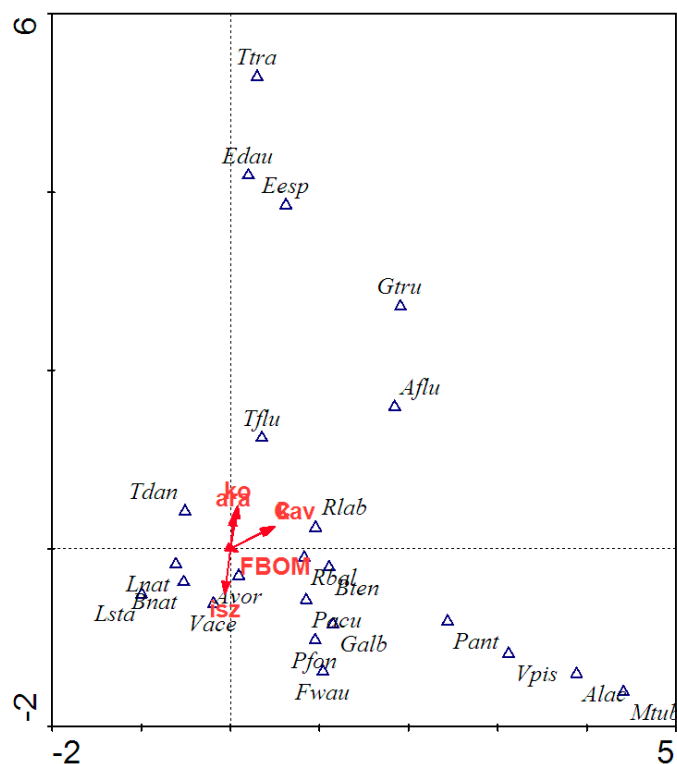
A 15a ábrán lehet látni a csiga-fajegyüttesek csoportosulását 2007-ben a környezeti tényezők szerint. Az *Ancylus fluviatilis* és a *Galba truncatula* az első tengely jobb oldalán és a második tengely felső részén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a durva mederanyag frakció, és erős vízáramlás kedvező élőhelyet nyújtott számukra.

A *Radix labiata*, *Radix balthica*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, *Gyraulus albus*, *Physa fontinalis*, *Ferrissia fragilis*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Valvata piscinalis*, *Acroloxus lacustris*, *Melanoides tuberculatus* fajokból álló csoport szintén az első tengely pozitív felén, de a második tengely alsó részén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban a Duna mellékágaiban fordultak elő, ahol a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, a gyenge áramlás és az iszap aljzattípus alkalmas közeget teremtett számukra.

Az *Anisus vortex*, *Viviparus acerosus*, *Lymnaea stagnalis*, *Lithoglyphus naticoides*, *Borysthenia naticina*, a második tengely alsó részén csoportosul. Ezek a fajok főleg az Ipolyban, és a Duna főágának azon helyein találhatóak, ahol az iszap aljzattípus dominált.

A *Theodoxus danubialis*, *T. fluviatilis*, *T. transversalis*, *Esperiana esperi*, és *E. daudebartii*, a második tengely felső részén helyezkedik el. Ezek a csigafajok a Duna főágában azokon a helyeken fordultak elő, ahol kő, vagy kavics az aljzattípus és erős az áramlás.

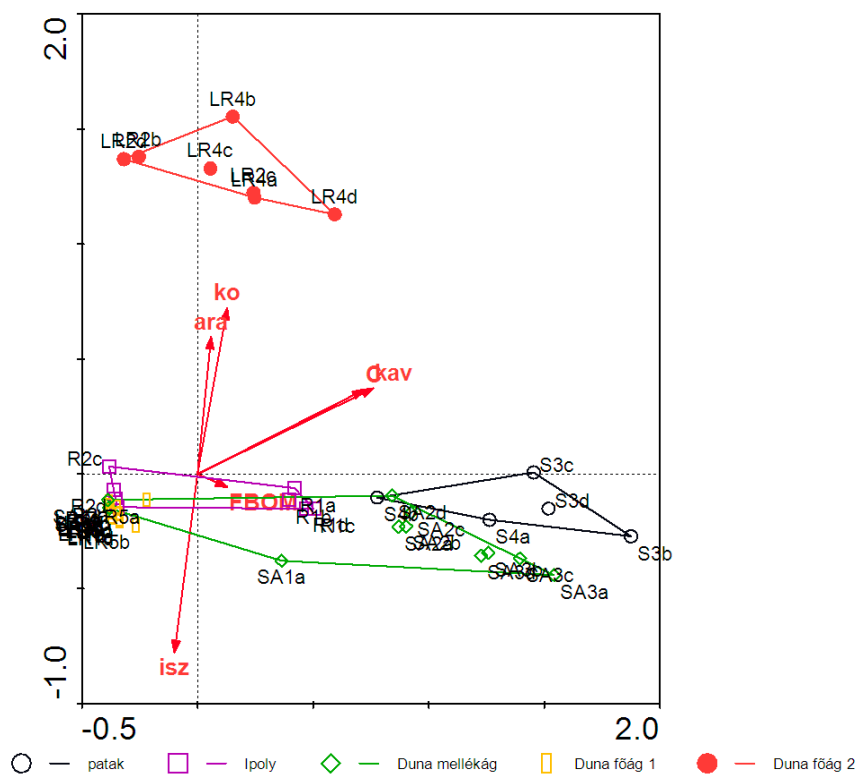
A csiga-fajegyüttesek eloszlását 2007-ben legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, a vízáramlás, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma sorolható. Az CCA első tengelye a csigafajok és a mintavételi helyek eloszlását a mederanyag frakciók megoszlása és szervesanyag-tartalma mentén mutatja, a második tengely pedig az aljzattípusok és a vízáramlás szerint tükrözi. A mintavételi helyek a vizsgált víztípusok szerint csoportosulnak: a patakok, az Ipoly, a Duna mellékágai és a Duna főágának azonos aljzattípusú mintavételi helyei egy-egy csoportot alkotnak (15b ábra).



15a és b. ábra. A csiga-fajegyüttesek, környezeti tényezők és a mintavételei helyek kapcsolatának elemzése a 2007-es adatsor alapján kanonikus korrespondencia analízissel (CCA).

15a. A csiga-fajegyüttesek csoportosulása a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). Jelölések: Alac-*Acroloxus lacustris*, Aflu-*Ancylus fluviatilis*, Avor-*Anisus vortex*, Bten- *Bithynia tentaculata*, Bnat-*Borysthenia naticina*, Esp-*Esperiana esperi*, Edau- *Esperiana daudebartii*, Fwau-*Ferrissia fragilis*, Gtru-*Galba truncatula*, Galb-*Gyraulus albus*, Lnat-*Lithoglyphus naticoides*, Lsta-*Lymnaea stagnalis*, Mtub-*Melanoides tuberculatus*, Pfon-*Physa fontinalis*, Pacu-*Haitia acuta*, Pant- *Potamopyrgus antipodarum*, Rlab-*Radix labiata*, Rbal-*Radix balthica*, Tflu-*Theodoxus fluviatilis*, Tdan-*Theodoxus danubialis*, Ttra-*Theodoxus transversalis*, Vpis-*Valvata piscinalis*, Vace-*Viviparus acerosus*. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 13. táblázatban szerepel.

A kagylófauna 2008-as adatsorának és a környezeti tényezőknek a kanonikus korrespondencia elemzése során kapott eredmény 60.0%-ban magyarázza a fajok variabilitását, míg 76.5%-ban a fajok és környezeti tényezők kapcsolatának a variabilitását. Az első tengely sajátértéke 0.834, a második tengelyé pedig 0.697 (14. táblázat). A CCA tengelyek sajátértékei szignifikánsnak bizonyultak, amikor a Monte Carlo permutációs teszttel vizsgáltuk őket (999 permutáció, $p < 0,05$). A vizsgált 22 környezeti tényező közül 14 tényezőnek (nagyon finom mederanyag frakció, detritusz, kő, iszap, homok, vegetáció, hőmérséklet, klorofill-a, finom mederanyag frakció, oxigén tartalom, finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, áramlás, turbiditás, durva mederanyag frakció, nagyon finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, durva mederanyag frakció, kavics) volt szignifikáns hatása a kagyló-fajegyüttesek eloszlására (15. táblázat).



15b. A mintavételi helyek elkülönülése a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). A mintavételi helyek 4 különböző időpontot jelölnek: a-április, b-június, c-augusztus, d-október. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 13. táblázatban szerepel.

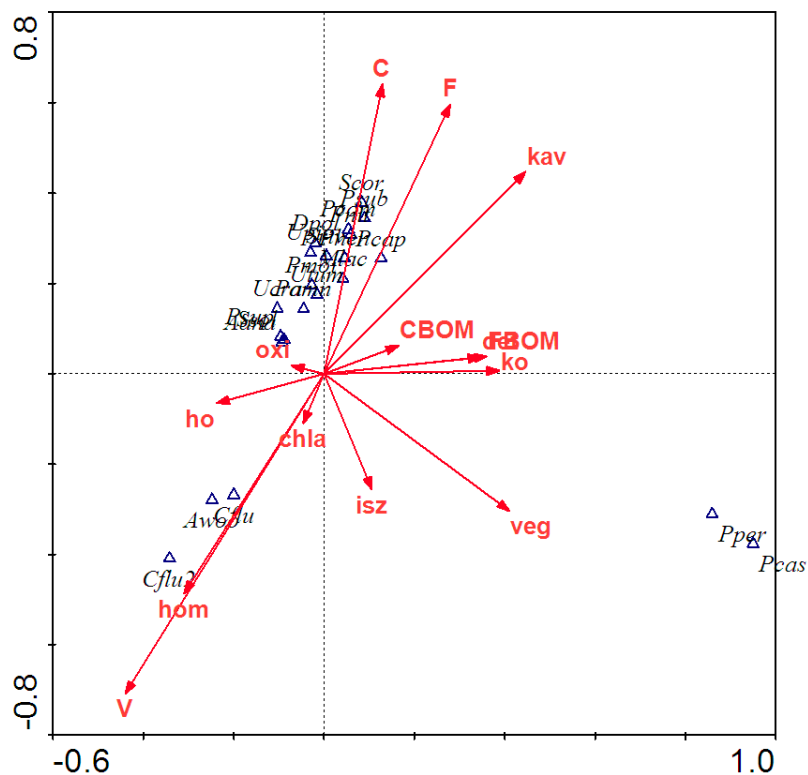
14. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) sajátértékei és az első négy tengely által magyarázott kumulatív variancia százalék.

	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Sajátérték	0.834	0.697	0.584	0.513
Faj-környezet kapcsolat	0.972	0.949	0.972	0.939
Kumulatív százalékos variáciája				
a fajoknak	19.0	34.9	48.3	60.0
a faj-környezet kapcsolatának	24.3	44.6	61.6	76.5

A 16a ábrán lehet látni a kagyló-fajegyüttesek csoportosulását 2008-ban a környezeti tényezők szerint. A *P. personatum* és a *P. casertanum* 2007-hez hasonlóan külön csoportot alkot. Ezek a fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a nagy mennyiségű detritusz, durva mederanyag frakció és a durva és finom mederanyag frakció nagy szervesanyag-tartalma kedvező élőhelyet nyújtott számukra. A *C. fluminea*, "*C. fluminalis*" és *Anodonta woodiana* az első tengely bal oldalán és a második tengely alsó részén helyezkedik el. Ezek a kagylófajok a Duna főágában azokon a helyeken fordultak elő, ahol magasabb volt a hőmérséklet, nagy volt a klorofill-a tartalom és homok, vagy iszap aljzattípus dominált. A többi kagylófaj 2007-hez hasonlóan nem válik szét külön csoportokra a környezeti tényezők mentén.

15. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) elemzésben szereplő környezeti tényezők rangsora a csiga-fajegyüttesekre gyakorolt hatásuk alapján („forward selection”, Monte Carlo permutációs teszt). p-érték: a Monte Carlo permutációs teszt szignifikancia szintje.

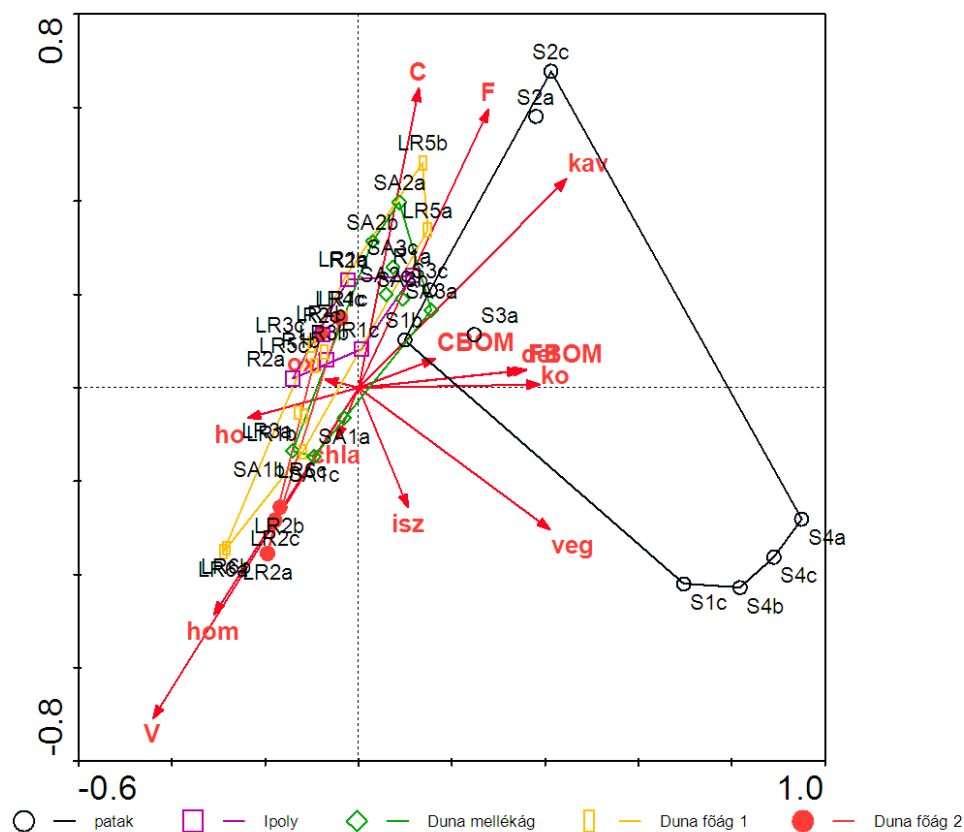
Környezeti tényező	Kód	Kumulatív varianca	Variancia (%)	p-érték
nagyon finom mederanyag frakció	V	0.564	0.564	0.001
detritusz	det	1.002	0.438	0.001
kő	ko	1.495	0.493	0.001
iszap	isz	2.066	0.571	0.001
homok	hom	2.418	0.353	0.001
vegetáció	veg	2.613	0.194	0.002
hőmérséklet	ho	2.789	0.177	0.001
chlorophyll-a	chl-a	2.895	0.105	0.013
finom mederanyag frakció	F	2.997	0.102	0.014
oxigén tartalom	oxi	3.112	0.115	0.006
finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	FBOM	3.208	0.096	0.018
durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	CBOM	3.292	0.084	0.020
durva mederanyag frakció	C	3.363	0.072	0.048
kavics	kav	3.433	0.070	0.046



16 a és b. ábra. A kagyló-fajegyüttesek, környezeti tényezők és a mintavételei helyzetének elemzése a 2008-as adatsor alapján kanonikus korrespondencia analízissel (CCA).

16a. A kagyló-fajegyüttesek csoportosulása a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). Jelölések: Aana-*Anodonta anatina*, Awoo-*A. woodiana*, Cflu1-*Corbicula fluminea*, Cflu2-*C. fluminalis*, Dpol-*Dreissena polymorpha*, Mlac-*Musculium lacustre*, Pamn-*Pisidium amnicum*, Pcas-*P. casertanum*, Pcap-*P. casertanum var. ponderosum*, Phen-*P. henslowanum*, Pmoi-*P. moitessierianum*, Pnit-*P. nitidum*, Pper-*P. personatum*, Psub-*P. subtruncatum*, Psup-*P. supinum*, Pcom-*Pseudanodonta complanata*, Scor-*Sphaerium corneum*, Sriv-*S. rivicola*, Ssol-*S. solidum*, Ucri-*Unio crassus*, Upic-*U. pictorum*, Utum-*U. tumidus*. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 15. táblázatban szerepel.

A kagyló-fajegyüttesek eloszlását 2008-ban a legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, a hőmérséklet és a klorofill-a tartalom sorolható. Az CCA első tengelye a kagylófajok és a mintavételi helyek eloszlását a mederanyag szervesanyag-tartalma, az aljzattípus, és a hőmérséklet mentén mutatja, a második tengely pedig az aljzattípusok és a mederanyag frakciók megoszlása, valamint a klorofill-a tartalom szerint tükrözi. A mintavételi helyek a vizsgált víztípusok szerint 2008-ban nem különülnek el, csak a patakok és a többi víztípus válik szét (16b ábra).



16b. A mintavételi helyek elkülönülése a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). A mintavételi helyek 4 különböző időpontot jelölnek: a-április, b-június, c-augusztus, d-október. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 15. táblázatban szerepel.

A csigafauna 2008-as adatsorának és a környezeti tényezőknek a kanonikus korrespondencia elemzése során kapott eredmény 53.6 %-ban magyarázza a fajok variabilitását, míg 89.6 %-ban a fajok és környezeti tényezők kapcsolatának a variabilitását. Az első tengely sajátértéke 0.702, a második tengelyé pedig 0.461 (16. táblázat). A CCA tengelyek sajátértékei szignifikánsnak bizonyultak, amikor a Monte Carlo permutációs teszttel vizsgáltuk őket (999 permutáció, $p < 0,05$). A vizsgált 22 környezeti tényező közül 8 tényezőnek (kavics, iszap, finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, durva

mederanyag frakció, vezetőképesség, kő, durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, turbiditás) volt szignifikáns hatása a csiga-fajegyüttesek eloszlására (17. táblázat).

16. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) sajátértékei és az első négy tengely által magyarázott kumulatív variancia százalék.

	1. tengely	2. tengely	3. tengely	4. tengely
Sajátérték	0.702	0.461	0.422	0.196
Faj-környezet kapcsolat	0.934	0.948	0.833	0.826
Kumulatív százalékos varianciája				
a fajoknak	21.1	35.0	47.7	53.6
a faj-környezet kapcsolatának	35.3	58.5	79.8	89.6

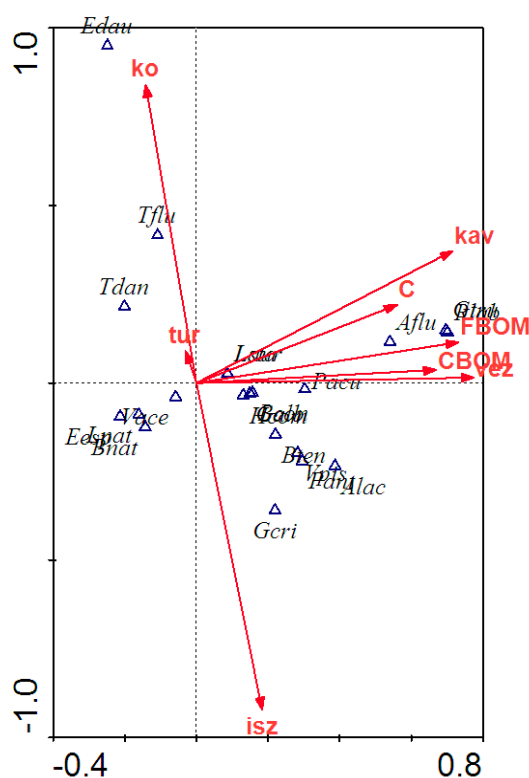
17. táblázat: A kanonikus korrespondencia elemzés (CCA) elemzésben szereplő környezeti tényezők rangsora a csiga-fajegyüttesekre gyakorolt hatásuk alapján („forward selection”, Monte Carlo permutációs teszt). p-érték: a Monte Carlo permutációs teszt szignifikancia szintje.

Környezeti tényező	Kód	Kumulatív variancia	Variancia (%)	p-érték
kavics	kav	0.548	0.548	0.001
iszap	isz	1.042	0.494	0.001
finom mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	FBOM	1.408	0.365	0.001
durva mederanyag frakció	C	1.559	0.510	0.009
vezetőképesség	vez	1.689	0.130	0.016
kő	ko	1.796	0.107	0.050
durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma	CBOM	1.897	0.100	0.038
turbiditás	tur	1.987	0.090	0.050

A 17a ábrán lehet látni a csiga-fajegyüttesek csoportosulását 2008-ban a környezeti tényezők szerint. Az *Ancylus fluviatilis*, *Galba truncatula* és a *Radix labiata* az első tengely jobb oldalán és a második tengely felső részén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a durva mederanyag frakció, a durva és a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, és a magas vezetőképesség kedvező élőhelyet nyújtott számukra.

A *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, *Gyraulus albus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Valvata piscinalis*, *Acroloxus lacustris*, *Bathymorphalus contortus*, *Gyraulus crista*, *Hippeutis complanatus*, *Lymnaea auricularia*, *Lymnaea stagnalis* fajokból álló csoport szintén az első tengely pozitív felén, de a második tengely alsó részén helyezkedik el. Ezek a fajok elsősorban a Duna mellékágaiban és az Ipolyban fordultak elő, ahol a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, és az iszap aljzattípus alkalmas közeget teremtett számukra.

A *Viviparus acerosus*, *Lithoglyphus naticoides*, *Borysthenia naticina*, *Esperia esperi* a második tengely alsó részén csoportosul. Ezek a fajok főleg a Duna főágának azon helyein találhatóak, ahol az iszap aljzattípus dominált.



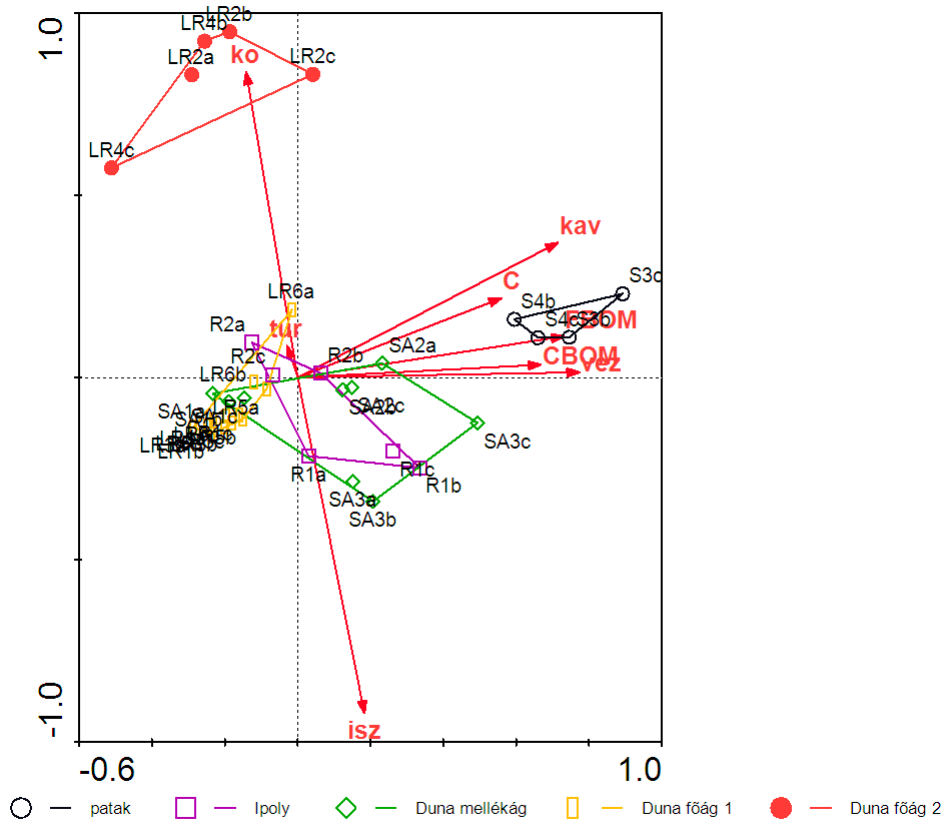
17 a és b. ábra. A csiga-fajegyüttesek, környezeti tényezők és a mintavételi helyek kapcsolatának elemzése a 2008-as adatsor alapján kanonikus korrespondencia analízissel (CCA).

17a. A csiga-fajegyüttesek csoportosulása a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). Jelölések: Alac-*Acroloxus lacustris*, Aflu-*Ancylus fluviatilis*, Bcon- *Bathymphalus contortus*, Bten- *Bithynia tentaculata*, Bnat-*Borysthenia naticina*, Esp-*Esperiana esperi*, Edau- *Esperiana daudebartii*, Gtru- *Galba truncatula*, Galb-*Gyraulus albus*, Gcri-*Gyraulus crista*, Hcom- *Hippeutis complanatus*, Lnat- *Lithoglyphus naticoides*, Lsta-*Lymnaea stagnalis*, Hacu-*Haitia acuta*, Pant- *Potamopyrgus antipodarum*, Raur-*Radix auricularia*, Rlab-*Radix labiata*, Tflu-*Theodoxus fluviatilis*, Tdan-*Theodoxus danubialis*, Vpis-*Valvata piscinalis*, Vace-*Viviparus acerosus*. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 17. táblázatban szerepel.

A *Theodoxus danubialis*, *Theodoxus fluviatilis*, és *Esperiana daudebartii* a második tengely felső részén helyezkedik el. Ezek a kagylófajok a Duna főágában azokon a helyeken fordultak elő, ahol kő, vagy kavics volt az aljzattípus.

A csiga-fajegyüttesek eloszlását 2008-ban legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, és a vezetőképesség sorolható.

Az CCA első tengelye a csigafajok és a mintavételi helyek eloszlását a mederanyag frakciók megoszlása és szervesanyag-tartalma, valamint a vezetőképesség mentén mutatja, a második tengely pedig az aljzattípusok szerint tükrözi. A mintavételi helyek a vizsgált víztípusok szerint 2008-ban nem különülnek el egyértelműen. A patakok, és a Duna főágának kavics és kő aljzattípussal jellemezhető mintavételi helyei azonban külön csoportosulnak (17b ábra).

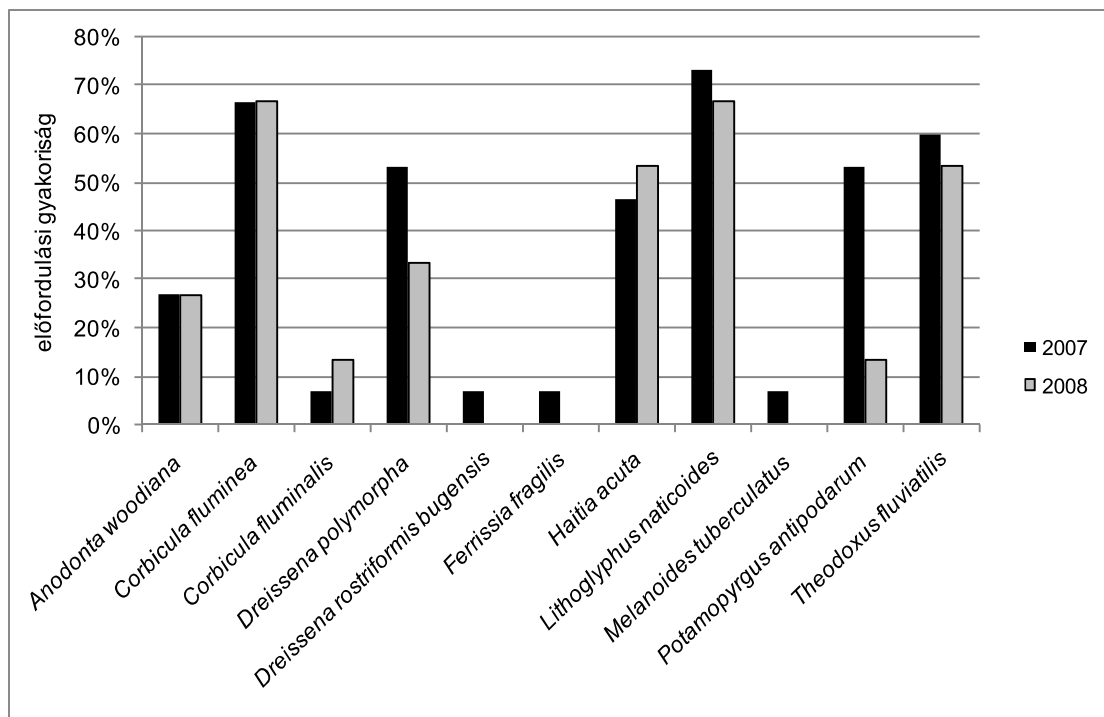


17b. A mintavételi helyek elkülönülése a környezeti tényezők mentén (CCA biplot). A mintavételi helyek 4 különböző időpontot jelölnek: a-április, b-június, c-augusztus, d-október. A környezeti tényezők kódmagyarázata a 17. táblázatban szerepel.

6.6. Az inváziós fajok elterjedése, denzitása és lehetséges hatásai

A vizsgálataink során 5 inváziós kagylófajt (*Anodonta woodiana*, *Corbicula fluminea*, „*Corbicula fluminalis*”, *Dreissena polymorpha*, *Dreissena rostriformis bugensis*) és 6 inváziós csigafajt (*Ferrissia fragilis*, *Haitia acuta*, *Lithoglyphus naticoides*, *Melanoides tuberculatus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Theodoxus fluviatilis*) találtunk, azaz 22.7%-a a gyűjtött kagylófajoknak, és 22.2%-a a gyűjtött vízi csigafajoknak idegenhonos és sikeresen terjed.

A 2007-es és a 2008-as éves összesített fajlista alapján a 11 inváziós faj előfordulási gyakoriságai és relatív abundanciája a 18. és 19. ábrán látható.



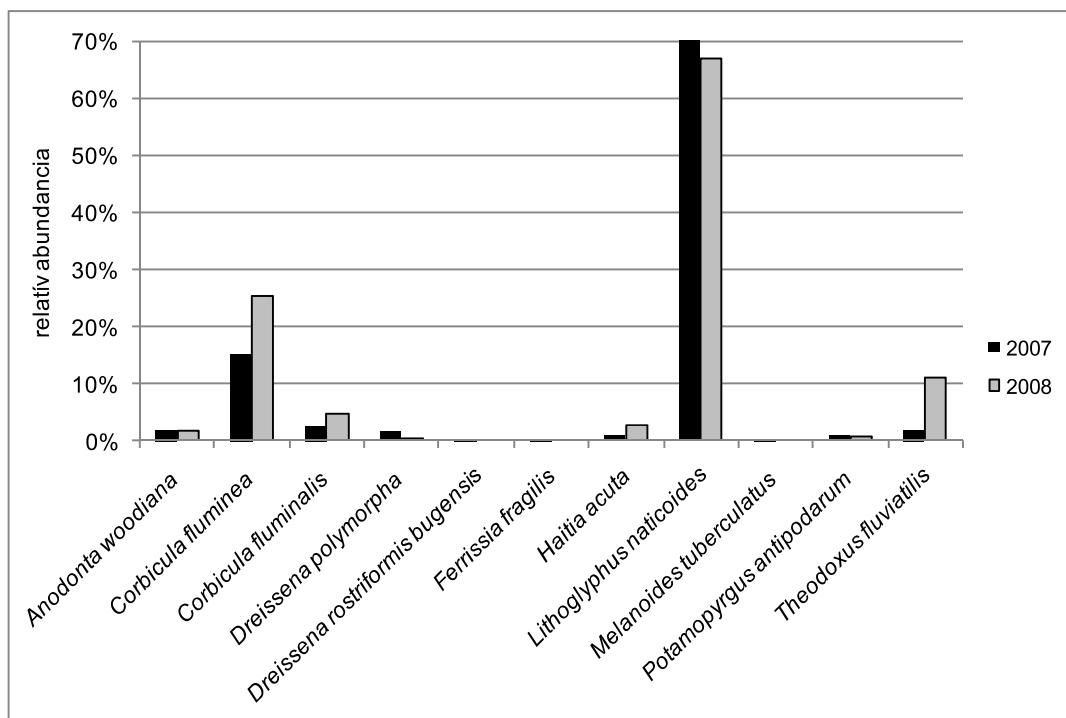
18. ábra: Az inváziós fajok előfordulási gyakoriságai a két év során.

A kagylófajok közül a *Corbicula fluminea* volt a legerjedtebb a vízrendszerben, előfordulási gyakorisága mindkét év során 66.67 %-ot ért el (18. ábra). A második legnagyobb előfordulási gyakorisággal a *Dreissena polymorpha* rendelkezik, 2007-ben a mintavételi helyek több mint felén előfordult, 2008-ban viszont alacsonyabb volt az előfordulási gyakorisága. Az *Anodonta woodiana* 30% alatti előfordulási gyakoriságot ért el mindkét évben, főleg a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban és Pakson került elő. A Paksi Atomerőmű hűtővizének kifolyásánál a magas víz hőmérséklet kedvez ennek a kagylófajnak, ami főleg abból látszik, hogy hatalmas mennyiségben halmozódik fel az üres *Anodonta woodiana* kagylóhéj a parton. Mindhárom kagylófajt az Ipolyban, a torkolathoz közeli mintavételi helyen is megtaláltam. A „*Corbicula fluminalis*” csak a paksi mintavételi helyeken fordult elő, a *Dreissena rostriformis bugensis* kagylófaj 1 egyedét pedig csak Ercsinél sikerült gyűjteni

2007-ben. A *Dreissena rostriformis bugensis* a mélyebb vizeket kedveli, így főleg a főmederben, a profundális régióban található, amit az is bizonyít, hogy 2008-ban a főmeder kotrása során került elő több élő példánya (Szekeres et al. 2008). Ennek alapján érthető, hogy a vizsgált ripális régióban az előfordulási valószínűsége csekély mértékű.

A csigafajok közül a *Lithoglyphus naticoides* volt a legelterjedtebb, 2007-ben a mintavételi helyek 73.33%-án megtalálható, míg 2008-ban a *Corbicula fluminea*-hoz hasonlóan az előfordulási gyakorisága a 66.67 %-ot érte el. A *Theodoxus fluviatilis* csigafaj ugyancsak a mintavételi helyek több mint felén jelen volt mindkét év során, a *Haitia acuta* előfordulási gyakorisága pedig 50% körül ingadozott. A *Potamopyrgus antipodarum* csigafaj 2007-ben a mintavételi helyek több mint felén előfordult, 2008-ban viszont csak a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágból került elő. A *Ferrissia fragilis* és a *Melanooides tuberculatus* csigafajoknak csak egy-egy egyede került elő 2007-ben a Duna mellékágaiból, a *Ferrissia fragilis* a Gödi-mellékágból, a *Melanooides tuberculatus* pedig a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágból.

A relatív abundanciát tekintve (19. ábra) az látható, hogy csupán két inváziós fajnak jelentős az abundanciája a vizsgált helyeken. A *Corbicula fluminea* relatív abundanciája 15.09%-ot ért el 2007-ben és 25.31%-ot 2008-ban, míg a *Lithoglyphus naticoides* döntő többségben volt jelen a malakoközösségekben, 77%-os és 67.13%-os részesedéssel.



19. ábra: Az inváziós fajok relatív abundanciája a két év során.

A *Corbicula fluminea* a legmagasabb denzitást az LR3-as helyen érte el 2007-ben (89.88 egyed m⁻²), a *Lithoglyphus naticoides* csigafajnak pedig az LR5-ös helyen volt a legmagasabb a denzitása (643.5 egyed m⁻²).

Poisson regresszió segítségével vizsgáltuk, hogy az azonos fajegyüttesekben élő inváziós és ritka fajok esetén az inváziós fajoknak van-e hatása a ritka fajok gyakorisági eloszlására (18. táblázat).

18. táblázat: Az inváziós és ritka kagyló- és csigafajok gyakoriság eloszlásának Poisson regressziója. Szignifikancia kódok: '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05.

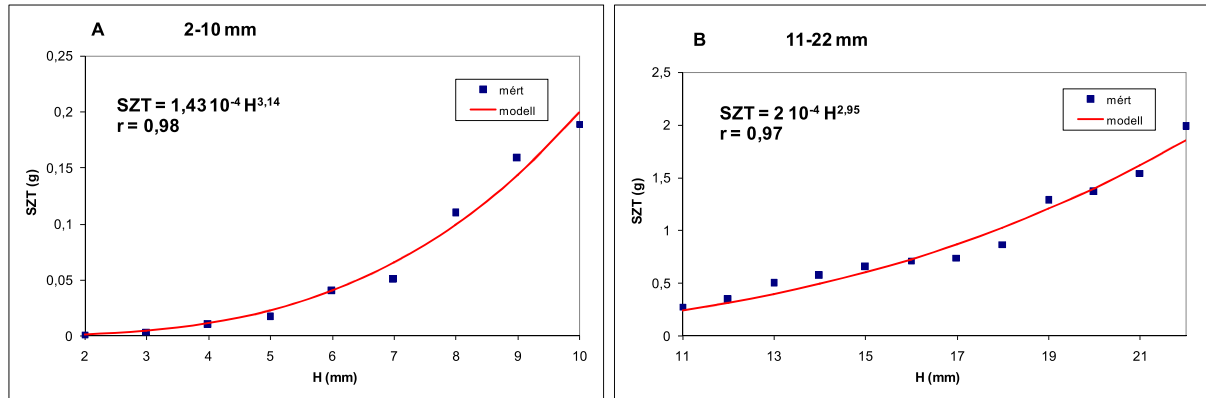
Invazív faj	Ritka faj	Együttható	Együttható standard hibája	z érték	p érték
<i>Anodonta woodiana</i>	<i>Unio crassus</i>	-0.334	0.293	-1.140	0.254
<i>Anodonta woodiana</i>	<i>Pseudanodonta complanata</i>	-0.386	0.441	-0.874	0.382
<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Unio crassus</i>	-1.383	0.645	-2.145	0.032 *
<i>Dreissena polymorpha</i>	<i>Pseudanodonta complanata</i>	-0.006	0.039	-0.156	0.876
<i>Corbicula fluminea</i>	<i>Sphaerium rivicola</i>	-0.007	0.003	-2.794	0.005 **
<i>Corbicula fluminea</i>	<i>Pisidium amnicum</i>	0.003	0.000	5.725	<0.001 ***
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	<i>Theodoxus transversalis</i>	0.012	0.008	1.534	0.125
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	<i>Theodoxus danubialis</i>	0.003	0.004	0.679	0.497
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	<i>Esperiana esperi</i>	0.014	0.000	30.050	<0.001 ***
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	<i>Esperiana daudebartii</i>	0.015	0.001	14.087	<0.001 ***
<i>Lithoglyphus naticoides</i>	<i>Borysthenia naticina</i>	0.002	0.000	93.390	<0.001 ***
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	<i>Physa fontinalis</i>	0.037	0.015	2.556	0.011 *
<i>Haitia acuta</i>	<i>Physa fontinalis</i>	-0.003	0.043	-0.060	0.952

Az *Unio crassus* és *Pseudanodonta complanata* veszélyeztetett és védett kagylófajok számára az *Anodonta woodiana* és *Dreissena polymorpha* inváziós kagylófajok jelenléte okozhat problémát, mivel azonos élettérben azonos ökológiai szerepeket töltenek be. A Poisson regresszió azt mutatja, hogy a vizsgált élőhelyeken a *Dreissena polymorpha* jelenlétének statisztikailag szignifikáns hatása van az *Unio crassus* kagylófaj átlagos gyakoriságára. A ritka *Sphaerium rivicola* és *Pisidium amnicum* az inváziós *Corbicula fluminea* kagylófajjal osztozik közös élettéren, és a Poisson regresszió eredményei azt jelzik, hogy a *Corbicula fluminea* statisztikailag szignifikáns hatást gyakorol a két ritka kagylófajra.

A védett *Theodoxus transversalis*, *Theodoxus danubialis*, *Esperiana esperi* és *Esperiana daudebartii* csigafajok általában az inváziós *Theodoxus fluviatilis* csigafajjal találhatóak egy fajegyüttesben, mindazonáltal a Poisson regresszió eredményei szerint a *Theodoxus fluviatilis* a vizsgált élőhelyeken csak az eltérő csiganemhez tartozó *Esperiana esperi* és *Esperiana daudebartii* csigafajok gyakoriság eloszlására van hatással. A védett *Borysthenia naticina* és az inváziós *Lithoglyphus naticoides* a Duna azonos habitat típusait kedveli, és a két csigafaj gyakoriság eloszlásai között statisztikailag szignifikáns kapcsolat figyelhető meg. A Magyarországon ritka csigafajok közé sorolt *Physa fontinalis* a *Potamopyrgus antipodarum* és a *Haitia acuta* inváziós csigafajokkal él azonos életkörülmények között. A *Potamopyrgus antipodarum* és a *Physa fontinalis* gyakoriság eloszlásai között statisztikailag szignifikáns interakció figyelhető meg.

6.6.1. A *Corbicula fluminea* biomassa dinamikája, és a biomasszáját befolyásoló környezeti tényezők

A *Corbicula fluminea* kagylófaj szárazanyag tartalma (g) és a testhosszúsága (mm) közötti összefüggés leírására a hatvány függvény jó illeszkedett a mért adatokra a juvenilis ($r^2 = 0.98$, 20.a ábra) és a felnőtt egyedek esetén is ($r^2 = 0.97$, 20.b ábra).



20. ábra: A különböző testhosszúsnál mért szárazanyag tartalom és az illesztett regressziós görbe a *C. fluminea* juvenilis (A, 2-10 mm) és adult egyedei (B, 11-22 mm) esetén.

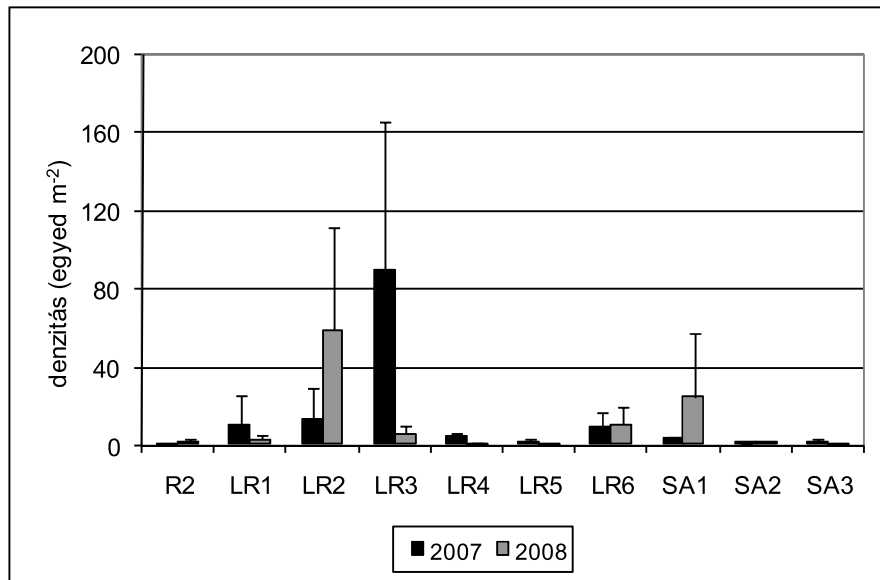
A *C. fluminea* denzitás, biomassa, átlagos testtömeg és átlagos testhosszúság adatai a 9. és 10. mellékletben szerepelnek.

A *C. fluminea* nem fordult elő a patakokban (S1, S2, S3, S4) és az Ipolynak a Duna torkolatától távolabbi helyén (R1). Továbbá, a *C. fluminea* csak kevés alkalommal és kis egyedszámmal került elő az Ipoly torkolathoz közeli mintavételi helyéről.

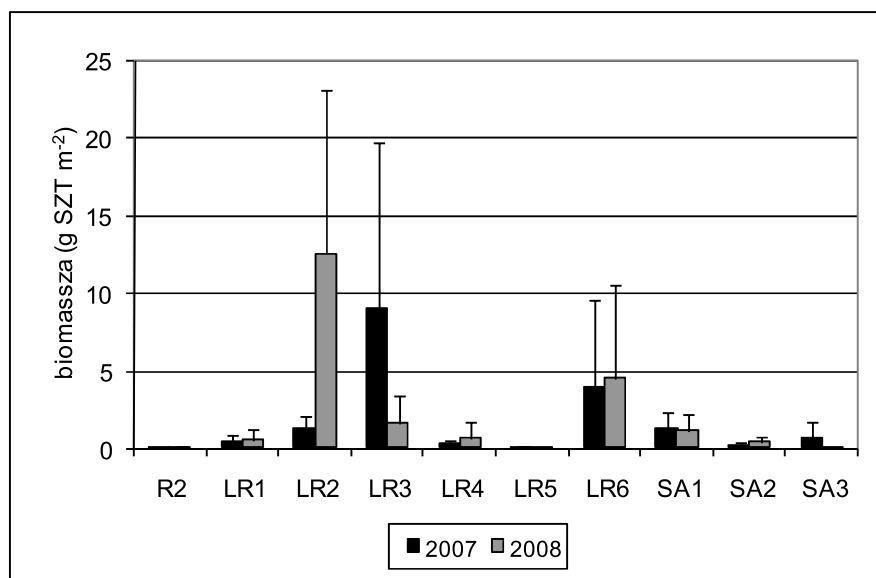
A legmagasabb denzitás adatokat a Duna főágában, az LR3-as mintavételi helyen mértük (2007 augusztus: 178 egyed m^{-2} ; 2007 október: 126.5 egyed m^{-2}). A legmagasabb biomassa értékek szintén a Duna főágában, az LR3-as mintavételi helyen (2007 október: 24.9697 g SZT m^{-2}), valamint az LR2-es mintavételi helyen (2008 október: 20.9795 g SZT m^{-2}) figyelhetőek meg. A legmagasabb átlagos testhosszúság és testtömeg a Duna főágában, az LR4-es mintavételi helyen (2008 október: 21.99 mm és 1.8878 g) és az LR6-os mintavételi helyen (2008 október: 16.76 mm és 1.0309 g) jelent meg.

A *C. fluminea* átlagos denzitása 0.13 egyed m^{-2} (R2, 2007) és 89.88 egyed m^{-2} (LR3, 2007) között ingadozott (21. ábra). A *C. fluminea* átlagos biomasszája 0.005 g SZT m^{-2} (LR5, 2008) és 12.5406 g SZT m^{-2} (LR2, 2008) közötti értékeket ért el (22. ábra). Az átlagos testhosszúság 1.83 mm (LR5, 2008) és 11.48 mm (LR6, 2007) között fluktuált (23.a és b ábra). A legmagasabb átlagos biomassa, denzitás és testhosszúság adatok az LR2, LR3,

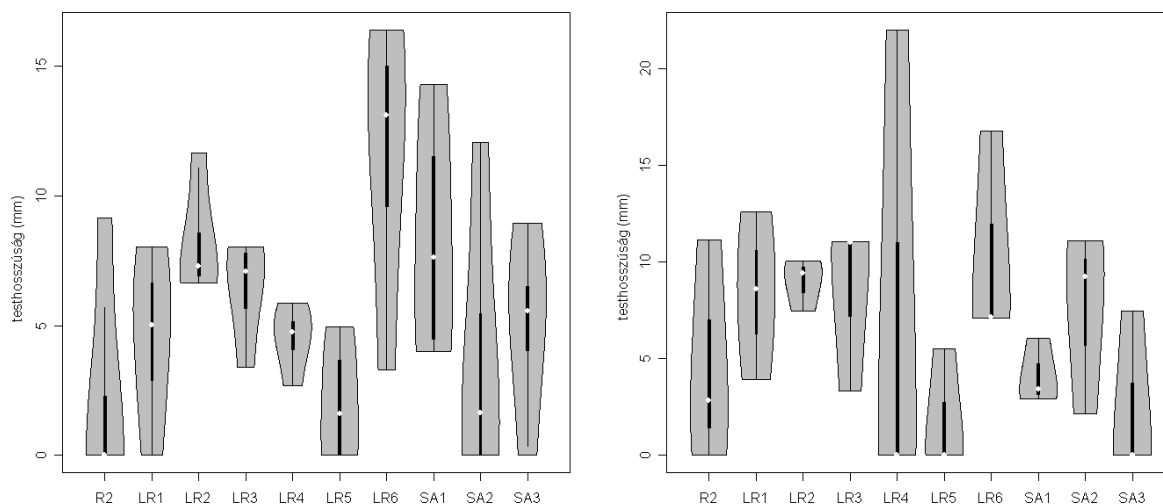
LR6, SA1 és LR1 helyeken jelentek meg. A *C. fluminea* legmagasabb testméret adatai az LR6-os mintavételi helyen figyelhetők meg, ahol a víz hőmérséklet a paksi Atomerőmű hűtővizének kifolyásánál folyamatosan magas értékeket ért el.



21. ábra: A *Corbicula fluminea* denzitás adataink átlaga és szórása a mintavételi helyek és évek szerint.



22. ábra: A *Corbicula fluminea* biomassza adataink átlaga és szórása a mintavételi helyek és évek szerint.



23. ábra: Az átlagos testhosszúság gyakoriságok ábrázolása vioplotokon a mintavételi helyek szerint 2007-ben (24a, bal oldal) és 2008-ban (24b, jobb oldal).

A biomassa, denzitás és átlagos testhosszúság adatokban szignifikáns térbeli különbségeket találtunk. Az évek között azonban szignifikáns időbeli különbség nem található, de szezonális variáció megfigyelhető (19. táblázat).

19. táblázat: A *Corbicula fluminea* logaritmikusan transzformált biomassa, valamint denzitás és átlagos testhosszúság adatainak ANOVA eredményei a mintavételi helyek, víztípusok, hónapok és évek szerint.

	log(Biomassa)			
	SumSq	MeanSq	F érték	p érték
Hely	212.61	35.436	7.1037	***<0.001
Víztípus	159.34	53.113	10.6475	***<0.001
Hónap	51.67	17.223	3.4527	* 0.022
Év	5.49	5.490	1.1006	0.299
Reziduális	279.35	4.988		
	Denzitás			
	SumSq	MeanSq	F érték	p érték
Hely	8700	1450.1	2.0928	0.068
Víztípus	10863	3621.1	5.2261	**0.003
Hónap	3881	1293.8	1.8672	0.146
Év	435	434.7	0.6274	0.432
Reziduális	38802	692.9		
	Átlagos testhosszúság			
	SumSq	MeanSq	F érték	p érték
Hely	332.24	55.373	2.6625	*0.024
Víztípus	99.52	33.172	1.5950	0.201
Hónap	59.51	19.838	0.9539	0.421
Év	3.06	3.065	0.1474	0.703
Reziduális	1164.63	20.797		

A Tukey-féle post-hoc elemzés segítségével az egyes átlagok közötti különbségek detektálhatóak. A térbeliséget tekintve szignifikáns különbség figyelhető meg a Budapest feletti Duna-szakasz és a többi víztípus (Ipoly, Duna mellékágai, és a Budapest alatti Duna-szakasz) biomassa és denzitás adatai között. Az időbeliséget tekintve szignifikáns különbség az áprilisi és októberi hónapok között található.

Többszörös lineáris regressziót alkalmaztunk a *C. fluminea* biomasszájának és a környezeti tényezők kapcsolatának elemzéséhez. A magas biomassa értékek a mederanyag frakciók arányaival (durva és nagyon finom mederanyag frakció) és a hőmérsékleti viszonyokkal hozhatóak összefüggésbe. Az alacsony biomassa értékek pedig a nagyon finom mederanyag frakció szerves anyag tartalmával korreláltak (20. táblázat).

A víztest klorofill-a tartalmát csak 2008-ban sikerült mérni. Habár a többszörös lineáris regresszió segítségével nem mutatható ki szignifikáns összefüggés a klorofill-a tartalom és a *C. fluminea* biomasszája között, az egyértelműen megfigyelhető, hogy a magas biomassa és klorofill-a értékek ugyanazokon a helyeken (LR2, LR3, SA1, LR1) jelentek meg (2. és 10. melléklet).

20. táblázat: A *Corbicula fluminea* logaritmikusan transzformált biomassa adatainak többszörös lineáris regressziója az évek, hónapok és környezeti tényezők szerint (korrigált R^2 : 0.2599, F-érték: 2.471, 16 és 51 DF, p-érték: 0.007413). Szignifikancia kódok: *** 0.01 ** 0.05.

	Együttható	Együttható standard hibája	t érték	p érték
Intercept	-19.260	6.654	-2.894	**0.006
év	1.414	0.898	1.574	0.122
Augusztus	-3.537	2.587	-1.367	0.178
Június	-5.465	2.809	-1.946	0.057
Október	3.601	1.592	2.262	*0.028
C	0.173	0.082	2.116	*0.039
V	0.168	0.056	2.981	**0.004
U	0.060	0.062	0.972	0.336
CBOM	-0.008	0.006	-1.308	0.197
FBOM	0.006	0.008	0.786	0.435
VBOM	-0.010	0.005	-2.066	*0.044
UBOM	0.000	0.001	0.328	0.744
áramlás	-7.060	4.795	-1.472	0.147
turbiditás	0.034	0.025	1.356	0.181
vezetőképesség	-0.003	0.005	-0.587	0.559
hőmérséklet	0.543	0.191	2.842	**0.006
oxigén tartalom	-0.022	0.255	-0.087	0.931

6.6.2. A *Corbicula* kagylónem két morfortípusának összehasonlítása genetikai analízissel, valamint a populációk struktúrájának elemzésével

6.6.2.1. Morfológiai variabilitás

A *Corbicula* kagylónem két morfortípusa alakjában, a búb helyzetében, a kagylóhéj külső mintázatában, valamint a kagylóhéj belső felszínének színezettségében különbözik. A megfigyelt morfológiai tulajdonságok hasonlóak voltak a különböző európai populációknál leírt taxonómiai bélyegekhez (Killeen et al. 2004, Skuza et al. 2009).

A morfortípus-1 (CF1) ovális-háromszögletes körvonallal, és kiemelkedő, többé-kevésbé középen elhelyezkedő búbbal rendelkezik (12. kép). A héj külső felszíne (periostracum) fényes, színezete változatos (sárga, olajzöld, vagy barna), néha a héj szélén feketés a nagyobb példányoknál. A héj mintázata feltűnő, kiemelkedő, szabályosan ismétlődő koncentrikus bordázattal. A bordák száma cm-enként általában 9-10 db. A héj belső felszíne (endostracum) fehéres színezetű.



12. kép: A *Corbicula* morfortípus-1 külső felszíne.

A morfortípus-2 (CF2) kerekded-háromszögletes alakja egyértelmű aszimmetriát mutat (13. kép). A búb nagyon robusztus, és helyzetében a kagylótest elülső oldalára kissé eltolódott. A héj külső felszíne (periostracum) fényes, bordákkal tarkított és színezete többnyire sárgás, vagy olajzöld. Ezt a morfortípust sokkal sűrűbb és szabályosabb bordázat jellemzi, a bordák száma cm-enként általában 15-16 db. A héj belső felszínének (endostracum) színezet változatos, a héj alsó féltekén, valamint a szélein intenzív ibolyaszínű, míg a búb alatt és a középső féltekén világosabb, fehéres-rózsaszín.

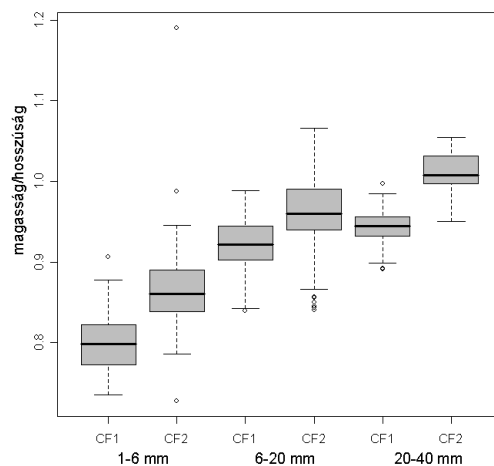


13. kép: A *Corbicula* morfortípus-2 külső felszíne.

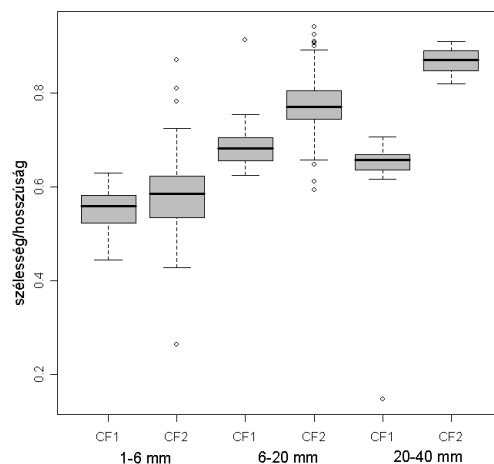
A morfometriai adatok elemzése során statisztikailag szignifikáns különbségeket találtunk a morfortípusok között a testmagasság/testhosszúság arányokban ($F=297.1$, $d.f.=2$, $p<0.001$), és a testszélesség/testhosszúság arányokban ($F=135.6$, $d.f.=1$, $p<0.001$), valamint a méretkategóriák között a testmagasság/testhosszúság arányokban ($F=309.7$, $d.f.=1$,

$p < 0.001$), és a testszélesség/testhosszúság arányokban ($F = 405.8$, $d.f. = 1$, $p < 0.001$). Továbbá megvizsgáltuk a két tényező (morfotípusok és méretkategóriák) közötti interakciót, ami mindkét arány esetén szignifikánsnak bizonyult (testmagasság/testhosszúság arány: $F = 3.5$, $d.f. = 2$, $p < 0.05$; testszélesség/testhosszúság arány: $F = 40.6$, $d.f. = 2$, $p < 0.001$). A méretkategóriákon belül a morfotípusok összehasonlítása Tukey-féle teszttel történt, és szignifikáns különbségeket találtunk mind a három korcsoporton belül mindkét arány esetében (testmagasság/testhosszúság arány: $p < 0.001$, testszélesség/testhosszúság arány: $p < 0.05$).

Összegzőképpen a konvencionális morfometriai mérések eredményeként elmondható, hogy a két morfotípus a testmagasság/testhosszúság (24. ábra), valamint a testszélesség/testhosszúság (25. ábra) arányok alapján egyértelműen elkülöníthető. A morfotípus-1 megnyúltabb alakokkal, míg a morfotípus-2 gömbölyded alakokkal rendelkezik.



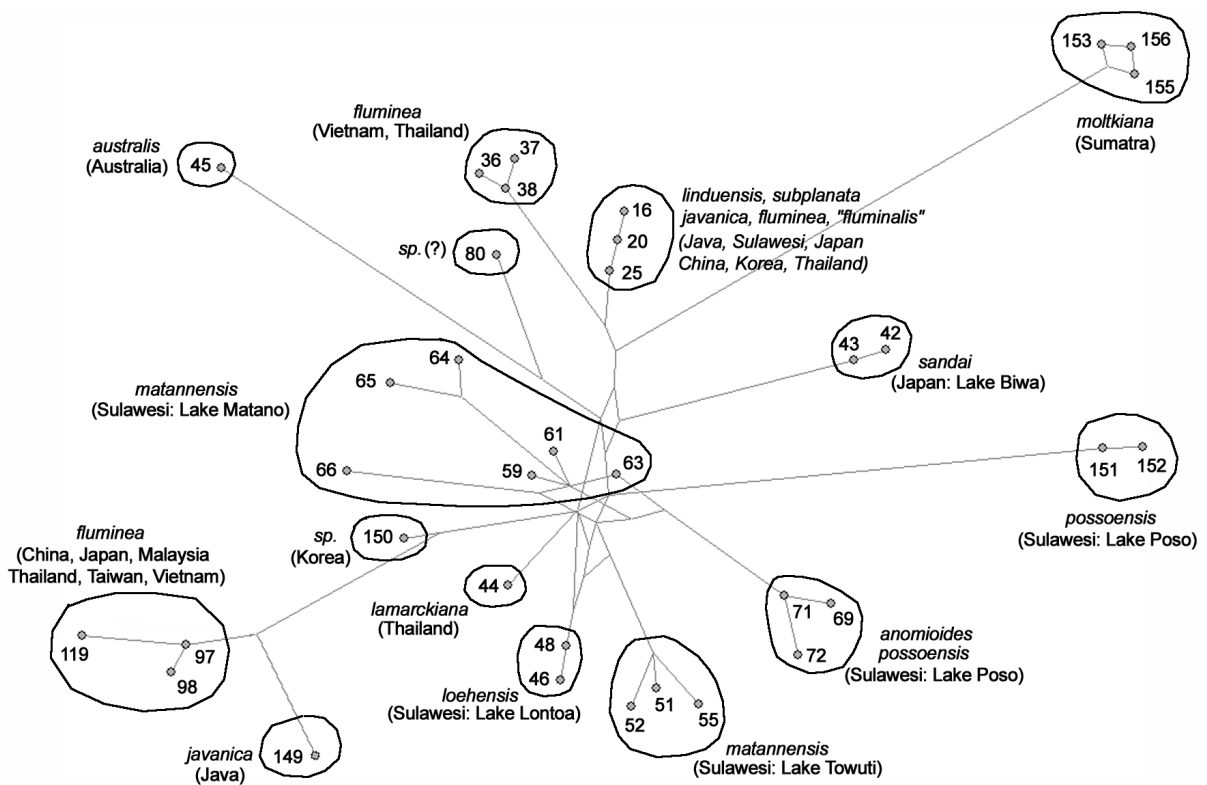
24. ábra: A *Corbicula* morfotípusok (CF1-morfotípus-1, CF2-morfotípus-2) testmagasság/testhosszúság arányainak ábrázolása boxplotokon különböző fejlődési stádiumok szerint.



25. ábra: A *Corbicula* morfotípusok (CF1-morfotípus-1, CF2-morfotípus-2) testszélesség/testhosszúság arányainak ábrázolása boxplotokon különböző fejlődési stádiumok szerint.

6.6.2.2. Genetikai variabilitás

A teljes adatkészlet elemzése során a median-joining analízis kimutatta, hogy egy hosszú ág egyértelműen elkülöníti a *C. japonica* és *C. madagascariensis* fajokat a kagylónem többi tagjától. A kulcsoport szekvencia (*Neocorbicula limosa*) a gyökeret ehhez az ághoz helyezte. Ha nem vesszük figyelembe a *C. japonica* és *C. madagascariensis* fajokat, akkor a génhálózat további része csillagszerű elrendeződést mutat, néhány *C. matannensis* haplotípus (Sulawesi) a génhálózat közepén található, míg a többi többé-kevésbé elkülönülő klád periférikusan helyezkedik el (26. ábra).



26. ábra: *Corbicula* COI haplotípusok kapcsolatának elemzése median joining network módszerrel. Az áttekinthetőség kedvéért a *C. japonica* és *C. madagascariensis* haplotípusok – melyek egy hosszú ággal kapcsolódtak ehhez a csillagszerűen elrendeződött génhálózathoz – nem szerepel az ábrán. Továbbá, a dunai minták kivételével azok a haplotípusok, melyek a kagylónem nem-natív elterjedési területéhez tartoznak, szintén nem szerepelnek az ábrán. Jelölések: A haplotípusok kódjait a 11. mellékletben tüntettem fel. A taxon név és származási hely a kapcsolódó referenciákkal szintén a 11. mellékletben látható. A dunai haplotípusok a 97-es, 98-as (morfortípus-1) és 80-as (morfortípus-2) sorszám alatt szerepelnek.

A dunai *Corbicula* minták három különböző haplotípusát azonosítottuk, melyek közül a “97”-es és “98”-as haplotípus (morfortípus-1) 14, valamint 15 bázispárban különbözik a “80”-as (morfortípus-2) haplotípustól. A két morfortípus eltérő kládokhoz tartozik, a “97”-es haplotípus megegyezik azokkal a haplotípusokkal, melyek őshonosak Thaiföldön (*C. fluminea/javanica*), Japánban (*C. leana*), valamint Európa és Amerika inváziós populációiban is megjelennek *C. fluminea* néven és “New World form A” néven (Lee et al. 2005, Rintelen és Glaubrecht 2006,

Siripattrawan et al. 2000, Renard et al. 2000, Pfenninger et al. 2002). A dunai morfortípus-2 a "80"-as haplotípushoz tartozik, amit eddig Németország, Franciaország és Argentína területéről írtak le, "kriptikus *Corbicula* faj" néven és "New World form C" néven (Renard et al. 2000, Pfenninger et al. 2002, Lee et al. 2005).

A kapott a COI génhálózatnak a kládjai nem feleltethetők meg egyértelműen fajokkal, mivel néhány klád több, mint egy előre meghatározott fajt foglal magába, míg ugyanakkor egy előre azonosított faj több kládhoz is társítható (27. ábra).

6.6.2.3. Populációs struktúra és szaporodásbiológia

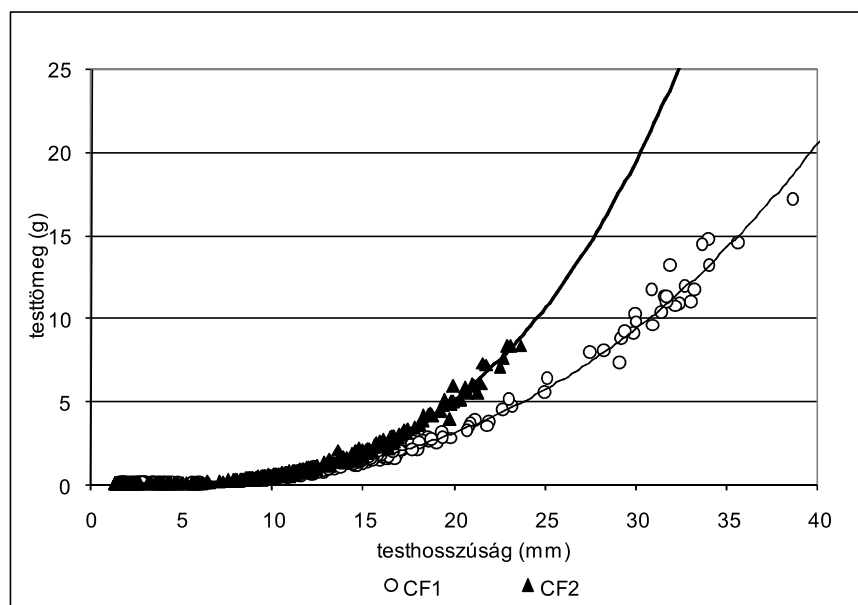
Összesen 202 morfortípus-1-hez tartozó egyed és 526 morfortípus-2-höz tartozó egyed gyűjtöttem. A morfortípus-1 nagyobb testméret paramétereit ért el: 40.06 mm maximális testhosszúsággal, 38.29 mm maximális testmagassággal, 27.14 mm maximális testszélességgel, és 20.539 g maximális testtömeggel. A morfortípus-2 maximális testméret paraméterei a következők voltak: 23.61 mm testhosszúság, 23.72 mm testmagasság, 21.11 mm testszélesség és 8.355 g testtömeg (12. melléklet). Lineáris összefüggés figyelhető meg a testmagasság, testhosszúság és testszélesség között, a testhosszúság-testtömeg összefüggés pedig hatvány függvényvel írható le. (27. ábra). Ugyanannál a testhosszúságnál a morfortípus-2 nagyobb testtömeget ért el, és ez a különbség folyamatosan nőtt a testhosszúság növekedésével.

A következő testhosszúság-testtömeg összefüggés határozható meg:

$$\text{morfortípus-1: } y = 0.000896 x^{(2.72115)}$$

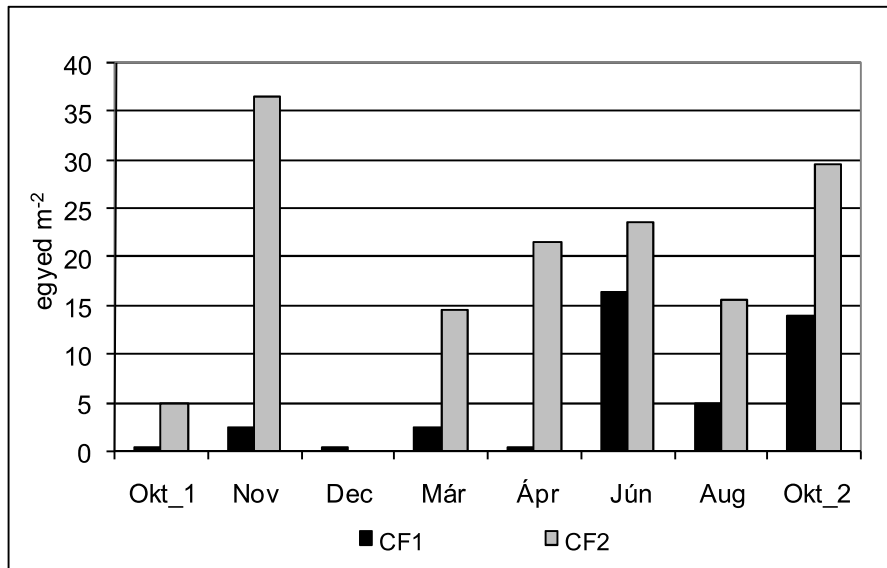
$$\text{morfortípus-2: } y = 0.000244 x^{(3.31891)}$$

ahol x = testhosszúság mm-ben, y = nedves testtömeg g-ban. A két regressziós koefficiens közötti különbség szignifikáns volt ($p < 0,001$).



27. ábra: A *Corbicula* morfortípusok testhosszúság-testtömeg összefüggését ábrázoló grafikon (CF1- morfortípus-1, CF2- morfortípus-2).

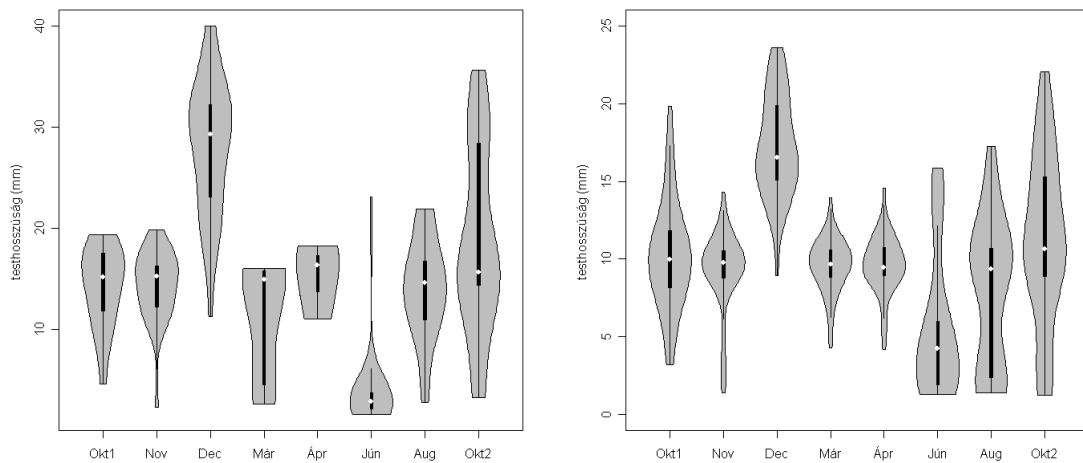
Mindkét morfotípus esetén a mért denzitás adatok nagyon alacsonyak, ha egyéb európai populációk denzitás adataihoz hasonlítjuk őket. A két morfotípus közül a morfotípus-2 nagyobb egyedszámban jelent meg. A morfotípus-1 éves átlagos denzitása 5.25 egyed m^{-2} volt, míg morfotípus-2 éves átlagos denzitása 18.25 egyed m^{-2} volt. Mindkét morfotípus denzitása az év során jelentős ingadozást mutatott. A morfotípus-2 novemberben érte el a legmagasabb denzitás értéket (36.5 egyed m^{-2}), míg morfotípus-1-nek júniusban volt a legmagasabb a denzitása (16.5 egyed m^{-2}) (28. ábra).



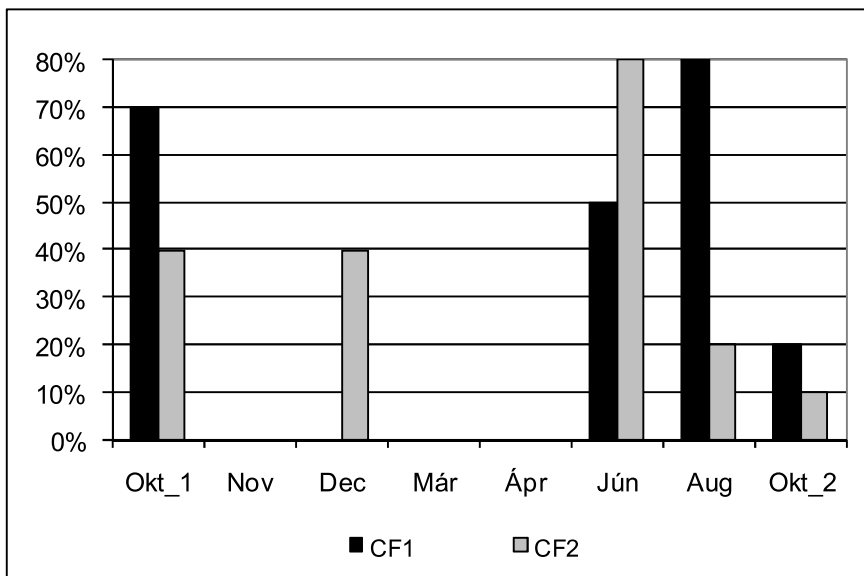
28. ábra: A *Corbicula* morfotípusainak denzitás adatai hónapok szerint (CF1- morfotípus-1, CF2- morfotípus-2).

Mindkét morfotípus esetén megfigyelhető a belső kopoltyúlemezekben a juvenilis kagylók inkubációja, azonban a morfotípus-1-nél ez látványosabb, mivel az embriók barnás színezetűek.

A testhosszúság-gyakoriság eloszlás (29a és b ábra) és a graviditás megjelenése alapján (30. ábra) a morfotípus-1-nek egy szaporodási periódusa van a tavasz kezdetétől (valószínűleg márciusra tehető) októberig egy júniusi intenzitási csúccsal. A morfotípus-2-nél viszont két szaporodási periódus azonosítható. Az egyik tél elején figyelhető meg (valószínűleg decemberre-januárra tehető), a másik pedig júniustól októberig terjed egy augusztusi intenzitási csúccsal.



29. ábra: A *Corbicula* morfortípusok testhosszúság-gyakoriság eloszlását ábrázoló viplotok: morfortípus-1 (29a, a bal oldalon), morfortípus-2 (29b, a jobb oldalon).



30. ábra: A *Corbicula* morfortípusok gravid egyedeinek százalékos aránya hónapok szerint (CF1 morfortípus-1, CF2 morfortípus-2).

7. Megbeszélés, következtetések

7.1. A mintavételi helyek környezeti jellemzése és szakaszjelleg-elemzése

A vizsgált vízrendszerben a mintavételi helyek térbeli csoportosulása a környezeti paraméterek közül elsősorban a mederanyag frakciók arányával, a teljes szervesanyag-tartalommal és az aljzattípusokkal magyarázható, másodsorban a víztípusok szerint is megfigyelhető az elkülönülés: a patakokhoz, az Ipolyhoz, a Duna mellékágaihoz és Duna főágához, és azon belül pedig az eltérő aljzattípusokhoz köthető mintavételi helyek külön csoportosulnak. Számottevő időbeli elkülönülés a környezeti tényezők alapján nem figyelhető meg, habár a 2007-es és 2008-as év során a mintavételek időszakában a vízállás és a vízhozam eltérően alakult. A két év során megfigyelhető eltérő vízállás és vízhozam hatása viszont az adott területen élő kagyló- és csigaállományok szerkezetében kimutatható. Egyes kagyló- és csigafajok az áramló vizek bizonyos szakaszaihoz kötődnek környezeti igényüknek megfelelően. A szakaszjelleg-indikáció elve szerint a kagyló- és csigafajok által preferált szakaszjelleg és a vizsgált mintavételi hely fajkészletének ismeretében megállapítható, hogy a vizsgált mintavételi hely milyen szakaszjellegbe sorolható. A mintavételi helyek szakaszjelleg elemzése a teljes malakofauna 2007. évi átlagos adatai alapján készült.

A szakaszjelleg-indikációról összességében megállapítható, hogy a Fauna Aquatica Austriacaban Moog által kidolgozott szakaszjelleg indikációs értékek és a Mouthon-féle malakoközösségek szerint más szakaszba lehet sorolni egyes mintavételi helyeket (21. táblázat).

21. táblázat: A mintavételi helyek szakaszjelleg besorolása a Mouthon- és a Moog-féle kategorizálás alapján.

	Moog-féle kategorizálás								Mouthon-féle kategorizálás								
	EC	HC	ER	MR	HR	EP	MP	HP	EC	HC	ER	MR	HR	HR-EP	EP	MP	HP
S1																	
S2																	
S3																	
S4																	
R1																	
R2																	
LR1																	
LR2																	
LR3																	
LR4																	
LR5																	
LR6																	
SA1																	
SA2																	
SA3																	

Ennek oka egyrészt a fajok indikációs értékeinek különbözőségében keresendő, mivel földrajzilag két egymástól távol eső élőhelyen történtek a felmérések, másrészt az adatok típusának eltérésében. A Mouthon-féle kategorizálás az előfordulási gyakoriság, vagy abundancia alapján egyes fajokat különböző szakaszjellegekhez rendel. Ennek alapján a

különböző szakaszjellegű indikáló fajok hovatartozása a vizsgált vízrendszerben az denzitásuk alapján lett besorolva. A Moog-féle kategorizálás ezzel szemben számos tényezőt magába foglaló konkrét indikációs érték alapján történt, ami a fajok abundanciájával lett nyomatékosítva. Ennek alapján a Moog-féle kategorizálás egyértelműbb eredményeket ad, és a táblázatban is látható, hogy a patakok a metarithron-hyporithron szakaszjellegbe sorolhatóak, az Ipoly, a Duna mellékágai és főága az epipotamon-metapotamon szakaszjelleghez tartozik, míg a Duna főágának legdélebbi mintavételi helye, ami Paksnál helyezkedik el, a metapotamon-hypopotamon szakaszjelleg tulajdonságait mutatja.

7.2. A malakofauna faunisztikai értékelése

Ennek a dolgozatnak az eredményei referenciául szolgálhatnak a későbbiekben a Duna vízrendszerét érintő malakológiai kutatások számára. A két éves vizsgálat során összesen 22 kagylófajt és 27 csigafajt sikerült azonosítani. A kagylófajok között két faj (*Pseudanodonta complanata* és *Unio crassus*) védett Magyarországon, mindkét faj veszélyeztetett helyzetű Európában, és szerepel az IUCN vörös listáján.



14. kép: A két védett kagylófaj, bal oldalt a *Pseudanodonta complanata*, jobb oldalt az *Unio crassus*.

Az *Unio crassus* az Európai Unió Habitat Direktívájában is feltüntetésre került (II. és IV. függelék). Az *Unio crassus* természetvédelmi helyzete a legkedvezőbb a Pannon Ökorégióban, és Magyarországon található az életképes populációk túlnyomó többsége Európában, ezért főleg Magyarország felelős ennek a fajnak a megőrzéséért.

Az Unionidae kagylócsalád egyre inkább a figyelem középpontjába kerül, mivel nagyon fontos ökoszisztéma funkciókkal rendelkeznek, és mostanra a világon a legveszélyeztetettebb állatcsoportok közé sorolhatóak, mert mind regionális, mind globális skálán nézve biodiverzitásuk rohamosan csökken (Bogan 1993, Lydeard et al. 2004). Ezek az állatok különösen érzékenyek az élőhely degradációra, az antropogén és klimatikus zavarásokra (mivel helyhez kötött szervezetek), a szennyezésekre (mivel aktív szűrőgető életmódot folytatnak), és gazdaszervezetre van szükségük (ez gyakran a halfajok nagyon szűk tartományát jelenti) a lárváik (glochidia) fejlődéséhez és terjedéséhez (Brim és Mossa 1999). Ha ezek az őshonos kagylófajok nagy denzitásban fordulnak elő egy területen, akkor a vizek anyagforgalmát, a helyi táplálékhálózatot, valamint az aljzat stabilitását is befolyásolják (Allen és Vaughn 2009), és élőhelyet szolgáltatnak egyes bentikus fajok

számára. Fontos szerepük következtében az Unionidae kagylócsalád visszaszorulása kaszkádszerű folyamatokat indíthat be, ami számos édesvízi fajra jelentős hatással lehet.

A vizsgált vízrendszerben a *Pseudanodonta complanata* és az *Unio crassus* is alacsony előfordulási gyakorisággal (*P. complanata*: 26.67-33.33%, *U. crassus*: 13.33%) és relatív abundanciával (*P. complanata*: 0.14-0.56%, *U. crassus*: 0.22-0.49%) jelent meg, az *Unio crassus* a legritkább fajok közé tartozott. Az Unionidae fajok ritka előfordulása és alacsony denzitása (főként a két védett kagylófaj esetében: *Unio crassus* és *Pseudanodonta complanata*) tovább erősíti azt a tényt, hogy az Unionidae család különösen veszélyeztetett helyzetű, és a megőrzésük érdekében szükséges jobban megismernünk az életképes populációik ökológiai igényeit és genetikai sajátosságait. A jelen vizsgálat az Unionidae kagylófajok aktuális helyzetéről is egy referencia képet kíván nyújtani, ami a jövőben a természetvédelmi kezelések tervezésénél hasznosítható.

A kagylófajok között továbbá három faj ritka Magyarországon (*Pisidium amnicum*, *Sphaerium rivicola* és *Sphaerium solidum*), öt faj (*Dreissena polymorpha*, *Dreissena rostriformis bugensis*, *Corbicula fluminea*, "*Corbicula fluminalis*" (morfotípus-2 revízió alatt, Bódis et al. 2011) és *Anodonta woodiana*) pedig inváziósnak számít.

A ritka fajok között a *Sphaerium solidum* az elmúlt évtizedben jelent meg hazánkban. Ennek a palearktikus elterjedésű faunaelemnek a hazai megjelenését Varga és Juhász (2002) közli először a magyarországi Duna-szakasról, és a kagylófaj további előfordulásáról is léteznek adatok (Varga et al. 2003, Bódis és Oertel 2005). Korábban a *Pisidium amnicum* kagylófaj Észak- és Közép-Európában eddig gyakorinak számított, az utóbbi évtizedekben az európai elterjedése és a populációk abundanciája is drasztikusan csökken az élőhely degradáció, szennyezés és az inváziós fajok előretörésének köszönhetően. A Minho folyóban az 1980-as években ez a faj számos helyen előfordult, azonban a *Corbicula fluminea* megjelenése után (1989) a folyó alsó szakaszán a populációi eltűntek (Araujo et al. 1999). A két faj közötti negatív interakció mellett még egyéb tényezők is hozzájárulhatnak a faj gyors hanyatlásához. Több tanulmány is kimutatta, hogy a klimatikus változások következtében extrém magas nyári hőhullámok a faj tömeges pusztulásához vezetnek, és a populációk regenerálódása nagyon lassú folyamat (Mouthon és Daufrense 2008, Sousa et al. 2011a).

A csigafajok között öt faj (*Borysthenia naticina*, *Esperiana esperi*, *Esperiana daudebartii*, *Theodoxus danubialis*, *Theodoxus transversalis*) védett Magyarországon. Az *Esperiana esperi* és *Theodoxus transversalis* szerepel az IUCN vörös listáján, és a *Theodoxus transversalis* az Európai Unió Habitat Direktívájában is feltüntetésre került (II. függelék). A vizsgált vízrendszerben a *Theodoxus transversalis* csigafajnak csak egy egyede került elő 2007-ben Ercsinél. A többi védett csigafaj nagyobb előfordulási gyakorisággal (*Borysthenia naticina*: 40-66.67%, *Esperiana daudebartii*: 6.67-20%, *Esperiana esperi*: 26.67-46.67%, *Theodoxus danubialis*: 13.33-40%) és relatív abundanciával (*Borysthenia naticina*: 3.55-

11.80%, *Esperiana esperi*: 0.12-0.26%, *Esperiana daudebartii*: 0.25-0.30%, *Theodoxus danubialis*: 0.10-0.16%) jelent meg.



15. kép: Védett csigafajok, balról jobbra haladva: a. *Borysthenia naticina*, b. *Esperiana daudebartii*, c. *Esperiana esperi*, d. *Theodoxus danubialis*, e. *Theodoxus transversalis*.

A csigafajok között továbbá három faj ritka Magyarországon (*Acroloxus lacustris*, *Bathiomphalus contortus*, *Physa fontinalis*), hat faj (*Ferrissia fragilis*, *Haitia acuta*, *Lithoglyphus naticoides*, *Melanoides tuberculatus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Theodoxus fluviatilis*) pedig inváziósnak számít. A ritka fajok közül a *Bathiomphalus contortus* csigafajnak csak egy egyede fordult elő 2008-ban a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ágban, míg az *Acroloxus lacustris* csigafajt mindkét évben csak a Ráckevei-(Soroksári)-Duna-ág egy helyén találtuk meg alacsony egyedszámmal. A *Physa fontinalis* csigafaj csak 2007-ben került elő 20%-os előfordulási gyakorisággal és 0.02%-os relatív abundanciával.

7.3. A malakofauna diverzitása és denzitása, tér- és időbeli mintázata, valamint az ezt befolyásoló környezeti tényezők

2007-ben a legelterjedtebb kagylófaj a *Pisidium casertanum* volt 80%-os előfordulási gyakorisággal. A *P. casertanum* egy igazán kozmopolita, euriök faj, a *Pisidium* kagylónem legelterjedtebb faja: pocsolyáktól egészen a nagyvizekig mindenhol fellelhető (Richnovszky és Pintér 1979), többféle aljzattípushoz és áramlásviszonyhoz képes alkalmazkodni. 2008-ban a *Corbicula fluminea* volt a legelterjedtebb kagylófaj 66.67%-os előfordulási gyakorisággal. Ez a faj a Duna alsó szakaszán jelent meg először (Csányi 1998-99), és rohamos mértékű terjedésének köszönhetően pár éven belül a Szigetközben a hullámtéri ágrendszerekben is megjelent (Bódis 2006). Rövid idő alatt az egyik legtömegesebben előforduló fajjá vált a magyarországi Duna-szakaszon, denzitása eléri a 736 egyed m⁻²-t a Dunakanyarban (Bódis 2007), a kisebb folyókat és patakokat azonban még nem hódította meg. Az Ipolyban a Duna torkolatához közeli mintavételi helyen megtaláltuk, de a Duna torkolatától távolabbi helyen még nem került elő. Ez a jelenség egyrészt magyarázható a kagylófaj környezeti igényeivel, hiszen a közepes és a nagyobb vízfolyásokat kedveli (Sousa et al. 2008b). Másrészt, a folyóvízi rendszerekben a fajok terjedése sokkal intenzívebb a folyási iránnyal megegyezően lefelé, mint felfelé. A felfelé terjedés főleg akkor következik be, amikor üres élőhelyeket kolonizálhatnak a fajok, vagy zavarással terhelt élőhelyeket foglalhatnak el (Bilton et al. 2001).

A csigafajokat tekintve mindkét évben a *Lithoglyphus naticoides* csigafaj jelent meg a legnagyobb előfordulási gyakorisággal (2007: 77.33%, 2008: 66.67%).

2007-ben a *P. subtruncatum* kagylófajnak volt a legnagyobb relatív abundanciája (24.17%), míg 2008-ban a *C. fluminea* jelent meg a vizsgált vízrendszerben a legnagyobb mennyiségben (25.31%). A csigafauna esetében a legelterjedtebb *L. naticoides* csigafaj érte el egyben a legnagyobb relatív abundancia értékeket (2007: 77%, 2008: 67.13%) is mindkét év során. A *L. naticoides* ponto-kaszpikus eredetű inváziós fajnak tekinthető. Ez a csigafaj a Fekete-tenger nyugati részén őshonos, ahonnan Európába a 19. század második felében vándorolt be (Bij de Vaate et al. 2002). A *L. naticoides* a folyóvizek potamon jellegű szinttájit kedveli (Mouthon 1999), és a köves, homokos, vagy iszapos aljzattípuson is megél (Mouthon 2007). A Saone folyóban 2001-ben 1090 egyed m⁻²-es denzitást is elért, azonban 2001-től az abundanciája folyamatosan csökkent, amire a magyarázat egyrészt a globális felmelegedés következtében növekvő víz hőmérséklet, valamint egy lehetséges interspecifikus kompetíció a *Valvata piscinalis* csigafajjal (Mouthon 2007).

A *P. subtruncatum*, *C. fluminea* kagylófajok és a *L. naticoides* csigafaj magas denzitás adatai arra engednek következtetni, hogy ezeknek a fajoknak kulcsfontosságú szerep jut a vizsgált vízrendszer ökoszisztémájának alakításában. A kistermetű, de nagy mennyiségben jelen lévő Sphaeriidae családba tartozó kagylófajok jelentősen befolyásolják az édesvizek tápanyag forgalmát a faeces és pseudofaeces kiválasztásán és biodepozícióján keresztül, valamint fontos tápanyagforrássul szolgálnak a magasabb trofikus szintek számára (Vaughn és Hakenkamp 2001). A behurcolt *C. fluminea* kagylófajt az egyik legjelentősebb inváziós édesvízi fajként tartják számon. Ez a faj tömeges jelenlétével az édesvízi ökoszisztéma bármely elemét képes befolyásolni, beleértve az őshonos fajok populációit, és a teljes anyagforgalmat (Phelps 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999, Sousa et al. 2008c).

A folyóvízi folytonossági elv (Vannote et al. 1980) szerint a makrogerinctelen közösségek fajszáma és diverzitása folyási irányban növekszik a források szinttájától a közepes méretű folyószakaszokig az élővilág környezeti specializációjának eredményeként. A jelen vizsgálatban a malakofauna térbeli elrendeződése is hasonló tendenciát mutat. A legalacsonyabb fajgazdagság a patakokban mutatható ki, míg a legmagasabb fajszám és diverzitás értékeket a malakoközösségek a közepes méretű Ipolyban és a Duna mellékágaiban érték el. A patakok vízhozama szezonálisan nagymértékben változik (a Börzsönyi-patak S4 mintavételi helye 2007 augusztusában kiszáradt), alacsony víz hőmérséklettel és pH-val rendelkeznek, valamint a durva mederanyag frakció aránya a patakokban a legmagasabb. Ezzel ellentétben, az Ipolyban és a Duna mellékágaiban a

finomabb mederanyag frakciók dominálnak, alacsonyabb a vízáramlás és vegetációban gazdag élőhelyeket találhatunk.

Habár néhány tanulmány született a malakofauna térbeli eloszlásának és diverzitás változásainak felmérésére a környezeti tényezők függvényében, számos folyóvízben élő faj esetén a konkrét ökológiai igényeket még nem ismerjük (Holland-Bartels 1990). Ez különösen igaz a kistermetű Sphaeriidae kagylócsaládra, melynek habitat igényeiről csak szegényes információkkal rendelkezünk.

A vizsgált vízrendszerben a kagylófauna három csoportját különíthetjük el. A legalacsonyabb abundanciával és diverzitással rendelkező csoport a patakokra jellemző, és két fajt (*Pisidium casertanum* és *P. personatum*) foglal magába. Zieritz és Waringer (2008) szintén csak két faj előfordulását jelezte (*P. casertanum* és *P. personatum*) a Weidlingbach, egy első patakrendűségtől negyedik patakrendűségig terjedő osztrák vízfolyás mentén. A legnagyobb abundanciával és legnagyobb diverzitással jellemezhető csoport az Ipolyban, a Duna mellékágaiban, és a Duna főágának iszapos és homokos aljzattípusú élőhelyein fordult elő. Ebben a csoportban a *P. subtruncatum*, *P. henslowanum* és *P. supinum* kagylófaj volt a domináns. A paksi mintavételi helyen (LR6), ami a Paksi Atomerőmű hűtővizének kifolyásánál fekszik, egy eltérő fajösszetételű közösség jelent meg. A hűtővíz meleg vizének hatására ezen a helyen állandóan magas a víz hőmérséklet, és így egyes fajok (*C. fluminea*, "*C. fluminalis*" és *Anodonta woodiana*) nagy mennyiségben élnek itt. A harmadik csoport közepes mértékű abundanciával és fajgazdagsággal jellemezhető, és domináns fajként a *C. fluminea*, *Sphaerium rivicola* és *P. supinum* jelent meg. Ezek a fajok kavicsos és köves aljzattípushoz is alkalmazkodnak.

A vizsgált vízrendszerben a csigafauna hat csoportját különíthetjük el. A másodrendű Hosszúvölgyi-patakban egyáltalán nem fordultak elő csigafajok. Ez az eredmény összhangban áll Zieritz és Waringer (2008) megfigyeléseivel, miszerint a borsókagylók az alacsonyabb patakrendűség mellett is megjelentek, míg a csigák csak a magasabb patakrendűséggel rendelkező szakaszokon fordultak elő. A legalacsonyabb abundanciával és diverzitással rendelkező két csoport a harmadrendű Börzsönyi-patakra, és az Ipoly felső szakaszára jellemző, mindkét csoportban csak 3-3 faj található. A csak Börzsönyi-patakban megjelenő csoport domináns tagja a *Radix labiata* volt, míg a Börzsönyi-patakra és Ipoly felső szakaszára jellemző csoport domináns tagjaiként a *Haitia acuta* és az *Ancylus fluviatilis* jelentek meg. Zieritz és Waringer (2008) a *Radix labiata* csigafajt a vizsgált patakokban szintén gyakori előfordulással jelezte. A harmadik csoport közepes mértékű abundanciával és fajgazdagsággal jellemezhető, és domináns fajként a *Theodoxus fluviatilis* és a

Lithoglyphus naticoides jelent meg. Ezek a fajok kavicsos és köves aljzattípushoz is alkalmazkodnak. A negyedik csoportban magas az abundancia és a diverzitás, és az ide tartozó fajok az Ipolyban, a Gödi-mellékágban és a Duna főágának homokos aljzattal jellemezhető mintavételi helyein figyelhetőek meg. A csoportban a *L. naticoides* és a *Borysthenia naticina* volt a domináns faj. Az ötödik csoportban magas a fajszám, és különösen magas az abundancia. Ez a csoport többségében a Duna főágának iszapos, vagy homokos aljzatösszetétellel rendelkező élőhelyein figyelhető meg. A csoportban a *L. naticoides* és a *B. naticina* volt a domináns faj. A hatodik csoportban is magas volt az abundancia, és itt volt a legmagasabb a fajgazdagság. Ez a csoport az Ipolyra és a Duna mellékágaira jellemző, és arra a vizsgálati időre, amikor mindenhol jelen volt a vízínövényzet. A csoportban a *L. naticoides*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, és *Potamopyrgus antipodarum* volt a domináns faj.

A malakoközösségekben megjelenő fajok dominanciája alapján az egyes fajok habitat igényeire következtethetünk. Összességében a *P. personatum*, *P. casertanum*, *Radix labiata* és *Ancylus fluviatilis* főként a patakokban talált alkalmas élőhelyet. A *P. nitidum*, *P. subtruncatum*, *Sphaerium corneum*, *Pseudanodonta complanata*, *Unio crassus*, *U. pictorum*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, és *Potamopyrgus antipodarum* elsősorban az Ipolyban és a Duna mellékágaiban jelent meg. A *S. rivicola*, *C. fluminalis*, *Anodonta woodiana*, *Musculium lacustre*, *U. tumidus*, *A. anatina*, *Dreissena polymorpha*, *P. amnicum*, *P. moitessierianum*, *S. solidum*, *Lithoglyphus naticoides* és *Borysthenia naticina* főként a Duna főágában jelent meg, és az iszap és homok aljzattípust és a mederanyag magas szervesanyag-tartalmát részesítette előnyben. A *Theodoxus fluviatilis* dominanciája alapján pedig a Duna főágának kavicsos, köves aljzattípussal jellemezhető helyein található.

A kagyló-fajegyüttesek eloszlását legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, az áramlási sebesség, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, a turbiditás, a vezetőképesség, a hőmérséklet és a klorofill-a tartalom sorolható.

A *P. personatum* és a *P. casertanum* fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a nagy mennyiségű detritusz, durva mederanyag frakció, a durva és finom mederanyag frakció nagy szervesanyag-tartalma és a magas vezetőképesség kedvező élőhelyet nyújtott számukra. Zieritz és Waringer (2008) szintén azt tapasztalta, hogy ezek a fajok a legnagyobb mennyiségben a detrituszban gazdag élőhelyeken jelennek meg.

A *P. nitidum*, *P. subtruncatum*, *Sphaerium corneum*, *Pseudanodonta complanata*, *Unio crassus* és *U. pictorum* fajok elsősorban az Ipolyban és a Duna mellékágaiban fordultak elő, ahol a vegetáció, a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, a magas

vezetőképesség és redox-potenciál alkalmas közeget teremtett számukra. Ezek az eredmények összhangban állnak Meier-Brook (1969) megfigyeléseivel, aki azt tapasztalta, hogy a *P. nitidum* a legnagyobb mennyiségben sűrű vegetáció mellett és oxigénben gazdag vízben él.

A *S. rivicola*, "*C. fluminalis*", *Anodonta woodiana*, *Musculium lacustre*, *Unio tumidus*, *Anodonta anatina*, *Dreissena polymorpha*, *P. amnicum*, *P. moitessierianum* és *S. solidum* fajok főleg a Duna főágának azon helyein találhatóak, ahol az iszap aljzattípus dominál, és magas az ultra finom mederanyag frakció aránya, valamint a benne található szervesanyag-tartalom, ami korábbi tanulmányokkal szintén összhangban áll (Boycott 1936, Tóth és Bába 1981, Belanger et al. 1985, Sousa et al. 2008 c,d).

A *C. fluminea*, *P. supinum* és *P. henslowanum* kagylófajok a Duna főágában azokon a helyeken is előfordulnak, ahol kő, vagy homok az aljzattípus és erős az áramlás.

A *C. fluminea*, "*C. fluminalis*" és *A. woodiana* kagylófajok a Duna főágában főleg azokon a helyeken fordultak elő, ahol magasabb volt a hőmérséklet, nagy volt a klorofill-a tartalom és homok, vagy iszap aljzattípus dominált.

Összességében a kagylófauna diverzitása nagyon alacsony volt a patakokban, ami jelzi, hogy a patakok víztere kevésbé kedvező élőhelyet nyújt a kagylók többségének. A finom és ultra finom mederanyag frakciókat tartalmazó aljzattípusok és a víz magas vezetőképessége mellett nagy a kagyló-fajegyüttesek diverzitása.

A csiga-fajegyüttesek eloszlását legerősebben magyarázó környezeti tényezők közé az aljzat típusa, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, és a vezetőképesség sorolható. Ez az eredmény összhangban áll több tanulmánnyal, melyek szerint a csigafajok térbeli eloszlását főleg az aljzatminőség és a vegetáció abundanciája határozza meg folyóvizekben, mivel a fajok többsége toleráns a fiziko-kémiai paraméterek változására (Vincent et al. 1991, Collier et al. 1998, Dillon 2000, Michalik-Kucharz et al. 2000, Strzelec és Królczyk 2004).

Az *Ancylus fluviatilis*, *Galba truncatula* és a *Radix labiata* fajok elsősorban patakokban jelentek meg, ahol a durva mederanyag frakció, a durva és a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, az erős vízáramlás és a magas vezetőképesség kedvező élőhelyet nyújtott számukra. Az *Ancylus fluviatilis* csigafajt legtöbbször rheophil vagy lithophil fajként említik az irodalomban (Dillon 2000, Strzelec és Królczyk 2004).

A *Radix balthica*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, *Gyraulus albus*, *Physa fontinalis*, *Ferrissia wautieri*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Valvata piscinalis*, *Acroloxus lacustris*, *Melanoides tuberculatus*, *Bathyomphalus contortus*, *Gyraulus crista*, *Hippeutis complanatus*, *Lymnaea auricularia*, *Lymnaea stagnalis*, *Anisus vortex*, *Viviparus acerosus* és *Lymnaea*

stagnalis fajok elsősorban a Duna mellékágaiban és az Ipolyban fordultak elő, ahol a finom mederanyag frakció magas szervesanyag-tartalma, a gyenge áramlás és az iszap aljzattípus alkalmas közeget teremtett számukra. Csak néhány csigafaj képes folyóvízi körülmények között élni, a többség az állóvizet kedveli (Dillon 2000). A Warta folyóban hasonlóan, a gyenge áramlás viszonyok mellett figyelhető meg a csigafauna legnagyobb fajgazdagsága (Strzelec és Królczyk 2004).

Lithoglyphus naticoides és *Borysthenia naticina* főként a Duna főágában jelentek meg, és az iszap és homok aljzattípust és a mederanyag magas szerves anyag tartalmát részesítették előnyben, és ezeken a helyeken magas egyedszámot értek el. Több vizsgálat is kimutatta, hogy a legalkalmasabb aljzattípus a csigák számára a homokos aljzat, amin egy iszapréteg található (Michalik-Kucharz et al. 2000, Strzelec és Królczyk 2004). A Warta folyóban a csigafajok a legmagasabb abundancia értékkel (76.3%) a homokos-iszapos aljzattípusról kerültek elő (Strzelec és Królczyk 2004).

A *Theodoxus danubialis*, *T. fluviatilis*, *T. transversalis*, *Esperiana esperi*, és *E. daudebartii* fajok a Duna főágában azokon a helyeken fordultak elő, ahol kő, vagy kavics volt az aljzattípus és erős volt az áramlás. Ezek az eredmények korábbi vizsgálatok tapasztalataival is megegyeznek, mert a *Theodoxus* fajok általában kemény aljzaton (köveken, faágakon) telepsznek meg, és az oxigénben gazdag vizeket kedvelik (Zettler et al. 2004), az *Esperiana* fajok pedig a legszívesebben köveken tartózkodnak (Richnovszky és Pintér 1979).

Összességében a csiga-fajegyüttesek főleg a Duna gyenge vízáramlással jellemezhető mellékágaiban értek el magas diverzitást. Ezeken a helyeken a vegetáció is gazdagabb volt a többi élőhelyhez viszonyítva. A finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakciók, a durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma, valamint a turbiditás statisztikailag szignifikánsan hatott a csigaközösségek diverzitására. Ez egyrészt azt mutatja, hogy a finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakciókat tartalmazó aljzattípusok a csigák többsége számára kedvező élőhelyet biztosítanak. Másrészt a durva mederanyag frakció szervesanyag-tartalma valószínűleg ideális táplálékforrást jelent a detrituszevő csigafajok számára, a magas turbiditás pedig kapcsolatban állhat az erősebb vízáramlással, ami nem kedvez a csiga-fajegyüttesek fajgazdagságának, mivel csak egyes csigafajok képesek megélni az erősebb áramlás viszonyok mellett.

A malakofauna fajegyütteseinek térbeli mintázata lokális és tájleptékű skálán is értelmezhető. A jelen vizsgálatok során a tájleptékű hatások a folyóvízi rendszer hosszanti gradiense, egy másodrendű patak-folyam kontinuum mentén, valamint az eltérő víztípusok mentén érvényesülnek. Az eredmények azt mutatják, hogy mind a tájleptékű, mind a lokális

hatások befolyásolják a kagyló- és a csiga-fajegyüttesek térbeli elrendeződését, azonban a lokális hatásoknak (aljzattípusok, vízáramlás, és szedimentológiai tulajdonságok (mederanyag frakciók aránya), szervesanyag-tartalom, vezetőképesség) erősebb a magyarázó erejük. Számos, a makrogerinctelen szervezetek térbeli eloszlását vizsgáló tanulmány kiemeli a közösségek szerkezetét lokális szinten formáló környezeti tényezők jelentőségét, és a legtöbb esetben a hidrológiai és a szubsztrát viszonyokat emelik ki kulcsfontosságú hatóerőként (Rempel et al. 2000, Eedy and Giberson 2007). A kapott eredmények összhangban állnak korábbi tanulmányokkal (Pardo and Armitage 1997, Beisel et al. 1998, Brown 2003, Heino et al. 2004, Jurkiewicz-Karnkowska and Zbikowski 2004, Brooks et al. 2005, Beaty et al. 2006, Sousa et al. 2007b, 2008a, Miserendino 2009), melyek szerint az aljzat típusa, a vízáramlás és a mederanyag tulajdonságai játsszák a döntő fontosságú szerepet a bentikus fajok, főleg a puhatestűek térbeli eloszlásában. Másrészt, az utóbbi évtizedekben számos tanulmány foglalkozott az édesvízi puhatestűek abundanciája, diverzitása és a víz Ca-tartalma (és ezzel összefüggő keménység, pH, alkalinitás és vezetőképesség) közötti erős korrelációval (Dillon 2000). A vizsgálatok során mértük a mintavételi helyeken a pH-t és a vezetőképességet, melyek közül a pH nem változott jelentős mértékben se térben, se időben, így valószínűsíthető, hogy a vizsgálati területen ennek az abiotikus faktornak nincs számottevő hatása a kagyló- és csiga-fajegyüttesek térbeli eloszlására. A vezetőképesség hatása azonban mind a kagyló- mind a csiga-fajegyüttesek eloszlásánál megfigyelhető.

7.4. Az inváziós fajok elterjedése, denzitása és lehetséges hatásaik

A vizsgálataink során 5 inváziós kagylófajt (*Anodonta woodiana*, *Corbicula fluminea*, „*C. fluminalis*”, *Dreissena polymorpha*, *D. rostriformis bugensis*) és 6 inváziós csigafajt (*Ferrissia fragilis*, *Haitia acuta*, *Lithoglyphus naticoides*, *Melanoides tuberculatus*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Theodoxus fluviatilis*) találtunk, azaz 22.7%-a a gyűjtött kagylófajoknak, míg a gyűjtött vízi csigafajoknak 22.2%-a inváziós fajnak tekinthető.

Mivel nagyon nagy arányban találtunk a szakirodalom szerint „inváziós”-ként jelölt fajokat, érdemes egy kis kitérőt tenni azzal kapcsolatban, hogy mit is értünk inváziós faj alatt. A legtöbb esetben időlépték kérdése, hogy mely faj tekinthető őshonosnak, illetve inváziósnak. Az őshonos faj egy nehezen bizonyítható kategória. A ma őshonos fajok is lehetnek korábbi korszakok invázióinak eredményei („*tandem aliquando invasore fiunt vernaculi*”). Ugyanakkor az északi mérsékelt övben őshonosnak tekintjük azokat a fajokat, amelyek a jégkorszakot helyben átvészelték, vagy azt követően az ember közvetlen, vagy közvetett közreműködése nélkül telepedtek vissza. Mivel az ember közreműködését egy faj terjedésében nehéz bizonyítani, ezért őshonosnak tekintjük azokat a fajokat, amelyek a neolitikum előtt is előfordultak az adott területen (Webb 1985, Botta-Dukát et al. 2004). Egyes fajokról kiderítették, hogy Magyarország területén már korábbi geológiai korokban is előfordultak. A „*Corbicula fluminalis*”, de a trópusokon honos *Melanoides tuberculata* is a magyarországi pleisztocén üledékekből előkerült (Krolopp 1976, 1978, 2003), azonban a pleisztocént követő holocénben már nem mutatták ki őket, így nem tekinthetőek őshonosnak. A *Lithoglyphus naticoides* csigafaj esetében nagyobb a bizonytalanság. Ez a csigafaj a pliocénben Nyugat-Európától Nyugat-Szibériáig terjedően előfordult a paleoarktikus régióban, majd a pleisztocén idején

viasszasorult a Fekete- és Azovi-tenger térségére (Starobogatov 1970), ahonnan a holocén elején ismét terjeszkedni kezdett, és a terjedés a 18-19. században erősödött fel. Magyarországon főleg a holocén elején, a boreális korszakban mutatták ki geológiai mintákból (Füköh 1995). Habár a nemzetközi szakirodalom ponto-kaszpikus fajként említi (Starobogatov 1970, Bij de Vaate 2002), Magyarországon sokan őshonosnak tekintik. Mivel referencia adatok hiányában nem tudjuk, hogy mikor jelent meg a magyarországi Duna-szakaszon, s egyértelműen nem zárható ki az emberi közreműködés hatása, így a továbbiakban is inváziós fajként fogom feltüntetni. Mindazonáltal fontosnak tartom megjegyezni, hogy a *Lithoglyphus naticoides* esetében valószínűleg egy area visszahódításról van szó, és ezért a „terjedő őshonos faj” kifejezés valószínűleg pontosabb megfogalmazás. Az inváziós faj meghatározására két definíciót is részleteznék annak érdekében, hogy egyértelműsíteni lehessen a kifejezés használatát. Inváziós idegen fajok (invasive alien species; IAS) alatt azon fajokat értjük, melyek természetes előfordulási területükön kívülre történő véletlenül behurcolásukat, vagy szándékos betelepítésüket követően, képesek ott megtelepedni, illetve tért hódítani, veszélyeztetve ezáltal az őshonos életközösségek ökológiai egyensúlyát (A Biológiai Sokféleség Egyezmény magyarországi honlapja). A Környezetvédelmi Lexikon alapján az invázió az állati vagy növényi populációk (gyomnövények, rovarkártevők, élősködők és egyéb betegségokozók) tömeges, feltűnő módon és gyorsan lezajló mozgása, amellyel új területeket özönlenek el (Láng et al. 2002). Ha a definíció alapján az emberi közreműködés segítségével betelepült idegenhonos fajokhoz hozzárendeljük a terjedési sebességet, a tömegesség mértékét, és az őshonos fajokra kifejtett hatást, akkor alátámaszthatjuk a használt inváziós kifejezést. Ezek alapján a *Corbicula* kagylónem egyértelműen inváziósnak tekinthető, a többi faj esetében megfelelő referencia adatok nélkül nehéz egyértelmű választ adni.

A legfontosabb vektor, ami az inváziós vízi puhatestűek megjelenését lehetővé tette, a hajózás. A legtöbb fajt valószínűsíthetően a hajók ballasztvizével hurcolták be Európába. További vektor lehet még az akvarisztikai célokra való használat (pl.: *M. tuberculatus*, *H. acuta*), vagy akár az élelmiszer kereskedelem is (a *C. fluminea* kagylófaj észak-amerikai megjelenéséhez a kínai konyha is hozzájárult). A 10-ek szabálya szerint (Williamson és Fitter 1996) 10 „importált” fajból egy megjelenik, 10 „behurcolt” fajból egy megtelepszik, és 10 megtelepedőből egy faj kártevővé, inváziósvá válik. A magyarországi Duna-szakaszon megjelenő 11 idegenhonos fajból 7 sikeresen elterjedt és nagy egyedszámban fordul elő (*A. woodiana*, *C. fluminea*, *D. polymorpha*, *H. acuta*, *L. naticoides*, *P. antipodarum*, *T. fluviatilis*), míg 4 faj („*C. fluminalis*”, *D. rostriformis bugensis*, *F. fragilis*, *M. tuberculatus*) csak kis előfordulási gyakorisággal és abundanciával jelenik meg. Ennek egyik oka abban keresendő, hogy nemrég érkeztek a magyarországi Duna-szakaszra, másik oka pedig, hogy a vízrendszer adottságai egyelőre kevésbé kedvezőek számukra.

A kagylófajok közül a legelterjedtebb a *C. fluminea* volt a vízrendszerben, a csigafajok közül pedig a *L. naticoides*, és egyben ez a két faj fordult elő döntő többségben a vizsgált malakoközösségekben.

Az *Unio crassus* és *Pseudanodonta complanata* védett kagylófajok az *A. woodiana* és *D. polymorpha* inváziós kagylófajokkal azonos habitatban élnek. A vizsgált élőhelyeken a *D. polymorpha* kagylófajnak statisztikailag szignifikáns hatása van az *U. crassus* gyakorisági eloszlására.



16. kép: *Unio tumidus* kagylófajra települt *Dreissena polymorpha*.

Számos tanulmány közli, hogy a *D. polymorpha* az Unionidae kagylócsalád egyedein előszeretettel megtelepszik, ami a felületként használt kagylók mortalitási rátáját jelentősen megnöveli (Baker és Hornbach 2008, Sousa et al. 2011b), mivel az élőbevonat meggátolja a mozgásukat, a héjak deformitását és elzáródását okozhatja, ennek következményeként a kagyló elpusztul (Mackie 1991). Mindemellett a zebra kagyló az elérhető tápanyag felhasználásában versenytársként jelenik meg (Hörmann és Maier 2006). Az Unionidae kagylócsaládba tartozó fajok nem azonos mértékben sérülékenyek a zebra kagyló fertőzésére, azok a fajok, melyeknek nagyobb felülete van szabadon a víztestben, általában nagyobb mértékben fertőzöttek (Burlakova et al. 2000). Ezt jól példázza a *P. complanata* esete, melynek előfordulási gyakorisága jelen vizsgálatban nem mutatott statisztikailag szignifikáns kapcsolatot a zebra kagyló jelenlétével. A *P. complanata* általában kevésbé van kitéve a fertőzésnek, mivel mélyen beássa magát a mederanyagba, és így a felületének csak egy apró részlete található a víztestben (Killeen et al. 2004).

A ritka *Sphaerium rivicola* és *Pisidium amnicum* az inváziós *C. fluminea* kagylófajjal osztozik közös élettéren, és a *C. fluminea* statisztikailag szignifikáns hatást gyakorol a két ritka kagylófajra. Azokon a helyeken (R2, LR1, LR5), ahol a *C. fluminea* egyedszáma alacsonyabb volt, a *S. rivicola* és *P. amnicum* is nagyobb abundancia értékeket ért el. Az Ibériai-félszigeten található életképes *P. amnicum* populáció elterjedése az utóbbi két évtizedben drasztikusan csökkent, ami egyrészt a *C. fluminea* hatásával magyarázható, mivel a *P. amnicum* populációi a *C. fluminea* megjelenését (1989) követő években eltűntek a Minho folyó alsó szakaszán (Araujo et al. 1999).

A védett *Theodoxus transversalis*, *T. danubialis*, *Esperiana esperi* és *E. daudebartii* csigafajok általában az inváziós *T. fluviatilis* csigafajjal találhatóak egy fajegyüttesben, és a *T. fluviatilis* a vizsgált élőhelyeken az *E. esperi* és *E. daudebartii* csigafajok gyakoriság eloszlására gyakorol hatást. A védett *Borysthenia naticina* és az inváziós *L. naticoides* a Duna azonos habitat típusait kedveli, és a két csigafaj gyakoriság eloszlásai között szintén statisztikailag szignifikáns kapcsolat figyelhető meg. A Magyarországon ritka csigafajok közé sorolt *Physa fontinalis* a *P. antipodarum* és a *H. acuta* inváziós csigafajokkal él azonos életkörülmények között. A *P. antipodarum* és a *P. fontinalis* gyakoriság eloszlásai között statisztikailag szignifikáns interakció figyelhető meg.

Az inváziós fajoknak ilyen arányú dominanciája rámutat arra a sürgető tényre, hogy az őshonos fajokra és az egész ökoszisztémára gyakorolt hatásukat minél előbb részletesen fel kell tárnunk, és terjedésüket, valamint biomassza változásaikat folyamatosan nyomon kell követni. Az inváziós fajok speciális életmenetük és tág ökológiai toleranciájuknak köszönhetően az őshonos bentikus fauna fajait kiszoríthatják (Haas et al. 2002), és nagy denzitás és biomassza értékeket érhetnek el, ami a magasabb trofikus szinteken is

változásokat idézhet elő. Erre egy kiváló példa az inváziós feketeszájú géb és kessler géb esete. A *C. fluminea* és *T. fluviatilis* nagy mennyiségű jelenléte a két halfaj között egyfajta forrásfelosztást tesz lehetővé, mert a feketeszájú géb a nyári és őszi időszakban ezt a két puhatestű fajt fogyasztja elsődleges táplálékforrásként (Borza et al. 2009).

7.4.1. A *Corbicula fluminea* biomassa dinamikája, és a biomasszáját befolyásoló környezeti tényezők

A *Corbicula fluminea* az egyik legsikeresebb inváziós kagylófaj speciális életmenetének és nagy ökológiai toleranciájának köszönhetően (Sousa 2008c). Ez a kagylófaj az elmúlt évtizedben a Duna bentikus életközösségének domináns tagjává vált, és egyes helyeken nagyon magas biomasszákat is elérhet (Graf et al. 2008), ami a dunai ökoszisztéma struktúráját és funkcióját is alapvetően befolyásolhatja.



17. kép: *Corbicula fluminea* tömeges megjelenése a Duna partján.

A Dunában a *C. fluminea* terjedése nyugatról kelet felé haladt a Majna-Duna csatorna megnyitása után (Tittizer és Taxacher 1997). Azonban, a terjeszkedés nem természetes úton történt, a hajózási útvonalakat követi, így többségében emberi közvetítés eredménye. Ez egyrészt magyarázatul szolgálhat a kagylófaj magyar Duna-szakaszon megfigyelhető egyenlőtlen biomassa eloszlására, ami elsősorban a hajókikötők területére koncentrálódik, így a Duna természetes környezeti adottságai valószínűsíthetően csak másodsorban befolyásolják a biomassa eloszlását.

A vizsgált vízrendszerben, a másodrendű pataktól a Dunáig terjedő kontinuum mentén a *C. fluminea* a legnagyobb mennyiségben a Duna főágában jelent meg, azonban magas denzitás értékeket ért el a Duna mellékágaiban is. Az Ipolyban csak a dunai torkolathoz közel került elő, a vizsgált másodrendű Hosszúvölgyi-patakban és harmadrendű Börzsönyi-patakban nem fordult elő. Ez az előfordulási mintázat összhangban áll Karatayev et al. (2005) vizsgálataival, akik pozitív korrelációt találtak a patakrendűség és meghódított víztestek százalékos értéke között.

A legmagasabb denzitás, biomassa és átlagos testhosszúság rendre 178 egyed m^{-2} , 24.9697 g SZT m^{-2} és 21.99 mm. Annak ellenére, hogy a *C. fluminea* rendkívül gyors geográfiai terjedéssel jellemezhető a Dunában, a denzitása, biomasszája és testméret adatai a magyar Duna-szakaszon alacsony értékeket érnek el, ha összehasonlítjuk őket nagy folyókban végzett vizsgálatok eredményeivel, ahol a populációk denzitása, biomasszája és

átlagos testhosszúsága eléri a 4000 egyed m^{-2} , 550 g AFDW m^{-2} és 50 mm értékeket (Sousa 2008a,b, Phelps 1994, Cataldo és Boltovskoy 1999). Ez valószínűleg az ökoszisztémák eltérő adottságaival magyarázható, mivel a *C. fluminea* főleg azokat a vizeket kolonizálja sikeresen, melyeknél a hidrológiai viszonyok szezonálisan nem változnak jelentős mértékben, így a nagy folyók torkolathoz közeli szakaszán nagyobb mennyiségben képesek elszaporodni.

A JDS2 (Joint Danube Survey 2) 2006-ban a Duna 2600 km-es hosszában vizsgálta a makrogerinctelen élőlényegyüttesek szerkezetét. A JDS2 eredményei alapján a *C. fluminea* egyedszáma növekvő tendenciát mutat a felső szakaszoktól az alsó szakaszok felé haladva, és a legmagasabb abundanciát (9896 egyed) az „airlift” mintavető segítségével a Duna alsó szakaszán a 640 fkm-nél regisztrálták (Graf et al. 2008). Ez a tendencia más európai és amerikai nagy folyók esetén is megfigyelhető, ahol a legmagasabb abundanciát szintén a folyók alsó szakaszain, a torkolathoz közel mérték (Sousa 2008b, Cataldo és Boltovskoy 1999). A magyar Duna-szakaszon (1880-1433 fkm), a JDS2 eredményei alapján az abundancia 40 és 1861 egyed között ingadozott, és a magasabb értékeket a Budapest feletti Duna-szakaszon detektálták, ami összhangban áll a jelen munka eredményeivel is.

A biomassa, denzitás és átlagos testhosszúság adatok szignifikáns térbeli különbséget mutattak a mintavételi helyek és a víztípusok között. A legmagasabb értékek a Duna főágában, és a Gödi-mellékágban figyelhetőek meg, ahol a klorofill-a tartalom magas volt, és az LR6-os helyen, ahol a víz hőmérséklet állandóan magas volt a Paksi Atomerőmű hűtővizének hatására. Ez utóbbi élőhely a *C. fluminea* számára a hőmérséklet szempontjából menedékhelyként is tekinthető, ahol az optimális hőmérsékleti körülmények következtében az egyedek a 40 mm-es testhosszúságot is elérhetik (Bódis et al. 2011).

Habár a 2007-es évben a vizsgálati periódusban a vízhozam ingadozása csekély volt a 2008-as évhez viszonyítva, amikor a sorozatos áradások folyamatosan változó vízáramlás viszonyokat teremtettek, a biomasszában szignifikáns különbség az évek között nem, csak a hónapok között jelentkezett. A legmagasabb biomassa értékek a két év során eltérő aljzattípussal jellemezhető mintavételi helyeken jelentek meg. 2007-ben a homok aljzattípussal jellemezhető LR2-es hely nyújtott ideális körülményeket a *C. fluminea* számára, míg 2008-ban legmagasabb biomassa értékeket az LR3-as mintavételi helyen találtam, ahol a folyamatosan magas vízhozammal együttjáró magas vízáramlás nem bolygatta és rendezte át nagymértékben a kavicsos és köves aljzatot. Az LR3-as hellyel ellentétben viszont az LR2-es főként homok aljzattípussal jellemezhető élőhely a magas vízhozam következtében folyamatos átrendeződés alatt állt, és valószínűleg a *Corbicula* populációjának egy része újabb homokrétegekkel betemetődött és elpusztult, vagy a különösen magas vízáramlás elsodorta őket. Az áradások idején a magas vízhozam és az aljzat közelében hirtelen megnövekedett vízáramlás a mederanyagban jelentős zavarásokat

okozhat és a bentikus szervezetek egy részét elsodorhatja, vagy károsíthatja (Boulton et al. 1992, Lancaster és Hildrew 1993, Strayer 1999). A bentikus közösségek szerkezete és a fajok relatív abundanciája általában többszörös áradás után is viszonylagosan állandó marad. Ennek a jelenségnek az egyik magyarázata a viselkedési és fiziológiai jellegzetességek mellett az áradások idején használt menedékhelyek. Az áradások idején használható menedékhelyek közé azon élőhelyek tartoznak, melyek képesek fenntartani a szubsztrát stabilitást, alacsony hidrológiai stressz jellemző rájuk különböző mértékű vízhozamok mellett és lehetővé teszik a bentikus populációk túlélését (Sedell et al. 1990, Lancaster és Hildrew 1993, Winterbottom et al. 1997). A jelen vizsgálatok során az LR3-as mintavételi hely feltételezhetően egy ilyen menedékhelyként szolgált a *C. fluminea* számára 2008-ban.

Többszörös lineáris regresszió segítségével a *C. fluminea* biomasszája és egyes környezeti tényezők között összefüggések fedezhetőek fel. Az elemzések szerint a biomasszában megmutatkozó különbségek főként a mederanyag frakciók arányával, a vízhőmérséklettel és a bentikus szervesanyag-tartalommal hozhatóak összefüggésbe. A durva és nagyon finom mederanyag frakciók, a magas vízhőmérséklet, és a nagyon finom mederanyag frakció alacsony szervesanyag-tartalma nyújtott alkalmas élőhelyet a *C. fluminea* számára, és eredményezett magas biomassza értékeket. Ezek az eredmények összhangban állnak korábbi tanulmányokkal, melyek szerint a *C. fluminea* a maximális abundanciát azokon az élőhelyeken éri el, ahol aljzattípusként a durva és finom homok, vagy a kavics dominál (McMahon 1983, Belanger 1991, Bagatini et al. 2007, Sousa et al. 2008d).

Számos vizsgálat kimutatta, hogy a kagylófaj szaporodását és növekedését nagymértékben befolyásolja a vízhőmérséklet és a tápanyag tartalom, amit a fitoplankton mennyisége is jelez (Hornbach 1992, Cataldo és Boltovskoy 1999, Mouthon 2003). Az optimális vízhőmérséklet a *C. fluminea* megfelelő növekedéséhez a 24-25 °C. Az LR6-os mintavételi helyen az éves átlaghőmérséklet 22.8°C volt 2007-ben és 23.4 °C 2008-ban, így ez a hely ideális közeget jelent a *C. fluminea* gyors növekedéséhez.

Habár statisztikailag szignifikáns korrelációt nem sikerült kimutatni a víz klorofill-a tartalma és a *C. fluminea* biomasszája között, a legmagasabb biomassza értékeket egyértelműen azokon a helyeken azonosítottam, ahol a klorofill-a tartalom a legmagasabb volt. Ez a megfigyelés azt is jelezheti, hogy a fitoplankton az elsődleges tápanyag forrás a *C. fluminea* számára a Duna vízrendszerében. Összehasonlító laboratóriumi kísérletek során kiderült, hogy a fitoplankton az elsősorban szűrőgető életmódot folytató szervezetek számára, így a *C. fluminea* számára is magasabbrendű tápanyagforrás, mint a bakteriális közösség, vagy a detritusz (Jorgensen 1975, Foe és Knight 1985).

A szemcseméret kulcsfontosságú tényező a *C. fluminea* számára a tápanyag hozzáférhetőségében. Way et al. (1990) szerint a szűrőgető életmódot folytató

szervezeteknél a hatékony tápanyagfelvétel felső határa a 20-25 μm -es szemcseméret. Azonban, a *C. fluminea* a szűrőgető táplálkozás mellett a lábával is képes tápanyagfelvételre, mert a lábukon elhelyezkedő csillók segítségével össze tudja gyűjteni a mederanyagban található szerves anyagot, és így a kovaalgákat és a 20 μm -es szemcseméretnél nagyobb szerves anyagokat is képes elfogyasztani (Way et al. 1990). Ez a fajta ún. „üledékből történő táplálkozás” a felhasználható tápanyagok mennyiségét megnöveli a *C. fluminea* számára, aminek különösen azokon az élőhelyeken van nagy jelentősége, ahol a szuszpenzált tápanyagok nem állnak megfelelő koncentrációban rendelkezésre. Az eredmények azt mutatják, hogy a biomassa és a nagyon finom mederanyag frakció (63-250 μm) szervesanyag-tartalma között negatív a korreláció. Feltételezhetően az ultra finom mederanyag frakció (0-63 μm) szervesanyag-tartalma még elérhető tápanyagforrás a *C. fluminea* számára, de az ennél nagyobb mérettartományba eső tápanyag már fogyasztásra nem megfelelő.

A különösen jó inváziós képességekkel rendelkező fajok behurcolása egy új élőhelyre mindig komoly veszélyt jelent az őshonos fauna biodiverzitására és az élőhely ökoszisztéma funkcióira (Kolar és Lodge 2001). Az elmúlt évtizedben a *C. fluminea* rövid idő alatt domináns pozíciót ért el a Duna bentikus életközösségében. A viszonylag magas biomasszájának köszönhetően, ennek a kagylófajnak meghatározó negatív és pozitív hatásai lehetnek a dunai ökoszisztémára. Számos tanulmány összefoglalta, hogy az r-stratégista életmód és a magas filtrációs aktivitás következtében a *C. fluminea* könnyedén kiszorítja kompetíciós versenyben az őshonos kagylófauna fajait (Sousa 2008a), melyek közül számos faj már így is a kipusztulás szélén áll, és különösen veszélyeztetett az emberi beavatkozások nagy folyókat érintő széles skálája hatására (szennyezés, mederkotrás, gátépítés, feliszapolódás) (Sparks 1995). Továbbá, a *C. fluminea* komoly gazdasági károkat is okozhat gyárak, és hőerőművek vízvezetékrendszerének eltömítésével (Darrigran 2002). Másrészt, a nagy mennyiségű biomassa új tápanyagforrást jelent a magasabb trofikus szintek felé, a kagyló megüresedett héjai pedig élő- és búvóhelyként szolgálhatnak a többi vízi szervezet számára (Gutiérrez et al. 2003). A magas mértékű filtrációs kapacitás következtében a *C. fluminea* jelentős mértékben növeli a víztisztaságot (Phelps 1994), de ugyanakkor más fajok planktonikus tápanyag forrását nagymértékben csökkenti (Strayer 1999). Összegzésképpen a *C. fluminea* magas relatív abundanciát ért el a dunai bentikus életközösségekben, és biomasszája számos döntő fontosságú változást okozhat a Duna ökoszisztémájában. Ezen oknál fogva a biomassa térbeli és időbeli folyamatos monitorozására van szükség, hogy ennek a különösen sikeres inváziós kagylófajnak a dunai környezetre és őshonos élővilágra irányuló hatásait becsülni tudjuk és a természetvédelmi kezelési tervekhez megalapozott kutatási eredményekkel hozzájárulhassunk.

7.4.2. A *Corbicula* kagylónem két morfortípusának összehasonlítása

A *Corbicula* kagylónem képviselőit először a magyarországi Duna-szakasz Budapest alatti részén azonosították (Csányi 1998-1999), Paks környezetében, ahol fontos hajókikötő található. Így mindkét morfortípus nagy valószínűséggel a hajók közvetítésével került hazánkba, feltételezhetően a hajótest vízzel telt üregeiben. Az elmúlt évtizedben a morfortípus-1 további területeket is meghódított és a teljes magyarországi Duna-szakaszon a bentikus életközösségek domináns tagjává vált (Bódis 2007). A morfortípus-2 nem terjeszkedett tovább, a magyarországi Duna-szakaszon csak egy kis területen, Paks és az alatta fekvő térségben található összefüggő populációk formájában. Hasonló térbeli eloszlás tapasztalható a két morfortípusnál Lengyelországban is, ahol az Odra folyó teljes hosszában megtalálható a morfortípus-1, de a két morfortípus csak egy kis szakaszon fordul elő együtt (Domagala et al. 2004, Labecka et al. 2005). A JDS2 (Joint Danube Survey 2) adatai szintén azt mutatják, hogy a morfortípus-1 elterjedt és abundáns a Duna teljes hosszában, míg a morfortípus-2 előfordulását csak néhány helyen regisztrálták az 1533 fkm (Paks) és 1384 fkm között (Graf et al. 2008).

A jelen vizsgálatok alapján a paksi biotópban a morfortípus-2 nagyobb mennyiségben volt jelen, mint a morfortípus-1. Ez az eredmény ellentétben áll Paunović et al. (2007) eredményeivel, ami szerint a morfortípus-1 általában magasabb abundancia értékekkel rendelkezik, mint a morfortípus-2 azokon az élőhelyeken, ahol együtt fordulnak elő. Den Hartog et al. (1992) a Rajna folyón észlelték, hogy a morfortípus-2 denzitása a hőerőművek hűtővizének kifolyásánál a legmagasabb. Ennél fogva, a két morfortípus denzitásában megfigyelt különbség valószínűleg a paksi magas vízhőmérsékletnek köszönhető, ami kedvező körülményeket teremtett a morfortípus-2 számára. Mindazonáltal, a morfortípus-1 esetén regisztrált denzitás értékek nagyon alacsonyak több folyó esetén kapott denzitás értékekhez viszonyítva. A magyar Duna-szakaszon a morfortípus-1 denzitás értéke eléri a 736 egyed m^{-2} a Budapest feletti szakaszon (1688-1668 fkm), habár a maximális testméret adatok itt többnyire alacsonyak (maximum testhosszúság: 16.24 mm) (Bódis 2007). A testméret adatokban felfedezhető különbségek szintén a paksi magas vízhőmérséklet hatásával magyarázhatóak. French és Schloesser (1991) vizsgálatai szerint, az alacsony vízhőmérséklet csökkenti a kagylófaj sikerességét, mivel a növekedés ütemét gátolja, késlelteti a szaporodóképes fejlettségi stádium elérését, és megnöveli a téli mortalitás arányát az első életévben. Ezek alapján, valószínűsíthető, hogy az atomerőmű hűtővizének kifolyásánál található populációnak nem kell szembenéznie a drasztikus téli hőmérséklet csökkenéssel és így az egyedek nagyobb ütemben növekedhetnek és a mortalitási arány is alacsonyabb télen. Általánosságban, a hőerőművek hűtővizének kifolyásánál található

élőhelyek a hőmérsékelt szempontjából menedékhelyül szolgálhatnak a *Corbicula* kagylónem mindkét morfortípusa számára.

A puhatestűek taxonómiai osztályozásában a héj morfológia tulajdonságai fontos megkülönböztető bélyegként szolgálnak. Mindazonáltal az édesvízi kagylófajok esetében gyakran nagymértékű intraspecifikus morfológiai variabilitás tapasztalható, ami különböző környezeti és ökológiai feltételekkel hozható összefüggésbe (Zieritz et al. 2010). Ezáltal, a puhatestű taxonómiában a morfológia tulajdonságokra alapozott eredményeket genetikai elemzések segítségével meg kell erősíteni. A *Corbicula* kagylónem esetén, a héj tulajdonságainál tapasztalható plaszticitás különösen magas (Renard et al. 2000, Pfenninger et al. 2002, Lee et al. 2005, Sousa et al. 2007b), és a kagylónemen belül a fajok megkülönböztetése még mindig megoldásra váró feladat.

Számos kísérletet végeztek a *Corbicula* filogenetikai kapcsolatainak feltérképezésére különböző génfákat alkotó módszerek segítségével (Siripattrawan et al. 2000, Pfenninger et al. 2002, Park és Kim 2003, Glaubrecht et al. 2003, Lee et al. 2005, Sousa et al. 2007b). Ezek alapján úgy tűnik, hogy a génfák oldalágainak elágazódásáért felelős konkrét *Corbicula* vonalak nem léteznek, csupán a bazális pozícióhoz köthető a *C. japonica* és a *C. madagascariensis*. Mivel a génfák hálózatos megjelenítése hasznos eszköz lehet a szembenálló tulajdonság mintázatok és az alternatív kapcsolatok megjelenítéséhez egy adatmátrixon belül (Posada és Crandall 2001, Morrison 2005), a vizsgált minták génszekvenciáit és a már Génbankban létező publikált génszekvenciák adathalmazát a median joining analízis segítségével elemeztük a tradicionálisan használt génfa alkotó módszerek helyett. A median joining analízis megerősítette, hogy a *C. japonica* és *C. madagascariensis* tisztán elkülönül, de a kagylónem többi tagja nem mutatott egyértelmű faszerű elrendeződést. A COI génszekvencia elemzése nem mutatott egyértelmű illeszkedést a morfológia alapján meghatározott taxonómiai kategóriákkal. Ezért azt mondhatjuk, hogy a COI génen alapuló kódolás nem alkalmas annak eldöntésére, hogy a két dunai morfortípus különböző taxonhoz tartozik, vagy sem. Mindazonáltal a két morfortípus különböző kládokhoz tartozott, a morfortípus-1 a *C. fluminea* kagylófajjal került egy csoportba, míg a morfortípus-2 egy külön kládba lett sorolva, ami eddig még csak nem-natív populációkból került elő, és a natív elterjedési területe még felfedezetlen.

A szaporodásbiológiát tekintve egyértelmű különbségeket lehet felfedezni a két morfortípus között. A morfortípus-1 csak egy szaporodási periódussal rendelkezik az év során, míg a morfortípus-2-nek két szaporodási periódusa van, mindkettő a téli évszakhoz köthető. Ezek az eredmények összhangban állnak korábbi tanulmányokkal (Mouthon és Parghentian 2004). A külső faktorok változatos skálája idézheti elő a kagylók szaporodásának megindulását, melyek közül a hőmérséklet fontos szerepet tölt be. A 15 °C feletti

hőmérséklet a morfortípus-1 szaporodási aktivitását indítja el, és a 15 °C alatti hőmérséklet pedig meggátolja a szaporodást (Rajagopal et al. 2000, Mouthon és Parghentanian 2004).

A héjmorfológiában, mitokondriális DNS szekvenciában, és szaporodásbiológiában megfigyelt különbségek jelzik, hogy a két morfortípus két különálló taxonként való kezelése valószínűleg helyes. Mindazonáltal, a morfortípus-2 esetén a „*C. fluminalis*” fajnév használata még korai, mivel a filogenetikai kapcsolata a natív *C. fluminalis* fajjal még nem bizonyított. A Morton (1986) által javasolt „*C. fluminalis*” értelmezés, miszerint a „*C. fluminalis*” egy torkolati, kétivarú, nem inkubáló taxon, helytelennek tűnik. A Morton által használt „*C. fluminalis*” fajnév tulajdonképpen a *C. japonica* kagylófajjal azonosítható (Korniushin 2004). Amíg a *Corbicula* kagylónem részletes genetikai vizsgálata a *C. fluminalis* eredeti, afrikai és nyugat-ázsiai elterjedési területén nem történik meg, a morfortípus-2 eredete és taxonómiai pozíciója megoldatlan marad.

Az édesvízi inkubáló *Corbicula* kagylónemhez tartozó nagy klád mind szexuális, mind klonális, egymással kérdéses kapcsolatban álló evolúciós vonalakat tartalmaz (Glaubrecht et al. 2003). Az édesvízi inkubáló *Corbicula* vonalak további molekuláris vizsgálatai szükségesek, hogy a szisztematikai és taxonómiai komplexitásra a csoporton belül megoldást találjunk. Továbbá, meggyőző meiotikus szülői fajok felfedezésére lenne szükség, hogy a klonalitás evolúciós keletkezését rekonstruálni tudjuk, és az inváziós fajok eredetét tisztázhassuk.

8. Új tudományos eredmények

1. A két éves vizsgálat alatt feltártuk egy másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam kontinuum mentén a malakofauna fajgazdagságát. Ennek során összesen **22 kagylófajt és 27 csigafajt sikerült azonosítani**. A vizsgált fajok közül 2 kagylófaj (*Pseudanodonta complanata* és *Unio crassus*) és 5 csigafaj (*Borysthenia naticina*, *Esperiana esperi*, *Esperiana daudebartii*, *Theodoxus danubialis*, *Theodoxus transversalis*) védett Magyarországon. A talált **11 inváziós fajból 7 sikeresen elterjedt** és nagy egyedszámban fordult elő (*Anodonta woodiana*, *Corbicula fluminea*, *Dreissena polymorpha*, *Haitia acuta*, *Lithoglyphus naticoides*, *Potamopyrgus antipodarum*, *Theodoxus fluviatilis*), míg 4 faj („*Corbicula fluminalis*”, *Dreissena rostriformis bugensis*, *Ferrissia fragilis*, *Melanoides tuberculatus*) csak kis előfordulási gyakorisággal és abundanciával jelent meg.
2. A legelterjedtebb kagylófaj 2007-ben a kozmopolita *Pisidium casertanum* volt, 2008-ban a *Corbicula fluminea*. A *Corbicula fluminea* rövid idő alatt az egyik legtömegesebben előforduló fajjá vált a magyarországi Duna-szakaszon, azonban a kisebb folyókat és

patakokat még nem hódította meg. Az Ipolyban, a Duna torkolatához közeli mintavételi helyen megtaláltuk, de a Duna torkolatától távolabbi helyen még nem került elő. A legnagyobb relatív abundancia 2007-ben a *Pisidium subtruncatum* kagylófajnál volt megfigyelhető, 2008-ban a *Corbicula fluminea* jelent meg a legnagyobb mennyiségben. A csigafajokat tekintve mindkét évben a *Lithoglyphus naticoides* jelent meg a legnagyobb előfordulási gyakorisággal és a legnagyobb relatív abundanciával. **A *Pisidium subtruncatum*, *Corbicula fluminea* kagylófajok és a *Lithoglyphus naticoides* csigafaj** magas denzitás adatai arra engednek következtetni, hogy ezeknek a fajoknak **kulcsfontosságú szerep** jut a vizsgált vízrendszer ökoszisztémájának alakításában.

3. A 2007-es és 2008-as év során a mintavételek időszakában **a vízállás és a vízhozam** eltérően alakult, és ennek hatása az adott területen élő **kagyló- és csigaállományok szerkezetében kimutatható**. A kagyló- és csigafauna adatsorának elemzése során kiderült, hogy a helyek között és a két év között is szignifikáns a különbség. A kagylófauna esetében azonban **szezonális különbségek** nem mutathatók ki, **csak a csigafauna 2007-es adatsora** mutatott szezonális eltérést.
4. A legalacsonyabb fajgazdagság a patakokban mutatható ki, míg **a legmagasabb fajszám és diverzitás értékeket a malakoközösségek a közepes méretű Ipolyban és a Duna mellékágaiban** érték el.
5. A vizsgált vízrendszerben **a kagylófauna három fajegyüttesét különíthetjük el**. A legalacsonyabb abundanciával és diverzitással rendelkező csoport (*Pisidium casertanum* és *Pisidium personatum*) a patakokra jellemző. A legnagyobb abundanciával és legnagyobb diverzitással jellemezhető csoport (*Pisidium subtruncatum*, *Pisidium henslowanum* és *Pisidium supinum*) az Ipolyban, a Duna mellékágaiban, és a Duna főágának iszapos és homokos aljzattípusú élőhelyein fordult elő. A közepes mértékű abundanciával és fajgazdagsággal jellemezhető csoport (*Corbicula fluminea*, *Sphaerium rivicola* és *Pisidium supinum*) a kavicsos és köves aljzattípushoz alkalmazkodott. **A kagyló-fajegyüttesek térbeli eloszlását leginkább befolyásoló környezeti tényezők:** az aljzat típusa, az áramlási sebesség, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, a turbiditás, a vezetőképesség, a hőmérséklet és a klorofill-a tartalom. A **finom és ultra finom mederanyag frakciókat** tartalmazó aljzattípusok és a víztest **magas vezetőképessége** mellett statisztikailag szignifikánsan magas volt a kagyló-fajegyüttesek diverzitása.

6. A vizsgált vízrendszerben **a csigafauna hat fajegyüttesét különíthetjük el.** A legalacsonyabb abundanciával és diverzitással rendelkező két csoport (*Radix labiata*, valamint *Haitia acuta* és *Ancylus fluviatilis*) a harmadrendű Börzsönyi-patakra, és az Ipoly felső szakaszára volt jellemző. A közepes mértékű abundanciával és fajgazdagsággal jellemezhető csoport (*Theodoxus fluviatilis* és *Lithoglyphus naticoides*) a kavicsos és köves aljattípushoz alkalmazkodott. A magas abundanciával és diverzitással leírható csoport (*Lithoglyphus naticoides* és *Borysthenia naticina*) az Ipolyban, a Gödi-mellékágban és a Duna főágának homokos aljattal jellemezhető mintavételi helyein volt megfigyelhető. A különösen magas abundanciával és magas fajszámmal rendelkező csoport (*Lithoglyphus naticoides* és *Borysthenia naticina*) többségében a Duna főágának iszapos, vagy homokos aljzatösszetételű helyein jelent meg. A magas abundanciával, és a legmagasabb fajgazdagsággal bíró csoport (*Lithoglyphus naticoides*, *Valvata piscinalis*, *Bithynia tentaculata*, *Haitia acuta*, és *Potamopyrgus antipodarum*) az Ipolyra és a Duna mellékágaira volt jellemző, amikor mindenhol jelen volt a vízínövényzet. **A csiga-fajegyüttesek térbeli eloszlását leginkább befolyásoló környezeti tényezők:** az aljzat típusa, a mederanyag frakciók aránya, a mederanyag szervesanyag-tartalma, és a vezetőképesség. **A csiga-fajegyüttesek főleg a Duna gyenge vízáramlással jellemezhető mellékágaiban értek el magas diverzitást.** A **finom, nagyon finom és ultra finom mederanyag frakcióknak, a durva mederanyag frakció szerves anyag tartalmának, valamint a turbiditásnak** statisztikailag szignifikáns hatása volt a csigaközösségek diverzitására.
7. Összeségében elmondható, hogy **a malakofauna fajegyütteseinek térbeli mintázata lokális és tájleptékű skálán is értelmezhető.** Az eredményeink azt mutatják, hogy a térléptéket is figyelembe véve a vizsgált másod- és harmadrendű patak-folyó-folyam kontinuum két szakaszra bontható. A patak-folyó-folyam (S1-LR1) szakaszon kimutatható a kontinuitás jelensége, míg a folyam további szakaszán a lokális természetes (áramlás, aljzat összetétel) és az antropogén hatások idézik elő vagy erősítik a folyam mozaikos térbeli mintázatát.
8. **A *C. fluminea* az egyik legsikeresebb inváziós kagylófaj,** és az elmúlt évtizedben a Duna bentikus életközösségének domináns tagjává vált. A ritka *S. rivicola* és *P. amnicum* kagylófajjal osztozik közös élettéren, és a *C. fluminea* statisztikailag szignifikáns hatást gyakorol a két ritka kagylófajra. Azokon a helyeken (R2, LR1, LR5), ahol a *C. fluminea* egyedszáma alacsonyabb volt, a *S. rivicola* és *P. amnicum* is nagyobb abundancia értékeket ért el. **A *C. fluminea* szárazanyag tömege (SZT) és testhosszúsága (H) közötti összefüggés legjobban hatvány modell ($SZT = a \cdot H^b$) segítségével írható le**

mind a juvenilis ($SZT = 1,43 \cdot 10^{-4} H^{3,14}$), mind az adult egyedek ($SZT = 2,0 \cdot 10^{-4} H^{2,95}$) esetében. **A biomassa, denzitás és átlagos testhosszúság adatok szignifikáns térbeli különbséget mutattak** a mintavételi helyek és a víztípusok között. A legmagasabb értékek a Duna főágában, és a Gödi-mellékágban figyelhetőek meg, ahol a klorofill-a tartalom magas volt, és az LR6-os helyen, ahol a víz hőmérséklet állandóan magas volt a Paksi Atomerőmű hűtővizének hatására. Ez utóbbi élőhely a *C. fluminea* számára a hőmérséklet szempontjából menedékhelyként is tekinthető, ahol az optimális hőmérsékleti körülmények következtében az egyedek a 40 mm-es testhosszúságot is elérhetik. **A biomasszában megmutatkozó különbségek főként a mederanyag frakciók arányával, a víz hőmérséklettel és a bentikus szervesanyag-tartalommal hozhatóak összefüggésbe.**

9. A *Corbicula* kagylónemen belül a fajok megkülönböztetése még mindig megoldásra váró feladat. A vizsgált vízrendszerben előforduló **két morfortípus COI génszekvencia** elemzése nem mutatott egyértelmű illeszkedést a morfológia alapján meghatározott taxonómiai kategóriákkal. Ezért azt mondhatjuk, hogy a COI génen alapuló kódolás nem alkalmas annak eldöntésére, hogy a két dunai morfortípus különböző taxonhoz tartozik, vagy sem. Mindazonáltal **a két morfortípus különböző kládokhoz tartozott, a morfortípus-1 a *C. fluminea* kagylófajjal került egy csoportba, míg a morfortípus-2 egy külön kládba lett sorolva**, ami eddig még csak nem-natív populációkból került elő, és a natív elterjedési területe még ismeretlen. A *Corbicula* kagylónem **szaporodásbiológiáját tekintve egyértelmű különbségeket lehet felfedezni a két morfortípus között**. A morfortípus-1 csak egy szaporodási periódussal rendelkezik az év során, míg a morfortípus-2-nek két szaporodási periódusa van, mindkettő a téli évszakhoz köthető. Összességében **a héjmorfológiában, mitokondriális DNS szekvenciában, és szaporodásbiológiában megfigyelt különbségek jelzik, hogy a két morfortípus két különálló taxonként való kezelése valószínűleg helyes**. Mindazonáltal, a morfortípus-2 esetén a "***C. fluminalis***" fajnév használata még korai, mivel a filogenetikai kapcsolata a natív *C. fluminalis* fajjal még nem bizonyított. Amíg a *Corbicula* kagylónem részletes genetikai vizsgálata a *C. fluminalis* eredeti, afrikai és nyugat-ázsiai elterjedési területén nem történik meg, a morfortípus-2 eredete és taxonómiai pozíciója megoldatlan marad.

9. Irodalom

A Biológiai Sokféleség Egyezmény magyarországi honlapja: http://biodiv.kvvm.hu/convention/other_conv/fol_672352

Abramovitz J.: **Imperiled Waters, Impoverished Future: The Decline of Freshwater Ecosystems**. Worldwatch Paper No. 128, Worldwatch Institute, Washington, D.C., 59 pp., 1996.

Aldridge D.W., McMahon R.F.: **Growth, fecundity, and bioenergetics in a natural population of the freshwater clam, *Corbicula manilensis* Philippi, from North Central Texas**. J. Moll. Stud., 44. 49-70, 1978.

Allen D.C., Vaughn C.C.: **Burrowing behavior of freshwater mussels in experimentally manipulated communities**. J. N. Am. Benthol. Soc., 28. 93-100, 2009.

Anderson R.: ***Physella (Costatella) acuta* (Draparnaud) in Britain and Ireland, its taxonomy, origins and relationship to other introduced Physidae**. J. Conchol., 38. 7-21, 2003.

Araujo R., Ramos M.A., Molinet R.: **Growth pattern and dynamics of a southern peripheral population of *Pisidium amnicum* (Müller, 1774) (Bivalvia: Sphaeriidae) in Spain**. Malacologia, 41. 119-137, 1999.

Bagatini Y.M., Higuiri J., Benedito E.: **Temporal and longitudinal variation of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) biomass in the Rosana Reservoir, Brazil**. Acta Limnol. Bras., 19(3). 357-366, 2007.

Baker S.M., Hornbach J.: **Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) attached to native mussels (Unionidae) or inanimate substrates: comparison of physiological rates and biochemical composition**. Am. Midl. Nat., 160. 20-28, 2008.

Bandelt H-J., Forster P., Röhl A.: **Median-Joining Networks for Inferring Intraspecific Phylogenies**. Mol. Biol. Evol., 16(1). 37-48, 1999.

Beaty S.R., Fortino K., Hershey A.E.: **Distribution and growth of benthic macroinvertebrates among different patch types of the littoral zones of two arctic lakes**. Freshwater Biol., 51. 2347-2361, 2006.

Beisel J.-N., Usseglio-Polatera P., Thomas S. & Moreteau J.C.: **Stream community structure in relation to spatial variation: the influence of habitat characteristics**. Hydrobiologia, 389. 73-88, 1998.

Belanger S.E.: **The effect of dissolved oxygen, sediment, and sewage treatment plant discharges upon growth, survival and density of Asiatic clams**. Hydrobiologia, 218. 113-126, 1991.

Belanger S., Farris J., Cherry D., Cairns J.: **Sediment preference of the freshwater Asiatic clam, *Corbicula fluminea***. Nautilus, 99. 66-72, 1985.

- Benson A.J.: ***Melanoides tuberculatus***. USGS Nonindigenous Aquatic Species Database, Gainesville, FL., <http://nas.er.usgs.gov/queries/FactSheet.aspx?speciesID=1037RevisionDate: 4/24/2006>, 2011.
- Beran L.: **Spreading expansion of *Corbicula fluminea* (Mollusca: Bivalvia) in the Czech Republic**. *Heldia*, 6 (5/6). 187-192, 2006.
- Berczik Á.: **Über die Wasserfauna im Anland der ungarischen Donauabschnittes (Danubialia Hungarica, XXXV)**. *Opusc. Zool.*, 6 (1). 79-91, 1966.
- Bilton D.T., Freeland J.R., Okamura B.: **Dispersal in Freshwater Invertebrates**. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 32. 159-181, 2001.
- Bij de Vaate A., Hulea O.: **Range extension of the Asiatic clam *Corbicula fluminea* (Müller 1774) in the river Danube: first record from Romania**. *Lauterbornia*, 38. 23-26, 2000.
- Bij de Vaate A., Jazdzewski K., Ketelaars H.A.M., Gollasch S., Van der Velde G.: **Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe**. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 59. 1159-1174, 2002.
- Bogan A.E.: **Freshwater bivalve extinctions (Mollusca: Unionoida): a search for causes**. *Am. Zool.*, 33. 599-609, 1993.
- Borza P., Erős T., Oertel N.: **Food Resource Partitioning between Two Invasive Gobiid Species (Pisces, Gobiidae) in the Littoral Zone of the River Danube, Hungary**. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 94(5). 609-621, 2009.
- Bothár A.: **Beiträge zur Kenntnis der Weichtierfauna der ungarischen Donau**. *Opusc. Zool.*, 6(1). 93-107, 1966.
- Botta-Dukát Z., Balogh L., Szigetvári Cs., Bagi I., Dancza I., Udvardy L.: **A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definíciókra**. In: *Biológiai Inváziók Magyarországon. Özönnövények*. Szerk.: Mihály B., Botta-Dukát Z. Budapest: Természetbúvár Alapítvány Kiadó, 2004. p. 35-59.
- Boulton A.J., Peterson C.G., Grimm N.B., Fisher S.G.: **Stability of an aquatic macroinvertebrate community in a multiyear hydrologic disturbance regime**. *Ecology*, 73. 2192-2207, 1992.
- Boycott, A.: **The habitats of freshwater mollusca in Britain**. *J. Anim. Ecol.*, 5. 116-186, 1936.
- Bódis E., Oertel N.: **Faunistikai és ökológiai vizsgálatok a magyarországi Duna-szakasz kagylóin**. *Állattani Közl.*, 90 (2). 45-61, 2005.
- Bódis E.: **A Szigetköz kagyló faunájának (Corbiculidae, Dreissenidae, Sphaeriidae) egy évtized alatti változása**. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 14. 47-59, 2006.

- Bódis E.: **The biomass dynamics of *Corbicula fluminea* invasive mussel.** Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 16. 9-20, 2007.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Fehér Z.: **A Comparative Study of Two *Corbicula* Morphs (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) Inhabiting River Danube.** Internat. Rev. Hydrobiol., 96(3). 257-273, 2011.
- Brim B.J., Mossa J.: **Sediment, land use and freshwater mussels: prospects and problems.** J. N. Am. Benthol. Soc., 18(1). 99-117, 1999.
- Brooks A.J., Haeusler T., Reinfelds I., Williams S.: **Hydraulic microhabitats and distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles.** Freshwater Biol., 50. 331-344, 2005.
- Brown B.L.: **Spatial heterogeneity reduces temporal variability in stream insect communities.** Ecol. Lett., 6. 316-325, 2003.
- Burch J.Q.: **Checklist of west American mollusks. Family Corbiculidae.** Min. Conch. Club. South. Calif., 36. 18, 1944.
- Burgherr P., Meyer E.: **Regression analysis of linear body dimensions vs. dry mass in stream macroinvertebrates.** Arch. Hydrobiol., 139(1). 101-112, 1997.
- Burlakova L.E., Karatayev A.Y., Padilla D.K.: **The impact of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on unionid bivalves.** Internat. Rev. Hydrobiol., 85. 529-541, 2000.
- Callil C.T., Mansur M.C.D.: **Corbiculidae in the Pantanal: history of invasion in southeast and central South America and biometrical data.** Amazoniana, 17. 153-167, 2002.
- Cataldo D., Boltovskoy D.: **Population dynamics of *Corbicula fluminea* (*Bivalvia*) in the Paraná River Delta (Argentina).** Hydrobiologia, 380. 153-169, 1999.
- Čejka T., Horsák M.: **"First records of *Theodoxus fluviatilis* and *Sphaerium solidum* (Mollusca) from Slovakia".** Biologia, 57(5). 561-562, 2002.
- Clarke K.R., Warwick R.M.: **Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation**, second ed. PRIMER-E Ltd., Plymouth Marine Laboratory, UK. 2001.
- Clessin S.: **Molluskenfauna Österreich-Ungarns und Schweiz.** Nürnberg, 1887.
- Cohen A.N., Carlton J.T.: **Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary.** Science, 279. 555-557, 1998.
- Collier K.J., Willcock R.J., Meredith A.S.: **Influence of substrate type and physico-chemical conditions on macroinvertebrate faunas and biotic indices of some lowland Waikato, New Zealand streams.** N.J.Z. Mar. Freshwat. Res., 32. 1-19, 1998.
- Counts C.L.: ***Corbicula fluminea* (*Bivalvia*: *Sphaeriacea*) in British Columbia.** The Nautilus, 95. 12-13, 1981.
- Csányi B.: **The macrozoobenthon community of the Danube between Rajka and Budapest.** Misc. Zool. Hung., 9. 105-116. 1994.

- Csányi B.: **Macrozoobenthon community of the Danube River between Rajka and Mohács (1849-1447 rkm)**. 31. Konferenz der IAD, Baja-Ungarn 1996, Wissenschaftliche Referate, Band 1. 551-557, 1996.
- Csányi B.: **Spreading invaders along the Danubian highway: first record of *Corbicula fluminea* and *C. fluminalis* in Hungary**. Fol. Hist. Nat. Mus. Matr., 23. 343-345, 1998-1999.
- Csiki E.: **Mollusca**. In Fauna Regni Hungariae, 1-44. 1918.
- DAISIE: European Invasive Alien Species Gateway (<http://www.europe-aliens.org>)
- Darrigran G.: **Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments**. Biol. Invasions, 4. 145-156, 2002.
- Den Hartog C., Van Den Brink F.W.B., Van Der Velde G.: **Why was the invasion of the river Rhine by *Corophium curvispinum* and *Corbicula* species so successful?** Nat. Hist., 26. 1121-1129, 1992.
- Dillon R.T.: **The ecology of freshwater molluscs**. Cambridge University Press, 509 pp. 2000.
- Dillon R.T., Wethington A.R., Rhett J.M., Smith T.P.: **Populations of the European freshwater pulmonate *Physa acuta* are not reproductively isolated from American *Physa heterostropha* or *Physa integra***. Invert. Biol., 121. 226-234, 2002.
- Domagala J., Labecka A.M., Pilecka-Rapacz M., Migdalska B.: ***Corbicula fluminea* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) – a species new to the Polish malacofauna**. Folia Malac., 12. 145-148, 2004.
- Dudich E.: **A Duna állatvilága**. Természettudomány, III.6. 166-180, 1948.
- Dudich E.: **Systematisches Verzeichnis der Tierwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung**. In Liepolt, R.(ed.): *Limnologie der Donau Stuttgart*, 1967.
- Eedy R.I., Giberson D.J.: **Macroinvertebrate distribution in a reach of a north temperate eastern Canadian river: Relative importance of detritus, substrate and flow**. Arch. Hydrobiol., 169(2). 101-114, 2007.
- Elliott P., zu Ermgassen P.S.E.: **The Asian clam (*Corbicula fluminea*) in the River Thames, London, England**. Aquat. Inv., 3(1). 54-60, 2008.
- Ellis A.E.: **No. 13. – British Freshwater Bivalve Molluscs**. The Linnean Society of London, Synopses of the British Fauna, 1962.
- Erős T., Schmera D., Cser B., Csabai Z., Murányi D.: **Makrogerinctelen együttesek összetétele két középhegységi patakban – a patakrendűség és a gázló-medence szerkezet szerepe**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 13. 85-94, 2005.

- Eröss Z.P.: **A Börzsöny hegység Mollusca faunájának taxonómiai és természetvédelmi vonatkozásai.** Doktori értekezés, Budapest, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Biológia Doktori Iskola, 121 pp., 2007.
- Everett R.A.: **Patterns and pathways of biological invasions.** *Trend Ecol Evol*, 15. 177-178, 2000.
- Falkner G., Bank R. A., Proschwitz T. von: **Check-list of the non-marine molluscan species-group taxa of states of northern, atlantic and central Europe (CLECOM I).** *Heldia*, 4. 1-76, 2001.
- Fehér Z., Gubányi A.: **The distribution of Hungarian Molluscs.** The Catalogue of the Mollusca Collection of the Hungarian Natural History Museum, Budapest, ISBN 963 7093 70 2, 466 pp., 2001.
- Fehér Z., Majoros G. & Varga A.: **A scoring method for the assessment of rarity and conservation value of the Hungarian freshwater molluscs.** *Heldia*, 6. 127-140, 2004.
- Felföldy L.: **Biológiai vízminőség.** 4. átdolgozott kiadás *Vízügyi Hidrobiológia* 16, VGI Budapest, 263 pp., 1987.
- Foe C., Knight A.: **The effect of phytoplankton and suspended sediment on the growth of *Corbicula fluminea* (Bivalvia).** *Hydrobiologia*, 127. 105-115, 1985.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R.: **DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates.** *Mol. Mar. Biol. Biotechnol.*, 3(5). 294-299, 1994.
- Frank C., Jungbluth J., Richnovszky A.: **Die mollusken der Donau vom Schwarzwald bis zum Swarzen Meer.** Akaprint, Budapest, 142 pp., 1990.
- French J.R., Schloesser P.W.: **Growth and overwinter survival of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea*, in the St. Clair River, Michigan.** *Hydrobiologia*, 219. 165-170, 1991.
- French J.R., Schloesser P.W.: **Distribution and winter survival health of Asian clams, *Corbicula fluminea*, in the St. Clair River, Michigan.** *J Freshw Ecol*, 11. 183-192, 1996.
- Füköh L. **Holocene Malacostratigraphi in Hungary.** In: *Quaternary Malacostratigraphi in Hungary.* Szerk.: Füköh L., Krolopp E., Sümegi P. *Mal. Newsl. Suppl.*, I. 113-191, 1995.
- Galil B.S., Nehring S., Panov V.E.: **Waterways as invasion highways – Impact of climate change and globalization.** In Nentwig, W. (ed.): *Biological invasions.* *Ecol. Stud.*, Springer, Berlin 193. 59-74, 2007.
- Gaston K.J., Spicer J.I.: **Biodiversity: an introduction.** 2nd edn. Blackwell Publishing, Oxford, UK. 2004.
- Gebhardt A.: **A Mohácsi-sziget és az Alsó-Duna árterének Mollusca faunája.** *Állattani Közl.*, 48(1-4). 43-55, 1961.

- Gelwick F.P.: **Longitudinal and temporal comparisons of riffle and pool fish assemblages in a North-eastern Oklahoma Ozark Stream.** Copeia, 1990. 1072-1082. 1990.
- Glaubrecht M., Rintelen T., Korniuschin A.V.: **Toward a systematic revision of brooding freshwater Corbiculidae in Southeast Asia (Bivalvia, Veneroidea): on shell morphology, anatomy and molecular genetics of endemic taxa from islands in Indonesia.** Malacologia, 45. 11-40, 2003.
- Glaubrecht M., Fehér Z., Köhler F.: **Inventorizing an invader: Annotated type catalogue of the freshwater clams Corbiculidae Gray, 1847 (Bivalvia, Heterodonta, Veneroidea), including old world limnic Corbicula in the Natural History Museum Berlin.** Malacologia, 49(2). 243-272, 2007.
- Glöer P., Meier-Brook C.: **Süßwassermollusken.** 12. Aufl., Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg, 1998.
- Goodwin T.W.: **Chemistry and Biochemistry of Plant Pigments.** Academic Press, London, 235 pp, 1976.
- Graf W., Csányi B., Leitner B., Paunovic M., Chiriac G., Stubauer I., Ofenböck T., Wagner F.: **Macroinvertebrates.** In: Liška, I., F. Wagner, J. Slobodník (eds.): *2nd Joint Danube Survey. Final Scientific Report, ICPDR – International Commission for the Protection of the Danube River*, Wien, p. 41-53, 2008.
- Grossman G.D., Ratajzak R.E., Crawford M., Freeman M.C.: **Assemblage organisation in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions.** Ecol. Monogr., 68. 395-420, 1998.
- Gutiérrez J.L., Jones C.G., Strayer D.L., Iribarne O.O.: **Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats.** Oikos, 101. 79-90, 2003.
- Haas G., Brunke M., Streit B.: **Fast turnover in dominance of exotic species in the Rhine river determines biodiversity and ecosystem function: an affair between amphipods and mussels.** In: Leppakoski E. et al. (eds.): *Invasive Aquatic Species of Europe*, Netherlands. p. 426-432, 2002.
- Hakenkamp C.C., Ribblett S.G., Palmer M.A., Swan C.M., Reid J.W., Goodison M.R.: **The impact of an introduced bivalve (*Corbicula fluminea*) on the benthos of a sandy stream.** Freshwater Biol., 46. 491-501, 2001.
- Hammer O., Harper D.A.T., Ryan P.D.: **PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis.** Paleontologia Electronica, 4(1). 1-9, 2001.
- Harka Á., Bíró P.: **New patterns in Danubian distribution of Ponto-Caspian gobies - a result of global climatic change and/or canalization?** Electronic J. Ichthyol., 1.1-14, 2007.

- Hazay J.: **Die Molluskenfauna von Budapest.** Mal. Bl. N. F., 3. 1-69, 160-192, 4. 43-221, 1880-1881.
- Heino J., Louhi P., Muotka T.: **Identifying the scales of variability in stream macroinvertebrate abundance, functional composition and assemblage structure.** Freshwater Biol., 49. 1230-1239, 2004.
- Heinonen J.: **Multiple stress in *Pisidium amnicum*: interaction of toxic chemicals, seasonal temperatures and trematode parasites.** University of Joensuu, Phd Dissertation in Biology, 92 pp., 2001.
- Heiri O.L., Lotter A.F., Lemcke G. **Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results.** J. Paleolimn., 25. 101–110, 2001.
- Hill M.O., Gauch H.G.: **Detrended correspondence analysis, an improved ordination technique.** Vegetatio, 42. 47-58, 1980.
- Holland-Bartels L.E.: **Physical factors and their influence on the mussel fauna of a main channel border habitat of the upper Mississippi River.** J. N. Am. Benthol. Soc., 9. 327-335, 1990.
- Holopainen I.J., Hanski I.: **Life history variation in *Pisidium* (Bivalvia: Pisidiidae).** Holarctic Ecol., 9. 85-98, 1986.
- Hornbach D.J.: **Life history traits of a riverine population of the Asian clam *Corbicula fluminea*.** Am. Midl. Nat., 127. 248-257, 1992.
- Hörmann L., Maier G.: **Do zebra mussels grow faster on live unionids than on inanimate substrate? A study with field enclosures.** Internat. Rev. Hydrobiol., 91. 113-121, 2006.
- Hurnyn A.D., Wallace J.B.: **Local geomorphology as determinant of macrofaunal production in a mountain stream.** Ecology, 68. 1932-1942, 1987.
- Ilarri M., Antunes C., Guilhermino L., Sousa R.: **Massive mortality of the Asian clam *Corbicula fluminea* in a highly invaded area.** Biol. Invasions, 13. 277-280, 2011.
- Illies J., Botosaneanu L.: **Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique.** Mitt. Int. Verein. Limnol., 12. 1-57, 1963.
- Isom B.G.: **Historical review of Asiatic clam (*Corbicula*) invasion and biofouling of waters and industries in the Americas.** Amer. Mal. Bull., Special Edition, 2. 95-98, 1986.
- Ituarte C.F.: **Primera noticia acerca de la introduccion de pelecipodos asiaticos en el area Rioplatense Mollusca, Corbiculidae).** Neotropica, 27. 79-82, 1981.
- Ituarte C.F.: ***Corbicula* and *Neocorbicula* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Parana, Uruguay, and Rio de la Plata Basins.** Nautilus, 107. 9-35, 1994.

- Johnson P.D., McMahon R.F.: **Effects of temperature and chronic hypoxia on survivorship of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*)**. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 55. 1564-1572, 1998.
- Jongman R.H.G., Ter Braak C.J.F., Van Tongeren O.F.R.: **Data analysis in community and landscape ecology**. Cambridge University Press, Pudoc, Wagening, 299 pp., 1995.
- Jorgensen C.B.: **Comparative physiology of suspension feeding**. Ann. Rev. Physiol., 37. 57-79, 1975.
- Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E.: **The flood pulse concept in river-floodplain systems**. In: Dodge D.P. (ed.): *Proceedings of the international large rivers symposium*. Ottawa: Canadian Special Publication in Fisheries and Aquatic Sciences, 106. 110-127, 1989.
- Jurkiewicz-Karnkowska E., Zbikowski J.: **Long-term changes and spatial variability of mollusc communities in selected habitats within the dam reservoir (Wloclawek Reservoir, Vistula River, Central Poland)**. Pol. J. Ecol., 52(4). 491-503, 2004.
- Karatayev A.Y., Howells R.G., Burlakova L., Sewell B.D.: **History of spread and current distribution of *Corbicula fluminea* (Müller) in Texas**. J. Shellfish Res., 24(2). 553-559, 2005.
- Karatayev A.Y., Padilla D.K., Minchin D., Boltovskoy D., Burlakova L.E.: **Changes in global economies and trade: the potential spread of exotic freshwater bivalves**. Biol. Inv., 9. 161-180, 2006.
- Killeen I.J., Aldridge D.C., Oliver P.G.: **Freshwater Bivalves of Great Britain and Ireland**. Field Studies Council AIDGAP series. FSC Publications: Shrewsbury. 114 p. 2004.
- Kolar C.S., Lodge D.M.: **Progress in invasion biology: predicting invaders**. Trends Ecol. Evol., 16. 199-204, 2001.
- Korniushin A.V.: **A revision of some Asian and African freshwater clams assigned to *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) (Mollusca: Bivalvia: Corbiculidae), with a review of anatomical characters and reproductive features based on museum collections**. Hydrobiologia, 529. 251-270, 2004.
- Kraemer L.R., Galloway M.L.: **Larval development of *Corbicula fluminea* (Müller) (Bivalvia, Corbiculacea) An appraisal of heterochrony**. Amer. Mal. Bull., 4. 61-79, 1986.
- Krolopp E.: **A *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller 1774) előfordulása a magyarországi pleisztocén üledékekben**. Soosiana, 6. 3-8, 1978.
- Krolopp E.: ***Melanooides tuberculata* (O.F. Müller 1774) a magyarországi pleisztocén képződményekből**. Soosiana, 4. 51-56, 1976.
- Krolopp E.: **Mollusc species of the Hungarian Pleistocene formations (as of Dec 31 of year 2002)**. Malakológiai Tájékoztató, 21. 13-18, 2003.

- Kumar S., Tamura K., Nei M.: **MEGA3: Integrated software for Molecular Evolutionary Genetics Analysis and sequence alignment**. Brief. Inform, 5(2). 150-163, 2004.
- Labecka A.M., Domagala J., Pilecka-Rapacz M.: **First record of *Corbicula fluminalis* (O. F. Müller, 1774) (Bivalvia: Corbiculidae) in Poland**. Folia Malac., 13. 25-27, 2005.
- Láng I. et al. : **Környezetvédelmi Lexikon**. Második, átdolgozott, bővített kiadás. Budapest: Akadémiai Kiadó, 2002.
- Lee C.E.: **Evolutionary genetics of invasive species**. Trends Ecol. Evol., 17. 386-391, 2002.
- Lee T., Siripattrawan S., Ituarte C.F., Foighil D.Ó.: **Invasion of clonal clams: *Corbicula* lineages in the New World**. Amer. Malac. Bull., 20. 113-122, 2005.
- Lancaster J., Hildrew A.G.: **Flow refugia and the microdistribution of lotic macroinvertebrates**. J. N. Am. Benthol. Soc., 12. 385-393, 1993.
- Lochwood J.L., Hoopes M.F., Marchetti M. F.: **Invasion ecology**. Blackwell Publishing Ltd., pp. 1-304, 2007.
- Lodge D.M.: **Biological invasions: lessons for ecology**. Trends Ecol. Evol., 8. 133-137, 1993.
- Lydeard C., Cowie R.H., Ponder W.F.: **The global decline of nonmarine molluscs**. Bioscience, 54. 321-330, 2004.
- Mace G., Masundire H., Baillie J.: **Biodiversity. Ecosystems and Human Well-being: Current State and Trends**. Volume 1 (eds. Hassan, R., Scholes, R., Ash, N.) p. 77-122. Island Press, Washington, Covelo, London, 2005.
- Mackie G.L.: **Biology of the exotic zebra mussel, *Dreissena polymorpha*, in relation to native bivalves and its potential impact in Lake St. Clair**. Hydrobiologia, 219. 251-268, 1991.
- McAllister D.E., Hamilton A.L., Harvey B.: **Global freshwater biodiversity: Striving for the integrity of freshwater ecosystems**. Sea Wind, 11(3). 1-140, 1997.
- McKinney M.L., Lockwood J.L.: **Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction**. Trends Ecol. Evol., 14. 450-453, 1999.
- McMahon R.F.: **The occurrence and spread of the introduced Asiatic freshwater clam, *Corbicula fluminea* (Müller), in North America: 1924-1982**. Nautilus, 96. 134-141, 1982.
- McMahon R.F.: **Ecology of an invasive pest bivalve, *Corbicula***. In: Russel-Hunter W.D. (ed.): *Biology of Mollusca*, Vol. 5, Ecology, Academic Press, New York, San Fransisco, London: 505-561, 1983.
- McMahon R.F.: **Invasive characteristics of the freshwater bivalve *Corbicula fluminea***. Chapter 23. In: Claudi, R., J.H. Leach (eds.): *Nonindigenous freshwater organisms. Vectors, biology, and impacts*. Lewis publishers, Boca raton, FL, p. 315-343, 1999.

- McMahon R.F.: **Evolutionary and physiological adaptations of aquatic invasive animals: r selection versus resistance.** Can. J. Fish. Aquat. Sci., 59. 1235-1244, 2002.
- MEA: **Millennium Ecosystem Assessment, Ecosystems and Human Well-Being. Our human planet – Summary for Decision-Makers.** Island Press, Washington D.C. pp. 109, 2005.
- Meier-Brook C.: **Substrate relations in some *Pisidium* species (Eulamellibranchiata: Sphaeriidae).** Malacologia 9(1). 121-125, 1969.
- Meyer E.: **The relationship between body length parameters and dry mass in running water invertebrates.** Arch. Hydrobiol., 117 (2). 191-203, 1989.
- Michalik-Kucharz A., Strzelec M., Serafinski W.: **Malacofauna of rivers in Upper Silesia (Southern Poland).** Malak. Abh., 20. 101-109, 2000.
- Micu D., Telembici A.: **First record of *Dreissena bugensis* (Andrussov 1897) from the Romanian stretch of River Danube.** In: *Abstracts, International Symposium of Malacology*, August 19-22, 2004, Sibiu, Romania. 2004.
- Minshall G.W., Cummins K.W., Petersen R.C., Cushing C.E., Bruns D.A., Sedell J.R., Vannote R.L.: **Developments in stream ecosystem theory.** Can. J. Fish. Aquat. Sci., 42. 1045-1055, 1985.
- Miserendino M.L.: **Effects of flow regulation, basin characteristics and land-use on macroinvertebrate communities in a large arid Patagonian river.** Biodivers. Conserv., 18. 1921-1943, 2009.
- Molloy D., Bij de Vaate A., Wilke T., Giamberini L.: **Discovery of *Dreissena rostriformis bugensis* (Andrussov 1897) in Western Europe.** Biol. Inv., 9. 871-874, 2007.
- Moog O., Ofenböck T.: **Calculation of Longitudinal Zonation Patterns.** In Moog O. (Ed.) (2003): *Fauna Aquatica Austriaca, Part V, Update 2003*, 17 pp. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Vienna. 2003.
- Morgan D.E., Keser M., Swenarton J.T., Foertch J.F.: **Population dynamics of the Asiatic clam, *Corbicula fluminea* (Müller) in the lower Connecticut River: Establishment a foothold in New England.** J. Shellfish Res., 22(1). 193-203, 2003.
- Morrison D.A.: **Networks in phylogenetic analysis: new tools for population biology.** Int. J. Parasitol., 35. 567-582, 2005.
- Morton B.S.: **The population dynamics of *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculaceae) in Plover Cove Reservoir, Hong Kong.** J. Zool. Lond., 181. 21-42, 1977.
- Morton B.: ***Corbicula* in Asia – an updated synthesis.** Amer. Malac. Bull., Special Edition 2. 113-124, 1986.

- Mouthon J.: **Typologie des Mollusques des eaux courantes. Organisation biotypologique et groupements socioecologiques.** Ann. Limnol., 17(2). 143-162, 1981.
- Mouthon J.: **Molluscs and biodegradable pollution in rivers: proposal for a scale of sensitivity of species.** Hydrobiologia, 317. 221-229, 1996.
- Mouthon J.: **Longitudinal organisation of the mollusc species in a theoretical French river.** Hydrobiologia, 390. 117-128, 1999.
- Mouthon J.: **Repartition du genre *Corbicula* Megerle von Mühlfeld (Bivalvia, Corbiculidae) en France a l'aube du XXIe siècle.** Hydroécol. Appl., 12. 135-146, 2000.
- Mouthon J.: **Life cycle and population dynamics of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Rhone River at Creys-Malville (France).** Arch. Hydrobiol., 151. 571-589, 2001a.
- Mouthon J.: **Life cycle and population dynamics of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) in the Saone River at Lyon (France).** Hydrobiologia, 452. 109-119, 2001b.
- Mouthon J.: **Longitudinal and temporal variations of density and size structure of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) populations in the Saone and Rhone rivers (France).** Ann. Limnol.- Int. J. Lim., 39(1). 15-25, 2003.
- Mouthon, J.: **Life cycle and population dynamics of *Pisidium subtruncatum* Malm (Bivalvia: Sphaeriidae) in the Saône, a large lowland river, at Lyon (France): environmental influences.** Arch. Hydrobiol., 163(4). 539-554, 2005.
- Mouthon J.: ***Lithoglyphus naticoides* (Pfeiffer) (Gastropoda: Prosobranchia): distribution in France, population dynamics and life cycle in the Saône river at Lyon (France).** Ann. Limnol. - Int. J. Lim., 43 (1). 53-59, 2007.
- Mouthon J., Parghentanian T.: **Comparison of the life cycle and population dynamics of two *Corbicula* species, *C. fluminea* and *C. fluminalis* (Bivalvia: Corbiculidae) in two French canals.** Arch. Hydrobiol., 161. 267-287, 2004.
- Mouthon J., Daufresne M.: **Effects of the 2003 heatwave and climatic warming on mollusc communities of the Saône: a large lowland river and of its two main tributaries (France).** Glob. Change Biol., 12. 441-449, 2006.
- Mouthon J., Daufresne M.: **Population dynamics and life cycle of *Pisidium amnicum* (Müller) (Bivalvia: Sphaeriidae) and *Valvata piscinalis* (Müller) (Gastropoda: Prosobranchia) in the Saône river, a nine-year study.** Ann. Limnol. - Int. J. Lim., 44. 241-251, 2008.
- Nosek J.: **Untersuchung der wirbellosen Wassermakrofauna in der Kleinen Schüttinsel (Szigetköz).** Konferenz der IAD, Baja - Ungarn, Wissenschaftliche Referate. 1996.

- Nosek J., Oertel N.: **Similarity patterns of macroinvertebrate communities in the Hungarian Danube and adjacent wetlands (Szigetköz and Gemenc).** Arch. Hydrobiol. Suppl. Large Rivers, 18(1-2). 243-256, 2008.
- Pardo I., Armitage P.D.: **Species assemblages as descriptors of mesohabitats.** Hydrobiologia, 344. 111-128, 1997.
- Park G.M., Yong T.S., Im K.I., Chung E.Y.: **Karyotypes of three species of *Corbicula* (Bivalvia: Veneroidea) in Korea.** J. Shellfish Res., 19. 979-982, 2000.
- Park G.M., Kim W.: **Two *Corbicula* (Corbiculidae: Bivalvia) mitochondrial lineages are widely distributed in Asian freshwater environment.** Mol. Phyl. Evol., 29. 529-539, 2003.
- Park J-K., Lee J.-S., Kim W.: **A single mitochondrial lineage is shared by morphological and allozymatically distinct freshwater *Corbicula* clones.** Mol. Cells, 14. 315-322, 2002.
- Paunović M., Csányi B., Knežević S., Simić V., Nedanić D., Jakovčev-Todorović D., Stojanović B., Cakić P.: **Distribution of Asian clams *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) and *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) in Serbia.** Aquat. Inv., 2. 99-106, 2007.
- Perez-Quintero J.C.: **Revision of the distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the Iberian Peninsula.** Aquat. Inv., 3. 355-358, 2008.
- Petró E.: **Occurrence of *Anodonta woodiana* (Lea, 1834) (Bivalvia: Unionacea) in Hungary.** Állattani Közl., 71. 181-191, 1984.
- Pfenninger M., Reinhardt F., Streit B.: **Evidence for cryptic hybridization between different evolutionary lineages of the invasive clam genus *Corbicula* (Veneroidea, Bivalvia).** J. Evol. Biol., 15. 818-829, 2002.
- Phelps H. L.: **The Asiatic clam (*Corbicula fluminea*) invasion and system-level ecological change in the Potomac River Estuary near Washington, D. C.** Estuaries, 17. 614-621, 1994.
- Pintér I.: **Adatok Keszthely környékének Mollusca-faunájához.** Állattani Közl., 46. 99-114, 1957.
- Pintér L., Suara R.: **Magyarországi puhatestűek katalógusa.** MTM, Budapest. 2004.
- Pinto H.A., de Melo A.L.: **"A checklist of trematodes (Platyhelminthes) transmitted by *Melanoides tuberculata* (Mollusca: Thiaridae)".** Zootaxa, 2799. 15-28, 2011.
- Popa O., Popa L.: **The most westward European occurrence point for *Dreissena bugensis* (Andrusov, 1897).** Malacol. Bohemoslov., 5. 3-5, 2006.
- Popa O.P., Kelemen B.S., Murariu D., Popa L.O.: **New records of *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) (Mollusca: Bivalvia: Unionidae) from Eastern Romania.** Aquat. Inv., 2(3). 265-267, 2007.

- Posada D., Crandall K.A.: **Intraspecific gene genealogies: trees grafting into networks.** Trends Ecol. Evol., 16. 37-45, 2001.
- Prashad B.: **Revision of the Asiatic species of the genus *Corbicula*. III. The species of the genus *Corbicula* from China, south-eastern Russia, Thibet, Formosa and the Philippine Islands.** Mem. Indian Mus., 9. 49-68, 1929.
- R Development Core team: **A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.** URL <http://www.R-project.org>. 2007.
- Rajagopal S., Van der Velde G., Bij de Vaate A.: **Reproductive biology of the Asiatic clams *Corbicula fluminalis* and *Corbicula fluminea* in the River Rhine.** Arch. Hydrobiol., 149(3). 403-420, 2000.
- Rempel L.L., Richardson J.S., Healey M.C.: **Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river.** Freshwater Biol., 45. 7-73, 2000.
- Renard E., Bachmann V., Cariou M.L., Moreteau J.C.: **Morphological and molecular differentiation of invasive freshwater species of the genus *Corbicula* (*Bivalvia*, *Corbiculidea*) suggest the presence of three taxa in French rivers.** Mol. Ecol., 9. 2009-2016, 2000.
- Ricciardi A.: **Are modern Biological Invasions an Unprecedented Form of Global Change?** Conserv. Biol. 21. 329-336, 2007.
- Ricciardi A., Rasumussen J.B.: **Extinction rates of North American freshwater fauna.** Conservation Biology, 13(5). 1220-1222, 1999.
- Richards D.C.: **The New Zealand mudsnail invades the western United States.** Aquatic Nuisance Species Digest (Gray Freshwater Center, Navarre, MN), 4(4). 42-44, 2002.
- Richnovszky A.: **Baja és környékének Mollusca faunája.** Állattani Közl., 50. 121-127, 1963.
- Richnovszky A.: **Data of the Mollusk Fauna of the Flood Area of the Danube.** Op. Zool., 7(1). 195-205, 1967.
- Richnovszky A.: **A magyarországi Duna-szakasz puhatestű faunájának ökológiai viszonyai.** Állattani Közl., 57. 125-130, 1970.
- Richnovszky A., Pintér L.: **A vízicsigák és kagylók (Mollusca) kishatározója.** In: *Vízügyi Hidrológia 6*, Szerk.: Felföldy L. VIZDOK Budapest, 206 p., 1979.
- Rintelen T.V., Glaubrecht M.: **Rapid evolution of sessility in an endemic species flock of the freshwater bivalve *Corbicula* from ancient lakes on Sulawesi, Indonesia.** Biol. Lett., 2. 73-77, 2006.
- Röhl A.: **Network: a Program Package for Calculating Phylogenetic Networks,** Mathematisches Seminar. University of Hamburg, Hamburg. 1997.

- Saunders J.F., Kling G.W.: **Species distributions and shell characteristics of *Pisidium* in the Colorado Front Range: the role of abiotic factors.** *Freshwater Biol.*, 24. 275-285, 1990.
- Sax D.F., Stachowicz J.J., Gaines S.D.: **Species invasions: insights into ecology, evolution and biogeography.** Sinauer, Sunderland. 2005.
- Sedell J.R., Reeves G.H., Hauer F.R., Stanford J.A., Hawkins C.P.: **Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems.** *Environ. Manage.*, 14. 711-724, 1990.
- Schleuter M.: **Ausbreitung der Körbchenmuscheln *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) und *Corbicula fluminalis* (Müller, 1774) in Main.** *Lauterbornia*, 12. 17-20, 1992.
- Schultz H., Schultz O.: **"Erstnachweis der Gemeinen Kahnschnecke, *Theodoxus fluviatilis* (LINNAEUS, 1758) in Österreich (Gastropoda: Neritidae)".** *Ann. Naturhist. Mus. Wien*, 103B. 231-241, 2001.
- Serafinski W., Rembecka I., Strzelec M.: **Biometrics and life cycle of *Physa acuta* Draparnaud 1805 (Gastropoda, Basommatophora: Physidae) under human impact.** *Folia Malacol.*, 3. 139-147: 1989.
- Siripattawan S., Park J.-K., Foighil D.Ó.: **Two lineages of the introduced Asian freshwater clam *Corbicula* occur in North America.** *J. Moll. Stud.*, 66. 423-429, 2000.
- Skuzka L., Labecka A.M., Domagala J.: **Cytogenetic and morphological characterization of *Corbicula fluminalis* (O.F. Müller, 1774) (Bivalvia: Veneroida: Corbiculidae): Taxonomic status assessment of a freshwater clam.** *Folia Biol. (Krakow)*, 57. 177-185, 2009.
- Smock L.A.: **Relationship between body size and biomass of aquatic insects.** *Freshwater Biol.*, 10. 375-383, 1980.
- Soós L.: **Mollusca, Lamellibranchia (Bivalvia).** In: *Fauna Hungariae.* Szerk.: Székessy V. Budapest: Akadémiai Kiadó. 1957. 19(1). 1-32.
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L.: **Factors influencing the occurrence and distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Lima estuary.** *Ann. Limnol.-Int. J. Limn.*, 42. 165-171, 2006.
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L.: **Species composition and monthly variation of the Molluscan fauna in the freshwater subtidal area of the River Minho estuary.** *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 75. 90-100, 2007a.
- Sousa R., Freire R., Rufino M., Méndez J., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L.: **Genetic and shell morphological variability of the invasive bivalve *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in two Portuguese estuaries.** *Estuar Coast Shelf Sci.*, 74. 166-174, 2007b.
- Sousa R., Nogueira A.J.A., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L.: **Growth and extremely high production of the non-indigenous invasive species *Corbicula fluminea* (Müller,**

- 1774): possible implications for ecosystem functioning.** Estuar Coast Shelf Sci., 80. 289-295, 2008a.
- Sousa R., Dias S., Freitas V., Antunes C.: **Subtidal macrozoobenthic assemblages along the River Minho estuarine gradient (north-west Iberian Peninsula).** Aquat. Conserv., 18. 1063-1077, 2008b.
- Sousa R., Antunes C., Guilhermino L.: **Ecology of the invasive Asian clam *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in aquatic ecosystems: an overview.** Ann. Limnol., 44. 85 – 94, 2008c.
- Sousa R., Rufino M., Gaspar M., Antunes C., Guilhermino L.: **Abiotic impacts on spatial and temporal distribution of *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) in the River Minho Estuary, Portugal.** Aquat. Conserv., 18. 98-110, 2008d.
- Sousa R., Gutiérrez J.L., Aldridge D.C. : **Non-indigenous invasive bivalves as ecosystem engineers.** Biol. Inv., 11. 2367- 2385, 2009.
- Sousa R., Ilarri M., Souza A., Antunes C., Guilhermino L. : **Rapid decline of the greater European peaclam at the periphery of its distribution.** Ann. Limnol. – Int. J.Lim., 47(3). 199-209, 2011a.
- Sousa R., Pilotto F., Aldridge D.C. : **Fouling of European freshwater bivalves (Unionidae) by the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*).** Freshwater Biol., 56. 867-876. 2011b.
- Sparks R.E.: **Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains.** BioScience, 45(3). 168-182, 1995.
- StatSoft, Inc.: **Statistica 6.0 for Windows (computer program manual).** StatSoft, Tulsa, Oklahoma. 2001.
- Starobogatov Y.I.: **Fauna of molluscs and zoographical zoning of continental waterbodies.** Nauka Press, Leningrad. 1970.
- Strayer D.L.: **Use of flow refuges by unionid mussels in rivers.** J. N. Am. Benthol. Soc., 18(4). 468-476, 1999.
- Strayer D.L., Downing J.A., Haag W.R., King T.L., Layzer J.B., Newton T.J., Nichols S.J.: **Changing perspectives on pearly mussels, North America's most imperiled animals.** BioScience, 54. 429-439, 2004.
- Strzelec M., Królczyk A.: **Factors affecting snail (Gastropoda) community structure in the upper course of the Warta river (Poland).** Biologia, 59(2). 159-163, 2004.
- Swamikannu X., Hoagland K.D.: **Effects of Snail Grazing on the Diversity and Structure of a Periphyton Community in an Eutrophic Pond.** Can. J. Fish. Aquat. Sci, 46(10). 1698-1704, 1989.

- Szekeres J., Molnár M., Csányi B., Szalóky Z.: **Macrozoobenthon investigations on two Danube cross-sections (Rajka and Szob) with dredging method.** Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 20. 209-218, 2008.
- Taylor D.W.: **Introduction to Physidae (Gastropoda: Hygrophila). Biology, classification, morphology.** Rev. Biol. Trop., 51 (1). 1-299, 2003.
- Ter Braak C.J.F., Smilauer P.: **CANOCO Reference manual and CanoDraw for Windows User's guide: Software for Canonical Community Ordination.** (ver. 4.5) Biometris, Wageningen & České Budejovice 500 p., 2002.
- Thorp J.H., Delong M.D.: **The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems.** Oikos, 70. 305-308, 1994.
- Thorp J.H., Thoms M.C., Delong M.D.: **The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time.** River Res. Appl., 22. 123-147, 2006.
- Tittizer T.: **Ausbreitung aquatischer Neozoen (Makrozoobenthos) in den europäischen Wasserstrassen, erläutert am Beispiel des Main-Donau-Kanals.** In Güteentwicklung der Donau, Rückblick und Perspektiven. Schriftenreihe des Bundesamtes für Wasserwirtschaft (Wien), 4. 113-134, 1997.
- Tittizer T.: **Faunakicserélődés a Rajna és a Duna vízrendszere között.** Acta Biol. Debrecina, Suppl. Oecol. Hung., 14. 231-245, 2006.
- Tittizer T., Taxacher M.: **Erstnachweis von *Corbicula fluminea/fluminalis* (Müller, 1774) (Corbiculidae, Mollusca) in the River Danube.** Lauterbornia, 31. 103-107, 1997.
- Tóth M., Bába K.: **The mollusca fauna of the Tisza and its tributaries.** Tiscia (Szeged), 16. 169-181, 1981.
- Tóry K.: **A Duna és szabályozása.** Akadémiai Kiadó, Budapest, 454 p., 1952.
- Tyahun Sz.: **Populationdynamische Untersuchungen der Mesofauna in den Laichkrautbeständen des Donauarmes von Soroksár.** Opusc. Zool., 13(1-2). 83-106, 1977.
- Tyutin A.V., Slynko Yu.V.: **The first finding of the black sea snail *Lithoglyphus naticoides* (Gastropoda) and its associated species-specific trematoda in the Upper-Volga basin.** Russ. J. Biol. Inv., 1. 45-49, 2010.
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W., Sedell J.R., Cushing C.E.: **The river continuum concept.** Can. J. Fish. Aquat. Sci., 37. 130-137, 1980.
- Varga A., Csányi B.: **Malacological data from the upper part of the Danube in Hungary (1994).** Malacol. Newsletter, 15. 77-88, 1996.
- Varga A., Csányi B., Majoros G.: **Data on distribution of mussel species in Hungarian rivers based on faunal research of the last decade II. (Mollusca-Bivalvia).** Fol. Hist.-Nat. Mus. Matraensis, 23. 347-367, 1998-1999.

- Varga A., Juhász P.: ***Sphaerium (Cyrenastrum) solidum* (Normand, 1844) a species new to the fauna of Hungary (Bivalvia, Sphaeriidae)**. Folia Historico-naturalia Musei Matraensis, 26. 121-124, 2002.
- Varga A., Uherkovich Á.: **Malakológiai vizsgálatok a Duna-Dráva Nemzeti Park Gemenci Tájvédelmi Körzetében (Mollusca)**. Malakol. Táj., Gyöngyös, 20. 107-141, 2002.
- Varga A., Kovács T., Juhász P.: ***Sphaerium (Cyrenastrum) solidum* (Normand, 1844), *Corbicula fluminea* (O.F. Müller, 1774) újabb magyarországi előfordulása (Bivalvia: Sphaeriidae, Corbiculidae)**. Mal. Newsl., 21. 69-72, 2003.
- Vaughn C.C. , Hakenkamp C.C.: **The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems**. Freshwater Biol., 46. 1431-1446, 2001.
- Vernaux, J. : **Cours d'eau de Franche-Comté (massif du Jura) – recherches écologiques sur le réseau hydrographique du Doubs**. Essai de biotypologie. These Doct. Sci. Nat., Univ. Besancon: 1-257, 1973.
- Vincent B., Rioux H., Harvey M.: **Factor affecting the structure of epiphytic gastropod communities in St. Lawrence River (Quebec, Canada)**. Hydrobiologia, 220. 57-72, 1991.
- Vrabec V., Čejka T., Šporka F., Hamerlík L., Král D.: **First record of *Corbicula fluminea* (Mollusca, Bivalvia) from Slovakia with a note about its dispersion in Central Europe**. Biologia, 58(5). 942-952, 2003.
- Wagner J.: **Magyarország *Pisidium*ai (Die Pisidien Ungarns)**. Ann. Mus. Nat. Hung., 36. 1-10, 1943.
- Ward J.V., Stanford J.A.: **The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers**. Regul. Rivers, 10(2-4). 159-168, 1982.
- Way C.M., Hornbach D.J., Miller-Way C.A., Payne B.S., Miller A.C.: **Dynamics of filter feeding in *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae)**. Can. J. Zool., 68. 115-120, 1990.
- Webb D.A.: **What are the criteria for presuming native status?** Watsonia 15. 231-236. 1985.
- Wenzel F., Meyer E., Schwoerbel J.: **Morphometry and biomass determination of dominant mayfly larvae (Ephemeroptera) in running waters**. Arch. Hydrobiol., 118 (1). 31-46, 1990.
- Wethington A.R.: **Family Physidae**. A supplement to the workbook accompanying the FMCS Freshwater Identification Workshop, University of Alabama, Tuscaloosa, 24 pp., 2004.
- Williamson M.H., Fitter A.: **The characters of successful invaders**. Biol. Conserv., 78(1-2). 163-170, 1996.
- Winterbottom J.H., Orton S.E., Hildrew A.G., Lancaster J.: **Field experiments on flow refugia in streams**. Freshwater Biol., 37. 569-580, 1997.

- Zettler M.L., Frankowski J., Bochert R., Röhner M.: **Morphological and ecological features of *Theodoxus fluviatilis* (Linnaeus, 1758) from baltic brackish water and german freshwater populations.** J.Conchol., 38(3). 305-316, 2004.
- Zieritz A., Waringer J.: **Distribution patterns and habitat characterization of aquatic Mollusca in the Weidlingbach near Vienna, Austria.** Arch. Hydrobiol., Suppl. Large Rivers, 18. 271-292, 2008.
- Zieritz A., Hoffman J.I., Amos W., Aldridge D.C.: **Phenotypic plasticity and genetic isolation-by-distance in the freshwater mussel *Unio pictorum* (Mollusca: Unionoida).** Evol. Ecol., 24. 923-938, 2010.

10. A doktori kutatás eredményeinek közlései

Lektorált, impakt faktorraal bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Hornung E., Sousa R.: **Spatial distribution of bivalves in relation to environmental conditions (Middle Danube catchment, Hungary)**. Community Ecology, 12(2). 210-219, 2011. IF: 0,974

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B., Fehér Z.: **A Comparative Study of Two *Corbicula* Morphs (*Bivalvia*, *Corbiculidae*) Inhabiting River Danube**. Internat. Rev. Hydrobiol., 96(3). 257-273, 2011. IF: 1,48

Lektorált, impakt faktorraal nem bíró tudományos folyóiratban megjelent/elfogadott publikációk

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A bentál strukturális és funkcionális elemei a Duna vízrendszerében 3. A kagylófauna térbeli mintázata a környezeti változók függvényében**. Hidrológiai Közlöny, 91: 29-32, 2011.

Oertel N., Nosek J., Bódis E., Borza P., Tóth B.: **A bentál strukturális és funkcionális elemei a Duna vízrendszerében 2. A meio- és makrogerinctelen társulások**. Hidrológiai Közlöny, 91: 65-68, 2011.

Oertel N., Nosek J., Bódis E., Borza P., Tóth B.: **Dunai makrogerinctelen-mintavételek tanulságai a Gödi-sziget térségében**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 21. 139-153, 2010.

Nosek J., Oertel N., Bódis E., Tóth B.: **A bentikus szerves anyag és a makrogerinctelen társulások tér- és időbeli változása a Duna Kismaros (1688 fkm) és Göd (1668 fkm) közötti szakaszán**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 20. 165-179, 2009.

Bódis E., Nosek J., Oertel N.: **Spatio-temporal pattern of mussels (*Corbiculidae*, *Dreissenidae*, *Sphaeriidae*) in the water-system of the Hungarian Danube**. Arch. Hydrobiol. Suppl. Large Rivers, 18(1-2). 293-308, 2008.

Bódis E.: **Contribution to the macroinvertebrate fauna of the Hungarian Danube IV. Mussels (*Bivalvia*: *Corbiculidae*, *Dreissenidae*, *Sphaeriidae*, *Unionidae*)**. Folia Historico Naturalia Musei Matraensis, 32. 57-68, 2008.

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A kagylófauna longitudinális eloszlása a Duna vízrendszerében**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 18. 09-20, 2008.

Bódis E.: **Spatio-temporal pattern of the small-sized mussel fauna in the Danube above Budapest**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 16. 21-32, 2007.

Bódis E.: **The biomass dynamics of *Corbicula fluminea* invasive mussel**. Acta Biol. Debr. Oecol. Hung., 16. 9-20, 2007.

Könyvfejezet

Puky M., Ács É., Bódis E., Borza P., Kiss K.T., Tóth A.: **Biológiai inváziók a magyarországi Duna-szakaszon.** Válogatás az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet kutatási eredményeiből, 2009. ÖBKI Műhelyfüzetek 2. pp. 99-103, 2010. ISBN: 978-963-8391-47-6.

Konferencia kiadvány

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Longitudinal dispersion of mussel fauna in a second order stream - Danube continuum in North Hungary.** In: Proceedings of the 37th International Conference of IAD, Chisinau, Moldova, pp. 97-102, 2008. ISBN 978-86-911997-0-8.

Puky M., Ács É., Bódis E., Borza P., Kiss K. T., Tóth A.: **Invasive algae, plant, bivalve and crustacean species along the Hungarian Danube section: arrival time, colonisation characteristics, relative importance.** In: Proceedings of the 37th International Conference of IAD, Chisinau, Moldova, pp. 76-81, 2008. ISBN 978-86-911997-0-8.

Konferencia prezentációk

Bódis E., Pohner Zs., Tóth B., Oertel N., Ács É., Bíró P.: **Két veszélyeztetett kagylófaj intraspecifikus diverzitásának vizsgálata.** LIII Hidrobiológus napok, Tihany, 2011.

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Effects of environmental variables on mussel assemblages along a second order stream – large river continuum in North Hungary.** 38th International Conference of IAD, Dresden, Germany, 2010.

Oertel N., Nosek J., Bódis E., Borza P., Tóth B.: **Spatio-temporal changes of benthic organic matter and macroinvertebrate communities in the Danube Bend (Hungary).** 38th International Conference of IAD, Dresden, Germany, 2010.

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A bentál strukturális és funkcionális elemei a Duna vízrendszerében 3. A kagylófauna térbeli mintázata a környezeti változók függvényében.** LII. Hidrobiológus napok, Tihany, 2010.

Oertel N., Nosek J., Bódis E., Borza P., Tóth B.: **A bentál strukturális és funkcionális elemei a Duna vízrendszerében 2. A meio- és makrogerinctelen társulások.** LII. Hidrobiológus napok, Tihany, 2010.

Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A kagylóegyüttesek térbeli mintázatát befolyásoló környezeti változók vizsgálata egy másodrendű patak-folyam kontinuum mentén.** VII. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Sümeg, 2010.

- Oertel N., Nosek J., Bódis E., Borza P., Tóth B.: **Dunai makrogerinctelen mintavételek tanulságai a Gödi-sziget térségében.** VII. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Sümeg, 2010.
- Puky M., Ács É., Bódis E., Borza P., Erős T., Kiss K., Tóth A.: **Aquatic invasions along the Danube accelerated around the millenium in Hungary: colonisation characteristics, taxonomical differences, relative importance.** World Conference on Biological Invasions and Ecosystem Functioning, Porto, Portugal, 2009.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Spatio-temporal dynamics of malacofauna along a second order stream - large river continuum.** 2nd European Congress of Conservation Biology, Prague, Czech Republic, 2009.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth A., Tóth B.: **Investigation of longitudinal pattern of malacofauna and sediment characteristics with ArcInfo 9.3.** GISDATA Users Conference 2009, Opatija, 2009.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A malakofauna tér-időbeli dinamikája egy kontinuum rendszer mentén.** VI. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Villány, 2009.
- Nosek J., Oertel N., Bódis E., Tóth B.: **A bentikus szerves anyag és a makrogerinctelen társulások tér- és időbeli változása a Duna Kismaros (1688 fkm) és Göd (1668 fkm) közötti szakaszán.** VI. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Villány, 2009.
- Puky M., Ács É., Bódis E., Borza P., Kiss K., Tóth, A.: **Invázív fajok a Duna magyarországi szakaszán.** 8. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged, 2009.
- Bódis E., Hornung E.: **A malakofauna longitudinális eloszlása egy patak-folyam kontinuum mentén.** MTA ÁTB és az ÁODI közös januári éves konferenciája, Budapest, 2009.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Longitudinal distribution of malacofauna in the water system of River Danube.** Molluscan Forum, Natural History Museum, London, 2008.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Longitudinal dispersion of mussel fauna in a second order stream - Danube continuum in North Hungary.** 37th International Conference of IAD, Chisinau, Moldova. 2008.
- Puky M., Ács É., Bódis E., Borza P., Kiss K. T., Tóth A.: **Invasive algae, plant, bivalve and crustacean species along the Hungarian Danube section: arrival time, colonisation characteristics, relative importance.** 37th International Conference of IAD, Chisinau, Moldova, 2008.

- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **Biomass and population dynamics in genus *Corbicula* in the Hungarian Danube section.** Neobiota: 5th European Conference on Biological Invasions, Prague, Czech Republic, 2008.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N., Tóth B.: **A kagylófauna longitudinális eloszlása a Duna vízrendszerében.** V. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Nyíregyháza, 2008.
- Bódis E., Hornung E.: **A *Corbicula fluminea* invazív kagylófaj tér-időbeli és biomassza dinamikája a magyar Duna-szakaszon.** MTA ÁTB és az ÁODI közös januári éves konferenciája, Budapest, 2008.
- Bódis E., Hornung E., Nosek J., Oertel N.: **Spatio-temporal and biomass dynamics of *Corbicula fluminea*, an invasive mussel in the Hungarian Danube section.** World Congress of Malacology, Antwerp, 2007.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N.: **A magyarországi Duna-szakasz kagyló faunájának vizsgálata az elmúlt évtizedben.** XLIX. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2007.
- Bódis E.: **A *Corbicula fluminea* invazív kagylófaj biomassza dinamikája.** IV. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Tihany, 2007.
- Bódis E.: **A kistestű kagylófauna tér- és időbeli mintázata a Budapest feletti Duna-szakaszon.** IV. „MaViGe” Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Tihany, 2007.
- Bódis E., Hornung E.: **Az invazív kagylófajok életmenet jellemzői.** III. Szünzoológiai Szimpózium, Budapest, 2007.
- Bódis E., Nosek J., Oertel N.: **Mussel fauna (*Corbiculidae*, *Dreissenidae*, *Sphaeriidae*) in the water-system of the Hungarian Danube.** 36th International Conference of the International Association for Danube Research (IAD), Klosterneuburg & Vienna, 2006.

11. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném kifejezni köszönetemet témavezetőimnek, Dr. habil Hornung Erzsébetnek, valamint Dr. Nosek Jánosnak a doktori munka során nyújtott emberi és szakmai támogatásukért.

Köszönet illeti a PhD tanulmányok elvégzésének lehetőségéért a SzIE Állatorvos-tudományi Doktori Iskolát, támogatásukért annak volt és jelenlegi vezetőit, Dr. Huszenicza Gyulát és Dr. Rusvai Miklóst.

Köszönettel tartozom támogatásukért a Magyar Dunakutató Állomás volt osztályvezetőinek, Dr. Oertel Nándornak és Dr. Kiss Keve Tihamérnek, valamint a Duna-kutató Intézet igazgatójának, Dr. Gutti Gábornak, hogy a kutatómunkámat az intézet keretein belül végezhettem.

Segítségükért és értékes tanácsaikért ezúton szeretnék köszönetet mondani Dr. Oertel Nándornak, Dr. Fehér Zoltánnak, Dr. Ronaldo Gomes de Sousanak, Dr. Majoros Gábornak, és Dr. Sólymos Péternek.

Köszönöm Dr. Thomas von Rintelennek, a berlini Humboldt Egyetem Természettudományi Múzeum tudományos főmunkatársának a *Corbicula* minták genetikai elemzését, és Tóth Bencének a mederanyag szervesanyag-tartalmának és frakciók szerinti megoszlásának analizálását.

Továbbá a terepi és a labormunka során nyújtott segítségükért köszönetemet fejezem ki Bodrogi Bertának, Borza Péternek, Pohner Zsuzsannának, Sipkay Csabának, Tóth Adriennek, Tóth Bencének, Tóth Balázsnak és Tumbász Anettnek.

A kutatómunka anyagi háttérét az OTKA T 046180 számú pályázata biztosította.

12. Mellékletek

1. melléklet: A mintavételi helyek környezeti paraméter értékei 2007-ben (átlagok és szórások, * a mellékágaknál a rendűség a főág szerint szerepel).

SITES	Duna főága										Duna mellékágai								
	másodrendű patakok					ipoly					LR6	SA1	SA2	SA3					
	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4					LR5	LR6			
KŐ (6-30 cm)																			
KAVICS (0.2-6 cm)																			
HOMOK (0.005-0.2 cm)																			
ISZAP (<0.005 cm)																			
DETritusz																			
VEGETÁCIÓ																			
PATAKRENDŰSÉG	2	2	3	3	4	4	4	9	9	9	9	9	9	9	9	9*	9*	9*	9*
HOSSZANTI TULAJDONSAGOK	264.6	253.0	138.4	116.1	113.1	108.8	108.8	99.1	99.7	100.9	97.2	94.2	90.5	106.7	92.7	93.6			
MAGASSÁG (m)	2.0	2.5	3.5	4.0	13.0	42.0	465.0	384.0	482.0	384.0	375.0	458.0	602.0	14.0	101.0	97.0			
MEDERSÉLESÉG (m)	1754.9	1754.5	1748.2	1745.3	1744.8	1718.0	1689.4	1669.8	1669.8	1669.8	1614.0	1530.0	1526.0	1669.8	1636.3	1634.6			
TÁVOLSÁG A DUNA TORKOLATÁTÓL (km)	0.108	0.217	0.118	0.152	0.000	0.138	0.132	0.101	0.100	0.101	0.376	0.081	0.073	0.000	0.040	0.092			
VÍZSEBESSÉG (m s ⁻¹)	(±0.082)	(±0.076)	(±0.114)	(±0.111)	(±0.000)	(±0.055)	(±0.036)	(±0.043)	(±0.000)	(±0.043)	(±0.134)	(±0.025)	(±0.014)	(±0.000)	(±0.022)	(±0.036)			
HŐMÉRSÉKLET (°C)	13.7	16.4	14.7	13.6	17.3	18.4	19.2	18.3	18.8	18.3	18.7	19.1	22.8	19.2	17.1	17.6			
ZAVAROSSÁG (fmu)	21.3	30.3	41.9	38.7	13.9	13.7	61.0	16.8	20.0	16.8	25.5	19.3	25.0	21.3	20.6	25.7			
VEZETŐKÉPESÉG (µS cm ⁻¹)	(±14.0)	(±9.6)	(±7.3)	(±50.5)	(±5.7)	(±10.6)	(±38.4)	(±4.2)	(±6.6)	(±4.2)	(±10.8)	(±8.1)	(±9.2)	(±8.9)	(±4.7)	(±9.2)			
FIZIKO-KÉMIAI PARAMÉTEREK	355.8	357.0	610.0	632.3	596.5	597.5	381.5	381.3	369.8	381.3	391.5	384.3	391.5	471.5	423.5	462.3			
REDOX -POTENCIÁL (mV)	(±12.2)	(±6.0)	(±34.0)	(±66.2)	(±34.2)	(±33.2)	(±36.2)	(±38.2)	(±32.4)	(±38.2)	(±32.1)	(±24.9)	(±22.1)	(±99.1)	(±19.8)	(±36.1)			
OLDOTT OXIGÉN (mg l ⁻¹)	197.3	196.8	222.8	181.0	177.8	172.8	168.3	164.5	164.5	155.5	182.8	242.0	220.3	164.8	266.0	248.8			
	(±92.3)	(±101.1)	(±50.2)	(±13.0)	(±96.0)	(±47.8)	(±7.5)	(±29.2)	(±29.2)	(±4.5)	(±56.6)	(±48.7)	(±35.6)	(±44.0)	(±45.2)	(±44.8)			
pH	6.7	7.2	6.7	8.1	7.8	8.8	8.4	7.7	7.7	5.7	8.1	8.3	7.4	8.1	6.7	7.3			
	(±2.8)	(±2.9)	(±3.3)	(±3.7)	(±3.7)	(±3.4)	(±2.9)	(±1.2)	(±1.2)	(±1.3)	(±4.2)	(±4.4)	(±2.8)	(±1.8)	(±4.2)	(±4.6)			
	8.3	8.2	8.1	8.3	8.4	8.6	8.9	8.9	8.9	8.9	8.4	8.4	8.6	8.8	8.1	8.1			
	(±0.3)	(±0.6)	(±0.4)	(±0.4)	(±0.5)	(±0.6)	(±0.1)	(±0.5)	(±0.5)	(±0.3)	(±0.3)	(±0.5)	(±0.3)	(±0.3)	(±0.5)	(±0.4)			
DURVA (2.36-0.75 mm)	29.97	31.36	40.56	19.04	2.35	1.06	0.41	24.68	0.30	0.30	30.77	2.35	0.53	3.60	13.79	26.56			
	(±15.89)	(±4.90)	(±5.46)	(±7.51)	(±1.36)	(±0.19)	(±0.21)	(±8.56)	(±0.12)	(±0.91)	(±10.91)	(±1.93)	(±0.20)	(±10.47)	(±0.64)	(±4.09)			
FINOM (0.75-0.25 mm)	23.53	23.18	47.37	33.20	23.90	21.69	0.79	35.18	12.25	12.25	20.53	20.60	1.94	7.76	37.51	44.41			
	(±2.24)	(±3.59)	(±3.01)	(±3.94)	(±13.55)	(±13.83)	(±0.28)	(±13.03)	(±6.49)	(±6.49)	(±2.19)	(±34.53)	(±0.39)	(±16.40)	(±2.69)	(±3.88)			
NAGYON FINOM (0.25-0.063 mm)	27.02	22.64	6.10	19.64	47.45	32.08	30.17	37.28	83.52	83.52	25.12	47.78	44.58	78.37	40.71	22.57			
	(±4.45)	(4.24)	(±1.87)	(±2.02)	(±5.14)	(±9.39)	(±16.84)	(±11.97)	(±1.95)	(±1.95)	(±9.33)	(±33.07)	(±18.47)	(±22.25)	(±4.36)	(±4.93)			
ULTRA FINOM (< 0.063 mm)	19.48	22.83	5.97	28.13	26.30	45.17	68.63	2.85	3.92	3.92	23.58	29.26	52.95	10.27	7.99	6.46			
	(±10.20)	(±7.82)	(±1.49)	(±8.06)	(±13.48)	(±10.71)	(±16.46)	(±3.45)	(±4.55)	(±4.55)	(±4.45)	(±16.84)	(±17.95)	(±6.62)	(±4.53)	(±3.88)			
CBOM (g m ⁻²)	365.3	422.6	500.0	199.9	82.9	183.5	23.0	39.3	39.3	38.6	127.4	25.6	66.5	75.7	255.9	55.4			
	(±301.0)	(±248.7)	(±142.2)	(±25.4)	(±44.8)	(±28.6)	(±9.4)	(±11.2)	(±11.2)	(±7.8)	(±81.1)	(±7.4)	(±12.0)	(±29.1)	(±226.0)	(±20.6)			
FBOM (g m ⁻²)	341.2	318.2	543.3	318.2	213.1	250.5	43.9	55.2	66.0	66.0	73.0	110.0	130.2	109.6	208.7	77.8			
	(±89.6)	(±176.0)	(±158.9)	(±22.7)	(±58.5)	(±121.9)	(±7.5)	(±28.6)	(±4.7)	(±4.7)	(±58.2)	(±90.1)	(±27.7)	(±51.3)	(±101.6)	(±28.0)			
VBOM (g m ⁻²)	458.6	389.0	103.3	382.2	320.1	279.2	320.4	65.9	348.7	348.7	68.6	344.4	428.0	462.2	171.8	74.7			
	(±74.5)	(±100.1)	(±15.3)	(±89.9)	(±44.9)	(±100.4)	(±88.7)	(±28.5)	(±28.5)	(±83.0)	(±47.8)	(±247.7)	(±168.9)	(±278.3)	(±46.0)	(±26.8)			
UBOM (g m ⁻²)	1141.4	940.3	389.1	1657.8	1010.0	1661.9	2493.7	53.1	162.9	162.9	394.7	981.8	2234.6	431.2	377.4	208.2			
	(±271.6)	(±330.7)	(±55.1)	(±423.1)	(±405.7)	(±297.5)	(±620.2)	(±70.1)	(±184.8)	(±184.8)	(±199.2)	(±865.3)	(±266.9)	(±104.5)	(±71.1)	(±71.1)			
TBOM (g m ⁻²)	2306.5	2070.1	1535.7	2558.0	1626.1	2375.1	2881.1	213.4	616.1	616.1	663.6	1461.8	2859.4	1078.7	1013.8	416.2			
	(±310.9)	(±285.6)	(±323.0)	(±485.9)	(±415.9)	(±385.9)	(±544.3)	(±80.2)	(±181.7)	(±181.7)	(±353.4)	(±836.8)	(±869.2)	(±574.7)	(±390.3)	(±97.2)			

3. melléklet: A kagylófajok éves átlagos denzitás (egyed m⁻²) értékei, előfordulási gyakorisága és relatív abundanciája 2007-ben.

VÍZTÍPUSOK	Duna főága										Duna mellékágai						Előfordulási gyakoriság	Relatív abundancia
	másodrendű patak					harmadrendű patak					Ipoly							
HELY	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5	LR6	SA1	SA2	SA3	SA3	SA3	
<i>Anodonta anatina</i>					0.625		0.125	0.500	0.250	0.125	0.500	0.250	0.125	0.250	0.250	40.00%	0.21%	
<i>Anodonta woodiana</i>							0.250	14.750						0.375	0.750	26.67%	1.82%	
<i>Corbicula fluminea</i>					0.125	9.500	13.000	89.875	3.750	1.125	11.125	3.000	0.625	1.250	1.250	66.67%	15.09%	
<i>Corbicula fluminalis</i>								21.500								6.67%	2.43%	
<i>Dreissena polymorpha</i>					0.250	0.625	0.125	0.375	0.750	8.750	1.750	0.125	1.750	0.125	0.125	53.33%	1.44%	
<i>Dreissena rostriformis bugensis</i>								0.125								6.67%	0.01%	
<i>Musculium lacustre</i>					1.000	11.875	39.250	0.250	3.750	4.125	1.750	0.500	0.750	0.750	0.375	33.33%	0.41%	
<i>Pisidium amnicum</i>					0.125	2.750	0.250	1.125	0.250					3.500	2.375	46.67%	6.99%	
<i>Pisidium casertanum</i>	0.625	0.375	0.625	18.750												80.00%	3.55%	
<i>Pisidium casertanum var. ponderosum</i>					21.125	1.875	16.875	1.125	17.375	0.125	0.125	0.125	3.125	3.500	15.000	73.33%	0.13%	
<i>Pisidium henslowianum</i>					0.125	0.125	22.375	1.500					0.125	1.750	5.000	46.67%	9.09%	
<i>Pisidium moitessierianum</i>					1.125	1.375			3.125				0.125	0.125	2.000	40.00%	3.51%	
<i>Pisidium nitidum</i>				0.125												6.67%	0.89%	
<i>Pisidium personatum</i>					23.500	28.125	23.500	4.375	0.875	9.875	9.875	0.500	75.750	47.125	60.00%	24.17%	0.01%	
<i>Pisidium subtruncatum</i>					11.500	1.125	5.750	2.625	91.375	0.375	0.125	0.250	19.250	9.125	3.875	73.33%	24.17%	
<i>Pisidium supinum</i>					0.250	0.375								0.375	0.250	26.67%	16.45%	
<i>Pseudanodonta complanata</i>					8.875	2.625	0.125							1.000	0.750	46.67%	0.14%	
<i>Sphaerium corneum</i>					0.750	6.500	3.750			16.250			3.125	0.125		40.00%	1.61%	
<i>Sphaerium rivicola</i>					0.375	31.750	0.125	17.125		0.375	4.750	2.125				46.67%	3.45%	
<i>Sphaerium solidum</i>					0.250	4.125										13.33%	6.41%	
<i>Unio crassus</i>					3.875	0.125								0.625	0.375	33.33%	0.49%	
<i>Unio pictorum</i>					0.625	0.125								2.125	1.500	53.33%	0.59%	
<i>Unio tumidus</i>					0.625	0.125		1.125	1.125	0.250	3.500	0.375	2.125	1.500	1.500	53.33%	1.09%	
Összesített fajszám	1	1	1	2	11	16	14	6	10	7	10	14	15	16	16			
Összesített denzitás (egyed/m ²)	0.625	0.375	0.625	18.875	68.625	66.500	153.875	17.750	227.750	8.625	23.125	69.875	43.750	101.625	81.875			

5. melléklet: A csigafajok éves átlagos denzitás értékei (egyed m⁻²), előfordulási gyakorisága és relatív abundanciája 2007-ben.

VÍZTÍPUSOK	Duna főága										Duna mellékágai					Relatív abundancia	
	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5	LR6	SA1	SA2	SA3		Előfordulási gyakoriság
<i>Acroloxus lacustris</i>								0.125	2.500			0.125	0.125		1.000	6.67%	0.04%
<i>Ancylus fluviatilis</i>			0.875	0.250	0.250	0.125	0.125									46.67%	0.16%
<i>Anisus vortex</i>					0.125	0.125										13.33%	0.01%
<i>Bathymphalus contortus</i>					3.375	0.125		0.250	0.625		4.875			1.125	2.750	46.67%	0.00%
<i>Bithynia tentaculata</i>					13.625	81.750	0.125	55.750	4.750	138.500	9.750		0.125	0.375	9.250	66.67%	11.80%
<i>Borysthena naticina</i>					0.625	0.250	0.125	5.250				0.250	0.125	0.250		46.67%	0.26%
<i>Esperia esperi</i>					0.625	0.125		6.000								20.00%	0.25%
<i>Esperia daudebartii</i>												0.125				6.67%	0.00%
<i>Ferrissia fragilis</i>				0.375				0.500								13.33%	0.03%
<i>Galba truncatula</i>						0.250							0.125	0.125		20.00%	0.02%
<i>Gyraulus albus</i>					0.750	12.500					3.500	0.125	4.625	1.000		0.00%	0.00%
<i>Gyraulus crista</i>																46.67%	0.89%
<i>Haitia acuta</i>			1.125													0.00%	0.00%
<i>Hippeutis complanatus</i>																73.33%	77.00%
<i>Lithoglyphus naticoides</i>					2.125	39.250	577.625	1.375	327.500	97.875	643.500	316.625	25.375	15.125	2.250	20.00%	0.06%
<i>Lymnaea stagnalis</i>					1.000					0.125	0.500					20.00%	0.00%
<i>Melanooides tuberculatus</i>												0.375	0.125		0.125	6.67%	0.00%
<i>Physa fontinalis</i>							0.125	0.125	1.250	0.125	0.125			0.250	19.250	53.33%	0.80%
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>																0.00%	0.00%
<i>Radix auricularia</i>																46.67%	0.23%
<i>Radix labiata</i>				1.750	0.125				0.750	0.125	1.375			1.750		40.00%	0.06%
<i>Radix balthica</i>			0.250		0.125	0.625		0.125	0.250	0.250					0.125	60.00%	2.08%
<i>Theodoxus fluviatilis</i>					2.000	1.250	1.750	16.500	2.500	2.500	15.625	0.250	14.750	0.625		40.00%	0.16%
<i>Theodoxus danubialis</i>					3.125	0.500	0.125	0.250	0.250	0.250					0.125	6.67%	0.01%
<i>Theodoxus transversalis</i>																20.00%	2.20%
<i>Valvata piscinalis</i>					7.000	0.875				7.875	66.250	0.375	6.500	2.000	46.67%	3.42%	
<i>Viviparus acerossus</i>																	
Összesített fajszám	0	0	3	3	7	9	9	9	13	8	12	9	11	15			
Összesített denzitás (egyed/m ²)	0.000	0.000	2.250	2.375	6.875	77.375	664.375	3.375	387.125	135.500	793.000	420.375	26.875	46.625	94.500		

6. melléklet: A csigafajok éves átlagos denzitás értékei (egyed m⁻²), előfordulási gyakorisága és relatív abundanciája 2008-ban.

VÍZTÍPUSOK	másodrendű patak harmadrendű patak										Duna főága										Duna mellékágai									
	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5	LR6	SA1	SA2	SA3	Előfordulási gyakoriság	Relatív abundancia													
<i>Acroloxus lacustris</i>															0.833	6.67%	0.12%													
<i>Ancylus fluviatilis</i>			0.667	0.167									0.333			20.00%	0.17%													
<i>Anisus vortex</i>																0.00%	0.00%													
<i>Bathymphalus contortus</i>					1.000									0.167		6.67%	0.02%													
<i>Bithynia tentaculata</i>											0.167			2.667	1.833	26.67%	0.85%													
<i>Borysthenia naticina</i>								5.333		9.167	0.167			0.500	1.000	40.00%	3.55%													
<i>Esperiana esperi</i>					0.333			0.167		0.167				0.167		26.67%	0.12%													
<i>Esperiana daudebartii</i>							2.000									6.67%	0.30%													
<i>Ferrissia fragilis</i>			0.333	17.667												0.00%	0.00%													
<i>Galba truncatula</i>																13.33%	2.70%													
<i>Gyraulus albus</i>														2.333		6.67%	0.35%													
<i>Gyraulus crista</i>			1.000	2.000	0.333	0.333						0.167	0.167	14.333	1.000	6.67%	0.05%													
<i>Haitia acuta</i>																53.33%	2.90%													
<i>Hippeutis complanatus</i>																6.67%	0.02%													
<i>Lithoglyphus naticoides</i>					0.167	9.500	27.333	1.000	299.000		91.167	4.167	2.667	11.000	2.000	66.67%	67.13%													
<i>Lymnaea stagnalis</i>						0.167								0.167		13.33%	0.05%													
<i>Melanooides tuberculatus</i>																0.00%	0.00%													
<i>Physa fontinalis</i>																0.00%	0.00%													
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>																0.00%	0.00%													
<i>Radix auricularia</i>													0.167	0.167	4.167	13.33%	0.65%													
<i>Radix labiata</i>			0.500	17.333												13.33%	0.05%													
<i>Radix balthica</i>																13.33%	2.67%													
<i>Theodoxus fluviatilis</i>						0.833		3.167	1.000	2.000	4.167			5.833	0.167	0.00%	0.00%													
<i>Theodoxus danubialis</i>								56.833								53.33%	11.09%													
<i>Theodoxus transversalis</i>						0.500	0.167									13.33%	0.10%													
<i>Valvata piscinalis</i>																0.00%	0.00%													
<i>Viviparus acerosus</i>						2.167	1.667			5.000	5.000	5.000	0.667	3.667	0.167	46.67%	2.75%													
Összesített fajszám	0	0	4	4	3	6	5	4	4	1	5	6	6	12	10															
Összesített denzitás (egyed/m ²)	0.000	0.000	2.500	37.167	1.500	13.167	37.333	60.000	307.667	1.000	107.500	13.833	4.167	44.000	37.500															

7. melléklet: A fajszám, denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség szezonális értékei 2007-ben.

	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5	LR6	SA1	SA2	SA3
2007 ÁPRILIS															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	1		1	5	7	21	7	7	8	7	9	16	20	20	24
Denzitás	1.5		2.5	52.0	76.0	340.0	166.5	14.0	115.0	23.5	272.5	254.0	262.5	151.0	166.5
Diverzitás	0.00		0.00	0.55	1.36	2.32	0.75	1.63	1.32	1.49	0.72	1.39	1.96	2.23	2.04
Egyenletesség	0.00		0.00	0.34	0.70	0.76	0.39	0.84	0.63	0.76	0.33	0.50	0.66	0.74	0.64
KAGYLÓ															
Fajszám	1		1	2	4	13	3	4	5	1	4	7	14	11	12
Denzitás	1.5		2.5	45.5	73.0	241.5	6.0	10.5	61.5	2.0	20.0	32.5	202.0	82.5	59.5
Diverzitás	0.00		0.00	0.06	1.21	1.83	0.87	1.08	0.82	0.00	0.86	1.12	1.78	1.69	1.60
Egyenletesség	0.00		0.00	0.09	0.87	0.71	0.79	0.78	0.51	0.00	0.62	0.58	0.67	0.70	0.64
CSIGA															
Fajszám				3	3	7	4	3	3	6	4	8	6	8	11
Denzitás				6.5	3.0	89.0	160.5	3.5	53.5	21.5	251.5	161.0	60.5	55.5	102.0
Diverzitás				0.93	0.87	1.26	0.58	1.00	0.40	1.31	0.40	0.55	0.24	1.07	1.14
Egyenletesség				0.84	0.79	0.65	0.42	0.91	0.37	0.73	0.29	0.27	0.13	0.51	0.48
2007 JÚNIUS															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	1	1	2	2	13	18	15	6	15	18	11	22	12	20	17
Denzitás	0.5	1.0	3.5	33.0	168.0	248.0	1651.5	16.5	1048.0	643.5	941.5	744.0	99.0	266.0	112.0
Diverzitás	0.00	0.00	0.60	0.30	1.65	2.25	0.82	1.40	1.18	1.36	0.97	1.26	1.72	1.47	1.70
Egyenletesség	0.00	0.00	0.86	0.44	0.64	0.78	0.30	0.78	0.44	0.47	0.41	0.41	0.69	0.49	0.60
KAGYLÓ															
Fajszám	1	1		1	9	12	10	3	7	7	4	12	9	13	9
Denzitás	0.5	1.0		30.0	162.5	125.5	135.0	13.5	230.5	22.5	53.0	139.0	64.0	209.0	86.0
Diverzitás	0.00	0.00		0.00	1.51	1.96	1.73	0.94	1.04	1.37	0.36	1.87	1.58	0.75	1.14
Egyenletesség	0.00	0.00		0.00	0.69	0.79	0.75	0.85	0.54	0.71	0.26	0.75	0.72	0.29	0.52
CSIGA															
Fajszám				2	1	4	6	5	3	8	11	7	10	3	7
Denzitás				3.5	3.0	5.5	122.5	1516.5	3.0	817.5	621.0	888.5	605.0	35.0	57.0
Diverzitás				0.60	0.00	1.26	1.14	0.43	0.87	0.55	1.20	0.78	0.53	0.15	1.69
Egyenletesség				0.86	0.00	0.91	0.64	0.27	0.79	0.26	0.50	0.40	0.23	0.14	0.87
2007 AUGUSZTUS															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	1	1	2		7	18	15	8	12	7	13	20	7	13	20
Denzitás	0.5	0.5	2.0		21.0	84.5	224.0	56.0	794.0	42.0	1299.0	548.5	12.0	43.5	166.0
Diverzitás	0.00	0.00	0.69		1.55	2.34	1.13	1.04	1.35	1.46	0.54	1.35	1.69	1.74	1.79
Egyenletesség	0.00	0.00	1.00		0.79	0.81	0.42	0.50	0.54	0.75	0.21	0.45	0.87	0.68	0.60
KAGYLÓ															
Fajszám	1	1			5	12	10	4	8	1	8	11	5	6	10
Denzitás	0.5	0.5			15.0	34.0	36.0	38.0	308.5	4.0	15.0	45.5	9.0	23.0	77.0
Diverzitás	0.00	0.00			1.10	2.00	1.66	0.26	1.25	0.00	1.58	1.80	1.29	0.95	1.45
Egyenletesség	0.00	0.00			0.69	0.80	0.72	0.19	0.60	0.00	0.76	0.75	0.80	0.53	0.63
CSIGA															
Fajszám				2		2	6	5	4	4	6	5	9	2	7
Denzitás				2.0		6.0	50.5	188.0	18.0	485.5	38.0	1284.0	503.0	3.0	20.5
Diverzitás				0.69		0.56	1.43	0.51	0.73	0.31	1.27	0.46	1.00	0.64	1.16
Egyenletesség				1.00		0.81	0.80	0.32	0.53	0.23	0.71	0.29	0.45	0.92	0.59
2007 OKTÓBER															
MALAKOFAUNA															
Fajszám				2		8	11	17	5	14	9	8	16	11	19
Denzitás				3.5		37.0	47.0	1231.0	34.0	502.5	47.5	751.5	414.5	17.0	132.5
Diverzitás				0.60		1.73	1.42	1.53	0.78	1.67	1.65	0.35	1.40	1.75	1.67
Egyenletesség				0.86		0.83	0.59	0.54	0.48	0.63	0.75	0.17	0.51	0.73	
KAGYLÓ															
Fajszám					5	7	10	2	9	1	4	8	7	11	14
Denzitás					24.0	9.0	438.5	9.0	310.5	6.0	4.5	62.5	8.0	92.0	105.0
Diverzitás					1.25	1.77	1.91	0.21	1.31	0.00	1.15	1.45	1.53	0.92	1.47
Egyenletesség					0.77	0.91	0.83	0.31	0.60	0.00	0.83	0.70	0.78	0.38	0.56
CSIGA															
Fajszám					2		3	4	7	3	5	8	4	8	11
Denzitás					3.5		13.0	38.0	792.5	25.0	192.0	41.5	747.0	352.0	9.0
Diverzitás					0.60		0.79	0.74	0.31	0.20	0.52	1.45	0.31	0.89	
Egyenletesség					0.86		0.72	0.53	0.16	0.18	0.32	0.70	0.22	0.43	

8. melléklet: A fajszám, denzitás, Shannon diverzitás és Pielou-féle egyenletesség szezonális értékei 2008-ban.

	S1	S2	S3	S4	R1	R2	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5	LR6	SA1	SA2	SA3
2008 ÁPRILIS															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	1	1	2	6	6	10	5	7			8	5	10	18	20
Denzitás	0.5	1.5	2.5	18.0	22.0	478.5	14.0	68.5			112.5	12.0	28.0	105.0	66.0
Diverzitás	0.00	0.00	0.50	1.32	1.18	0.28	1.40	0.76			1.25	0.98	1.28	1.89	2.35
Egyenletesség	0.00	0.00	0.72	0.74	0.66	0.12	0.87	0.39			0.60	0.61	0.56	0.65	0.78
KAGYLÓ															
Fajszám	1	1	2	5	4	6	2	3			3	4	7	10	13
Denzitás	0.5	1.5	2.5	17.5	7.0	8.0	3.5	6.0			8.5	11.5	23.0	80.5	43.0
Diverzitás	0.00	0.00	0.50	1.23	0.90	1.54	0.41	0.82			0.58	0.84	0.76	1.38	1.90
Egyenletesség	0.00	0.00	0.72	0.76	0.65	0.86	0.59	0.75			0.53	0.60	0.39	0.60	0.74
CSIGA															
Fajszám				1	2	4	3	4			5	1	3	8	7
Denzitás				0.5	15.0	470.5	10.5	62.5			104.0	0.5	5.0	24.5	23.0
Diverzitás				0.00	0.39	0.18	0.98	0.43			1.01	0.00	1.03	1.26	1.33
Egyenletesség				0.00	0.57	0.13	0.89	0.31			0.63	0.00	0.94	0.60	0.68
2008 JÚLIUS															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	1	2	4	6	16	5	9	11	2	4	10	11	21	17	
Denzitás	2.0	1.5	66.5	5.0	46.0	11.0	200.5	788.0	1.5	21.5	68.0	32.0	84.0	70.5	
Diverzitás	0.00	0.64	1.16	1.64	2.38	1.21	0.86	0.50	0.64	1.01	1.25	1.49	2.39	1.97	
Egyenletesség	0.00	0.92	0.83	0.92	0.86	0.75	0.39	0.21	0.92	0.73	0.54	0.62	0.78	0.70	
KAGYLÓ															
Fajszám	1	1	5	13	3	5	8	1	1	5	8	12	8		
Denzitás	2.0	32.0	4.5	35.0	3.5	67.5	70.0	0.5	1.5	63.5	29.0	51.5	27.0		
Diverzitás	0.00	0.00	1.47	2.12	1.00	0.27	1.40	0.00	0.00	0.97	1.21	1.61	1.51		
Egyenletesség	0.00	0.00	0.91	0.83	0.91	0.17	0.67	0.00	0.00	0.60	0.58	0.65	0.73		
CSIGA															
Fajszám		2	3	1	3	2	4	3	1	3	5	3	9	9	
Denzitás		1.5	34.5	0.5	11.0	7.5	133.0	718.0	1.0	20.0	4.5	3.0	32.5	43.5	
Diverzitás		0.64	0.90	0.00	0.89	0.39	0.19	0.09	0.00	0.81	1.52	0.87	1.90	1.18	
Egyenletesség		0.92	0.82	0.00	0.81	0.57	0.14	0.08	0.00	0.74	0.95	0.79	0.86	0.54	
2008 OKTÓBER															
MALAKOFAUNA															
Fajszám	3	1	7	6	9	19	15	4	12	4	10	11	10	21	17
Denzitás	7.0	0.5	11.5	107.0	11.5	42.0	501.0	146.0	160.0	4.0	210.0	75.5	73.5	138.0	95.0
Diverzitás	0.76	0.00	1.81	1.27	1.96	2.47	1.14	0.61	0.75	1.21	0.41	2.10	0.77	2.27	2.01
Egyenletesség	0.69	0.00	0.93	0.71	0.89	0.84	0.42	0.44	0.30	0.88	0.18	0.87	0.34	0.75	0.71
KAGYLÓ															
Fajszám	3	1	3	2	7	13	11	3	9	3	6	7	7	12	11
Denzitás	7.0	0.5	5.5	30.0	8.0	28.5	138.0	109.5	17.5	2.0	11.5	39.0	69.0	63.0	49.0
Diverzitás	0.76	0.00	1.04	0.15	1.67	2.17	1.56	0.06	1.81	1.04	1.56	1.64	0.53	1.64	1.69
Egyenletesség	0.69	0.00	0.94	0.21	0.86	0.84	0.65	0.05	0.82	0.95	0.87	0.84	0.27	0.66	0.71
CSIGA															
Fajszám		4	4	2	6	4	1	3	1	4	4	3	9	6	
Denzitás		6.0	77.0	3.5	13.5	363.0	36.5	142.5	2.0	198.5	36.5	4.5	75.0	46.0	
Diverzitás		1.20	0.88	0.60	1.14	0.16	0.00	0.24	0.00	0.12	1.15	0.68	1.53	0.91	
Egyenletesség		0.86	0.63	0.86	0.64	0.12	0.00	0.22	0.00	0.08	0.83	0.62	0.69	0.51	

9. melléklet: A *Corbicula fluminea* testméret adatai, denzitása és száraz anyagra vonatkoztatott biomaszája 2007-ben.

VÍZTÍPUSOK	HELYEK	ÉV	HÓNAP	ÁTL. TESTHOSSZ (mm)	ÁTL. TESTTÖMEG (g SZT m ⁻²)	DENZITÁS (egyed m ⁻²)	BIOMASSZA (g SZT m ⁻²)
Ipoly	R2	2007	Április	9.14	0.1488	0.50	0.0744
	R2	2007	Június	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	R2	2007	Augusztus	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	R2	2007	Október	0.00	0.0000	0.00	0.0000
Duna főága	LR1	2007	Április	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR1	2007	Június	8.03	0.1996	1.50	0.2995
	LR1	2007	Augusztus	6.18	0.0615	4.50	0.2768
	LR1	2007	Október	3.86	0.0315	32.50	1.0249
	LR2	2007	Április	7.00	0.1596	6.00	0.9577
	LR2	2007	Június	11.66	0.3162	1.50	0.4743
	LR2	2007	Augusztus	6.66	0.0687	36.00	2.4727
	LR2	2007	Október	7.56	0.1149	8.50	0.9767
	LR3	2007	Április	7.70	0.1858	29.00	5.3872
	LR3	2007	Június	6.44	0.1008	26.00	2.6218
	LR3	2007	Augusztus	3.39	0.0155	178.00	2.7633
	LR3	2007	Október	8.03	0.1974	126.50	24.9697
	LR4	2007	Április	4.54	0.0269	2.00	0.0539
	LR4	2007	Június	2.67	0.0054	3.00	0.0163
	LR4	2007	Augusztus	5.87	0.1415	4.00	0.5017
	LR4	2007	Október	4.93	0.0613	6.00	0.3678
	LR5	2007	Április	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR5	2007	Június	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR5	2007	Augusztus	4.94	0.0361	3.50	0.1265
	LR5	2007	Október	3.22	0.0083	1.00	0.0083
LR6	2007	Április	16.40	0.7670	0.50	0.3835	
LR6	2007	Június	3.28	0.0395	16.50	0.6516	
LR6	2007	Augusztus	11.69	0.4863	5.00	2.4316	
LR6	2007	Október	14.54	0.8690	14.00	12.1661	
Duna mellékágai	SA1	2007	Április	14.29	0.7087	2.50	1.7719
	SA1	2007	Június	3.99	0.0473	1.50	0.0709
	SA1	2007	Augusztus	4.65	0.2092	4.00	0.8370
	SA1	2007	Október	10.58	0.6184	4.00	2.4736
	SA2	2007	Április	3.26	0.0126	1.50	0.0188
	SA2	2007	Június	12.05	0.4601	1.00	0.4601
	SA2	2007	Augusztus	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	SA2	2007	Október	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	SA3	2007	Április	8.93	0.2733	2.00	2.2281
	SA3	2007	Június	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	SA3	2007	Augusztus	5.40	0.0285	0.50	0.0143
	SA3	2007	Október	5.72	0.0580	2.50	0.1451

10. melléklet: A *Corbicula fluminea* testméret adatai, denzitása és száraz anyagra vonatkoztatott biomasszája 2008-ban.

VÍZTÍPUSOK	HELYEK	ÉV	HÓNAP	ÁTL. TESTHOSSZ (mm)	ÁTL. TESTTÖMEG (g SZT m ⁻²)	DENZITÁS (egyed m ⁻²)	BIOMASSZA (g SZT m ⁻²)
Ipoly	R2	2008	Április	0	0.0000	0.00	0.0000
	R2	2008	Augusztus	11.13	0.2763	0.50	0.1381
	R2	2008	Október	2.83	0.0038	3.00	0.0115
Duna főága	LR1	2008	Április	3.93	0.0128	1.50	0.0193
	LR1	2008	Augusztus	12.57	0.4048	0.50	0.2024
	LR1	2008	Október	8.61	0.2270	5.50	1.2485
	LR2	2008	Április	7.45	0.2263	3.00	0.6788
	LR2	2008	Augusztus	10.04	0.2494	64.00	15.9636
	LR2	2008	Október	9.39	0.1934	108.50	20.9795
	LR3	2008	Április	3.32	0.0090	1.50	0.0135
	LR3	2008	Augusztus	11.03	0.3330	10.50	3.4966
	LR3	2008	Október	11.01	0.2925	4.50	1.3165
	LR4	2008	Április	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR4	2008	Augusztus	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR4	2008	Október	21.99	1.8878	1.00	1.8878
	LR5	2008	Április	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR5	2008	Augusztus	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	LR5	2008	Október	5.50	0.0302	0.50	0.0151
	LR6	2008	Április	7.10	0.1005	1.50	0.1507
	LR6	2008	Augusztus	7.14	0.1000	18.50	1.8496
	LR6	2008	Október	16.76	1.0309	11.00	11.3398
Duna mellékágai	SA1	2008	Április	3.40	0.0130	1.00	0.0130
	SA1	2008	Augusztus	6.05	0.1249	10.00	1.2493
	SA1	2008	Október	2.90	0.0332	61.50	2.0398
	SA2	2008	Április	2.15	0.0016	1.00	0.0016
	SA2	2008	Augusztus	11.07	0.3106	1.00	0.3106
	SA2	2008	Október	9.21	0.3139	2.50	0.7848
	SA3	2008	Április	7.46	0.0787	0.50	0.0393
	SA3	2008	Augusztus	0.00	0.0000	0.00	0.0000
	SA3	2008	Október	0.00	0.0000	0.00	0.0000

11. melléklet: A vizsgált COI szekvenciák. A haplotípusok kódjai a 27. ábrán szerepelnek. A félkövér betűtípussal szedett kódok a natív elterjedési területéről származó haplotípusokat jelölik.

Génbank szám	Haplótípus	Taxon név	Származási hely	Referencia
AF196271	5	<i>Corbicula japonica</i>	Japán	Siripatrawan et al. 2000
AF367441	6	<i>Corbicula japonica</i>	Japán	Park & Kim 2003
AF367440	7	<i>Corbicula japonica</i>	Japán	Park & Kim 2003
AF196275	12	<i>Corbicula madagascariensis</i>	Madagaszkár	Siripatrawan et al. 2000
DQ285579	16	<i>Corbicula linduensis</i>	Sulawesi	Rintelen & Glaubrecht 2006
AF269097	20	<i>Corbicula fluminalis</i>	Hollandia	Renard et al. 2000
AF519512	25	<i>Corbicula sp. Form C</i>	Argentína	Lee et al. 2005
AF519511	32	<i>Corbicula sp. Form B</i>	Új-Mexikó	Lee et al. 2005
AY097302	36	<i>Corbicula sp.</i>	Franciaország	Pfenninger et al. 2002
AF468017	37	<i>Corbicula sp.</i>	Vietnám	Park & Kim 2003
AF196270	38	<i>Corbicula fluminea</i>	Thaiföld	Siripatrawan et al. 2000
AF196273	42	<i>Corbicula sandai</i>	Japán	Siripatrawan et al. 2000
AF196272	43	<i>Corbicula sandai</i>	Japán	Siripatrawan et al. 2000
DQ285578	44	<i>Corbicula lamarckiana</i>	Thaiföld	Rintelen & Glaubrecht 2006
AF196274	45	<i>Corbicula australis</i>	Ausztrália	Siripatrawan et al. 2000
AY275667	46	<i>Corbicula loehensis2</i>	Mali	Glaubrecht et al. 2003
DQ285581	48	<i>Corbicula loehensis (towutensis)</i>	Lontoa	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285595, DQ285594	51	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Towuti	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285592	52	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Towuti	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285587	55	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Towuti	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285588	59	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Towuti	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285586	61	<i>Corbicula matannensis</i>	Mahalona	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285585		<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285583	63	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
AY275663	64	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
AY275664		<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285584	65	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285582	66	<i>Corbicula matannensis</i>	Sulawesi, Matano	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285604	69	<i>Corbicula anomiooides</i>	Sulawesi, Poso	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285605	71	<i>Corbicula anomiooides</i>	Sulawesi, Poso	Rintelen & Glaubrecht 2006
DQ285598	72	<i>Corbicula possoensis</i>	Sulawesi, Poso	Rintelen & Glaubrecht 2006
AY097281, AY097280, AY097279, AY097278, AY097277	80	<i>Corbicula sp.</i>	Németország	Pfenninger et al. 2002
AF519508		<i>Corbicula sp. Form C</i>	Argentína	Lee et al. 2005
CQ401360	97	<i>Corbicula morfotípus-2</i>	Magyarország, Paks	Bódis et al. 2011
AF269095		<i>Corbicula sp. "cryptic sp."</i>	Franciaország	Renard et al. 2000
AF196280		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Michigan	Siripatrawan et al. 2000
CQ401362		<i>Corbicula morfotípus-1</i>	Magyarország, Paks	Bódis et al. 2011
AF519507		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Argentína	Lee et al. 2005
AF519506		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Peru	Lee et al. 2005
AF519505		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Equador	Lee et al. 2005
AF519504		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Equador	Lee et al. 2005
AF519503		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Panama	Lee et al. 2005
AF519502		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Mexikó	Lee et al. 2005
AF519501		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Mexikó	Lee et al. 2005
AF519500		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Mexikó	Lee et al. 2005
AF519499		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Cuba	Lee et al. 2005
AF519498		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Florida	Lee et al. 2005
AF519497		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Kalifornia	Lee et al. 2005
AF519496		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Észak-Karolina	Lee et al. 2005
AF519495		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Michigan	Lee et al. 2005
DQ285577		<i>Corbicula fluminea/javanica</i>	Thaiföld	Rintelen & Glaubrecht 2006
AF196281		<i>Corbicula sp. Form A</i>	Észak-Karolina	Lee et al. 2005
AF196268		<i>Corbicula leana</i>	Japán	Siripatrawan et al. 2000
AF269091	<i>Corbicula fluminea</i>	Hollandia	Renard et al. 2000	
AF269092, AF269093, AF269090	<i>Corbicula fluminea</i>	Franciaország	Renard et al. 2000	
AY097271, AY097268, AY097265, AY097272, AY097269, AY097266, AY097263, AY097264, AY097267, AY097270, AY097273, AY097274, AY097275		<i>Corbicula sp.</i>	Németország	Pfenninger et al. 2002
CQ401361	98	<i>Corbicula morfotípus-1</i>	Magyarország, Göd	Bódis et al. 2011
AF457991	119	<i>Corbicula sp.</i>	Taiwan	Park & Kim 2003
AF457993	149	<i>Corbicula javanica</i>	Java	Park & Kim 2003
AF457992	150	<i>Corbicula sp.</i>	Korea	Park & Kim 2003
AY275662	151	<i>Corbicula possoensis</i>	Sulawesi, Poso	Glaubrecht et al. 2003
DQ285599	152	<i>Corbicula possoensis</i>	Sulawesi, Poso	Rintelen & Glaubrecht 2006
AY275660	153	<i>Corbicula moltkiana</i>	Sumatra, Singkarak	Glaubrecht et al. 2003
AY275658	155	<i>Corbicula moltkiana</i>	Szumátra, Maninjau	Glaubrecht et al. 2003
AY275657	156	<i>Corbicula moltkiana</i>	Szumátra	Glaubrecht et al. 2003
AF196277	157	<i>Neocorbicula limosa</i>	Argentína	Siripatrawan et al. 2000

12. melléklet: A *Corbicula* morfortípusainak testméret adatai.

	MORFOTÍPUS-1					MORFOTÍPUS-2			
	Hosszúság	Magasság	Szélesség	Tömeg		Hosszúság	Magasság	Szélesség	Tömeg
2006 Október	14.26	13.37	9.97	1.417	átlag	10.24	10.03	8.09	0.728
	4.65	3.71	2.65	0.278	min	3.21	2.84	1.93	0.009
	19.37	18.29	13.36	2.898	max	19.85	19.29	18.68	4.956
2006 November	14.41	13.47	10.07	1.373	átlag	9.26	8.89	7.03	0.467
	2.32	1.85	1.14	0.001	min	1.40	1.30	0.8	0.001
	19.85	18.37	13.54	2.821	max	14.30	13.45	10.45	1.657
2006 December	28.18	26.72	18.76	9.016	átlag	17.26	17.35	14.56	3.627
	11.32	9.50	7.48	0.531	min	8.93	8.18	6.42	0.299
	40.06	38.29	27.14	20.539	max	23.61	23.72	21.11	8.355
2007 Március	11.21	10.89	7.89	1.221	átlag	9.58	9.23	7.36	0.597
	2.69	2.25	1.46	0.012	min	4.32	4.01	2.98	0.033
	16.04	15.19	11.69	1.793	max	13.92	14.21	10.39	0.977
2007 Április	15.25	14.13	11.25	2.169	átlag	9.62	9.20	7.44	0.732
	11.09	9.36	8.56	1.775	min	4.18	3.87	2.77	0.330
	18.26	17.47	13.11	2.562	max	14.56	14.12	11.32	1.587
2007 Június	3.97	3.35	2.41	0.216	átlag	5.58	5.09	4.08	0.361
	1.60	1.40	0.8	0.001	min	1.30	1.10	0.7	0.000
	23.13	21.61	16.36	4.666	max	15.87	15.37	13.99	2.508
2007 Augusztus	14.12	12.53	8.78	1.251	átlag	7.80	7.13	5.53	0.493
	2.83	2.15	1.52	0.004	min	1.40	1.17	0.71	0.000
	21.95	20.14	13.86	3.713	max	17.26	17.43	13.79	3.124
2007 Október	18.59	17.22	12.29	4.455	átlag	11.22	10.88	9.94	1.580
	3.29	2.62	1.65	0.005	min	1.25	1.10	0.33	0.000
	35.68	33.53	22.61	14.495	max	22.04	22.73	20.23	6.050

13. melléklet: Képek forrásai.

1. kép: Saját készítés

2. kép: Dr. Oertel Nándor

3. kép: Dr. Oertel Nándor

4. kép: http://www.cwsd.org/newcms/admin/Uploads/QG-s01_umich.jpg

5. kép: Dr. Nosek János

6. kép: <http://www.elrincondelmalacologo.com/Web%20fotos%20agua%20dulce/Fotos%20coleccion/Hydrobidae/Lithoglyphus%20naticoides.jpg>

7. kép: http://www.mollbase.de/list/bilder/potamopyrgus_antipodarum_hnc21743.jpg

8. kép: http://www.man.poznan.pl/~dominito/ferrissia/muszlakolor_m.jpg

9. kép: http://upload.wikimedia.org/wikipedia/commons/thumb/1/15/Physella_acuta_shell.jpg/220px-Physella_acuta_shell.jpg

10. kép: http://www.idscaro.net/sci/04_med/pictures/fam3/theodoxus_fluviatilis3.jpg

11. kép: <http://www.biolib.cz/IMG/GAL/4146.jpg>

12. kép: Dr. Oertel Nándor

13. kép: Dr. Oertel Nándor

14. kép: Dr. Nosek János

15. kép: a. <http://www.iop.krakow.pl/pckz/zdjecia/193.gif>
b. <http://www.biolib.cz/IMG/GAL/15468.jpg>
c. http://www.mkohl1.net/melanops_files/Fespeir2_300.jpg
d. http://www.gastropods.com/Shell_Images/T/Theodoxus_danubialis_1.jpg
e. http://www.molluscs.at/images/weichtiere/schnecken/suesswasser/th_transversalis_mrkvicka1.jpg

16. kép: Saját készítés

17. kép: Dr. Nosek János