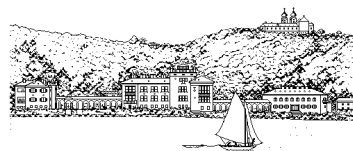


Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája

MTA BLKI Elektronikus folyóirata
2011. 1(1): 22-34.



ÁTTEKINTÉS A BALATON ÉS BEFOLYÓI MAKROZOOBENTOSZÁN VÉGZETT VIZSGÁLATOK EREDMÉNYEIRŐL (1996–2008)

Móra Arnold*, Tóth Mónika, Specziár András

MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, 8237 Tihany, Klebelsberg Kuno u. 3.

*marnold@tres.blki.hu

Kulcsszavak: makrogerinctelenek, Chironomidae, fauna, kisvízfolyások

Kivonat: Az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet 1996 és 2008 között intenzív vizsgálatokat folytatott a Balaton és befolyóinak makrozoobentoszára vonatkozóan, amelyek számos új, kiemelkedően jelentős eredményt hoztak. Mivel ezek a vizsgálatok az ezt megelőző időszakhoz képest jóval intenzívebbek és széleskörűbbek voltak, így aktuálissá vált az eredmények rövid, átfogó összefoglalása. A tó üledéklakó faunájában az árvaszúnyog lárvák (Diptera: Chironomidae) voltak a meghatározók. Ennek megfelelően 1996 és 2002 között részletesen vizsgáltuk a tó árvaszúnyog faunáját, valamint a jellemző fajok életciklusát, populációdinamikáját és anyagforgalmi viszonyait. Összesen 54 árvaszúnyog-taxon került elő lárvák és bábbőrök alapján. A tó üledékében a *Procladius choreus*, a *Tanytus punctipennis* és a *Chironomus balatonicus* voltak a leggyakoribbak. A Balaton üledéklakó árvaszúnyog lárváinak biomasszája területi és hosszú távú különbségeket, valamint határozott éven belüli változásokat is mutatott. A magasabb biomassza, illetve produkció minden esetben a *Ch. balatonicus* előretörésével volt összefüggésbe hozható. Vizsgálataink során azt is megállapítottuk, hogy a klorofilla koncentráció és az árvaszúnyog lárvák biomassza hosszú távú adatsorai a Balatonban, egy éves eltéréssel, párhuzamot mutatnak. A tó trofikus állapotát tekintve elmondható, hogy a Balaton a jellemző fajösszetétel alapuló tótipológiai rendszerekbe nem illeszthető be, ugyanakkor az árvaszúnyogok produkciója és a domináns fajok aránya érzékenyen mutatja az elsődleges termelés változásait. A Balatont tápláló kisvízfolyásoknak fontos szerepe van a tó életében, ám makroszkopikus vízi gerinctelen együtteseikről keveset tudunk. A 2006-ban elkezdett intenzív vizsgálataink során elsődleges célunk a vízi makrogerinctelen együttesek átfogó faunisztikai felmérése volt a Balaton befolyóiban. A patakok fajkészletének szezonális változásait elemezve megállapítottuk, hogy bár a legtöbb faj tavasszal és nyáron gyűjthető, a minél teljesebb faunakép megismeréséhez őszi gyűjtések is szükségesek. A faunisztikai vizsgálatok mellett a kisvízfolyásokat a makroszkopikus vízi gerinctelenek funkcionális (szaprobikus, longitudinális elterjedési és funkcionális táplálkozásbiológiai) csoportjai alapján is jellemeztük. A jellemzést öt jellegzetes rovarrend (Coleoptera, Heteroptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) faunisztikai és mennyiségi adatai alapján végeztük. Eredményeink bizonyították, hogy a vizsgált funkcionális csoportok jól használhatók a vízminőség becslésére, mind a faunisztikai, mind mennyiségi adatok alapján.

Bevezetés

A makrozoobentost alkotó vízi gerinctelenek kiemelten fontos tagjai a vízi ökoszisztémáknak, mind anyagforgalmi, mind energiaáramlási szerepüket tekintve. Emellett fajgazdagságuk, és a sok különböző környezeti tényezőre szűk tűrőképességű faj nagy indikátorértéket ad a csoportnak, így jelentőségük a felszíni vizek ökológiai állapotfelmérésében és biomonitorozásában kiemelkedő. A MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben 1996–2008 között a makrozoobentosz vizsgálata az ezt megelőző időszakhoz képest jóval intenzívebb és széleskörűbb volt, így aktuálissá vált az eredmények rövid, átfogó összefoglalása.

A Balatonban a vízi makrogerinctelenek legjelentősebb képviselői az árvaszúnyogok (Diptera: Chironomidae); fontosságukat a Balaton kutatása során is szem előtt tartották. Vizsgálatuk a 20. század eleje óta része a tó kutatásának. A kezdeti faunisztikai és etológiai vizsgálatok mellett az 1950-es évektől már anyagforgalmi és produkcióbiológiai szerepüket is tanulmányozták (összefoglalók: DÉVAI, 1992; BERCIK & NOSEK, 1997). Sajnos a vizsgálatok folytonosságának biztosítása gyakran akadályokba ütközött, így munkánkban is csak az 1996 és 2002 közötti balatoni árvaszúnyog vizsgálatok eredményeiről számolhatunk be. A szóban forgó hét év során jelentősen bővültek ismereteink a tó árvaszúnyog faunáját illetően, és különösen a populációdinamikai, anyagforgalmi és életciklus-vizsgálatok hoztak új, kiemelkedően jelentős eredményeket.

A Balatont tápláló kisvízfolyásoknak nagy szerepe van a tó életében (pl. tápanyagterhelésének és szennyezésének növelésében). Jelentőségük ellenére ezeknek a kisvízfolyásoknak a makroszkopikus vízi gerinctelen (ezen belül az ízeltlábú) együtteseiről nagyon kevés ismeretünk van, annak ellenére, hogy számos közleményben találhatunk adatokat (összefoglaló: MÓRA *et al.*, 2007a). A vízi makrogerinctelenekre, mint bioindikátor szervezetekre vonatkozó kutatások nagy része csak egyes fajok vizsgálata alapján történt, amely nem teszi maradéktalanul lehetővé az egységesítést és összehasonlítást. Ennek oka, hogy a fajkészlet földrajzi területenként és víztípusonként különbözhet. Emellett a környezet állapotának megváltozása nemcsak egyes fajokra van hatással, hanem a fajok közösségeinek struktúrájára is. Jobb megoldás lehet, ha a vizek állapotának becslését a fajok autökológiáján alapuló funkcionális csoportok alapján végezzük. Ez az eredmények összehasonlíthatóságát is könnyebbé teszi, mivel a különböző funkcionális csoportok egymáshoz képesti megoszlása hasonló a különböző földrajzi elhelyezkedésű, de azonos minőségű vizekben (CHARVET *et al.*, 1998, 2000). Egy másik probléma, hogy vizek állapotának hosszú távú változásait nehezen lehet elemezni a mennyiségi adatok alapján, mivel ezek az adatok általában különböző mintavételi módszerekkel végzett vizsgálatokból származnak. Fontos volt tehát olyan vízminőség-becslési rendszer megtalálása/kidolgozása, amely az eltérő mintavételezésből származó hibákat is kiküszöböli. A fentiek alapján első feladatunk a Balaton befolyói vízi makrogerinctelen együtteseinek átfogó faunisztikai felmérése volt. A vizsgálatok második részében a kisvízfolyások jellemzését végeztük el a makroszkopikus vízi gerinctelenek funkcionális (szaprobikus, longitudinális elterjedési és funkcionális táplálkozásbiológiai) csoportjai alapján.

A Balaton makrozoobentosza

A Balaton üledéklakó faunája

A Balaton üledéklakó faunájában az árvaszúnyog lárvák és a kevéssertéjű gyűrűsférgek voltak a meghatározók, egyéb szervezetek ritkán és kis mennyiségben kerültek elő.

1996–2002 közötti időszakban a múltban gyakori csigák közül a *Potamopyrgus jenkinsi* és a *Lithoglyphus naticoides* élő példányai nem, 1999-ben pedig csak a part menti, homokos aljzatú területekről kerültek elő. Az örvényférgéket a *Dendrocoelum lacteum*, a piócákat a *Helobdella stagnalis*, a *Piscicola geometra*, a *Glossiphonia heteroclita* és az *Erpobdella octoculata*, a törpeszúnyogokat a *Culicoides variipennis*, a kagylókat a *Pisidium* és *Sphaerium* fajok képviselték. A *Dreissena polymorpha* más, nagytestű kagylókhhoz tapadva került elő élő állapotban. Emellett 1999-ben a nádasok előtti területekről került elő a *Limnomysis benedeni*, a *Dikerogammarus* spp. és az *Asellus aquaticus* (BÍRÓ P. & SPECZIÁR, 1998; SPECZIÁR *et al.*, 2000).

Az árvaszúnyog fauna vizsgálata során 1996 és 2002 között 54 árvaszúnyog taxont mutattunk ki a Balatonból a lárvák és a bábbőrök vizsgálata alapján (SPECZIÁR & BÍRÓ P., 2000; BÍRÓ K. & SPECZIÁR, 2001; SPECZIÁR *et al.*, 2000; 2003). A tó üledékében a *Procladius choreus*, a *Tanytus punctipennis* és a *Chironomus balatonicus* fajok bizonyultak a leggyakoribbnak (SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1999b; 2000; SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR *et al.*, 2003). Az egyedsűrűség adatokat alapul véve a Balaton *Procladius*-os tónak tekinthető. Alkalmanként egyes területeken egyedszámban gyakoriak még a *Cryptochironomus* fajok, a *Microchironomus tener* és a *Cladotanytarsus cf. mancus* lárvái. A tó területének döntő részét kitevő nyíltvízen a fenti fajokon kívül más lárvák előfordulása ritka. A vizsgált időszakban kimutatott további közel ötven faj előfordulása döntően a part menti keskeny sávra korlátozódik. E fajok jelentős része a vízínövényzet, a parti kövezés, vagy a sekély vízben az üledék felszínén képződő élőbevonathoz kötődik. A legfontosabb bevonatlakó fajok a Balatonban a *Cricotopus reversus*, a *C. sylvestris*, a *Dicrotendipes tritonus*, a *Cladotanytarsus* sp. és a *Paratanytarsus inopertus* (SPECZIÁR *et al.*, 2000; BÍRÓ K. & SPECZIÁR, 2001).

Az üledéklakó makrogerinctelenek biomasszája és produkciója

A tó vízminőségét leginkább az üledéklakó fajok alapján jellemezhetjük. Ezek adják a produkció meghatározó részét, róluk vannak hosszú távú adataink, illetve a nemzetközi vízminősítési rendszerekben is ezek a fajok töltenek be fontos szerepet.

Az 1996–2002 közötti időszakban az üledékben élő Oligochaeta állomány biomasszája éves átlagban Tihanynál $0,14\text{--}2,31\text{ g/m}^2$, míg Keszthelynél $0,06\text{--}1,48\text{ g/m}^2$ volt. Eloszlásuk a tó hossz tengelye mentén évente jelentősen változó mintázatot mutatott. Általános produkcióbiológiai modell alapján végzett becslések alapján a tó Oligochaeta termelése 1997 és 2002 között 1242–3010 tonna/év tartományban mozgott (BÍRÓ P. & SPECZIÁR, 1998; SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1998; BÍRÓ P. *et al.*, 1999; SPECZIÁR *et al.*, 2000, 2001, 2002, 2003).

Az üledéklakó árvaszúnyog lárvákat illetően az 1996–2002 közötti időszakra az alábbiak jellemzőek. A biomassa (nedves tömeg) éves átlagban Keszthelynél (éves átlagok: $2\text{--}19,2\text{ g/m}^2$) jóval meghaladta a tó többi területén mért értékeket. A biomassa Zánkától Balatonkeneséig rendszerint hasonló volt (éves átlagok: $0,4\text{--}1,9\text{ g/m}^2$). A vizsgált időszakban a legmarkánsabb változások a Szigligeti-medencét jellemezték. Itt a biomassa 1996-ban, 1997-ben és 2002-ben köztes értéket ($6,4\text{--}8,4\text{ g/m}^2$) képviselt a Keszthelyi-medence magas, valamint a középső és keleti medence alacsony biomassa értékeihez képest; míg 1998–2001-ben ez utóbbi területekéhez hasonlóan alacsony ($0,4\text{--}1,0\text{ g/m}^2$) volt. A domináns fajok egyedsűrűségét tekintve a *Ch. balatonicus* mennyisége északkeletről délnyugatra nőtt. A *T. punctipennis* abundanciája ezzel ellentétesen alakult, míg a *P. choreus* abundanciája szezononként változóan hol egyenletes volt, hol a *T. punctipennis*-hez hasonló trendet mutatott (BÍRÓ P. & SPECZIÁR, 1998; SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1998; BÍRÓ P. *et al.*, 1999; SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1999b, 2000; SPECZIÁR *et al.*,

2001, 2002, 2003; SPECZIÁR, 2004). Az árvaszúnyog biomasszát a területi és hosszú távú különbségeken túl határozott éven belüli változások is jellemezték. A Siófoki-medencében Tihanynál és Keszthelynél végzett gyakoribb mintavételezések alapján a kora tavaszi és késő őszi magasabb és a júniusi-augusztusi legalacsonyabb biomassza értékek között mintegy 20–50 szerez különbség is volt! Júliusban megfigyelhető a biomassza kisebb átmeneti emelkedése, amely a Tanyodinae fajok nyári generációjának fejlődéséből ered (SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1998; SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR et al., 2003).

Az 1997 és 2002 közötti időszakban az üledéklakó árvaszúnyog lárvák teljes produkciója 4165–9703 tonna/év (nedves tömeg) értékre volt becsülhető (BÍRÓ P. & SPECZIÁR, 1998; SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1998; BÍRÓ P. et al., 1999; SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1999b, 2000; SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR et al., 2001, 2002, 2003; SPECZIÁR, 2004). Ennek a produkciónak közel 90 %-át három faj hozta létre: *Ch. balatonicus* (8–64%), *P. choreus* (20–42%) és *T. punctipennis* (8–35%). A *Ch. balatonicus* részesedése a tó teljes árvaszúnyog produkcióján belül azért is figyelemre méltó, mert e faj rendszerint csak a Keszthelyi-medencében és az ahhoz közel eső területeken fordult elő. E faj jelenlétének köszönhető az is, hogy bár a Keszthelyi-medence a tónak alig 8%-át (51 km²) teszi ki, az árvaszúnyog produkciónak mégis a 15–43%-a itt termelődött meg. A vizsgálati eredmények alapján az alábbi törvényszerűségek vonhatóak le az üledéklakó árvaszúnyog fauna eloszlására vonatkozóan:

- Keszthelynél, illetve esetenként Szigligetnél is a teljes biomassza rendszerint nagyobb, mint a tó középső és keleti területein.
- A nagyobb biomassza, illetve produkció minden esetben a *Ch. balatonicus* előretörésével hozható összefüggésbe. Ez a faj hozta létre az egyes években megfigyelt tömegprodukciókat is. A legjelentősebb kísérő fajok közepes biomassza esetén a *P. choreus* és a *Microchironomus tener*, míg nagyobb biomassza esetén a *P. choreus*.
- Kissebb biomassza esetén a *P. choreus* és a *T. punctipennis* lárvák mennyisége a meghatározó. Ekkor a fontosabb kísérő fajok a *M. tener*, a *Cryptochironomus* fajok, illetve a homokosabb részeken a *Cladotanytarsus* cf. *mancus*.
- Az eddig vizsgált évek közül mindössze két olyan alkalom volt – 1982/1983 és 1994/1995 őszi-tavaszi időszaka – amikor a Siófoki-medencében is a *Ch. balatonicus* vált dominánssá. E két időszakban az egész tóra az egyenletesen igen nagy biomassza volt jellemző.

Az árvaszúnyogfauna időbeli változása és a jellemző fajok életrajza

A vizsgált időszakban kiemelt hangsúlyt kapott az árvaszúnyog fauna hosszú távú változásainak tanulmányozása, különös tekintettel az elsődleges termelés változásaival mutatott párhuzamokra. A klorofill-a koncentráció és az árvaszúnyog lárva biomassza hosszú távú adatsorai a Balatonban, egy éves eltéréssel, nagyon jó párhuzamot mutatnak (SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR et al., 2001, 2002, 2003; SPECZIÁR, 2004; ISTVÁNOVICS et al., 2007). A Keszthelyi-medencére vonatkozóan nagyon szoros, pozitív összefüggést mutatott a késő nyári klorofill-a koncentráció és az azt követő tavaszi árvaszúnyog lárva biomassza. Tihanynál ilyen jellegű szignifikáns összefüggés nem mutatkozott, ami valószínűleg a klorofill-a és az árvaszúnyogok mennyiségi adatainak kis varianciájával magyarázható. Ezek alapján, átlagos időjárási viszonyokat feltételezve, akár a nyárvégi fitoplankton adatokból is mintegy 6–8 hónapra előre becsülhető az árvaszúnyog lárvák várható mennyisége, így a tömegprodukció esélye is. Az összefüggéseket a három domináns árvaszúnyog faj esetében külön-külön is értékeltük. Ezek szerint a *Ch. balatonicus* igen erős pozitív, míg a *T. punctipennis* produkciója negatív

relációban volt az előző évi fitoplankton produkcióval. A *P. choreus* produkciója statisztikailag független volt a fitoplankton produkciójától. A *Ch. balatonicus* lárvák "lét-nem lét" válasza (SPECZIÁR, 2008) már a fitoplankton mennyiségének kisebb változásaira is arra utalhat, hogy van egy viszonylag éles fitoplankton szint, amely minimálisan szükséges a lárvák jelenlétéhez. Mivel az árvaszúnyog lárvák adott évi mennyiségében éles ugrás van a megelőző nyáron mért 20–30 µg/l klorofill-a koncentrációnál, úgy véljük, ez a klorofill-a szint lehet a minimum, amely a *Chironomus* lárvák általános megtelepedéséhez szükséges. Ez a minimum szint megfelelhet a fitoplankton 250 g C/m²/év elsődleges termelésének (SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR *et al.*, 2003). 600–800 g C/m²/év elsődleges termelés esetén pedig már biztosra vehető a *Ch. balatonicus* tömegprodukciója.

A részletes életciklus vizsgálatok eredményei alapján a *Ch. balatonicus* fajnál 2–3(4?), a *T. punctipennis*-nél (2–)3, míg a *Procladius choreus*-nál 2 generáció kifejlődése figyelhető meg (SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1998, 1999a; SPECZIÁR, 2000, 2008). A *P. choreus* életciklusa nagyon stabilnak tekinthető. Generációnként rendszerint két párhuzamos kohort fejlődése bizonyítható. Az első generáció fejlődése augusztus végétől április-júniusig tart. Erre jellemző, hogy egyrészt a két párhuzamos kohort között a tél folyamán fokozódik a méretbeli különbség és így egymástól jól szétválaszthatók, másrészt rajzás előtt a lárvák nagyobb méretűek. Az első generáció rajzása április és június között több lépcsőben zajlik. A második, nyári generáció fejlődése gyorsabb, és a kohortok határai is összemosódnak. Ennek a generációnak a rajzása augusztusban viszonylag szinkronizáltan egy-két héten belül lezajlik (SPECZIÁR & BÍRÓ P., 1999a, SPECZIÁR, 2008). A *T. punctipennis* fajnál 1997 és 2002 között megfigyelhettünk évente 2, 3, illetve 2 + 1/2 generáció kifejlődését is. Jellemzőnek a három generáció kifejlődése tekinthető két párhuzamosan fejlődő téli kohorttal. Az egyes generációk kirajzása időben elhúzódhat, az első február-május, a második május-június, míg a harmadik augusztus-szeptember során következik be (SPECZIÁR, 2000, 2008). A *Ch. balatonicus* generációs dinamikája a legérdekesebb. 1995 július végétől Tihanynál *Ch. balatonicus* lárvát csak elvéve találtunk, míg Keszthelynél 1996 és 2002 között erős és rejtett, gyakorlatilag észlelhetetlen generációk váltották egymást. A fajnak évente jellemzően két-három generációja lehet, ám ebből a nyári generáció(k) rendszerint az észlelhető szint alatt marad(nak), és ez(eke)t csak az augusztus-szeptember folyamán a vízfelszínen szórványosan megjelenő bábbőrök jelzik. Ugyanakkor, a téli generáció jelenléte sem észlelhető minden évben. Igen érdekes, hogy a megfigyelt 2–14 hónapos "szünetek" után is hirtelen jelenhet meg nagy egyedszámú állomány. Erre talán a refugiális állomány nagyfokú szaporodási potenciálja lehet magyarázat. A *Ch. balatonicus* balatoni populáció dinamikájára leginkább a „minden vagy semmi” elv tűnik jellemzőnek, egy generáció egyedszáma vagy eléri a 700–800 egyed/m² értéket, vagy az észlelhető szint alatt marad. Ez arra utal, hogy a faj számára valamely környezeti tényező jelentős korlátozó elem lehet egy jól behatárolható küszöbértékkel (SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR, 2004, 2008).

Az árvaszúnyogok táplálkozásbiológiája

A főbb árvaszúnyog fajok táplálékának meghatározására szintén történtek kísérletek a béltartalom elemzése útján. *Ch. balatonicus* béltartalmában főleg algákat, és detrituszt találtunk. A fogyasztott algák között a zöldalgák szerepeltek legnagyobb számban, de augusztustól megnőtt a fogyasztott fonalas cianobaktériumok száma is. Néhány példány bélcsatornájában állati eredetű – rák és más árvaszúnyog lárva – maradványokat is találtunk (SPECZIÁR *et al.*, 2002, 2003). Megjegyzendő azonban, hogy az elfogyasztott táplál-

lékok hasznosulása (emésztése és felszívódása) jelentősen különbözhet, így a béltartalom összetétele nem szükségszerűen egyezik a valóban hasznosított táplálékforrással. A *Ch. balatonicus* populáció érzékenysége a nyárvégi fitoplankton szintre azonban szintén arra utalhat, hogy a cianobaktériumok, illetve az azokat hasznosító mikroszervezetek (pl. baktériumok) fontos táplálékai lehetnek a lárváknak. A *P. choreus* béltartalmában gerinctelen szervezetek (elsősorban árvaszúnyog lárvák és planktonikus Copepoda rákok) darabjait, detrituszt, kisebb mennyiségben algákat, illetve egyéb ismeretlen eredetű szerves anyagot – talán más gerinctelen szervezetek testnedvei és szövetei – találtunk. Az algák szerepe a táplálékban kicsi volt, fogyasztásuk csak júniusban és októberben növekedett meg kissé. Ekkor a fogyasztott algák fonalas cianobaktériumok és főként kovaalgák voltak. Ismerve a *P. choreus* mennyiségét a többi bentikus gerinctelen mennyiségéhez képest, nemigen képzelhető el, hogy ezek a lárvák pusztán zoobentoszt fogyasztanak. A *P. choreus* ökológiájával kapcsolatban jelenleg még sok a megválaszolatlan kérdés, így anyagforgalmi szerepének és életfeltételeinek megítéléséhez még számos vizsgálat szükséges. A *T. punctipennis* béltartalmát főként a kovaalga és kisebb részt detritusz képezte. A béltartalomban az algák mennyisége rendszerint meghaladta a detritusz mennyiségét. Tihanynál a fogyasztott algák döntő részét a kovaalgák képviselték, míg Keszthelynél augusztusban és októberben a kovaalgák mellett a cianobaktériumok is jelentősebb arányban voltak a táplálékban. A zöldalgák aránya a táplálékban rendszerint 20% alatt volt. Állati eredetű táplálékot ritkán találtunk a bélben. Eddigi eredményeink alapján valószínűnek látszik, hogy a *T. punctipennis*, legalábbis a Balatonban, ellentétben a legtöbb Tanypodinae fajjal, nem tekinthető ragadozónak.

A Balatonban az árvaszúnyog lárvákra vonatkoztatott energia átviteli arány 1997–2001 között 0,71–1,26% volt Keszthelynél, és 0,33–0,57% volt Tihanynál (SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR et al., 2001, 2002, 2003; SPECZIÁR, 2004). A két terület között mutatkozó két-háromszoros különbség figyelemre méltó, főleg ha tekintetbe vesszük, hogy a két terület fitoplankton termelése csak kissé, 1,2–1,8 szorosán tért el a vizsgált időszakban. A különbség minden bizonnyal a két terület árvaszúnyog-faunájának eltérő funkciójával van összefüggésben. A Keszthelyi-medencében az árvaszúnyog fauna produktójának nagyobbik részét a fito-detritofág *Ch. balatonicus* képezte, míg a Siófoki-medencében a Tanypodinae lárvák domináltak, amelyek legalább részben ragadozók, így magasabb trofikus szintet képviselnek. Ezt látszik alátámasztani az is, hogy 2000-ben, amikor a *Ch. balatonicus* mennyisége rendhagyóan csekély volt Keszthelynél, akkor a produktóbeli arányok a Tihanyra jellemző értékeket mutatták, míg 2001-ben, amikor Keszthelynél sok *Ch. balatonicus* volt a vizsgált időszakon belül, a fitoplankton produkció legjobb hatásfokú hasznosítását figyelhettük meg. A kétféle táplálkozási út egyszerre van jelen a Balatonban, de relatív jelentőségük jelentősen változhat az árvaszúnyogok dominancia-viszonyainak változásaival (SPECZIÁR & VÖRÖS, 2001; SPECZIÁR et al., 2001; SPECZIÁR, 2004). A *Chironomus* lárvák jelenléte esetén javul az árvaszúnyogok és a fitoplankton produktójának aránya, és így ugyanakkor jobbak lehetnek az árvaszúnyog lárvákkal táplálkozó szervezetek (pl. halak) táplálkozási lehetőségei; míg a Tanypodinae lárvák dominanciája esetén romlik az említett arány, azaz kevesebb az egységnyi fitoplankton produkcióra jutó árvaszúnyog produkció. A különbségeket tovább élezi, hogy magasabb fitoplankton termelés esetén a *Chironomus* lárvák (azaz a jobb hatékonyságú táplálkozási út), míg alacsonyabb fitoplankton termelés esetén a Tanypodinae lárvák (és így a gyengébb hatékonyságú táplálkozási út) dominálnak. Így, érthető az is, hogy egy bizonyos fitoplankton termelés (kb. 250 g C/m²/év) felett miért tapasztalható az árvaszúnyog lárvák termelésében ugrásszerű növekedés. A táplálék analízise alapján a *T. punctipennis* talán közelebb áll az első, a

Chironomus fajokkal fémjelzett táplálkozási úthoz. A *T. punctipennis* és a *Ch. balatonicus* együttes előfordulása azonban nem jellemző a Balatonban. Alacsony fitoplankton termelésnél a *T. punctipennis* egyedszáma nő meg. A *T. punctipennis* lárvák valószínűleg mozgékonyaságuk folytán alkalmasabbak a fitobentosz, illetve a kisebb mértékű planktoneső "összeverődő" foltjainak a hasznosítására. Ezzel szemben a *Ch. balatonicus* nagyobb mértékű helyhez kötöttsége folytán nagy mennyiségű lebegő szerves anyagot szűrhet.

Ökológiai állapotértékelés az árvaszúnyogfauna alapján

Pusztán az árvaszúnyog-együttesek összetétele alapján nem kaphatunk egészen pontos képet a Balaton ökológiai állapotára vonatkozóan. A *Chironomus* fajok általában eutróf viszonyokat jeleznek (BRUNDIN, 1958; SÆTHER, 1979; WIEDERHOLM, 1980). A *T. punctipennis* SÆTHER (1979) szerint szintén az eutróf tavakra jellemző. Ugyanakkor, e faj Balatonon belüli eloszlása ellentmondani látszik ennek, hiszen előfordulása a tó legtisztább területén, a Siófoki-medence keleti részén a legjelentősebb, míg Keszthelynél rendszerint csak igen kis egyedszámban található. Áttekintve az irodalmi adatokat, azt találjuk, hogy a *Procladius* fajoknak és azon belül a *P. choreus*-nak is a tavak, illetve tározók trofikus állapotától függetlenül (az oligotróftól az eutróf állapotig) kialakulhat jelentős populációja, azaz a trofitásra vonatkozóan indikációs értékkel nem bír. Mindezek ismeretében a Balatonban nem a gyakran előforduló *Procladius* dominancia, hanem elsősorban az ezzel párhuzamosan fellépő *Chironomus* lárva hiány bír indikációs értékkel, nevezetesen az eutrófia hiányát jelzi. Az ökológiai állapot jellemzése nem csak az árvaszúnyog-együttesek összetétele, hanem a biomassza és a produkció alapján is lehetséges (LINDEGAARD, 1989; TOKESHI, 1995). Az 1997–2002 közötti időszakra becsült balatoni produkció alapján a tó középső és keleti területe oligotróf, a Szigligeti-medence oligo-mezotróf, míg a Keszthelyi-medence mezotróf, illetve 2001–2002-ben eutróf állapotú volt. Szélsőséges esetben, mint az 1982/83-as, illetve 1994/95-ös időszak, a biomassza alapján valószínűsíthető produkció már a hipertróf tartományba eshetett. Megjegyzendő azonban, hogy erős kifalás esetén (magas bentoszfogyasztó halbiomassza) az árvaszúnyog-együttesek biomasszája és produkciója alapján a trofitást alulbecsülhetjük. Összességében elmondható tehát, hogy a Balaton – feltehetően a sekélységéből adódó anyagforgalmi jellegzetességei miatt – a jellemző fajösszetételen alapuló tótipológiai rendszerekbe nem illeszthető be. Ugyanakkor az árvaszúnyog fauna produkciója és a domináns fajok aránya érzékenyen mutatja az elsődleges termelés változásait.

A Balatont tápláló kisvízfolyások makrozoobentosa

A makrogerinctelen együttesek tér- és időbeli előfordulási jellegzetességei

A Balatonba ömlő vízfolyások zoológiai vizsgálata 1999-ben kezdődött. A vizsgálatok első éveiben a Balaton déli oldali befolyóin (PONYI *et al.*, 2000, 2001, 2002, 2003), majd a Zalán folytak kutatások (PONYI & ZÁNKAI, 2004, 2005, 2006). Ezeknek a vizsgálatoknak a középpontjában a meiofauna (Crustacea: Cladocera, Ostracoda, Copepoda; Nematoda, Hydracarina) tagjai álltak, és a makroszkopikus gerinctelen csoportokat (a magasabbrendű rákok kivételével) csak érintőlegesen tárgyalták.

2006-ban 27 Balaton környéki kisvízfolyás (18 az északi parton, 9 a déli parton) 58 mintavételi helyén végeztünk faunisztikai felméréseket (MÓRA, 2007; MÓRA *et al.*, 2007a). Ezek során összesen 335 makroszkopikus vízi gerinctelen taxont azonosított-

tunk: Malacostraca: 3, Ephemeroptera: 14, Odonata: 22, Heteroptera: 31, Coleoptera: 96, Plecoptera: 3, Trichoptera: 36, Diptera: Chironomidae: 118, Diptera: Simuliidae: 12. Összesen 7475 egyedét gyűjtöttünk (715 Malacostraca, 1220 Ephemeroptera, 314 Odonata, 661 Heteroptera, 902 Coleoptera, 59 Plecoptera, 1084 Trichoptera, 2300 Diptera: Chironomidae, 220 Diptera: Simuliidae). A legtöbb faj és egyed az árvaszúnyogok közül került elő (az összfajszám és az összegyedszám kb. egyharmada). Fajgazdag csoportnak bizonyult még a bogarak rendje, ugyanakkor az egyedszámokat tekintve a kérészek és a tegzesek megelőzik a bogarakat. Az egyes csoportok egyedszámai és fajszámai között nincs korreláció, ami a makrogerinctelenek rendkívüli sokféleségére utal, és alátámasztja, hogy ezeket a csoportokat nehéz egységesen kezelni mind a mintavétel, mind az adatok értékelése során. A felmérés számos, a hazai faunára új vagy hazánkban kifejezetten ritka faj új adatait is eredményezte (DEÁK & MÓRA, 2009; MÓRA *et al.*, 2007a; SZIVÁK & MÓRA, 2009). Az egyes fajok előfordulási gyakoriságát tekintve megállapítható, hogy a fajok túlnyomó többsége 5, vagy annál kevesebb lelőhelyről került elő, és rendkívül kicsi azoknak a fajoknak a száma, amelyeket 30-nál több helyen találtunk meg. Mind a jelen vizsgálatban „ritka”, mind a „gyakori” fajok között megtalálható az összes vizsgált csoport képviselője. Az egyes lelőhelyek fajgazdagságát tekintve 20–50 faj előfordulása jellemezte a vizsgált patakszakaszok jelentős részét, mintegy kétharmadát. Ezek a fajszámok a hasonló típusú vízfolyásokban elvártan megfelelnek, ugyanakkor több esetben tapasztaltunk a várttól eltérő értékeket. Pozitív példa a Koloska-patak Balatonfüred belterületén és a Burnót-patak Ábrahámhegy belterületén fekvő szakasza. Mindkettő erősen módosított patakszakasz, a meder teljes mértékben kibetonozott, és habitattípusokban feltűnően szegény. Ennek ellenére 26, illetve 25 makrogerinctelen taxon került elő, amely jóval felülmúlta a várakozásokat. Negatív példaként hozható fel a Cserkúti-patak, vagy a Szőlősi-séd alsóbb szakaszai, ahol a viszonylag nagy élőhelyi változatosság mellett is feltűnően alacsony fajszámot lehetett kimutatni (7–19 faj). Vizsgálataink rámutattak, hogy a számos itt végzett kutatás ellenére a Balaton környéki patakok makrogerinctelen faunája jelentős részben feltáratlan. Az ezekben a kisvízfolyásokban élő vízi makrogerinctelen együttesek megismeréséhez további, intenzív gyűjtések szükségesek.

A patakok fajkészlete szezonális változásainak elemzése során (MÓRA, 2007; MÓRA *et al.*, 2007a) szembevetendő volt, hogy míg a tavasszal, illetve a nyáron előkerült fajok száma az összfajszám mintegy háromnegyede, addig ősszel ez kevesebb, mint fele volt. Az abszolút fajszámokat tekintve mind tavasszal, mind nyáron a bogarak, illetve az árvaszúnyogok voltak többségben. Informatívabb, ha az egyes időszakokban előkerült fajok számát az egyes csoportokból kimutatott összfajszámhoz viszonyítjuk. Így látható, hogy a kérészek, az álkérészek és a tegzesek esetében elsősorban tavasszal; a poloskák és az árvaszúnyogok esetében elsősorban nyáron fordult elő a fajok többsége; a szitakötők és a bogarak esetében pedig nem volt számottevő különbség a két évszak között. Adott időszakban előkerült fajok számát vizsgálva még árnyaltabb képet kapunk a vízi makrogerinctelen együttesek fajkészletének szezonális változásairól. A taxonoknak csak viszonylag kis része fordult elő mindhárom mintavételi időpontban. A csak az egyes időszakokban előkerült fajok számát az egyes csoportokból kimutatott összfajszámhoz viszonyítva - elsősorban a rákok, a poloskák, a szitakötők és a kérészek között voltak olyanok, amelyeket mindhárom alkalommal gyűjtöttünk. Csak tavasszal került elő a fajok mintegy egyötöde - a kérészek, a szitakötők, az álkérészek és a tegzesek között találtunk nagy arányban ilyen fajokat. A csak nyáron előkerült fajok száma az összfajszám mintegy egyhatoda - ezek a fajok a poloskák és az árvaszúnyogok között voltak jelentősebb arányban. A fajkészlet szezonális változásaira vonatkozó eredményeink azt mutatják, hogy évi egy felmérés nem elegendő a teljes fauna megismeréséhez

(mint ahogy azt számos esetben javasolják), és mind a tavaszi, mind a nyári időszakban szükséges mintát venni. Természetesen ez állatcsoportonként változhat (pl. kérészek, álkérészek és tegzesek vizsgálatára a tavaszi, míg pl. a poloskák, bogarak és árvaszúnyogok vizsgálatára a nyári időszak megfelelőbb).

Az árvaszúnyogok a balatoni befolyók faunájában is igen jelentősek (MÓRA, 2008), összesen 113 faj előfordulását bizonyítottuk, ezen belül lárva alakban 69, exuvium alakban 90 faj került elő (MÓRA, 2007; MÓRA *et al.*, 2007a). Csak lárva alakban került elő 23 faj, míg csak exuvium alakban ennek kétszerese, 46 faj. Míg a fajok azonosítása lárva alakban sok nehézséggel jár, addig az árvaszúnyog-exuviumok nagy biztonsággal azonosíthatók; ezért vizsgáltuk, mennyiben térnek el a lárvák és exuviumok vizsgálatával kapott eredmények. Eredményeinket az alábbiakban foglalhatjuk össze:

- exuviumok alapján kevesebb mintavétellel ugyanannyi vagy több faj gyűjthető, mint lárvák alapján,
- exuvium alakban ugyanabban az időpontban több faj gyűjthető (ez a ritka fajok miatt jelentős),
- a könnyű gyűjtés, a fajok könnyebb és pontosabb identifikálása „kevesebb” munkát (energia- és időbefektetést) igényel, ezáltal olcsóbb, mint a lárvák vizsgálata alapján történő minősítés (MÓRA 2007; MÓRA *et al.*, 2007b).

A kisvízfolyások jellemzése a makrogerinctelenek funkcionális csoportjaival

A kisvízfolyások jellemzését a makrogerinctelenek funkcionális csoportjai alapján (MOOG, 1995) öt jellegzetes rovarrenddel (Coleoptera, Heteroptera, Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) végeztük, amelyek kiválasztását az indokolta, hogy míg a bogarak és poloskák elsősorban az állóvízi élőhelyekre jellemzők, addig az EPT faunafrakció fajainak többsége az áramlóvízi élőhelyeket kedveli, így ez az 5 csoport együttesen minden víztípusban nagy egyed- és fajszámokban megtalálható. Az elemzések során összehasonlítottuk a faunisztikai és az AQEM protokoll (AQEM CONSORTIUM, 2002) alapján végzett mintavételek minőségi adatait, illetve a minőségi és mennyiségi adatokat. A két különböző módszerrel (faunisztikai mintavétel és AQEM protokoll) vett minták jelenlét/hiány adatainak elemzésével kapott eredmények hasonlóan bizonyultak, így elmondható, hogy a mennyiségi mintavételből származó jelenlét/hiány adatok ugyanúgy felhasználhatók a vízterek jellemzésére, mint a célirányos faunisztikai mintavételezéssel nyert adatok. A minőségi és mennyiségi adatsorok alapján kapott eredményeket összehasonlítva már jelentősebb különbségek adódtak. Ezen különbségek hátterében értelemszerűen az áll, hogy a kvalitatív és kvantitatív adatok az élőlényegyüttesek más-más tulajdonságait jellemzik.

Mindhárom funkcionális csoport vizsgálata alapján két víztércsoport különült el. Az egyik víztércsoportot a makrogerinctelenek szaprobiológiai funkcionális csoportjai esetén az oligo-, a β -mezo- illetve a xenoszaprób jellegek határozták meg, ami a nem, illetve mérsékelten szennyezett vizekre jellemző. A longitudinális elterjedési csoportok alapján ezt a víztércsoportot az áramló vizekre utaló kategóriák, azaz a forrástól egészen a felső-folyószakaszig terjedő zónák határozták meg. A táplálkozásbiológiai csoportok esetében a faunisztikai és a mennyiségi adatsorok alapján különböző mutatók különítették el ezt a víztércsoportot. A passzív szűrők és az aprítók mellett a minőségi adatokat nézve a detrituszevők, míg a mennyiségi adatsornál a ragadozók voltak jellemzők ezekre a vízterekre. Medermorfológiai és hidrológiai tulajdonságaikat tekintve ezekre a szakaszokra a nagyobb vízsebesség, kisebb vízmélység és mederszélesség, kisebb növényborítottság és ásványi, szerves üledékben szegény aljzat (homok, kavics, sóder) volt jellemző. Összességében ebbe a víztércsoportba ritrális típusú – azaz a gyors vízáram-

lással jellemezhető – vízterek (vö. DÉVAI *et al.*, 2001) tartoztak. A másik víztercsoportnál a szaprobiológiai funkcionális csoportok esetén az α -mezoszaprób jelleg, valamint kismértékben a poliszaprób jelleg volt a meghatározó, ami szennyezett vagy erősen szennyezett vízre utal. A longitudinális elterjedési funkcionális csoportokon belül a litorális, illetve a közép- és alsó-folyószakasz (mezo- és hipopotamál) jelleg volt meghatározó. A táplálkozásbiológiai funkcionális csoportok esetében az egyedszámok és a fajszámok alapján ennél a víztercsoportnál is eltérő képet kaptunk. A faunisztikai adatok alapján a predátorok, a mennyiségi adatok alapján pedig elsősorban a detrituszevők jellemzőek erre a víztercsoportra. Az ide tartozó vízterekre hasonló medermorfológiai és hidrológiai tulajdonságok jellemzőek. Ezeknek a vizeknek mindegyike kis sebességű (majdnem álló), viszonylag nagy vízmélységű, nagy mederszélességű, nagy növényborítottságú és szerves üledékes aljzatúnak bizonyult. Összességében ebbe a víztercsoportba flebális típusú – azaz a nagyon lassan áramló vízű, síksági kisvízfolyásokhoz, az alföldi erekhez hasonló – vízterek (vö. DÉVAI *et al.*, 2001) tartoztak.

Az egyes csoportokba tartozó vízterek tulajdonságai alapján jól magyarázhatók a minőségi és mennyiségi adatok elemzésében tapasztalt eltérések is. Például az áramló vizekben kevesebb ragadozó faj él, ám ezek egyedszáma az állóvizekéhez képest viszonylag nagy (ezt tapasztaltuk vizsgálatunkban a ritrális típusú vízterek esetében). Ugyanakkor állóvizekben sok ragadozó faj él (pl. bogarak, poloskák), ám ezek relatív egyedszáma jóval kisebb, mint a nem-ragadozóké (vizsgálatunkban a ragadozók fajszáma a flebális típusú vízterekben volt meghatározó). A detrituszevők esetében (amelyek a fajszám alapján a ritrális, az egyedszám alapján a flebális típusú vizekre voltak jellemzőek) szintén megfigyelhető volt a különbség a puztán a fajkészletet, illetve a mennyiségi viszonyokat is figyelembe vevő elemzések között. Állóvizekben viszonylag kevés detrituszevő faj él, ám ezek relatív egyedszáma igen nagy lehet, áramló vizekben a detritusz fogyasztók relatív egyedszáma alacsonyabb, ám jóval több faj képviseli őket. Eredményeink bizonyították, hogy a vizsgált funkcionális (szaprobiikus, longitudinális elterjedési és táplálkozás-biológiai) csoportok jól használhatók a vízminőség becslésére. Jelentős eredmény, hogy mind a fajok faunisztikai, mind pedig mennyiségi adatai jól használhatók a funkcionális csoportokon alapuló vízminőség-becslésben. A minőségi adatok felhasználhatóságával lehetőség nyílik arra, hogy különböző vizsgálatokból származó adatsorok is összehasonlíthatók legyenek.

Irodalom

- AQEM CONSORTIUM, 2002. Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0.
- BERCZIK, Á. & J. NOSEK, 1997. Gerinctelen állatok kutatása a Balatonon. In: SALÁNKI, J. & J. NEMCSÓK (szerk.) A Balatonkutatás eredményei 1981–1996. MTA Veszprémi Területi Bizottsága és MeH BT, Veszprém: 137-172.
- BÍRÓ, K. & A. SPECZIÁR, 2001. Adatok a Balaton árvaszúnyog (Diptera: Chironomidae) faunájához. *Hidrológiai Közlöny* **81**: 322-325.
- BÍRÓ, P. & A. SPECZIÁR, 1998. A balatoni makrobentosz biomonitorozása (1995-98). In: SALÁNKI, J. & J. PADISÁK (szerk.) A Balaton kutatásának 1997-es eredményei. MTA Veszprémi Területi Bizottsága és MeH BT, Veszprém: 107-110.
- BÍRÓ, P., A. SPECZIÁR & L. TÖLG, 1999. A Balaton halállományának és bentikus táplálékbázisának minőségi-mennyiségi felmérése. In: SALÁNKI, J. & J. PADISÁK,

- (szerk.) A Balaton kutatásának 1998-as eredményei. MTA Veszprémi Területi Bizottsága és MeH, Veszprém: 85-92.
- BRUNDIN, L., 1958. The bottom faunistic lake type system and its application to the southern hemisphere. Moreover a theory of glacial erosion as a factor of productivity in lakes and oceans. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* **13**: 288-297.
- CHARVET, S., A. KOSMALA & B. STATZNER, 1998. Biomonitoring through biological traits of benthic macroinvertebrates: perspectives for a general tool in stream management. *Archiv für Hydrobiologie* **142**: 415-432.
- CHARVET, S., B. STATZNER, P. USSEGLIO-POLATERA & B. DUMONT, 2000. Traits of benthic macroinvertebrates in semi-natural French streams: an initial application to biomonitoring in Europe. *Freshwater Biology* **43**: 277-296.
- DEÁK, CS. & A. MÓRA, 2009. Blackflies from the inflows of Lake Balaton and the first records of *Simulium trifasciatum* Curtis, 1839 in Hungary (Diptera: Simuliidae). *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* **20**: 57-64.
- DÉVAI, GY., 1992. A balatoni bentosz kutatások történeti áttekintése és helyzetének értékelése. In: BÍRÓ, P. (szerk.) 100 éves a Balaton-kutatás. Reprint, Nemesvámos: 91-100.
- DÉVAI, GY., S. NAGY, I. WITTNER, CS. ARADI, Z. CSABAI & A. TÓTH, 2001. A vízi és a vizes élőhelyek sajátosságai és tipológiája. In: BŐHM, A. & M. SZABÓ (szerk.) *Vizes élőhelyek: a természeti és a társadalmi környezet kapcsolata*. In: SZABÓ, M. (sorozatszerk.) *Tanulmányok Magyarország és az Európai Unió természetvédelméről*. ELTE-TTK & SZIE-KGI & KöM-TvH, Budapest: 11-74.
- ISTVÁNOVICS, V., A. CLEMENT, L. SOMLYÓDY, A. SPECZIÁR, L. G.-TÓTH, & J. PADISÁK, 2007. Updating water quality targets for shallow Lake Balaton (Hungary), recovering from eutrophication. *Hydrobiologia* **581**: 305-318.
- LINDEGAARD, C. 1989. A review of secondary production of zoobenthos in freshwater ecosystems with special reference to Chironomidae (Diptera). *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* **3**: 231-240.
- MOOG, O. (ed.), 1995. *Fauna Aquatica Austriaca*. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wien: 200 pp.
- MÓRA, A., 2007. A Balaton befolyói makrobentoszának felmérése az EU VKI ajánlásai tükrében. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) *A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei*. MTA, Budapest: 99-108.
- MÓRA, A. 2008. Az árvaszúnyog-fauna (Diptera: Chironomidae) kutatásának helyzete a Balatonon és vízgyűjtőjén az elmúlt húsz év tükrében. *Hidrológiai Közlöny* **88**(6): 140-143.
- MÓRA, A., E. BARNUCZ, P. BODA, Z. CSABAI, B. CSER, CS. DEÁK, & L. PAPP, 2007a. A Balaton környéki kisvízfolyások makroszkópikus gerinctelen faunája. *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* **16**: 105-167.
- MÓRA, A., M. TÓTH, Á. DEBRECENI, & P. TAKÁCS, 2007b. Balaton környéki kisvízfolyások árvaszúnyog-faunájának felmérése: előzetes eredmények. *Hidrológiai Közlöny* **87**(6): 171-174.
- PONYI, J., N. P.-ZÁNKAI, G. KRAVINSZKAJA, & A. SZÍTÓ, 2000. A Balatonba ömlő patakok zoológiai vizsgálata. In: SOMLYÓDI, L. & J. BANCZEROWSKI, (szerk.) *A Balaton kutatásának 1999. évi eredményei*. MTA, Budapest: 54-61.
- PONYI, J., N. P.-ZÁNKAI, A. SZÍTÓ & G. KRAVINSZKAJA, 2001. A Balatonba ömlő patakok zoológiai vizsgálata II. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) *A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei*. MTA, Budapest: 133-141.

- PONYI, J., N. P.-ZÁNKAI, A. SZÍTÓ & G. KRAVINSZKAJA, 2002. A Balatonba ömlő patakok zoológiai vizsgálata III. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei. MTA, Budapest: 129-139.
- PONYI, J., N. P.-ZÁNKAI, A. SZÍTÓ & G. KRAVINSZKAJA, 2003. A Balatonba ömlő patakok zoológiai vizsgálata IV. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei. MTA, Budapest: 118-130.
- PONYI, J. & N. P.-ZÁNKAI, 2004. A Zala folyó zoológiai kutatása I. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei. MTA, Budapest: 82-89.
- PONYI, J. & N. P.-ZÁNKAI, 2005. A Zala folyó zoológiai kutatása II. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei. MTA, Budapest: 84-92.
- PONYI, J. & N. P.-ZÁNKAI, 2006. A Zala folyó zoológiai kutatása III. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei. MTA, Budapest: 66-72.
- SÆTHER, O. A., 1979. Chironomid communities as water quality indicators. *Holarctic Ecology* **2**: 65-74.
- SPECZIÁR, A., 2000. A *Tanypus punctipennis* Meigen (Diptera, Chironomidae) generációs ciklusa, populáció dinamikája és produkciója a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* **80**(5): 385-387.
- SPECZIÁR, A., 2004. Az árvaszűnyog fauna hosszú távú változásai és a halak táplálkozása a Balatonban. In: FENYVESI, O. (szerk.) Tudományos előadások 2004. MTA Veszprémi Területi Bizottsága, Veszprém: 69-85.
- SPECZIÁR, A., 2008. Life history patterns of *Procladius choreus*, *Tanypus punctipennis* and *Chironomus balatonicus* in Lake Balaton. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* **44**: 181-188.
- SPECZIÁR, A., K. BÍRÓ & P. BÍRÓ, 2000. A Balaton makrobentoszának felmérése. In: SOMLYÓDI, L. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 1999. évi eredményei. MTA, Budapest: 62-70.
- SPECZIÁR, A., K. BÍRÓ, L. VÖRÖS & P. BÍRÓ, 2001. Az üledéklakó árvaszűnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2000. évi eredményei. MTA, Budapest: 124-132.
- SPECZIÁR, A., K. BÍRÓ, P. BÍRÓ & L. VÖRÖS, 2002. Az üledéklakó árvaszűnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei. MTA, Budapest: 120-128.
- SPECZIÁR, A., K. BÍRÓ, P. BÍRÓ & L. VÖRÖS, 2003. Az üledéklakó árvaszűnyog lárvák (Chironomidae, Diptera) anyagforgalmi szerepe a Balatonban. In: MAHUNKA, S. & J. BANCZEROWSKI (szerk.) A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei. MTA, Budapest: 109-117.
- SPECZIÁR, A. & P. BÍRÓ, 1998. Spatial distribution and short-term changes of benthic macrofauna in Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* **389**: 203-216.
- SPECZIÁR, A. & P. BÍRÓ, 1999a. A *Procladius choreus* (Diptera, Chironomidae) populáció dinamikája és produkciója a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* **79**(6): 372-375.
- SPECZIÁR, A. & P. BÍRÓ, 1999b. A Balaton üledéklakó árvaszűnyogjainak tér és időbeni változásai, valamint jelentősége néhány halfaj táplálékában. *Halászatfejlesztés* **22**: 128-137.

A Balatonon és befolyói makrozoobentosza

- SPECZIÁR, A. & P. BÍRÓ, 2000. Az üledéklakó árvaszúnyog (Diptera, Chironomidae) fauna területi megoszlása és rövid távú változásai a Balatonban 1995 és 1998 között. *Állattani Közlemények* **85**: 93-107.
- SPECZIÁR, A. & L. VÖRÖS, 2001. Long term dynamics of Lake Balaton's chironomid fauna and its dependence on the phytoplankton production. *Archiv für Hydrobiologie* **152**: 119-142.
- SZIVÁK, I. & A. MÓRA, 2009. Occurrence of rare caddisfly (Trichoptera) species at the catchment area of Lake Balaton. *Acta biologica debrecina, Supplementum oecologica hungarica* **20**: 219-230.
- TOKESHI, M., 1995. Production ecology. In: ARMITAGE, P. D., P. S. CRANSTON & L. C. V. PINDER (eds) *The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges*. Chapman & Hall, London - Weinheim - New York - Tokyo - Melbourne – Madras: 269-296.
- WIEDERHOLM, T. 1980. Chironomids as indicators of water quality in Swedish lakes. *Acta Universitatis Carolinae – Biologica* **1978**: 275-283.

Érkezett: 2010. december 10

Javítva: 2011. május 24

Elfogadva: 2011. június 06