Vad Csaba Ferenc

Kisrák együttesek napszakos és évszakos mintázatai, valamint ezek környezeti tényezőkkel való összefüggései az ócsai Turjánvidék vizes élőhelyein

– Doktori (PhD) értekezés –

Témavezető:

Prof. Dr. Ács Éva

Tudományos tanácsadó

MTA Ökológiai Kutatóközpont, Duna-kutató Intézet

Környezettudományi Doktori Iskola
Iskolavezető: Prof. Dr. Galácz András

Környezetbiológia Doktori Program
Programvezető: Prof. Dr. Ács Éva

Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest, 2014.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés ... 3

2. Irodalmi áttekintés ... 4

2.1. Kis kiterjedésű állóvizek jelentősége ... 4

2.2. Tőzeges területek ... 8

2.3. Kisrák zooplankton ... 8

2.3.1. Zooplankton vizsgálatok hazai lápos területeken ... 9
2.3.2. A zooplankton évszakos mintázatai és ennek évek közti különbségei ... 9
2.3.3. A zooplankton és a vízinövényzet kapcsolata ... 12
2.3.4. A zooplankton napszakos vertikális mintázatai ... 12

3. Célkitűzések ... 15

4. Anyag és módszer ... 16

4.1. Az ócsai lápvidék ... 16

4.1.1. Az Öreg-turján ... 16
4.1.2. A Nagyerdő ... 18

4.2. Mintavételi helyek ... 19

4.2.1. Öreg-turján ... 19
4.2.2. Éger-kőris láperdő ... 21

4.3. Mintavételek ... 21

4.3.1. Évszakos vizsgálatok ... 21
4.3.2. Napszakos vertikális mintázatok vizsgálata ... 23

4.4. A minták laboratóriumi feldolgozása ... 24

4.4.1. A nitrogén- és foszfor-formák, valamint az a-klorofill koncentrációjának meghatározása ... 24
4.4.2. A fitoplankton minták feldolgozása ... 25
4.4.3. A zooplankton minták feldolgozása ... 25

4.5. Adatelemzés ... 26

4.5.1. Évszakos mintázatok ... 26
4.5.1.1. A kisrák zooplankton és a környezeti változók összefüggései ... 26
4.5.2. Az alámerült növényzet szerepe ... 27
4.5.3. Mintavétel időzítésének szerepe ... 28
4.5.4. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben ... 29
4.5.5. Napszakos mintázatok ... 30

5. Eredmények ... 32

5.1. Fajkészlet ... 32

5.2. A kisrák zooplankton évszakos mintázatai ... 34

5.2.1. Egyedsűrűség ... 34
5.2.1.1. Öreg-turján ... 34
5.2.1.2. Láperdő ... 36
5.2.2. Közösség-szerkezet ... 36
5.2.2.1. Öreg-turján ... 36

5.2.2.2. Láperdő ... 38
5.2.3. Összefüggések a környezeti tényezőkkel ... 40
5.2.3.1. Öreg-turján ... 40
5.2.3.2. Láperdő ... 40
5.3. Az alámerült növényzet szerepe ... 41
5.4. Mintavétel időzítésének szerepe ... 43
5.5. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben ... 47
5.6. Napszakos mintázatok ... 49
5.6.1. Környezeti változók ... 49
5.6.2. A zooplankton eloszlása ... 53
6. Eredmények megvitatása ... 58
6.1. Fajkészlet ... 58
6.2. A kisrák zooplankton évszakos mintázatai ... 60
6.3. Az alámerült növényzet szerepe ... 63
6.4. Mintavétel időzítésének szerepe ... 64
6.5. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben ... 65
6.6. Napszakos mintázatok ... 68
7. Összefoglalás ... 73
8. Summary ... 75
9. Felhasznált irodalom ... 77
10. Köszönetnyilvánítás ... 96
11. Függelék ... 97
11.1. Képek ... 97
11.2. Táblázatok ... 99

1. Bevezetés

A sekély, kis kiterjedésű állóvizek (angolul: pond és pool, a dolgozatban a továbbiakban kistó vagy kisvíz) sokáig háttérbe szorultak a limnológiai kutatásokban, melyek fő célpontjai a nagyobb tavak és folyók voltak (Céréghino *et al*. 2008, De Meester *et al*. 2005, Oertli *et al*. 2009). Ugyanakkor a ’90-es évek óta kutatásuk fellendülni látszik (Oertli *et al*. 2009), köszönhetően gyakoriságuknak (emiatt tájléptékű vizsgálatok kiváló modellrendszerei lehetnek; De Meester *et al*. 2006), konzervációbiológiai jelentőségüknek (Oertli *et al*. 2009), ökoszisztéma-szolgáltatásaiknak és az általuk betöltött számos fontos ökológiai szerepnek (Oertli *et al*. 2005).

Az utóbbi évek kutatásai rávilágította arra is, hogy a kisvizek ökológiájukat és funkciójukat tekintve jelentősen eltérnek a nagyobb állóvizektől (Oertli *et al*. 2002, Søndergaard *et al*. 2005). Emellett élőviláguk és a bennük zajló folyamatok a nagyobb tavakkal összehasonlítva még mindig jóval kevésbé ismertek. Speciális alesetet képviselnek a tőzeges területeken kialakuló élőhelyek, amelyeket még a kisvizeken belül is alig ismerünk. A lápok hazánkban is jelentős biodiverzitás-megőrző szerepet töltenek be (Mahunka 1991, Borhidi 2003, Borics *et al*. 2003), ezért *ex lege* védettséget élveznek. Egyedi flórájuk és faunájuk mellett globálisan fontos szerepet játszanak a klímaszabályozásban, a szénkészletek tárolásában és alapvető ökoszisztéma-szolgáltatásokat biztosítanak (Joosten és Clarke 2002, Bragg és Lindsay 2003). Dolgozatom lápos kisvizek kisrák zooplankton közösségeivel foglalkozik a nemzetközileg is védett ócsai Turjánvidék vizes élőhelyeinek példáján. Köszönhetően a trofikus hálózatokban betöltött alapvető szerepüknek, a zooplankton közösségek működésének megismerése, dinamikájuk feltárása, mintázataik és az ezeket kialakító tényezők vizsgálata alapvető ökológiai fontosságú kérdés szinte bármely állóvíz esetén. Dolgozatom célja hozzájárulni a tőzeges területek kisvizeinek megismeréséhez a zooplankton közösségek különböző időskálájú – hosszú távú (évszakos és évek közti) és rövid távú (napszakos) – vizsgálatával.

Munkám során arra kerestem a választ, hogy különféle lápos kisvizek esetén (a) vannak-e általánosítható mintázatok a zooplankton közösségek szezonális szukcessziójában; (b) miként alakul a zooplankton közösségszerkezete a növényzet kiterjedésének függvényében (c) a zooplankton fajszámát tekintve milyen az optimális mintavételi időzítés és gyakoriság; (d) milyen különbségek figyelhetők meg a különböző vízjárású évek között; és (e) milyen mikroskálájú vertikális mintázatokat alakít ki az oxigénszegénység.

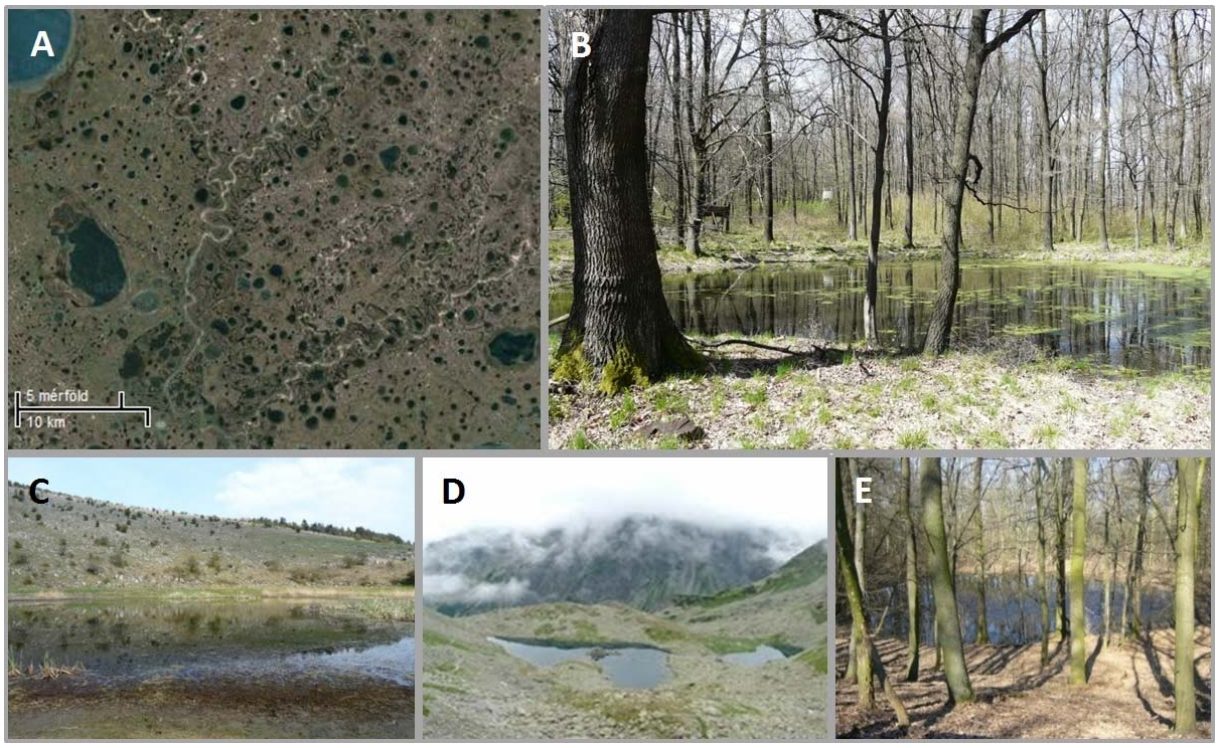
2. Irodalmi áttekintés

2.1. Kis kiterjedésű állóvizek jelentősége

A sekély kisvizek és kistavak kutatottsága messze alulmarad a nagyobb állóvizekéhez képest (Céréghino *et al*. 2008, De Meester *et al*. 2005, Oertli *et al*. 2009), annak ellenére, hogy a kisvizek világszerte igen nagy számban fordulnak elő. A kistavak Európa édesvíz-készletének számottevő részét képezik (Oertli *et al*. 2009). Felmérések szerint Svájcban pl. a 365 db 5 ha feletti tóhoz képest 32 000 db 5 ha alatti állóvizet regisztráltak (Oertli *et al*. 2005), míg Nagy-Britannia esetében az állóvizek számának 97%-át (Biggs *et al*. 2005), Dániában 99,5%-át az 5 ha alatti kisvizek adják (Søndergaard *et al*. 2005). Mindezeket figyelembe véve megdöbbentő adat, hogy a 20. század során a kisvizek száma milyen drasztikus csökkent: becslések szerint a legtöbb európai országban ez az élőhely-veszteség meghaladja az 50%-ot, sőt, egyes régiókban akár a 90%-ot is eléri (Hull 1997, Wood *et al*. 2003, Curado *et al*. 2011).

A kistó és a sekély tó (angolul: shallow lake) közti határt nehéz meghúzni. A kistavak méretének felső határát gyakran 5 ha-nak adják meg (Oertli *et al*. 2005), ez azonban egy önkényes határérték (De Meester *et al*. 2005). Ismert olyan elv is, amely elsősorban a szél vízoszlopot felkeverő szerepének erőssége alapján különíti el a tavakat („lake”) és a kistavakat (Brönmark és Hansson 2005). Előbbi esetében a vízoszlop keveredése elsődlegesen a szélnek köszönhető, míg a kistavak esetén inkább csak gyengébb, a hőmérséklettel összefüggő keveredés a jellemző. A magyar szakirodalomban emellett tovább bonyolítja a képet a nyelvben meghonosult számos, hasonlóan kis kiterjedésű, sekély állóvízre utaló kifejezés (mint pl. a fertő, kopolya, tocsogó, tömpöly stb.; Dévai *et al.* 1992), amelyeket az angol szakirodalom egységesen a „pond” vagy „pool” kategóriába sorolna.

A kisvizek között vízforgalmuk (hidroperiódusuk) alapján megkülönböztethetünk állandó vizű, időszakos („temporary”, „episodic” vagy „ephemeral”) és többé-kevésbé szabályos időközönként kiszáradó, asztatikus („astatic”, „intermittent”) élőhelyeket. Utóbbi két típust együtt is szokás időszakos vizekként emlegetni, de a vízborítás és száraz fázis aránya alapján altípusokként is elkülöníthetőek: az év nagyobbik felében száraz élőhelyeket időszakosnak, míg a többnyire vízzel borított, szabályos ciklikusságú hidroperiódust mutatókat asztatikusnak tekintik (Williams 2005).



1. kép – A kisvizek változatosságának néhány példája. **A:** kistavakban extrémen gazdag terület (Észak-Szibéria; forrás: maps.google.com), **B:** időszakos kistó (Pilis; fotó: Horváth Zsófia), **C:** víznyelő elzáródása következtében kialakult időszakos kistó (aggteleki Káposztás-tó; fotó: Horváth Zsófia), **D:** kis tengerszemek a Magas-Tátrában (Szlovákia, fotó: Péntek Attila László), **E:** meteorit kráterben kialakult erdei kistó (Poznań, Lengyelország, fotó: Horváth Zsófia).

Kis méretük ellenére az állandó vizű és időszakos kisvizek rendkívül magas arányban járulnak hozzá a regionális biodiverzitáshoz elsősorban magas béta-diverzitásuknak[1] köszönhetően (Oertli *et al*. 2002, Williams *et al*. 2004, Caramujo és Boavida 2010). Ez az élőhelyek nagyfokú változatosságából (többek között méretüket, vízforgalmukat, trofikus hálózatukat tekintve; **1. kép**) és véletlenszerű eseményekből (pl. diszperzió) ered (De Meester *et al*. 2005). A SLOSS-vitában (Single Large Or Several Small) kutatók arra keresték a választ, hogy vajon egy nagy vagy több kisebb területnek nagyobb-e a konzervációbiológiai értéke. A szigetbiogeográfiai modellek szerint a nagyobb terület fajszáma is nagyobb (MacArthur és Wilson 1967), ezt a logikát követve kezdetben a természetvédelmi biológia is

[1] Whittaker (1960) után egy adott helyi közösség diverzitását **alfa-**, az egyes élőhelyek/minták között fennálló fajkompozíció-beli különbségeket **béta-diverzitás**nak nevezzük, míg a vizsgált élőhelyfoltokat magába foglaló teljes terület diverzitása a **gamma-diverzitás**.

minél nagyobb területek kijelölését részesítette előnyben („single large”). Ezt a későbbiekben többen is kétségbe vonták, bár igazi konszenzus nem jött létre. A SLOSS-kérdése valószínűleg nem is általánosítható, célszerűbb ezt az összefüggést élőhelyenként és élőlény-csoportonként vizsgálni. Oertli *et al*. (2002) svájci kisvizek esetében kimutatták, hogy az összesített területet nézve több kisebb élőhely jóval nagyobb fajszámmal rendelkezik, mint egyetlen, összefüggő vízfelületű nagyobb tó. Ez összefüggésbe hozható a metaközösségi[2] szemlélettel is, hiszen sok kis élőhelyfolt (az ezeket külön-külön jellemző lokális dinamikának köszönhetően) regionális szinten magas fajszámot képes fenntartani. Søndergaard *et al*. (2005) közel 800, különböző méretű (0.01–4200 ha) dániai állóvíz esetében azt tapasztalta, hogy a tavak méretének növekedése csupán a hal- és növényfajok számára volt pozitív hatással. A zooplankton fajszáma ezzel ellentétben átlagosan az 1 ha-nál kisebb vizekben volt a legnagyobb. Ezen eredmények mind alátámasztják azt, hogy a kistavak kulcsfontosságúak a biodiverzitás megőrzése szempontjából. Emellett számos olyan ritka és veszélyeztetett fajt őriznek, melyek közül sok kizárólag kisvizekben fordul elő. Zászlóshajó fajaik közül Oertli *et al*. (2005) megemlítik a kétéltű-, szitakötő- és vízinövény-fajokat, de pl. az időszakos és kiszáradó vizek kizárólagos élőhelyei a nagytestű levéllábú rákoknak is (Belk 1998, Brendonck *et al*. 2008, Horváth *et al*. 2013b). Az időszakos vizeken belül a mediterrán kisvizek számos világszerte ritka és veszélyeztetett, pl. IUCN vörös listás növénynek és kétéltűnek biztosítanak élőhelyet, többek közt emiatt számítanak ún. „Priority Habitat”-nak az Európai Unióban.

Mindezen tulajdonságaik miatt az utóbbi évtizedben világszerte megnőtt a kisvizekkel foglalkozó vizsgálatok száma. Ma már fontos szerepet játszanak a természetvédelmi, ökológiai és evolúcióbiológiai kutatásokban (De Meester *et al*. 2005). A 90-es évek óta a „pond” és „biodiversity” címszót egyaránt tartalmazó nemzetközi publikációk száma megtízszereződött, bár a tavakkal foglalkozó hasonló témájú cikkek számától még mindig messze elmarad (Oertli *et al*. 2009). A kistavakkal foglalkozó kutatások száma 1990 óta jelentősen növekedszik, ugyanakkor ezek zooplankton közösségeivel még mindig feltűnően kevés munka foglalkozik (az ISI Web of Knowledge felületén folytatott keresésünk eredménye alapján évente átlagosan mindössze kb. 50, míg ez nagyobb tavak esetében 263). A kistavakkal foglalkozó munkákon belül a zooplanktont célzó kutatások száma nagyjából

[2] **Metaközösség**: diszperzió által egymással összeköttetésben álló lokális (helyi) közösségek (Leibold *et al*. 2004).

konstansan 5% 1990 és 2012 között. Ez az arány ugyanakkor megfelel a nagyobb tavak zooplanktonjának relatív kutatottságának.

Amellett, hogy számos ritka, veszélyeztetett fajnak nyújtanak otthont, a kistavak több olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amely mindezeken túl kiváló ökológiai modell-rendszerekké teszi őket (Brönmark és Hansson 2005). A kistavak más állóvizekhez hasonlóan diszkrét élőhelyfoltnak, szárazföld által körülölelt „inverz szigeteknek" tekinthetők, tehát a helyi közösségeik könnyen behatárolhatók. A vízi élőlények számára lakható, ugyanakkor szeparált élőhelyfoltot jelentenek a lakhatatlan szárazföldi mátrixban. Egy tájban változatos helyi adottságokkal fordulnak elő, így rendkívül alkalmasak a diverzitást kialakító térbeli hatások tanulmányozására, jól illenek a metapopulációs és metaközösségi szemléletbe (Louette és De Meester 2005, McAbendroth *et al*. 2005, De Bie *et al*. 2012). Ugyanakkor a nagyobb állóvizekhez képest jóval magasabb számban fordulnak elő, így könnyedén nagy ismétlésszám érhető el egy-egy környezeti gradiens széles skálája mentén, amely reprezentatív terepi vizsgálatokat tesz lehetővé (Serrano és Fahd 2005, Horváth *et al*. 2014). Emellett maguk a kistavak is rendkívül változékonyak (pl. vízjárásukat, méretüket és trofitásukat tekintve), ezáltal számos ilyen gradiens empirikus vizsgálatára alkalmasak, legyenek azok akár természetesek, akár mesterségesek (pl. szennyezés, humán eredetű eutrofizáció). Mivel felületükhöz viszonyított fajlagos kerületük nagy, így igen hamar jelzik a környező területeken bekövetkező esetleges negatív változásokat, emiatt „őrszem-rendszereknek" („sentinel systems") tekinthetőek (De Meester *et al*. 2005). Kis víztömegük miatt a klímaváltozásra is hamarabb reflektálnak, pl. hidroperiódusuk megváltozásával. Kis méretük és a nagyobb állóvizekhez képest homogénebb vízterük miatt viszonylag egyszerű reprezentatív mintát gyűjteni belőlük (De Meester *et al*. 2005), sőt, viszonylagos egyszerűségük miatt könnyű „leutánozni", modellezni is őket.

Bár a kisvizek és kistavak kutatottsága egyre nő, és ezzel együtt egyre jobban sikerül megismerni alapvető működésüket, ökológiai rendszerüket, élőlény-együtteseiket, ugyanakkor az egyes biomonitorozó rendszerekben, nemzeti és nemzetközi egyezményekben meglepően kevés figyelmet szentelnek nekik, és bizonyos típusaik (ideértve a tőzeges kisvizeket is) még mindig kevéssé kutatottak (Williams *et al*. 2004). A 2004-ben alakult European Pond Conservation Network nemzetközi szervezet fő feladatául tekinti a kis állóvizek és biodiverzitásuk védelmét. Egyik elsődleges célja ezen változatos élőhely-típus tipizálása, amelyre egyre nagyobb szükség lenne az említett monitorozási eljárásokba való beillesztésükhöz, valamint megfelelő védelmükhöz, és amelyhez nélkülözhetetlen a

különböző típusú kisvizek biodiverzitásának, illetve a bennük fellelhető mintázatoknak a vizsgálata (Céréghino *et al*. 2008).

2.2. Tőzeges területek

A tőzeglápok világszerte a leggyakoribb vizes élőhelynek („wetland”-nek) számítanak (ezen élőhelyek számának 50–70%-át teszik ki). Ugyanakkor kiterjedésük 1800 óta az emberi tevékenység és klímaváltozás következtében mintegy 10–20%-kal csökkent. Az aktív tőzeglápok esetén (ahol jelenleg is folyik tőzegképződés) ez az élőhely-veszteség éves szinten nagyjából 0,1%. A legnagyobb veszteség Európában figyelhető meg, itt a tőzeglápok hajdani kiterjedésüknek mára több mint felét elvesztették (Joosten és Clarke 2002).

A tőzeglápok fele északon található, főképp Finnországban és Svédországban (Montanarella *et al*. 2006), ahol – csakúgy, mint Nyugat-Európában – elsősorban a tőzegmoha-fajok (*Sphagnum* spp.) alkotják a tőzeget. Bár a legdélibb ilyen (reliktum-jellegű) dagadólápok Kelet-Magyarországon találhatók (Simon 1992), az országban sokkal jellemzőbbek pl. a folyók menti lápok, láprétek, láperdők. Míg Nyugat-Európában a legtöbb tőzeges terület az intenzív mezőgazdasági és ipari hasznosítás miatt mára már teljesen eltűnt, addig Közép-Európában ez a hatás kevésbé volt erőteljes (Bragg és Lindsay 2003). Ugyanakkor Magyarországon elsősorban a tőzegbányászat és a talajvíz szintjének csökkenése az eredeti tőzeges területek 60%-ának eltűnéséhez vezetett. Másrészt viszont a felhagyott tőzegbánya-utótájak olyan fontos, másodlagos élőhelyekké válhatnak, amelyek a tőzegképződés kezdeti stádiumát képviselik, és amelyek természetes körülmények közt ma már nem lelhetőek fel a folyószabályozások miatt (Hubayné Horváth 2005). Mivel a tőzeglápok fontos szerepet töltenek be a biodiverzitás megőrzésében, a vízháztartás és klíma szabályozásában, a szénkészletek tárolásában, ökoszisztéma-szolgáltatásaiknak köszönhetően kiemelt szerephez kellene jutniuk a természetvédelmi biológia terén is (Bragg és Lindsay 2003).

2.3. Kisrák zooplankton

A Cladocera (ágascsápú) és Copepoda (evezőlábú) rákok fontos részét képezik az édesvízi zooplankton közösségeknek, amelyek szinte minden vizes élőhelyen, így a különféle kisvizekben is megtalálhatóak (Boxshall és Defaye 2008, Forró *et al*. 2008). Alapvető szerepet töltenek be a vízi rendszerek táplálékhálózataiban (De Bernardi *et al*. 1987, Lampert

és Sommer 2007, Horváth *et al*. 2013a) és ökológiai folyamataiban (Lampert 1997). Az egyes csoportok életciklusa változatos: míg bizonyos fajaik évente mindössze egyetlen generációt képeznek (ez elsősorban az evezőlábú rákok között jellemző), addig egyes időszakos vízi Cladocera-fajok esetén akár néhány naponta is teljes generációváltás zajlik le. A Cladocerák, valamint a Copepoda csoporton belül a Calanoida rend (lebegőkandicsok) képviselői a kiszáradást és/vagy a téli időszakot tartóspeteként vészelik át, míg a Harpacticoida és Cyclopoida (mászókandicsok) Copepoda alrendek tagjai kriptobiotikus nyugalmi állapotban töltik (Hairston 1996, Gyllström és Hansson 2004).

2.3.1. Zooplankton vizsgálatok hazai lápos területeken

Hazánkban korábban több kutató foglalkozott már lápok zooplankton faunájával. Ezen belül a legtöbb vizsgálat a kiemelt konzervációbiológiai értékű *Spagnum*-lápok megismeréséhez járult hozzá (Megyeri 1958, 1962, 1965b, Bothár és Oertel 1977).

Az országban sokkal elterjedtebb síklápok zooplankton közösségei kevésbé ismertek. Kiemelendő közülük a jégkorszaki reliktum eredetű Bátorligeti-láp, amelynek vízi rákfaunájáról Megyeri (1953), majd később Forró (1990) közöltek tanulmányokat, emellett részletes botanikai, vízminőségi és további zoológiai tanulmányok színhelye volt (Mahunka 1991). Ugyancsak jól feltártnak tekinthető a somogyi Baláta-tó: változatos lápi élőhelyeinek zooplankton faunáját és vízkémiai tulajdonságait Megyeri (1965a), Forró (1995) és Körmendi (2001, 2003, 2006) vizsgálataiból ismerjük. Forró (1985, 2002) és Körmendi (1998, 2006) vizsgálták a darányi Nagyberek lápvizeinek, valamint láperdők (hansági égeresek, Lankóci- és Komlósdi-égeres) időszakos vizeinek faunáját. Az Ócsai Tájvédelmi Körzetben található fokozottan védett Öreg-turján területén található kisvizekből Vad *et al.* (2009a, b) közöltek a Cladocera és Copepoda (Cyclopoida) faunára vonatkozó adatokat.

Ugyanakkor szinte valamennyi vizsgálatra igaz, hogy többnyire a közösségeket alkotó fajokra koncentráltak, és nagyon kevés ismeretünk van ezek szezonális mintázatairól, vagy a közösségeket alakító (biotikus és abiotikus) tényezők szerepéről.

2.3.2. A zooplankton évszakos mintázatai és ennek évek közti különbségei

Míg a korábbi évtizedekben az ökológiai kutatások többsége elsősorban egy adott helyi közösség diverzitásának (alfa-diverzitás) és az azt kialakító tényezőknek vizsgálatára fókuszált, ma már egyre gyakoribbak a regionális skálán történő, a béta- és gamma-diverzitás (ld. **2.1.** fejezet) mintázataira irányuló kutatások. A béta-diverzitás azonban nem csak térbeli

mintákra, hanem idősorokra is értelmezhető, ez esetben az ún. időbeli fajkicserélődést („temporal turnover”) adja meg. Az ilyen vizsgálatok száma jóval elmarad a térbeli mintázatok feltárását célzó kutatásokétól (Korhonen *et al*. 2010). Kisvizek zooplanktonjára irányuló kutatások esetén is ugyanez a tendencia figyelhető meg. A nagy térléptékű vizsgálatokhoz képest (Frisch *et al*. 2006, Declerck *et al*. 2011, Horváth *et al*. 2014), amelyek természetesen alapvető eredményekkel szolgáltak a közösségeket kialakító hatások megismeréséhez, elmarad a közösségek időbeli mintázataival foglalkozó kutatások száma (Hann és Zrum 1997, Boven és Brendonck 2009). Fahd *et al*. (2007) összehasonlították két, ugyanakkora mintaszámot eredményező, térbeli (32 élőhely, egyszeri mintavétel) és időbeli mintavétel (8 élőhely a térbeli vizsgálat kisvizeiből kiválasztva; élőhelyenként 4 mintavétel) fajszámát mediterrán időszakos kisvizek esetén. Az utóbbi eredményezett magasabb fajszámot, vagyis az időbeli béta-diverzitás vizsgálatának segítségével nem csak pontosabb képet kaptak egy adott élőhely fajszámáról, de ebben az esetben magának az élőhely-típusnak a regionális fajkészletéről is. Hasonló eredményre jutottak Arnott *et al*. (1998) nagyobb tavak esetén is: összehasonlítva egy térben kiterjedt vizsgálat eredményeit egy egyetlen tavon 12 éven át folyó folyamatos monitorozó vizsgálatból származó fajszámadatokkal, kb. kétszeres különbséget tapasztaltak a hosszú távú vizsgálat javára.

A hosszabb távú (legalább különböző évszakokat magába foglaló) vizsgálatok eredményeként természetesen nemcsak a fajkompozícióról, hanem a közösségen belüli dominancia-viszonyok időbeli változásairól is képet kaphatunk. Talán a legismertebb, a planktonikus közösségek általános szezonális szukcessziós[3] mintázatait leíró elmélet a Plankton Ecology Group modellje, az ún. PEG-modell (Sommer *et al*. 1986). Eszerint a mérsékelt égövi tavak esetében a plankton mintázatainak éves lefutása időben visszatérő, prediktálható mintázatokat követ. Tipikus példája az autogén szukcessziónak, amikor a folyamatot magát biotikus interakciók kontrollálják, míg az abiotikus környezet a ciklikusságot biztosítja. A zooplankton az évszakos mintázatok kialakításában központi szerepet játszik (Lampert 1997, Lampert és Sommer 2007).

---

[3] Bár a szezonális szukcesszió időintervalluma rövid, mégis összehasonlítható a szárazföldi élőhelyeken megfigyelhető szukcesszióval, mivel az elsődleges termelőknek ez esetben is kb. 30–100 generációja váltja egymást, jól elkülöníthető fázisokat alkotva. Köszönhetően annak, hogy a plankton közösségek kiváló alanyai kísérletes vizsgálatoknak, a plankton szezonális szukcessziója az egyik legtöbbet kutatott és legjobban ismert példája a szukcessziós mintázatoknak (Lampert és Sommer 2007).

A PEG-modell 24 lépésben foglalta össze a plankton általános éves mintázatait, melyen belül a zooplanktont érintő legfontosabb mintázatokat az alábbiakban foglaljuk össze. Tél végén a fitoplankton gyors növekedésnek indul, melyet először kistestű herbivor zooplankton szervezetek (pl. kerekesférgek, *Ceriodaphnia* és *Bosmina* ágascsápú rákok) megjelenése és populációnövekedése követ, majd megjelennek és dominánssá válnak a nagytestű fajok (pl. *Daphnia*). Populációjuk a táplálékforrás kimerítéséig, az ún. tiszta vizű fázis („clear-water phase") eléréséig növekszik, majd gyors hanyatlásnak indul. Nyárra így ismét kistestű fajok által dominált közösség alakul ki (pl. *Bosmina*, *Chydorus*, *Ceriodaphnia*, *Thermocyclops*), melyek alacsonyabb táplálékforráson is képesek megélni, szűrőkészülékük ellenállóbb a nyári fitoplankton fajok mechanikai védekezésével szemben (pl. fonalak, tüskék) és kis méreteik miatt kevésbé érzékenyek a halak vizuális észlelésen alapuló predációjára. Ezek a nyári zooplankton közösségek általában jóval fajgazdagabbak a tavaszinál. A fitoplanktonban történő változások és a halak predációs nyomásának csökkenése miatt őszre újabb zooplankton-csúcs alakul ki, melyben a nyárihoz képest újra dominánssá válnak a nagytestű fajok. A hideg időszak kezdetekor az elérhető algatáplálék mennyiségének és a vízhőmérsékletnek a csökkenése a herbivor zooplankton biomasszájának megfogyatkozását vonja maga után. Ugyanakkor egyes hidegkedvelő evezőlábú rákfajok (pl. *Cyclops vicinus*, *Diacyclops bicuspidatus*) ebben az időszakban jelennek meg, megszakítva nyugalmi állapotukat (Sommer *et al*. 1986).

Bár a tavak trofikus szintjétől függően megfigyelhetőek eltérések (pl. a biomassza-maximumok esetén), a PEG-modell eutróf és oligotróf tavakra is jól általánosítható (Sommer *et al*. 1986). Mivel azonban túlnyomórészt nagyobb, rétegzett, halak által lakott tavak alapján készült, kérdéses, hogy a mintázatok általánosíthatóak-e sekély tavakra, trópusi tavakra és kisvizekre is (Lampert és Sommer 2007). Kisvizekben a zooplankton évszakos mintázatai és az azokat kialakító tényezők kevéssé ismertek. A csupán néhány hektáros vagy annál is kisebb felületű, gyakran 1 m-nél is sekélyebb vízterek kis víztömegük miatt jobban ki vannak téve az időjárási viszonyoknak és a közvetlen környezetükben zajló folyamatoknak. Emellett a vízinövényzet (mely gyakran az élőhely nagy részére kiterjed) is kulcsszerepet tölt be a kisvizek ökológiájában.

Az évek közti különbségek kutatottsága is messze elmarad a térben kiterjedt, de akár a szezonális különbségekkel kapcsolatos munkák számától is. Az ISI Web of Knowledge keresőjében az „inter-annual" vagy „interannual", „pond" és „zooplankton" kulcsszavak együttes használata mindössze 14 találatot eredményez, ami jól mutatja, hogy e téren még nagyon hiányosak az ismereteink. Hiánypótlónak tekinthetőek pl. Rettig *et al*. (2006),

Tavernini (2008), vagy Caramujo és Boavida (2010) munkái, ugyanakkor ilyen kevés vizsgálatból általános következtetések még nem vonhatók le.

2.3.3. A zooplankton és a vízinövényzet kapcsolata

A sekély állóvizekben a kiterjedt vízinövényzet jelentősen befolyásolja az egész élőhely trofikus rendszerét, tápanyagforgalmát és közösségeit (Jeppesen *et al*. 1998, Van Donk 1998, van Donk és van de Bund 2002, Scheffer 2004). A vízi makrofitonok eutróf tavakban gyakran nagymértékben hozzájárulnak a „clear water state", azaz tiszta vizű alternatív stabil állapot kialakulásához vagy fenntartásához (melynek alternatívája a turbid, fitoplankton-dominálta állapot) (Perrow *et al*. 1997, Scheffer 2004). Azonban a vízi makrofitonok nemcsak a fitoplanktonra, hanem a teljes planktonikus táplálékhálózatra hatással vannak. A fitoplanktonnal való, tápanyagokért és egyéb forrásokért folyó versengés közvetve befolyásolja a zooplankton közösséget (van Donk és van de Bund 2002), emellett a vízinövényzet a predátorok elől alkalmas búvóhelye lehet az egyes zooplankton-fajoknak (Burks *et al*. 2002). A búvóhely biztosítása mellett a növényi szárak és levelek a habitat-diverzitást is jelentősen növelik (Kuczyńska-Kippen és Nagengast 2006), amely egyrészt új élőhelyet teremt a növényekhez kötődő fajok számára (mint amilyenek az ágascsápú rákokon belül pl. a *Sida crystallina*, *Eurycercus lamellatus* vagy a *Simocephalus*-fajok), másrészt a növényeken megtelepedő élőbevonat (de akár maga a vízinövény vagy az abból származó detritusz is) közvetlenül táplékként is hasznosítható számos vízi gerinctelen faj számára (Kornijów *et al*. 1995, Hoyer *et al*. 1998, Lodge *et al*. 1998).

Összességében tehát a sekély mezo- és eutróf tavakban a vízinövényzet általában pozitív közvetlen és közvetett hatással van a zooplankton közösségekre, növelve azok denzitását és diverzitását (Hargeby *et al*. 1994, van Donk és van de Bund 2002, Zsuga 2002, Kiss 2006). Ez megfigyelhető a szezonális szukcesszió során is, ugyanis a növényzet kifejlődésével párhuzamosan egyre több fitofil faj megjelenése tapasztalható (Hann és Zrum 1997, Boven és Brendonck 2009).

2.3.4. A zooplankton napszakos vertikális mintázatai

A zooplankton vertikális eloszlása egy víztestben az ott fellépő számos környezeti tényező közötti csereviszony (trade-off) eredménye (Winder *et al*. 2004). A hőmérsékleti vagy kémiai rétegzettséget mutató tavakban az abiotikus és biotikus környezeti változók vertikális gradiensei optimális mélységet határoznak meg, ahol maximális egyedi rátermettség

(fitness) és populációnövekedés érhető el. A víz hőmérséklete és az elérhető táplálék mennyisége (Lampert *et al*. 2003, Kessler és Lampert 2004) vagy az oldott oxigén (Sell 1998, Larsson és Lampert 2012) mind nagy hatással vannak a zooplankton vertikális előfordulására. Mivel ezen környezeti tényezők gradiensei a víztestek rétegződésekor meglehetősen állandóak, így a plankton többé-kevésbé állandó eloszlását alakítják ki. A napszakos periódusok során váltakozó erősségű hatások, mint a halak vizuális észlelésen alapuló predációja (Zaret és Suffern 1976, Gliwicz 1986) vagy az UV sugárzás (Rhode *et al*. 2001, Williamson *et al*. 2011) ugyanakkor a zooplankton napszakos vertikális vándorlását eredményezik az egyes vízrétegek között.

A zooplankton vertikális vándorlását célzó kutatások túlnyomó része mély (több 10 méteres mélységű), rétegzett tavakra irányult és csupán töredékük foglalkozott sekély tavakkal. Utóbbiak esetében nagyobb figyelmet fordítottak a horizontális mintázatokra, legfőképpen a napszakos horizontális vándorlás tanulmányozására (Lauridsen és Buenk 1996, Burks *et al*. 2002). Ugyanakkor néhány vizsgálat látványos vertikális eloszlási mintázatokat fedezett fel sekély tavakban is (Kuczyńska-Kippen 2001, Meerhoff *et al*. 2007).

Még kevesebb ismerettel rendelkezünk a kisrák zooplankton vertikális eloszlásáról kis kiterjedésű (maximum néhány hektáros), sekély (<2 m) kisvizek esetében. Csupán néhány vizsgálat foglalkozott ilyen mintázatoknak és ezek okainak kiderítésével. Ranta és Nuutinen (1985) *Daphnia*-fajok napszakos vertikális vándorlását figyelték meg sziklatavacskák („rock pools”) esetében (melyek közül a legmélyebb 150 cm volt), de ennek lehetséges okaira nem tudtak kielégítő magyarázatot adni. Gilbert és Hampton (2001) szintén különbségeket fedezett fel a *Tropocyclops extensus* evezőlábú rákfaj déli és éjféli vertikális előfordulásában egy 150 cm mélységű, halaktól mentes kisvízben, feltételezésük szerint a mintázatot a vízipoloskák predációja válthatta ki. Az UV-sugárzás ereje és a *Chaoborus*-lárvák víztérbeli helyzete bizonyultak a legfontosabb tényezőknek a *Daphnia longispina* vertikális eloszlásának meghatározásában egy 50 cm mély északi-sarki kistóban (Rautio *et al*. 2003). Alig van ugyanakkor olyan vizsgálat, amely kisvizek esetén a zooplankton vertikális előfordulását a vízoszlop fiziko-kémiai gradienseivel magyarázza. Egy ilyen kivételes esetet írt le Blinn és Green (1986) egy extrém élőhelyről, egy kb. 2500 m magasan fekvő krátertóból (amely paraméterei alapján kisvíznek nevezhető), ahol jól látható hőmérsékleti és oxigénkoncentráció-gradiensek alakultak ki egy 3 éves időszak néhány alkalma során.

A sekély vízterek általában nem rétegzettek hosszú időn keresztül, de rövid időre előfordulhat esetükben hőmérsékleti rétegzettség (Felföldy (1981) nyomán ún. múló hőrétegzettség), általában napszakos periódusok során (Ranta és Nuutinen 1985, Branco és

Torgersen 2009). Más fiziko-kémiai tényezők vertikális gradiensei (pl. tápanyagok, oldott oxigén) is kialakulhatnak napi ritmust követve, amelyek a vízoszlop kisléptékű (1 m-es skálán belüli), ún. mikrorétegzettségét okozzák és igen fontos szerepet játszhatnak a fito- és zooplankton előfordulásában (Barker *et al*. 2010). Különösen a nagy produktivitású tavakra igaz, hogy az oldott oxigén koncentrációja erősen ingadozik napszakosan; míg napközben a vízoszlop akár túltelített is lehet, hajnalra teljes oxigénhiány is kialakulhat (Brönmark és Hansson 2005, Ford *et al*. 2002). Az oldott oxigén koncentrációjának vertikális gradiensei valószínűleg még kifejezettebbek a néhány hektáros kisvizeinkben, amelyek esetében a gyakran sűrű vízparti és alámerülő növényzet is csökkenti a szél általi keveredés valószínűségét. A kisvizekben élő kisrákok alkalmazkodtak az oldott oxigén koncentrációjának gyakran erőteljes fluktuációjához, sőt az időlegesen fellépő oxigénhiányhoz (anoxia) is (Fox 1948, Herbert 1954, Heisey és Porter 1977). Ugyanakkor alig találunk olyan munkát, amely ilyen sekély (<1 m) vízterekben vizsgálta a zooplankton vertikális eloszlási mintázatát, melyet feltételezhetően nagyban befolyásol az oldott oxigén koncentrációja.

Síkvidéki tőzeglápokban nagy mennyiségű elhalt növényi anyag található, kifogyhatatlan forrást biztosítva a lebontó szervezetek számára. Az ilyen területek növényzettel általában dúsan benőtt állóvizeiben a mikrobiális és állati légzés hatására az oxigén hamar felhasználódik és a diffúzió ezt nem képes kompenzálni. Ezáltal anoxikus állapot alakul ki az üledékben, vagy akár a vízoszlopban is (Moss 1988, Rydin és Jeglum 2006), ami az oldott oxigén koncentrációjának látványos vertikális rétegződéséhez vezethet igen sekély vízterekben is. Mindezt figyelembe véve elmondható, hogy a tőzeges lápterületek kisvizei igen alkalmas objektumok annak vizsgálatára, hogy az oldott oxigén miként befolyásolja a kisrákok napszakos vertikális eloszlását.

3. Célkitűzések

Munkánk során a következő kérdésekre kerestük a választ:

1. Milyen fajok alkotják az ócsai Öreg-turján állandó vizű lápszemeinek Harpacticoida (Copepoda), valamint a Nagyerdő asztatikus láperdeinek Cladocera és Copepoda faunáját? Milyen különbségek mutathatók ki a két terület fajkészletében?

2. Milyen mintázatok figyelhetők meg a kisrák zooplankton évszakos közösség-összetételében és mennyiben hasonlítanak ezek a PEG-modellben leírt általános mintázatokra? Milyen összefüggések mutathatók ki a környezeti tényezőkkel?

3. Hogyan változik a kisrákok fajszáma és abundanciája a növényzeti borítás függvényében egy sekély, asztatikus élőhelyen?

4. A fajok időbeli előfordulásának ismeretében milyen optimális mintavételi stratégia javasolható (a mintavételek időzítése és száma tekintetében), amelynek segítségével a legtöbb faj viszonylag kis ráfordítással kimutatható?

5. Milyen különbségek figyelhetők meg egy asztatikus láperdei élőhelyen különböző vízjárású évek között a zooplankton fajszámát és egyedsűrűségét tekintve?

6. Milyen a kisrák zooplankton vertikális eloszlása egy sekély lápszemben és mely környezeti tényezőkkel lehet ezt összefüggésbe hozni? Megfigyelhető-e az oxigén mennyiségével összefüggésbe hozható vertikális rétegzettség? Van-e a mintázatoknak markáns napszakos változása?

4. Anyag és módszer

4.1. Az ócsai lápvidék

Az Ócsa és Dabas települések térségében elterülő Turjánvidék egyik utolsó maradványa a Duna–Tisza közén hajdan nagy területeket borító vizes élőhelyeknek.

A láp egy futóhomokkal bélelt, dunai eredetű mélyedésben helyezkedik el, amelyben a pleisztocén vége óta vastag tavi rétegsor halmozódott fel. A Würm-glaciális végső periódusában kialakult 1,5 méter mély oligotróf tó fokozatosan feltöltődött (melyhez a neolit társadalmak hatása is hozzájárult) és a bronzkor végére már mocsári-lápi környezet alakult ki, amely a 20. századi vízrendezésekig többé-kevésbé változatlan formában fennmaradt. A feltöltődő lápmedencében a tőzegréteg elsősorban nádból, gyékényből és sásokból alakult ki (Marosi és Szilárd 1967, Veres *et al*. 2011).

Ma az ócsai Turjánvidéket változatos élőhely-típusok, többek között nyílt vizek, nádasok, láperdők és láprétek jellemzik. A terület megőrzése céljából 1975-ben 3575 hektáron létrehozták az Ócsai Tájvédelmi Körzetet, amely ma a Duna–Ipoly Nemzeti Park Igazgatósága alá tartozik.

4.1.1. Az Öreg-turján

Az Öreg-turján az Ócsai Tájvédelmi Körzet legészakibb területe. A múlt század első felétől kezdve jelentős emberi behatások érték. Boros (1936) az Öreg-turjánt még a Duna-Tisza köze egyik legszebb zsombékos élőhelyeként említette. Az 1928-ban kezdődő lecsapolási munkálatok hatására a terület rohamosan szárazodni kezdett és az eredeti növényzet helyén kiszáradó kékperjés, valamint szittyós és csátés láprétek alakultak ki, melyek számos növényritkaságnak nyújtottak otthont (Járainé Komlódi 1958).

Az 50-es évek elején megkezdődött a területen a tőzegbányászat, amely az eredeti lápi növényzet szinte teljes pusztulásához vezetett. Kezdetben kézi módszerrel dolgoztak, majd 1955-től kotrógépekkel folytatták a munkálatokat, így a kitermelés még intenzívebbé vált (Dömsödi 1977). Ennek hatására meredek falú tőzegbánya-gödrök keletkeztek, melyeket feltöltött a talajvíz, így maximálisan 1–1,5 méter mélységű, nyílt vízfelületű tőzegbánya-tavak alakultak ki. 1975-ös védetté nyilvánításakor a területet kb. 40 hektáron nyíltvizes medencék jellemezték (Szűcs 2009). A 80-as évek elején Siklósi (1984) írt tanulmányt az Öreg-turján

növényzetéről, melyben megállapította, hogy a korábban jellemző növényzet már csak foltokban található meg.

Nagy (2001), valamint Nagy és Gergely (2001) igen részletes elemzéseiben olvashatunk a terület 2000-es évek elején jellemző növényzetéről és az azt megelőző évtizedekben végbement szukcessziós változásokról. Eredményeik szerint a felhagyott bányaterület növényzetét az ezredfordulóra főként fajszegény nádasok, télisásosok és rekettyefüzesek alkották. A 80-as, 90-es években tapasztalható aszályos évek következményeként fellépő vízszintcsökkenés és az egyre terjeszkedő növényzet hatására a nyílt vízfelületek szinte teljesen eltűntek (**2. kép**).

2. kép – Az Öreg-turján déli területéről készült 2000-es légifotó (fotó: Csörgő Tibor).

Vizsgálataink idején (2008–2011) az Öreg-turján vizeit elsősorban sűrű nádasok jellemezték. A nyílt vízfelületek kiterjedése mindössze 1–1,5 hektár volt (Szűcs 2009). A mélyebb részeken nádasokkal körülvett lápszemek alakultak ki, melyek maximális mélysége 1–1,5 m és főként növényi maradványokból álló, igen vastag, puha üledékréteg jellemzi őket.

Az előbb leírtakból látható, hogy az Öreg-turján botanikai értékei, illetve a terület arculatának múlt században bekövetkező változásai meglehetősen jól feltártnak tekinthetők. A zoológiai kutatások közül kiemelendő az 1983 óta működő rendszeres madártani monitorozás, amelyet napjainkban az 1992 óta fennálló Ócsai Madárvárta Egyesület (www.omve.hu) munkatársai végeznek.

A vízi szervezetek közül az Öreg-turján halfaunája tekinthető leginkább feltártnak. Az 1980-as években országszerte gyakori halfajok mellett olyan veszélyeztetett, mocsári és lápi halfajaink előfordulását is kimutatták, mint a lápi póc (*Umbra krameri*), a réticsík (*Misgurnus fossilis*), a compó (*Tinca tinca*) vagy a széleskárász (*Carassius carassius*) (Guti *et al*. 1991). Örömteli, hogy a hazánkban mára jelentősen megritkult, fokozottan védett lápi pócnak és a védett réticsíknak napjainkban is stabil állománya él a területen (Keresztessy *et al*. 2012, 2013). Előfordul a széleskárász is, amely azonban visszaszorulóban van, elsősorban az invazív ezüstkárász megjelenésének köszönhetően (Keresztessy *et al*. 2013).

A területen megtalálható makroszkopikus vízi gerinctelen fajokról csupán néhány kutatási jelentés számol be (Andrikovics és Csörgő 1985, Andrikovics 1996). A mikroszkopikus élőlényközösségek közül pedig az utóbbi években a zooplanktonról (Vad *et al*. 2009a, 2009b), valamint a fitoplanktonról és a fitobentoszról (Kiss *et al.* 2013) közöltek faunisztikai és florisztikai jellegű vizsgálatokat.

Az Öreg-turján 1987 óta a Ramsari Egyezmény hatálya alá tartozó nemzetközi jelentőségű vizes élőhely (418. számú terület, www.ramsar.wetlands.org). Emellett része a Natura 2000 hálózatnak és fokozottan védett része az Ócsai Tájvédelmi Körzetnek. Mindezek miatt a minél több élőlénycsoportra és vízminőségére kiterjedő vizsgálata kiemelten fontos, hogy az ismeretek birtokában a területet és annak egyedi élőlényközösségeit megőrizhessük a jövő számára.

4.1.2. A Nagyerdő

Az ócsai Nagyerdő (amelynek vizes élőhelyei szintén ramsari területek) a Duna–Tisza közi homokhátak mélyedéseiben hajdan kiterjedt láp- és ligeterdők maradványait őrzi. Az Öreg-turjánhoz képest kevesebb emberi behatás érte, ugyanakkor vízelvezető árkok kialakítása miatt a korábban állandó vízborítottságú részei mára időszakosan kiszáradóvá alakultak át. Jellegzetes élőhelyei az éger-kőris láperdők (*Fraxino pannonicae-Alnetum*), melyek lombkoronájában a mézgás éger (*Alnus glutinosa*) és a magyar kőris (*Fraxinus angustifolia ssp. pannonica*) a két domináns fafaj (Járainé Komlódi 1958). A fák alatti vízben különböző sásfajok tenyésznek, alámerülő hínárnövényként pedig a békaliliom (*Hottonia palustris*) jelenik meg. Időszakos vízforgalmúak: tavasszal vízborítás alatt állnak, nyár közepére azonban szinte teljesen kiszáradnak, és csak a mélyebb pontokon maradnak fenn kisebb-nagyobb vízfoltok (**3. kép**). Vízi faunájáról még az Öreg-turjánénál is kevesebb

ismerettel rendelkezünk, csupán egyetlen hozzáférhető kutatási jelentés tesz róla említést (Andrikovics 1996).

3. kép – A nagyerdei éger-kőris láperdők tavaszi (balra; fotó: Horváth Zsófia) és nyári (jobbra, fotó: Vad Csaba Ferenc) képe.

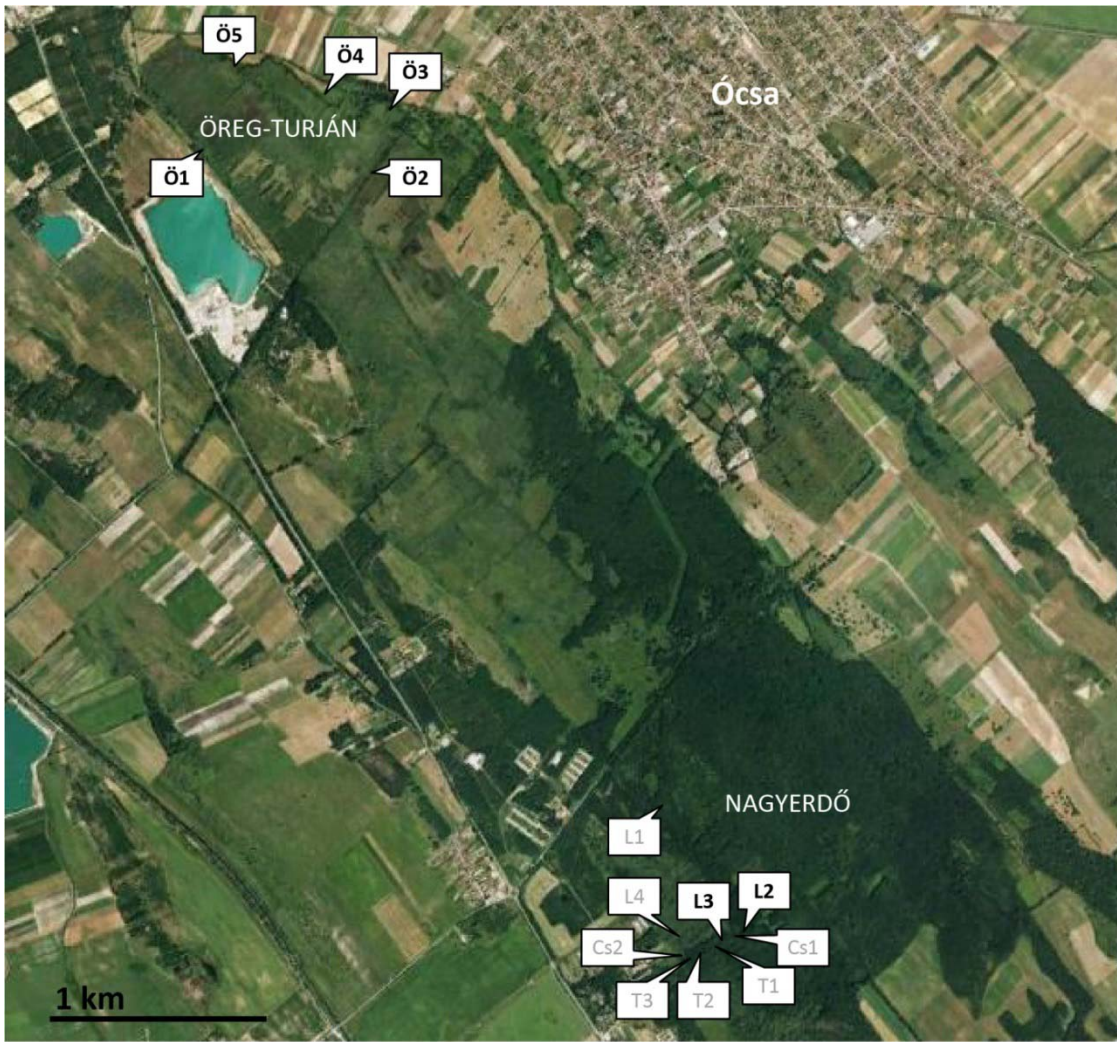
4.2. Mintavételi helyek

4.2.1. Öreg-turján

Az Öreg-turján területén zajló vizsgálatainkhoz a már szakdolgozatom keretében is tanulmányozott öt kisvizet választottuk ki (**4. kép**; Vad 2008). Közülük négy a tőzegbányászat következtében alakult ki. Közös jellemzőjük a vastag, laza üledékréteg, amely főként elhalt növényi részekből (nád- és sásmaradványok, falevelek) áll. Ugyanakkor a 2008-ban végzett mintavételek során szembetűnően különböztek növényzeti borítottságuk és domináns növényfajaik tekintetében (Függelék/**F1. kép** és Függelék/**F1. táblázat**). Az Ö1 helyszín az Öreg-turján északnyugati részén, az egyik egykori tőzegbánya-tó szegélyében helyezkedett el. Nádassal szegélyezett élőhely, melynek felszínét nyár végére beborította a közönséges rence (*Utricularia vulgaris*). Az Ö2 a terület közepén található, szintén nádassal szegélyezett lápszem. Ennek volt a legnagyobb nyílt vízfelülete, szegélyében a közönséges rence, az érdes tócsagaz (*Ceratophyllum demersum*) és két békalencse-faj, az apró és a keresztes békalencse (*Lemna minor* és *L. trisulca*) szaporodott el a nyár folyamán. Az Ö3 mintavételi hely eredetileg a területet emberi hatásoktól (pl. orvhorgászat) védő csatorna volt. Az élőhelyet tavasz kivételével csaknem teljesen beborította az apró békalencse, míg az alámerült hínárnövényzet szinte teljesen hiányzott. Az Ö4 az egyik egykori tőzegbánya-tó

szegélyében helyezkedik el. Nádas szegélyezte és sűrű keresztes békalencse-borítás jellemezte tavasztól őszig, alámerült hínárnövényzetet szintén nem találtunk. Az Ö5 lápszem sásokkal sűrűn körülvett kisvíz volt, amelyben tavasszal látványos fonalasalga-állományok fejlődtek ki, nyár végére pedig a békalencsék és a békatutaj (*Hydrocharis morsus-ranae*) váltak dominánssá.

A mintavételi helyek egyéb jellemzőit az Függelék/**F1. táblázatban** foglaltuk össze.



4. kép – Az Ócsai Tájvédelmi Körzet két vizsgálati területe (Öreg-turján és Nagyerdő) és a mintavételi helyek elhelyezkedése (forrás: Google Earth; a csak faunisztikai célú mintavételi helyek szürkével jelölve). Részletesebb leírásukat a Függelék/**F1. táblázat** és Függelék/**F2. táblázat** tartalmazza, az egyes mintavételi helyek fotóit pedig a Függelék/**F1.** és Függelék/**F2. kép** mutatja be.

A 2011. augusztus 21-én végzett, az Öreg-turján Ö2 helyszínére is kiterjedő halfaunisztikai vizsgálatok alapján ennek a lápszemnek az egyetlen halfaja a lápi póc

(Keresztessy 2011). Ez a faj kiegészítő légzőszervvé módosult úszóhólyagjának köszönhetően képes a légköri oxigén hasznosítására, ezáltal pedig az oxigénszegény környezetben való fennmaradásra. Tipikusan a sűrű vízinövényzet lakója (Wanzenböck 1995), amely haltani vizsgálatok során (melyekben magam is részt vettem) is megerősítést nyert.

4.2.2. Éger-kőris láperdő

2009 tavaszán (április 29.) és nyarán (augusztus 11.) a láperdő összesen 10 pontján gyűjtöttünk zooplankton mintákat a Nagyerdőben haladó Selyemréti-tanösvény mentén, hogy előzetes ismereteket szerezzünk a terület kisrák faunájáról. Tavasszal a láperdő medre maximálisan 50–60 cm-es vízborítás alatt állt. A gyűjtőhelyek között szerepeltek sásokkal övezett nyílt vízfelületek (L1, L3), a láperdőn keresztüláramló időszakos csatornák (Cs1, Cs2), valamint sűrű békaliliom-állomány (L2). Nyárra a láperdő nagy része kiszáradt, a tavaszi mintavételi helyek közül csak az első helyen találtunk kis kiterjedésű, visszaszorult vízfoltot (L1). Ezen kívül két, a lápmedencéket elválasztó töltésen levő keréknyomokban összegyűlt esővíztócsából (T1, T3), a láperdő egy belső, mély pontján megmaradt, békalencsével borított víztestből (L4) és egy, a láperdő medrében visszamaradt kisebb tócsából (T2) gyűjtöttünk (**4. kép**, Függelék/**F2. kép**, Függelék/**F2. táblázat**).

A láperdőben végzett évszakos vizsgálatainkat annak sűrű békaliliom-állományában (L2) és nyílt vizében (L3) végeztük (**Függelék/F2. kép**).

4.3. Mintavételek

4.3.1. Évszakos vizsgálatok

Az Öreg-turján öt lápszemében szakdolgozatom keretében 2008 januárjától decemberig, megközelítőleg háromhetes időközökkel folytattunk mintavételt, melynek során mennyiségi kisrák zooplankton mintákat gyűjtöttünk. A vízinövényzet és a fonalas algák, valamint a lápszemek változó mélysége (15–80 cm) nem tette lehetővé a Schindler–Patalas planktoncsapda vagy más palack-mintavevő használatát, ezért a mintákat egyliteres műanyag mérőedénnyel gyűjtöttük. Egy-egy mintához a lápszemeken belül több helyről merítettünk vizet (összesen 30 litert), hogy kiküszöböljük a zooplankton foltos eloszlásából eredő esetleges mintavételi hibát. A gyűjtött 30 liter vizet 100 µm lyukbőségű planktonhálón szűrtük át. Minden egyes évszak közepén két-két kézihálózásos mintavételt is végeztünk (a

továbbiakban kvalitatív minták). Ezek időpontjai január 9. és február 2. (tél), április 5. és 28. (tavasz), június 29. és július 21. (nyár), valamint szeptember 21. és október 21. (ősz) voltak. Ezeket a gyűjtéseket 100 µm lyukbőségű kézihálóval végeztük az egyes kisvizek különböző mezohabitatjaiból (nyílt víz, alámerült növényzet és emerz növényzet), hogy a ritka fajok is a mintákba kerüljenek. Minden kisvíz esetén 3-3 ilyen kvalitatív mintát gyűjtöttünk. A zooplankton mintákat 70%-os végkoncentrációjú etanolban tartósítottuk.

A vízhőmérsékletet, pH-t és a vezetőképességet a helyszínen mértük hordozható WTW Multiline P3 készülék segítségével. Emellett megbecsültük a lebegő, alámerült és a vízből kiemelkedő növényzet borításának százalékos arányát (± 10%) az egyes mezohabitatokra, ahonnan a mintavételek történtek. A borításbecslést tavasztól őszig végeztük el, télen a jégborítás miatt nem volt rá lehetőségünk. Feljegyeztük továbbá az átlagos (az egyes mezohabitokban mért mélységek átlaga) vízmélységet, valamint a vizsgálatok megkezdése előtt rögzítettük a lápszemek maximális vízmélységét és kiterjedését is (Függelék/**F1. táblázat**).

Az éger-kőris láperdőben végzett faunisztikai célú mintavételeinket 2009 tavaszán (április 29.) és nyarán (augusztus 11.) végeztük. A gyűjtéshez az Öreg-turján kvalitatív mintáihoz hasonlóan 100 µm lyukbőségű kézi planktonhálót használtunk.

Évszakos láperdei vizsgálatainkat 2010. március 4. és 2011. július 12. között végeztük, megközelítőleg négyhetente történő mintavételezéssel (összesen 18 mintavételi alkalom). Röviddel a téli feltöltődés után kezdtük a gyűjtést és kiszáradásig folytattuk, így egy teljes, kb. 1,5 évig tartó hidroperiódust felölelő időszakból vannak adataink. Az első év extrém csapadékos időjárása miatt a láperdő nem száradt ki nyáron, ezért alakulhatott ki ilyen hosszú vízborítás. 2010 során a nyílt vízből és a békaliliom-állományból egyaránt gyűjtöttünk mintákat (a növényzetből márciustól októberig), ugyanakkor említést érdemel, hogy nyár közepétől (2010.07.12.) a növényzet általunk ismeretlen okból felszakadozott és fokozatosan megritkult. 2011-ben már csak a nyílt vízből történt a gyűjtés, mivel ekkor nem fejlődött ki jelentős növényállomány. Mennyiségi mintavételezést végeztünk. 1 literes átlátszó műanyag mérőedénnyel háromszori ismétlésben 10 literes vízmintákat gyűjtöttünk, amelyeket ezután 45 µm lyukbőségű planktonhálón szűrtük át és 70%-os etanolban tartósítottuk.

A terepen minden alkalommal regisztráltuk a víz oldott oxigén-tartalmát (telítettségét és koncentrációját), a pH-t, a vízhőmérsékletet, valamint a vezetőképességet (fajlagos elektromos vezetőképesség) Eutech CyberScan PCD 650 típusú hordozható terepi mérőműszer segítségével. A zavarosságot szintén a helyszínen mértük meg Lovibond PC Checkit típusú készülékkel. Feljegyeztük továbbá minden alkalommal a vízmélységet is.

Emellett vízmintákat gyűjtöttünk az a-klorofill, valamint a nitrogén- és foszfor-formák meghatározásához. Ezeket hűtve tároltuk és elemzésüket laboratóriumban végeztük el legkésőbb a minták begyűjtésének másnapján.

4.3.2. Napszakos vertikális mintázatok vizsgálata

Ezen vizsgálatunkra az Öreg-turján területén található Ö2 lápszemet választottuk ki (ld. **4.2.1. fejezet**). A mintavételeket három 24 órás periódus alatt végeztük 2011 nyarán (július 19–20., augusztus 17–18., szeptember 11–12.). Mindhárom alkalommal napsütéses, felhőmentes időjárás volt. A napszakos periódusok során négyszer vettünk mintákat: napkeltekor (5:00 és 7:00 óra között), délben (12:00–14:00), naplementekor (18:00–20:00) és éjjel (01:00–03:00). A zooplankton mintákat három különböző mélységből gyűjtöttük (0–20, 20–40 és 40–60 cm-es mélységekből) egy átlátszó, műanyag Van Dorn palackkal (magassága: 20 cm, belső átmérője: 6,2 cm), melyet függőlegesen használtunk. Mintáinkat kizárólag a növényzettől mentes nyílt vízből vettük, egyrészt a partvonalat szegélyező, alámerült növényzet közeléből, másrészt pedig a lápszem középső részéből (1,5 méterre a növényzettől), hogy megtudjuk, van-e különbség ezen két zóna között (a továbbiakban is zónaként említjük a két helyszínt). A mintavétel során rétegenként és zónánként is 3-3 ismétlést gyűjtöttünk (n=3×3×2 minden egyes napszakban), a mintákat 45 µm lyukbőségű planktonhálón szűrtük át és 70%-os etanolban tartósítottunk.

A zooplankton minták gyűjtése mellett minden alkalommal regisztráltuk a víz oldott oxigén-tartalmát (telítettségét és koncentrációját), a pH-t, a vízhőmérsékletet, valamint a vezetőképességet Eutech CyberScan PCD 650 készülékkel. Ezen háttérváltozókat 10, 30 és 50 cm mélységekben mértük meg, hogy így jellemezhessük az egyes rétegeket, amelyekből zooplankton mintákat gyűjtöttünk. Az oldott oxigént 5 és 20 cm-es mélységben is megmértünk, hogy annak hirtelen csökkenése jobban láthatóvá váljon. A zavarosság méréséhez szánt vízminták, valamint az a-klorofill és a fitoplankton minták gyűjtésekor a zooplankton minták esetében alkalmazott módszer szerint jártunk el (ld. feljebb), de ismétlések nélkül. A fitoplankton mintákat a három déli időpontban gyűjtöttük, és a helyszínen Lugol-oldattal fixáltuk. A zavarosságot a helyszínen mértük meg Lovibond PC Checkit típusú készülékkel.

A fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) és az UV-sugárzás esetében nem volt lehetőségünk *in situ* mérésre, így 2011. augusztus 24-én vízmintákat gyűjtöttünk, feldolgozásukra pedig másnap délben került sor a Balatoni Limnológiai Intézet udvarán egy

PUV-2500 (Biospherical Istruments) típusú radiométer segítségével. A lehatoló sugárzás mérése az érzékelő fölé szerelt műanyag edénybe töltött vízmintában történt, 400–700 nm-en a PAR esetében, valamint 395, 380 és 340 nm hullámhosszokon az UV-sugárzás esetében. Ezekből került kiszámolásra a vertikális extinkciós koefficiens (K_d). A mérések elvéről és a műszer módosításáról V.-Balogh *et al.* (2009) munkájában olvasható részletesebb leírás. A különböző hullámhosszú sugarak 1%-os lehatolási mélységét a $Z_{1\%}$=ln100/Kd képlet alapján számoltuk ki.

4.4. A minták laboratóriumi feldolgozása

4.4.1. A nitrogén- és foszfor-formák, valamint az a-klorofill koncentrációjának meghatározása

A növényi tápanyagformák meghatározására szánt vízmintát először 0,45 µm pórusátmérőjű cellulóz-nitrát membránszűrőn szűrtük át.

A nitrát-nitrogén (NO_3-N) koncentrációjának meghatározása 20 ml vízből történt a nátrium-szalicilátos módszer segítségével (Felföldy 1987), míg az ammónium-nitrogén (NH_4-N) meghatározásához 40 ml vízmintát használtunk és az indofenolos módszer szerint jártunk el (MSZ ISO 7150–1: 1992). Az oldott reaktív foszfor (PO_4-P) esetében 25 ml vízmintával dolgoztunk és az ammónium-molibdenátos módszert alkalmaztuk (Felföldy 1987). Minden esetben 3 párhuzamos mérést végeztük. A minták abszorbanciájának meghatározása a megfelelő hullámhosszokon Anthelie egyutas spektrofotométerrel történt, a koncentrációt a kalibrációs egyenesek meghatározása után számoltuk.

Az a-klorofill meghatározását az évszakos vizsgálatokhoz minden esetben 500 ml vízminta Whatman GF-6 típusú üvegszálas szűrőn fennmaradt frakciójából végeztük, míg a napszakos vizsgálat esetében 200–500 ml vizet szűrtünk át az algasűrűségtől függően. A pigmenteket forró metanollal nyertük ki (Pápista *et al.* 2002), hagytuk kihűlni, majd szűrőpapíron szűrtük át az oldhatatlan szennyeződések eltávolítása érdekében. Ezután a már említett fotométerrel megmértük az abszorbanciát 747, 666 és 653 nm hullámhosszokon. A 747 nm-en mért ún. zavarosság-értéket az egyes hullámhosszokból levontuk, majd a koncentrációt a következő képlet szerint számoltuk (Felföldy 1987):

$$C_a = 17{,}12\ E_{666} - 8{,}68\ E_{653}$$

ahol C_a az a-klorofill koncentrációja a pigment kivonatban µg/l egységben, E_{666} a pigment kivonat abszorbanciája 666 nm hullámhosszon és E_{653} a pigment kivonat abszorbanciája 653 nm hullámhosszon.

4.4.2. A fitoplankton minták feldolgozása

A fitoplankton egyedszámát a mintákban Utermöhl (1958) módszere szerint határoztuk meg fordított mikroszkópban. Az egyes taxonok sejttérfogatait azok sejtméreteinek mérésével határoztuk meg, a sejteket egyszerű geometriai testekként kezeltük. A nedves tömeg kiszámolásához gyakori fajok esetén 50 egyed paramétereinek megmérése után kapott átlagokat használtuk, míg ritka fajoknál az összes egyed mérésre került. A mintákban található algák széntartalmát a nedves tömegből számítottuk egy általános, 14%-os konverziós faktort alkalmazva (Rocha és Duncan 1985, Vadstein *et al*. 1988).

4.4.3. A zooplankton minták feldolgozása

A mennyiségi minták kisrák egyedsűrűségét 300-nál több egyed esetén almintázással határoztuk meg (McCauley 1984), ennél kevesebb egyed esetén a mintában található összes állatot megszámoltuk. Előbbi esetben a 100 ml-re tömörített mintából háromszori ismétlésben 5 ml-es (extrém nagy planktonsűrűség esetén 2 ml-es) almintákat vettünk egy automata pipettával, amelynek nyílása 4 mm-es átmérőjű, így a legnagyobb testméretű taxonok felszívására is alkalmas volt. Az almintákba került összes egyedet megszámoltuk, majd az így kapott adatok átlagát használtuk fel az egyedsűrűség (egyed/l) megállapításához.

A kvalitatív mintákban az első 300 egyedet határoztuk meg, és ebből számítottuk ki az egyes fajokhoz tartozó relatív gyakoriságokat. Ezután a teljes mintát átvizsgáltuk, ritka fajokat keresve. A kisrákokat lehetőség szerint faji szinten azonosítottuk Damian-Georgescu (1970), Einsle (1993), Janetzky *et al*. (1996), Gulyás és Forró (1999, 2001), Flössner (2000), valamint Petrusek *et al*. (2006) határozókulcsai alapján. A láperdő L3 helyének évszakos vizsgálata során gyűjtött mintákban meghatároztuk a *Chaoborus* bojtosszúnyog-lárváknak, mint potenciális predátoroknak az egyedsűrűségét is, esetükben az összes mintába került egyedet megszámoltuk.

A napszakos vizsgálat során gyűjtött mintákban az összes bennük jelenlevő kisrák egyedet megszámoltuk egyedsűrűségük megállapításához. A Cladocera-fajokat faji szinten azonosítottuk, míg a Copepodák esetében, mivel az egyes fajok külön-külön ritkák voltak, a csoport összdenzitását használtuk vizsgálatunkban (a naupliusz-lárvákat ettől külön kezeltük).

Meghatároztuk a *Chaoborus*-lárvák, mint a zooplankton vertikális eloszlását potenciálisan befolyásoló ragadozó egyedsűrűségét is az előző bekezdésben leírtakhoz hasonlóan.

4.5. Adatelemzés

4.5.1. Évszakos mintázatok

Az egyes évszakok domináns fajainak bemutatására főkomponens-analízist (PCA) alkalmaztunk. Külön elemzéseket végeztünk az Öreg-turján öt lápszemében 2008-ban gyűjtött mintáinkra, valamint a 2010–2011. évi láperdei mintákra.

Az Öreg-turján esetében adatként az élőhelyenként gyűjtött 3-3 kvalitatív mintából számított relatív abundanciák átlagát használtuk. Bár a különböző mezohabitatokban nagy egyedsűrűség-különbségek lehetnek, amely a relatív abundanciák használatával eltűnik, ezek átlaga esetünkben jól illusztrálta a közösség összetételét. Mivel az Öreg-turján kisvizeiben a mezohabitatok kevéssé voltak körülhatárolhatók (összehasonlítva pl. a láperdővel), így a minták is inkább átmeneti jellegűek voltak. Az átlagos relatívabundancia-adatokon négyzetgyökös transzformáció után végeztük el az elemzést, hogy csökkentsük a kiugró adatok hatását (Podani 1997, Lepš és Šmilauer 2003). A *Ceriodaphnia*-fajokat a mintákban található nagyszámú fiatal egyed miatt egy taxonként kezeltük (*Ceriodaphnia* spp.) az elemzésben.

A láperdő esetén a nyílt vízből (L3) és a békaliliom-állományból vett mintákra külön-külön végeztünk PCA-t. A három ismétlésben vett mennyiségi minták denzitás-adatait átlagoltuk, majd ezekből relatív abundanciát számoltunk. Ezeket is négyzetgyökös transzformáció után használtuk a PCA-ban.

Az elemzéseket az R programnyelvvel (R Development Core Team 2012) végeztük a „vegan” programcsomag (Oksanen *et al*. 2012) segítségével.

4.5.1.1. A kisrák zooplankton és a környezeti változók összefüggései

A kisrák-fajok és a környezeti változók kapcsolatának vizsgálatára redundancia-analízist (RDA) alkalmaztunk. A kvalitatív zooplankton minták relatívabundancia-adatait (a 3 minta átlagát) használtuk négyzetgyökös transzformáció után. A téli minták adatait kihagytuk az elemzésből, mivel a különböző növényzeti típusok arányát a jégborítás miatt nem lehetett megbecsülni. Mivel elsősorban az élőhelyek környezeti tényezői és a kisrák

közösségszerkezet összefüggéseire voltunk kíváncsiak, a mintavételi időpontot kovariánsként belevettük az elemzésbe. Háttérváltozóink az élőhelyeken mért környezeti tényezők (vezetőképesség, hőmérséklet, pH, átlagos mélység, a lebegő, alámerült és kiemelkedő növényzet, valamint a nyílt vízfelület százalékos aránya), valamint maguk az élőhelyek (mint ún. „dummy”-változók) voltak. Az adatokon automatikus forward szelekciót végeztünk, hogy kiválasszuk a közösség összetételét szignifikánsan magyarázó változókat. A modell szignifikanciáját Monte-Carlo permutációs teszttel végeztük el (n=999) ún. split-plot permutációs elrendezésben, amelyre azért volt szükség, mert adataink időben ismétlődő megfigyelések voltak. Ismétlésekként az egyes kisvizek egyidőben gyűjtött adatai szolgáltak.

Az éger-kőris láperdő esetén a nyílt vízi mintavételi hely (L3) adatsorát használtuk fel a kisrákok és a környezeti változók összefüggéseinek vizsgálatára. A három ismétlésben vett mennyiségi minták denzitás-adatait átlagoltuk, majd ezeket használtuk fel az elemzésekben köbgyökös transzformáció után (a kisrákdenzitás-adatokra minden esetben ezt a transzformációt használtuk az egyes fajok tömegességében fennálló igen nagy különbségek miatt). Háttérváltozóink közül (vezetőképesség, pH, oldott oxigén koncentráció és telítettség, zavarosság, átlagos mélység, a NO_3-N, NH_4-N, PO_4-P és a-klorofill koncentrációja, valamint a *Chaoborus*-lárvák egyedsűrűsége) a növényi tápanyagformák koncentrációit és a *Chaoborus*-lárvák egyedsűrűségét négyzetgyökösen transzformáltuk. Mivel elsősorban nem az évszakok változása miatti közösség-változások kimutatása volt a célunk, a hőmérsékletet (mely szorosan összefügg az évszakok változásával) kovariánsként vettük bele az elemzésbe. A háttérváltozókon automatikus forward szelekciót végeztünk, hogy kiválasszuk a közösség összetételét szignifikánsan magyarázókat.

Az elemzéseket az R programnyelvvel (R Development Core Team 2012) végeztük a „vegan” programcsomag (Oksanen *et al*. 2012) segítségével.

4.5.2. Az alámerült növényzet szerepe

Első lépésként azt vizsgáltuk, hogy a békaliliom-állományban vagy a nyílt vízben nagyobb-e a fajszám és a kisrákok egyedsűrűsége. Ehhez azt a három mintavételi időpontot (2010. április 14., május 13. és június 10.) vettük figyelembe, amikor a növényállomány a legnagyobb kiterjedésű volt és az ekkor gyűjtött adatokat használtuk fel az elemzéseinkben. A két mezohabitat közötti esetleges eltérések kimutatására ismételt méréses („repeated measures”) ANOVA-t (a továbbiakban RM ANOVA) használtunk. Az ANOVA előfeltételeinek (változók normáleloszlása, csoportonként ugyanakkora szórások) vizsgálatára

Shapiro-Wilks és Bartlett teszteket alkalmaztunk és az adatokat ezek eredményének megfelelően transzformáltuk. Függő változókként az egyes mintákban található fajszámot, valamint a Cladocera és Copepoda (utóbbiak esetében a kopepodit-lárvákkal együtt, nauplius-lárvák nélkül) csoportok összegyedszámát használtuk az elemzésekben, utóbbiakat köbgyökös transzformáció után. Fő tényezőként a mezohabitatokat, ismételt tényezőként pedig a mintavételi időpontot használtuk. Ismétlésekként az egyes mezohabitatokból vett 3-3 minta szolgált.

Az egyes fajok mezohabitat-preferenciájának kimutatására főkomponens analízist (PCA) alkalmaztunk. A fajok denzitás-adatain négyzetgyökös transzformációt végeztünk, hogy a kiugró adatok hatását csökkentsük. Elemzéseinkből kihagytuk Copepodák esetében az első és második stádiumú kopepodit-lárvákat, amelyeket faji szinten nem azonosítottunk. A PCA-hoz az előző elemzésben is használt 3 mintavételi időpont adatait vettük figyelembe.

Megvizsgáltuk azt is, hogy a nyílt víz és a növényállomány kisrák közösségei mennyiben különböznek a növényzet kiterjedtségének függvényében. Ehhez a láperdőben végzett vizsgálatunk 2010. évi adatait használtuk fel, összesen 8 időpontra kiterjedően (2010. március 4. és október 7. között). Elemzésünkhöz az egyes mintavételi időpontokban gyűjtött nyíltvízi és növényállományból gyűjtött 3–3 mintában becsült denzitás-értékeket átlagoltuk és páronként kiszámoltuk a két mezohabitat közösségeinek távolságát (eltérését, Bray-Curtis index) minden időpontra. Ezzel párhuzamosan kiszámítottuk a két hely növényzeti kiterjedésének százalékos eltérését (az értékek számtani különbségének abszolútértékében megadva). Végül a kapott két távolságérték kapcsolatának vizsgálatára korrelációs elemzést végeztünk lineáris modell segítségével.

Az elemzéseket az R programnyelvvel (R Development Core Team 2012) végeztük a „vegan” programcsomag (Oksanen *et al*. 2012) segítségével.

4.5.3. Mintavétel időzítésének szerepe

A fajkompozíció, elsősorban az időbeli béta-diverzitás vizsgálatára SDR simplex módszert használtunk Podani és Schmera (2011) alapján. Ez a módszer a prezencia-abszencia adatokból a mintapáronkénti gamma diverzitást additív komponenseire bontja. A három komponens a százalékos fajkompozíció-beli hasonlóság („similarity” = S), fajkicserélődés („species replacement” = R), valamint a fajszámbeli különbség („richness difference” = D) minden egyes mintapár esetén. Mivel a három komponens összege 100%-ot ad ki, így az eredmények egy olyan háromszögdiagramon mutathatók be, melyen a sarokpontoktól (S, R és

D) való távolságok megfelelnek az egyes komponensek értékeinek, az ábrázolt pontok száma pedig megfelel a páronkénti összehasonlítások számának. Az egyes komponensek ezen kívül páronként megadják a béta-diverzitást („beta diversity" = R+D), az egymásba ágyazottságot („nestedness" = S+D) és a fajgazdagságbeli megegyezést („species richness agreement" = S+R). Az additív komponensek százalékos értékeit az SDRSimplex program segítségével számoltuk ki (elérhető: http://ramet.elte.hu/~podani), a háromszögdiagramokat pedig a SYN-TAX 2000 szoftver „nemhierarchikus osztályozás" moduljának segítségével készítettük (Podani 2001). Az elemzést elvégeztük külön-külön az Öreg-turján területén vizsgált öt lápszem kvalitatív mintáira (évi 8 minta, évszakonként 2-2), valamint a láperdő esetében a nyílt vízben (L3 hely) végzett évszakos vizsgálatunkra (összesen 18 minta) is. Utóbbi esetében az Öreg-turján lápszemeivel való jobb összehasonlíthatóság érdekében elvégeztük az elemzést az első évből kiválasztott 8 (évszakonként 2-2) mintavételi időpont adataira is.

Ezután fajtelítési görbéket szerkesztettünk az R programnyelv (R Development Core Team 2012) „vegan" programcsomagjának „specacc" funkciójával (Oksanen *et al*. 2012), hogy szemléltessük a mintavételek számának szerepét a kisrák biomonitorozás során. Ez bootstrap módszeren alapul és a mintaszám függvényében ábrázolja az azok alapján kapott átlagos fajszámot és a hozzá tartozó szórást. A görbéket az Öreg-turján öt lápszemének évszakos mintáira, valamint az L3 helyen végzett kétéves vizsgálatunk adataira is elvégeztük.

Az elemzésekben csak a felnőtt, a terület előzetes fajismerete nélkül is meghatározható taxonokat vettük figyelembe, a juvenilis egyedektől és a Cyclopoida hímektől eltekintettünk.

4.5.4. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben

Mivel a 2010. és 2011. év vízjárása igen különböző volt és ennek következtében a láperdő nem száradt ki 2010. nyarán, lehetőségünk nyílt az évek közötti különbségek vizsgálatára. A két év hasonló időszakának adatait (április közepétől július közepéig, összesen 4 mintavételi alkalmat) használtuk fel az elemzéseinkben.

A két év fajszámainak (a mintavételi alkalmak kumulatív fajszáma, n=8) összehasonlítását párosított t-próbával végeztük. Ennek előfeltételeinek (változók normáleloszlása, csoportonként ugyanakkora szórások) vizsgálatára Shapiro-Wilks tesztet és F-próbát alkalmaztunk és az adatokat ezek eredményének megfelelően transzformáltuk. A Shannon-diverzitások összehasonlítására a csoportok eltérő szórásai miatt Welch-próbát alkalmaztuk.

Az denzitás-értékek összehasonlítását kétféleképpen is elvégeztük. Elsőként azt vizsgáltuk, hogy van-e évek közötti különbség a Cladocera és Copepoda csoportok összesített egyedsűrűségében. Ezután pedig arra kerestük a választ, hogy változik-e az eredmény, ha levonjuk a két, a második évben már tavasztól domináns *Daphnia*-faj (*D. curvirostris* és *D. longispina*) denzitását. Mindkét összehasonlításra párosított t-próbát alkalmaztunk, a második esetben dupla négyzetgyökös transzformációt végeztünk, hogy eleget tegyünk a próba feltételeinek.

Az elemzéseket az R programnyelvvel (R Development Core Team 2012) végeztük.

4.5.5. Napszakos mintázatok

A kisrákok napszakos vertikális eloszlását RM ANOVA-val vizsgáltuk. Az ANOVA előfeltételeinek (változók normáleloszlása, csoportonként ugyanakkora szórások) vizsgálatára Shapiro-Wilks és Bartlett teszteket alkalmaztunk és az adatokat ezek eredményének megfelelően transzformáltuk. Mivel a kisrákok denzitása jelentős napszakos különbségeket mutatott (ld. Függelék/**F6. táblázat**), ezért az elemzésben a rétegenkénti egyedsűrűség százalékos arányát használtuk és négyzetgyökös transzformációt alkalmaztunk. A modellben ezek az adatok szerepeltek függő változóként, míg a vízmélységet fő tényezőként, a napszakot pedig ismételt tényezőként használtuk. Az egyes mintavételi periódusokra és zónákra (a nyílt víz növényzethez közeli, valamint központi része) külön-külön végeztük el az elemzést, kivéve a szeptemberi időpontban a lápszem központi részére, mivel ekkor az állatok túl alacsony egyedszámban voltak jelen. A leggyakoribb *D. curvirostris* és *Ceriodaphnia reticulata* fajok mintázatait külön RM ANOVA-val is elemeztük. A *C. reticulata* esetében a júliusi és szeptemberi alkalmakkor a központi részen mért egyedsűrűségekre nem végeztük el az analízist, az állatok igen alacsony száma miatt. Mivel a vízfelszíni életmódot folytató *Scapholeberis rammneri* faj esetén nem vártuk, hogy a változó környezeti hatások miatt vertikális vándorlást mutasson, ezért ezt a fajt kizártuk ezekből az elemzésekből, bár a júliusi alkalomkor igen nagy mennyiségben volt jelen. A szignifikáns ANOVA-k esetében post hoc Tukey HSD teszttel állapítottuk meg az egyes csoportok között páronként fennálló szignifikáns különbségeket.

A kisrákok vertikális előfordulását leginkább befolyásoló környezeti tényezők kimutatására redundancia-analízist (RDA) alkalmaztunk. Három különböző RDA modellt készítettünk a három napszakos periódusra. Az elemzésekben háttérváltozóként szerepelt a vízhőmérséklet, az oldott oxigén koncentrációja, a pH, a vezetőképesség, a zavarosság, az a-

klorofill koncentrációja, valamint a planktonmintákban jelen levő *Chaoborus*-lárvák száma. Ezek mellett a két zónát kovariánsként vontuk be. Függő változóként a kisrákok denzitását (a mélységenkénti három ismétlés átlagát) használtuk. Az elemzések előtt mind a függő, mind a magyarázó változókat (a pH kivételével) köbgyökösen transzformáltuk. A *S. rammneri* fajt az ANOVA esetében már leírt okok miatt az RDA elemzésekből is kihagytuk. Ahhoz, hogy kiválasszuk a kisrákok előfordulását szignifikánsan magyarázó változókat ($p < 0,05$) manual backward szelekcióval válogattuk ki. Emellett ún. split-plot permutációs elrendezést (split-plot = napszak) alkalmaztunk Monte-Carlo permutációs teszttel ($n = 999$), hogy elkerüljük az azonos objektumon végzett ismételt mintavételek miatti pszeudo-replikációt. Ezután variancia-particionálást végeztünk a júliusi (oldott oxigén koncentráció, vízhőmérséklet) és szeptemberi napszakos periódus során szignifikánsnak bizonyult környezeti változókon (oldott oxigén és a-klorofill koncentráció).

Mivel az egyedsűrűség-értékek nagy napszakos változást mutattak, választ kerestünk arra is, hogy ez a különbség szignifikánsnak tekinthető-e. Ehhez külön-külön RM ANOVA-t alkalmaztunk a három napon. A napszakot ismételt tényezőként, a vízrétegeket kovariánsként használtuk, hogy figyelembe vegyük a nagy vertikális különbségeket. A modellben a függő változóként szereplő denzitás adatokat köbgyökösen transzformáltuk. Post hoc Tukey HSD teszttel az egyes napokon megállapítottuk az egyes mintavételi időpontok közti szignifikáns különbségeket.

Valamennyi analízist az R programnyelvvel végeztük (R Development Core Team 2012). Az RDA modelleket a “vegan” csomag (Oksanen *et al*. 2012) segítségével készítettük.

5. Eredmények

5.1. Fajkészlet

Az Öreg-turján 5 lápszeméből 5 Harpacticoida faj előfordulását sikerült bizonyítanunk (**1. táblázat**). Ezekkel együtt az Öreg-turján Cladocera és Copepoda fajlistája (Függelék/**F3. táblázat**) 33-ra emelkedett.

Az éger-kőris láperdő vizes élőhelyein faunisztikai és évszakos vizsgálataink során összesen 21 Cladocera és 15 Copepoda (12 Cyclopoida, 2 Harpacticoida, 1 Calanoida) faj került elő. Ezek közül 13-at korábban az Öreg-turján lápszemeiben nem találtunk meg (**2. táblázat**). Így az Ócsai Tájvédelmi Körzet e két területéről 2008 és 2011 között összesen 46 kisrák fajt mutattunk ki. A két vizsgált terület teljes fajkészletének átfedése 53%-osnak bizonyult.

1. táblázat – Az Öreg-turján öt lápszeméből kimutatott Harpacticoida-fajok (jelenlét: +, hiány: -).

	Röv.	**Ö1**	**Ö2**	**Ö3**	**Ö4**	**Ö5**
Attheyella crassa (Sars, 1863)	Att_cra	+	-	-	-	-
Attheyella trispinosa (Brady 1880)	Att_tri	+	+	+	-	-
Bryocamptus minutus (Claus, 1863)	Bry_min	-	-	-	-	+
Canthocamptus staphylinus (Jurine, 1820)	Can_sta	-	+	+	+	+
Elaphoidella gracilis (Sars 1863)	Ela_gra	+	-	-	-	-

2. táblázat – A láperdőből kimutatott kisrák-fajok (az egyes helyek típusát, GPS koordinátáit, főbb jellemzőit és a mintavételi időpontokat ld. Függelék/**F2. táblázat**). A csillaggal jelölt fajok az Öreg-turjánon végzett korábbi vizsgálataink során (Függelék/**F3. táblázat**) nem kerültek elő (jelenlét: +, hiány: -).

	Röv.	**L1**	**L2**	**L3**	**Cs1**	**Cs2**	**L4**	**T1**	**T2**	**T3**
CLADOCERA										
Acroperus harpae (Baird, 1834)	Acr_har	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Alonella excisa (Fischer, 1854)	Alo_exc	+	+	+	-	-	-	-	-	-
**Alonella exigua* (Lilljeborg, 1853)	Alo_exi	-	-	+	-	-	-	-	-	-
**Bosmina longirostris* (O. F. Müller, 1776)	Bos_lon	-	+	-	-	-	-	-	-	-
**Bunops serricaudatus* (Daday, 1884)	Bun_ser	-	+	+	-	-	-	-	-	-
**Ceriodaphnia megops* Sars, 1862	Cer_meg	+	+	+	-	-	-	-	+	-
Ceriodaphnia reticulata (Jurine, 1820)	Cer_ret	+	+	+	-	+	-	-	-	-
Ceriodaphnia setosa Matile, 1890	Cer_set	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Chydorus sphaericus (O. F. Müller, 1776)	Chy_sph	-	+	+	-	-	+	-	+	-
Daphnia curvirostris Eylmann, 1887	Dap_cur	-	+	+	-	-	+	+	-	-
**Daphnia longispina* (O. F. Müller 1776)	Dap_lon	+	+	+	-	+	+	-	+	-
Megafenestra aurita (Fischer, 1849)	Meg_aur	-	+	+	-	-	-	-	-	-
**Moina macrocopa* (Straus, 1820)	Moi_mac	-	-	-	-	-	-	+	-	+
Pleuroxus aduncus (Jurine, 1820)	Ple_adu	-	+	-	-	-	+	-	-	-
**Pleuroxus laevis* (Sars, 1862)	Ple_lae	-	+	+	-	-	+	-	-	-
**Polyphemus pediculus* (Linnaeus, 1758)	Pol_ped	-	+	+	-	-	-	-	-	-
**Scapholeberis erinaceus* Daday, 1903	Sca_eri	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Scapholeberis mucronata (O. F. Müller, 1776)	Sca_muc	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Simocephalus exspinosus (Koch, 1841)	Sim_exs	+	+	+	-	+	+	-	+	-
Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776)	Sim_vet	-	-	+	-	-	-	-	-	-
Tretocephala ambigua (Lilljeborg 1900)	Tre_amb	-	+	-	-	-	-	-	-	-
COPEPODA										
Calanoida										
**Mixodiaptomus kupelwieseri* (Brehm, 1907)	Mix_kup	+	+	+	+	-	-	-	-	-
Cyclopoida										
Cryptocyclops bicolor (Sars, 1863)	Cry_bic	-	+	+	-	-	+	-	-	-
Cyclops insignis Claus, 1857	Cyc_ins	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Cyclops strenuus strenuus Fischer, 1851	Cyc_str	+	+	+	-	-	-	-	-	-
Diacyclops bicuspidatus (Claus, 1857)	Dia_bic	+	+	+	+	-	+	-	+	-
**Diacyclops languidus* (Sars, 1863)	Dia_lan	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Ectocyclops phaleratus (Koch, 1838)	Ect_pha	-	+	-	-	-	-	-	-	-
Eucyclops serrulatus (Fischer, 1851)	Ect_ser	+	+	+	+	+	+	+	+	-
Macrocyclops fuscus (Jurine, 1820)	Mac_fus	+	+	+	-	-	+	-	+	-
Megacyclops viridis (Jurine, 1820)	Meg_vir	+	+	+	+	+	+	-	+	-
**Microcyclops rubellus* (Lilljeborg, 1901)	Mic_rub	-	+	+	-	-	-	-	-	-
**Paracyclops poppei* (Rehberg 1880)	Par_pop	-	+	+	-	-	-	-	-	-
Thermocyclops dybowskii (Landé, 1890)	The_dyb	+	+	+	-	+	-	-	+	-
Harpacticoida										
Canthocamptus staphylinus (Jurine, 1820)	Can_sta	+	+	+	+	+	-	-	-	-
Bryocamptus minutus (Claus, 1863)	Bry_min	-	+	+	-	-	-	-	-	-

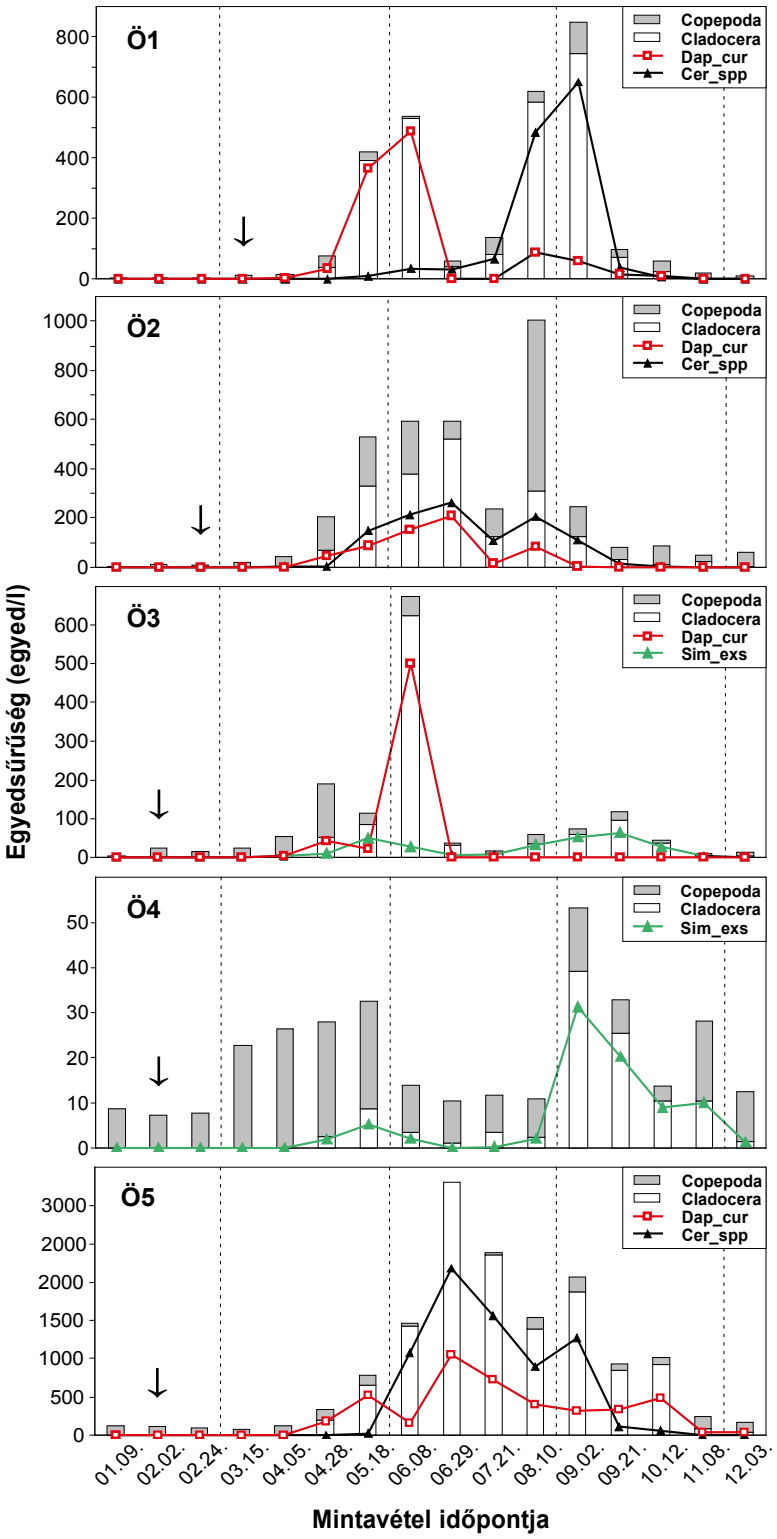
5.2. A kisrák zooplankton évszakos mintázatai

5.2.1. Egyedsűrűség

5.2.1.1. Öreg-turján

A kisrák zooplankton egyedsűrűsége a téli időszakban volt a legalacsonyabb, ekkor Copepoda-fajok dominanciáját figyelhettük meg. Az egyes élőhelyeken látható éves plankton egyedsűrűség-csúcsok nyáron vagy kora ősszel alakultak ki és különböző taxonokhoz kapcsolódtak (**1. ábra** és Függelék/**F4. táblázat**).

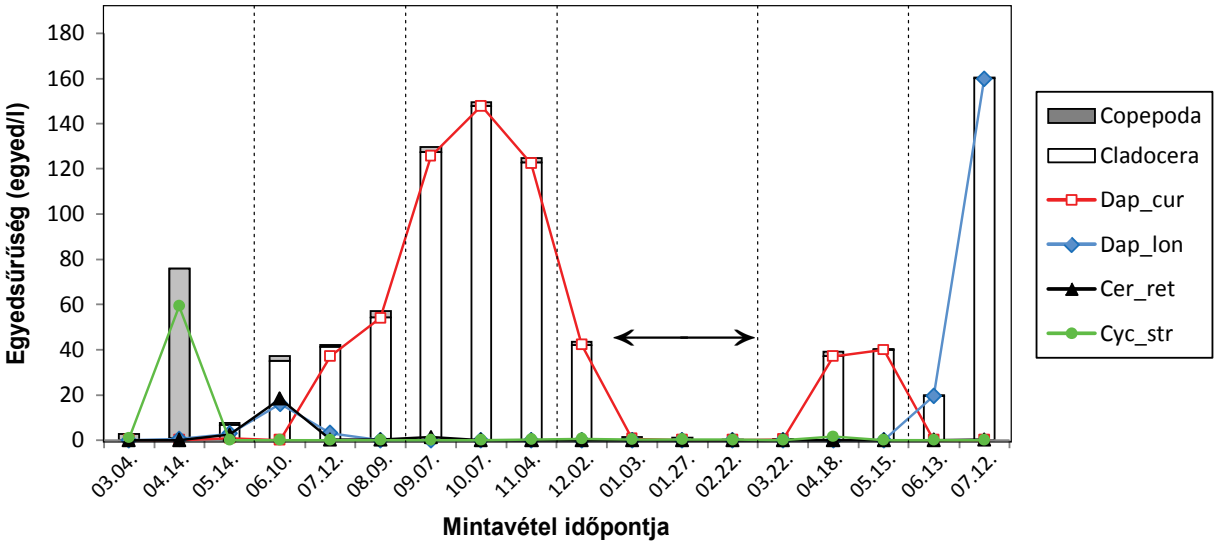
Az Ö1 helyszín esetében látható egy kora nyári denzitás-csúcs, amely a *Daphnia curvirostris*-hoz köthető (487 egyed/l, 90,5%-a a teljes kisrák zooplankton egyedsűrűségnek), de a legnagyobb egyedszámú közösség (845 egyed/l; mely magába foglalta a Copepoda- és Cladocera-csúcsot egyaránt) kora őszre alakult ki elsősorban a *Ceriodaphnia*-fajoknak köszönhetően (649 egyed/l, ami a teljes egyedsűrűség 76,8%-a). Az Ö2 lápszemben a *D. curvirostris* és a *Ceriodaphnia* spp. ágascsápú rákok nagy számban jelentek meg kora nyáron, de a legnagyobb egyedsűrűséget augusztusban találtuk, az evezőlábú rákoknak (69,3%-az összdenzitásnak, ami 1005 egyed/l volt ekkor), elsősorban a *Thermocyclops dybowskii* fajnak köszönhetően. Az Ö3 kisvíz esetében a Copepoda-csúcs tavasz közepén volt megfigyelhető, a legnagyobb egyedsűrűség pedig kora nyáron alakult ki a *D. curvirostris* dominanciájával (ez a faj 74,5%-át tette ki az össz-egyedsűrűségnek, ami 672 egyed/l volt). Ezen a helyen egy másik Cladocera faj, a *Simocephalus exspinosus* vált dominánssá az év második felében és egy kisebb, őszi egyedsűrűség-maximumot mutatott. Az Ö4 helyszín különbözött a többitől abban, hogy itt nem alakult ki nagy egyedsűrűség az év során (max. 53 egyed/l) és az év nagy részében Copepoda-fajokból állt a közösség. Főként a *Megacyclops viridis*, az *Eucyclops serrulatus* és a *Diacyclops bicuspidatus* fajok alkották a tavasz közepén látható kisebb denzitás-maximumot, a nagyobb, szeptember eleji planktoncsúcs a *S. exspinosus* ágascsápú rákkal állt összefüggésben (a teljes denzitás 58,8%-át tette ki). Az Ö5 helyen az egyedsűrűség nyár közepén tetőzött igen nagy Cladocera egyedsűrűséggel (3305 egyed/l), amely elsősorban a *Ceriodaphnia* spp. és a *D. curvirostris* fajokhoz volt köthető (66,1, illetve 31,0%-át adták a teljes egyedsűrűségnek). Ebben a kisvízben a Copepoda egyedsűrűség-maximum kora ősszel alakult ki (196 egyed/l).



1. ábra – A kisrák zooplankton egyedsűrűségének éves lefutása az Öreg-turján öt kisvizében 2008 során. A függőleges szaggatott vonalak az évszakok határait jelölik. Rövidítések: Dap_cur – *Daphnia curvirostris*, Cer_spp – *Ceriodaphnia*-fajok, Sim_exs – *Simocephalus exspinosus*. A nyilak az első olyan mintavételi alkalmat jelentik az egyes élőhelyeken, amikor már nem volt jégborítás.

5.2.1.2. Láperdő

A láperdő nyílt vizében (L3) a feltöltődés utáni tavaszon találtuk a Copepoda egyedsűrűség-maximumot, amelyet főként a *Cyclops strenuus* 3. és 4. stádiumú kopepodit-lárvái alkottak. A későbbiekben egy rövid átmeneti időszak után (*Daphnia longispina* és *Ceriodaphnia reticulata*) a *D. curvirostris* vált uralkodóvá és szinte kizárólag ez a faj járult hozzá a 2010. évi plankton egyedsűrűség-csúcshoz (a faj 99,3%-át adta 149 egyed/l-es összdenzitásnak), amely október elejére alakult ki. A 2011. évben nem alakult ki látványos Copepoda denzitás-maximum, a kisrák zooplankton egyedsűrűség-maximumát pedig a kiszáradás előtt tapasztaltuk a *D. longispina*-nak köszönhetően (99,4%-a a teljes, 161 egyed/l-es maximumnak) (**2. ábra** és Függelék/**F5. táblázat**).



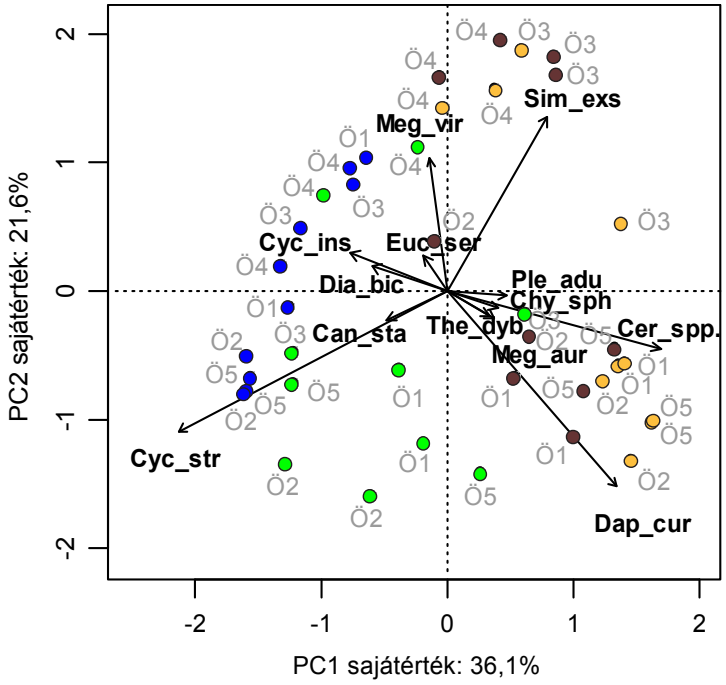
2. ábra – A kisrák zooplankton egyedsűrűségének mintázata a láperdő nyílt vizében (L3 hely) 2010–2011 során. A függőleges szaggatott vonalak az évszakok határait jelölik. Rövidítések: Dap_cur – *Daphnia curvirostris*, Dap_lon – *Daphnia longispina*, Cer_ret – *Ceriodaphnia reticulata*, Cyc_str – *Cyclops strenuus*. A vízszintes nyíl azt az időszakot jelöli, amikor az élőhely jégborítás alatt állt.

5.2.2. Közösség-szerkezet

5.2.2.1. Öreg-turján

A PCA első tengelye az adatok varianciájának közel 40%-át magyarázta, és elsősorban a fajkompozíció éves változásaival hozható összefüggésbe (**3. ábra**). Jól látható a diagramon, hogy a téli mintákat az evezőlábú rákok dominanciája jellemezte. Közülük a *Cyclops strenuus*

és a *Cyclops insignis* fajok mutatkoztak a legnagyobb relatív abundanciákkal, előbbi az Ö1, Ö2 és Ö5, utóbbi pedig az Ö3 és Ö4 lápszemekben volt domináns. További 10% feletti relatív gyakoriságú fajok voltak a *M. viridis*, *D. bicuspidatus* és az *E. serrulatus*. A Harpacticoida rendbe tartozó *Canthocamptus staphylinus* négy lápszemben is megjelent, de általában csak kis relatív abundanciával. Az ágascsápú rákok ugyan igen ritkák voltak, de télen is megtaláltuk őket. Leggyakoribb képviselőjük a *Chydorus sphaericus* volt, amely ugyanakkor egyik lápszemben sem ért el 10 %-os relatív abundanciát.



3. ábra – Évszakos különbségek az Öreg-turján kisrák együtteseinek fajkompozíciójában. A diagramon az a 13 taxon látható, amely a mintavételi időszak során legalább egyszer elérte a 10%-os relatív abundanciát. A különböző évszakokban vett minták színei: kék – tél, zöld – tavasz, sárga – nyár, barna – ősz. A fajnevek rövidítései az Függelék/**F3. táblázatban** láthatók, míg a *Ceriodaphnia*-fajokat együttesen "Cer_spp."-vel jelöltük.

A tavaszi minták a téli és a nyári minták között helyezkedtek el a PCA első tengelye mentén (**3. ábra**). Látható, hogy tavasz első felében a *C. strenuus* maradt a legnagyobb relatív abundanciájú faj, később azonban a vízhőmérséklet növekedésével populációja látványosan csökkent. A többi, téli időszakban gyakori evezőlábú rákfaj ugyancsak előfordult, kivéve a *C. insignis*-t, amelyet csupán néhány egyed képviselt az Ö1 lápszemben kora áprilisban. Az ágascsápú rákok a tavasz második felében jelentek meg számottevő mennyiségben,

leggyakoribb fajaik a *D. curvirostris* és a *S. exspinosus* voltak. Előbbi három lápszem esetében dominánssá vált ebben az időszakban.

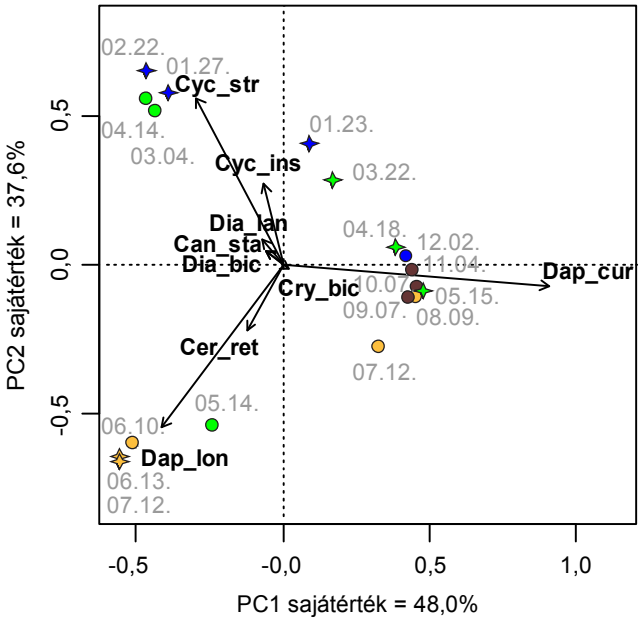
A nyári minták a téliekhez képest az első PCA tengely ellentétes végére kerültek (**3. ábra**). Ebben az évszakban ágascsápú rákok, főként kis *Ceriodaphnia*-fajok (*C. reticulata, C. setosa, C. laticaudata* és *C. quadrangula*) dominanciája jellemezte a vizeket. A *D. curvirostris* szintén gyakori maradt, de relatív abundanciája általában elmaradt a *Ceriodaphnia*-fajokétól. Az Ö3 lápszemben a *S. exspinosus* vált dominánssá a nyár második felére és ez a faj volt a leggyakoribb Cladocera az Ö4 lápszemben is, ahol relatív abundanciája elenyésző volt a *M. viridis*-éhez képest. Ezek a lápszemek közti különbségek a minták 2. PCA tengely-menti szétválását eredményezték. A *Thermocyclops dybowskii* Copepoda fajt csak nyáron és kora ősszel találtuk meg az Öreg-turján vizeiben, de jelentős relatív abundanciát csak az Ö2 lápszemben ért el. A *Chydorus sphaericus*, *Pleuroxus aduncus* és *Megafenestra aurita* fajok minden lápszemben előfordultak és egyes alkalmakkor elérték 10%-os relatív abundanciát, de sosem váltak uralkodó fajokká.

A minták 2. PCA tengely-mentén való szétválása az őszi időszakban is megfigyelhető volt (**3. ábra**). Az Ö3 és Ö4 lápszemeket a *S. exspinosus*, míg a másik csoportot (Ö1, Ö2, Ö5) egy másik nagytestű Cladocera-faj, a *D. curvirostris* dominanciája jellemezte. Két *Ceriodaphnia* faj (*C. reticulata* és *C. setosa*) szintén gyakori maradt, de relatív abundanciájuk elenyésző volt a nyárihoz képest. Alkalmanként a *Chydorus sphaericus* ért még el 10%-nál nagyobb relatív abundanciát. A Copepodák közül megemlítendő a *C. strenuus*, amely nyári eltűnése után a hűvösebb időszakban újra megjelent.

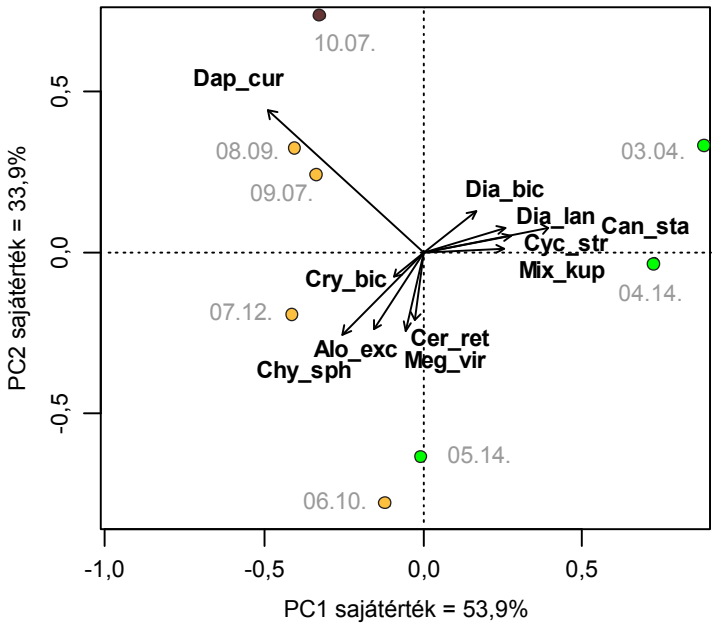
5.2.2.2. Láperdő

A láperdő nyílt vizében (L3 hely) az Öreg-turjánhoz hasonlóan a *C. strenuus* és a *C. insignis* bizonyultak a téli közösség domináns tagjainak (**4. ábra**). Tavasz végétől egészen a tél elejéig *Daphnia*-dominanciát (*D. longispina* és *curvirostris*) figyelhettünk meg, amely az első évi nyár első felében a *Ceriodaphnia reticulata*-val egészült ki.

A békaliliom-állományban nyár közepéig nem voltak kiugróan domináns fajok, egyenletesebb volt a közösség összetétele. Ez azonban a növényzet felszakadozása után augusztustól megváltozott, ekkortól a nyílt vízhez hasonlóan a *D. curvirostris* vált uralkodóvá (**5. ábra**).



4. ábra – Évszakos különbségek az éger-kőris láperdő nyílt vizének (L3 hely) kisrák zooplankton fajösszetételében. A diagramon az a 9 taxon látható, amely a mintavételi időszak során legalább egyszer elérte a 10%-os relatív abundanciát. Jelölések: kör – 2010., csillag: 2011. évi minták, színek: kék – tél, zöld – tavasz, sárga – nyár, barna – ősz. A fajnevek rövidítései a **2. táblázatban** láthatók.

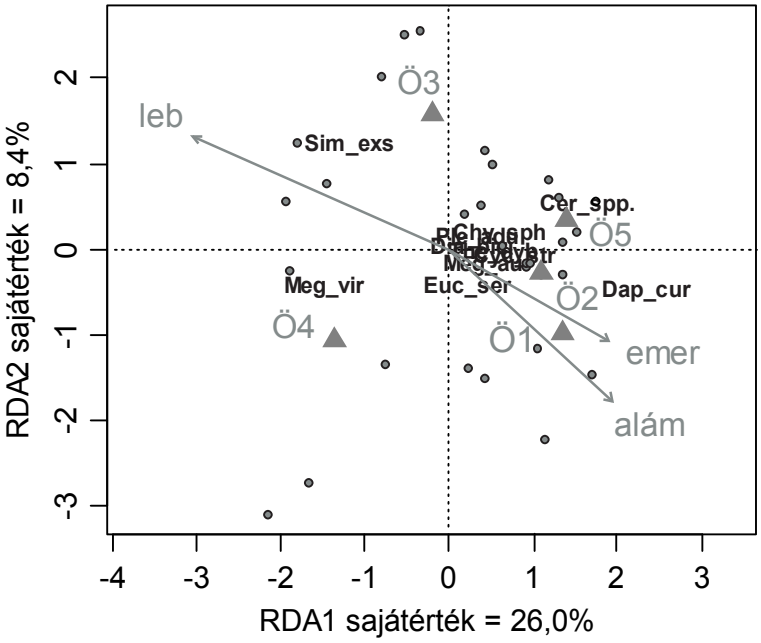


5. ábra – Évszakos különbségek az éger-kőris láperdő békaliliom-állományának (L2 hely) kisrák zooplankton fajösszetételében. A diagramon az a 10 taxon látható, amely a mintavételi időszak során legalább egyszer elérte a 10%-os relatív abundanciát. Színek: kék – téli, zöld – tavaszi, sárga – nyári, barna – őszi minták. A fajnevek rövidítései a **2. táblázatban** láthatók.

5.2.3. Összefüggések a környezeti tényezőkkel

5.2.3.1. Öreg-turján

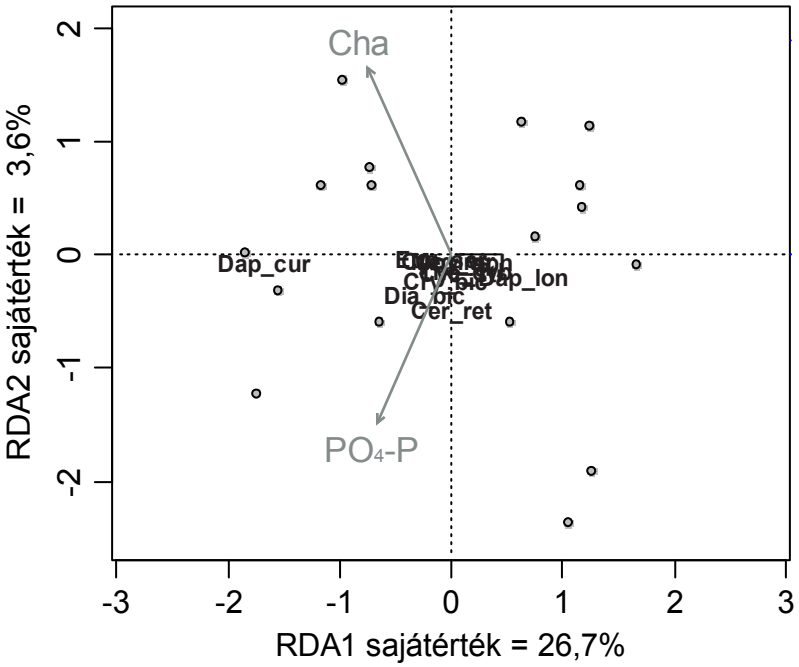
Az RDA diagramon jól látszik, hogy a növényzet fontos szerepet játszott a kisrák közösségek kialakításában (**6. ábra**). A vízfelszínen lebegő, kiemelkedő, valamint az alámerült növények százalékos aránya is szignifikáns tényezőnek bizonyult. A békalencsével fedett víztestek (Ö3, Ö4) kisrák zooplanktonjában a *S. exspinosus* és a *M. viridis* mutatkozott dominánsnak, míg a *D. curvirostris* és a *Ceriodaphnia*-fajok a nagyobb nyílt felülettel és alámerült növényállománnyal rendelkező lápszemekben voltak domináns fajok.



6. ábra – A kisrák-fajok és a környezeti tényezők (élőhelyi tulajdonságok szürke nyíllal, maguk az élőhelyek szürke háromszöggel jelölve) összefüggései az Öreg-turján öt élőhelyének esetében. Rövidítések: leb – lebegő, emer – emerz, alám – alámerült növényzet; fajok: ld. Függelék/**F3. táblázat**, *Ceriodaphnia*-fajok: "Cer_spp". Az ábrán az a 12 taxon látható, amely legalább egyszer elérte a 10% relatív abundanciát.

5.2.3.2. Láperdő

A láperdő nyílt vizében (L3 mintavételi hely) két környezeti változó bizonyult szignifikánsnak, a *Chaoborus*-lárvák egyedsűrűsége és az oldott reaktív foszfor koncentrációja (**7. ábra**). A fajok többsége negatívan korrelált a *Chaoborus*-lárvák egyedsűrűségével, míg a *D. curvirostris* esetében gyenge pozitív összefüggést láthattunk.

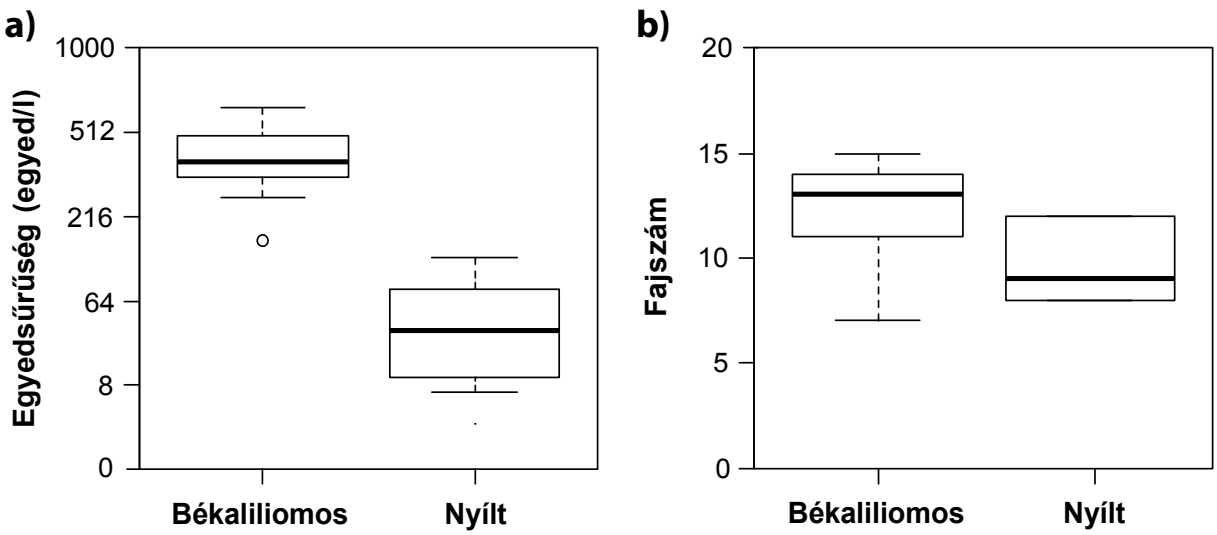


7. ábra – A kisrák-fajok és a környezeti tényezők (szürke nyíllal jelölve) összefüggései az asztatikus láperdő nyílt vizében (L3 mintavételi hely). Rövidítések: Cha – *Chaoborus*-lárva egyedsűrűség; fajok: ld. **2. táblázat**. Az ábrán azokat a fajokat mutatjuk be, amelyek legalább ötször előkerültek a mintavételi időszak során.

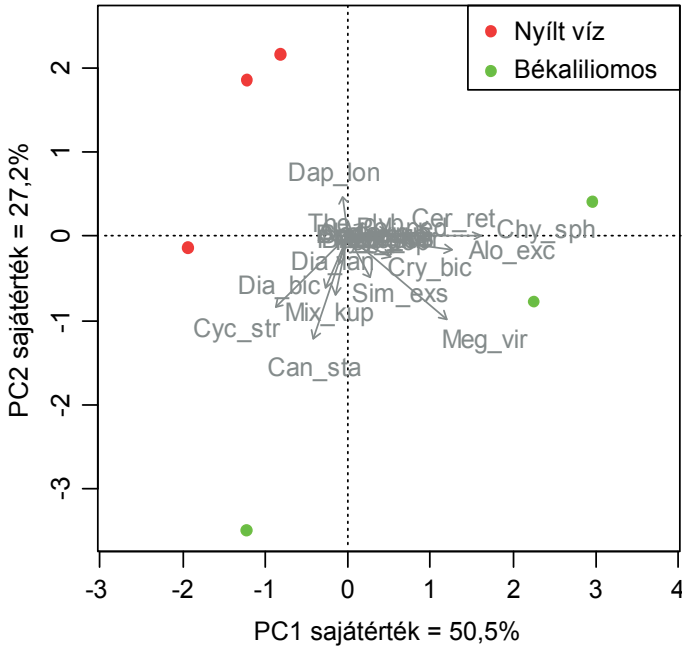
5.3. Az alámerült növényzet szerepe

A békaliliom-állományban megfigyelt denzitás-értékek szignifikánsan nagyobbnak bizonyultak a nyílt vízhez képest (RM ANOVA: $F_{1,\ 14}$=62,9; p<0,001 és **8/a. ábra**). Ugyanakkor ez a különbség a fajszámban kevésbé volt látványos, esetében csak marginálisan szignifikáns különbséget (RM ANOVA: $F_{1,\ 14}$=4,38; p<0,1) kaptunk (**8/b. ábra**).

A legtöbb kisrák faj nagyobb egyedsűrűséggel fordult elő a növényzetben, ez alól látványosan csak a *Daphnia longispina* volt kivétel, amely a nyílt vízben alakított ki jelentősebb állományt (**9. ábra**).

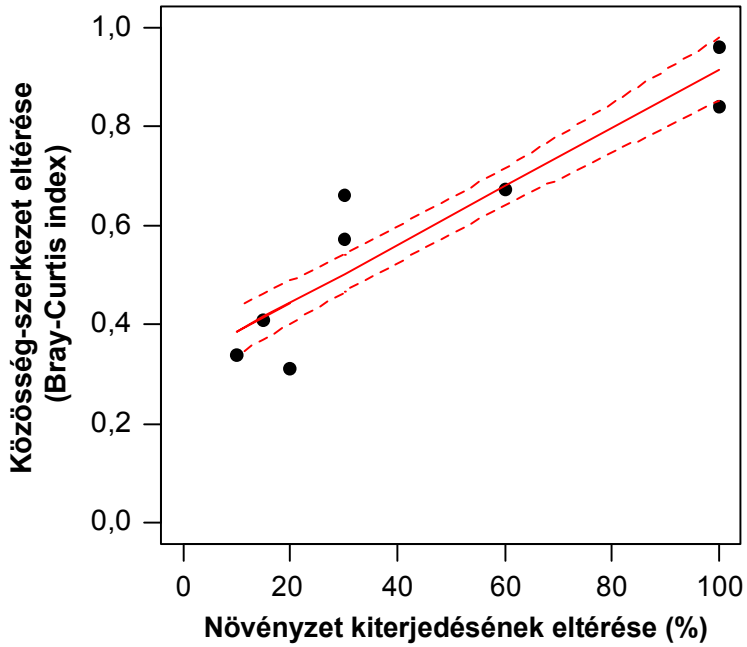


8. ábra – A kisrákok egyedsűrűségének (a) és fajszámának (b) térbeli eloszlása a láperdő nyílt vize és békaliliom-állománya között. Adataink azt a három mintavételi időpontot reprezentálják, amikor a növényzet kiterjedése a legnagyobb volt a kétéves mintavételi időszak során.



9. ábra – A kisrák-fajok mezohabitat-preferenciája.

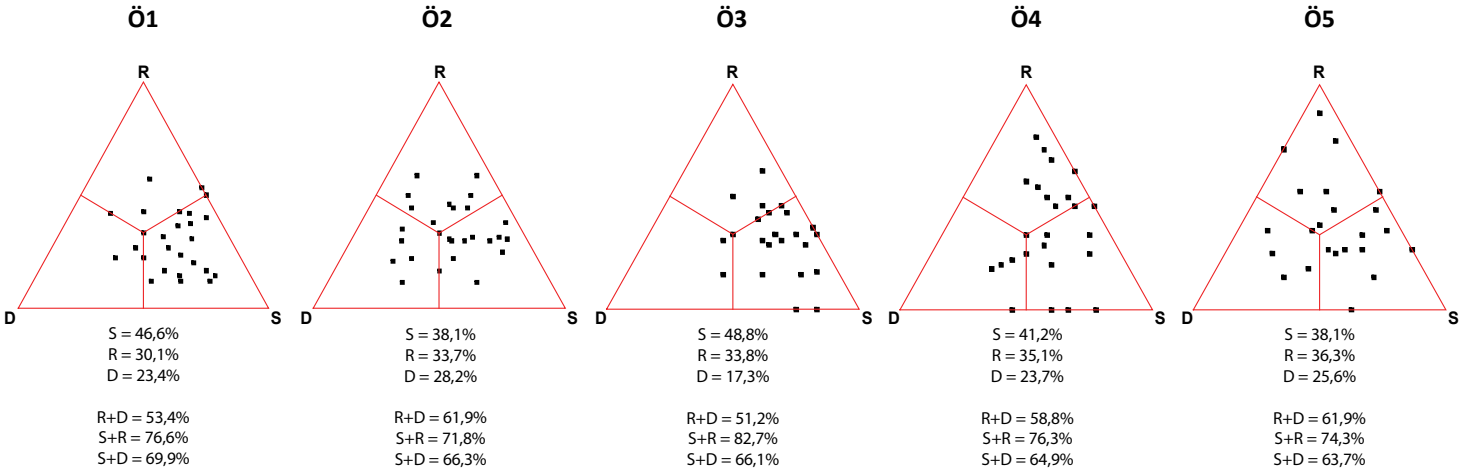
A közösségszerkezetbeli eltérés és a növényzet kiterjedtségének mértéke között szignifikáns pozitív összefüggést kaptunk (**10. ábra**; R^2=0,85; p<0,01). Jól látható, hogy a növényzet maximális kiterjedésekor a két mezohabitat közösség-összetétele is igen eltérőnek bizonyult.



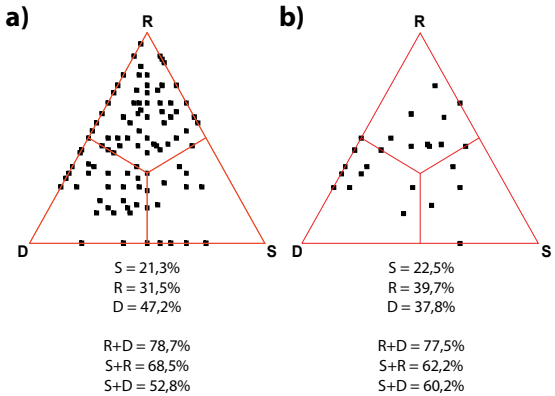
10. ábra – A kisrákok közösségszerkezetbeli eltérése a növényzet kiterjedésének függvényében.

5.4. Mintavétel időzítésének szerepe

Az SDR simplex eredményei alapján az Öreg-turján fajkészletét évszakosan nagyfokú hasonlóság (S) jellemezte (38,1–48,8% relatív részesedés), míg általában a béta-diverzitás (R+D) fajszámbeli különbségekből adódó összetevőjének (D) részesedése volt a legkisebb (**11. ábra**). A láperdőben ezzel szemben jóval kisebb hasonlóságot és nagyobb béta-diverzitást figyelhettünk meg, mind a teljes hidroperiódus adatait magába foglaló elemzés esetén (**12/a. ábra**), mind az Öreg-turjánnal való jobb összehasonlíthatóság érdekében kiválogatott időpontok (2010. év minden évszakjából 2-2 mintavétel) adatai esetében (**12/b. ábra**).



11. ábra – Az SDR simplex elemzések eredményei az Öreg-turján öt lápszemében végzett évszakos vizsgálat esetében. Jelölések: S = hasonlóság, R = fajkicserélődés, D= fajszámbeli különbség.

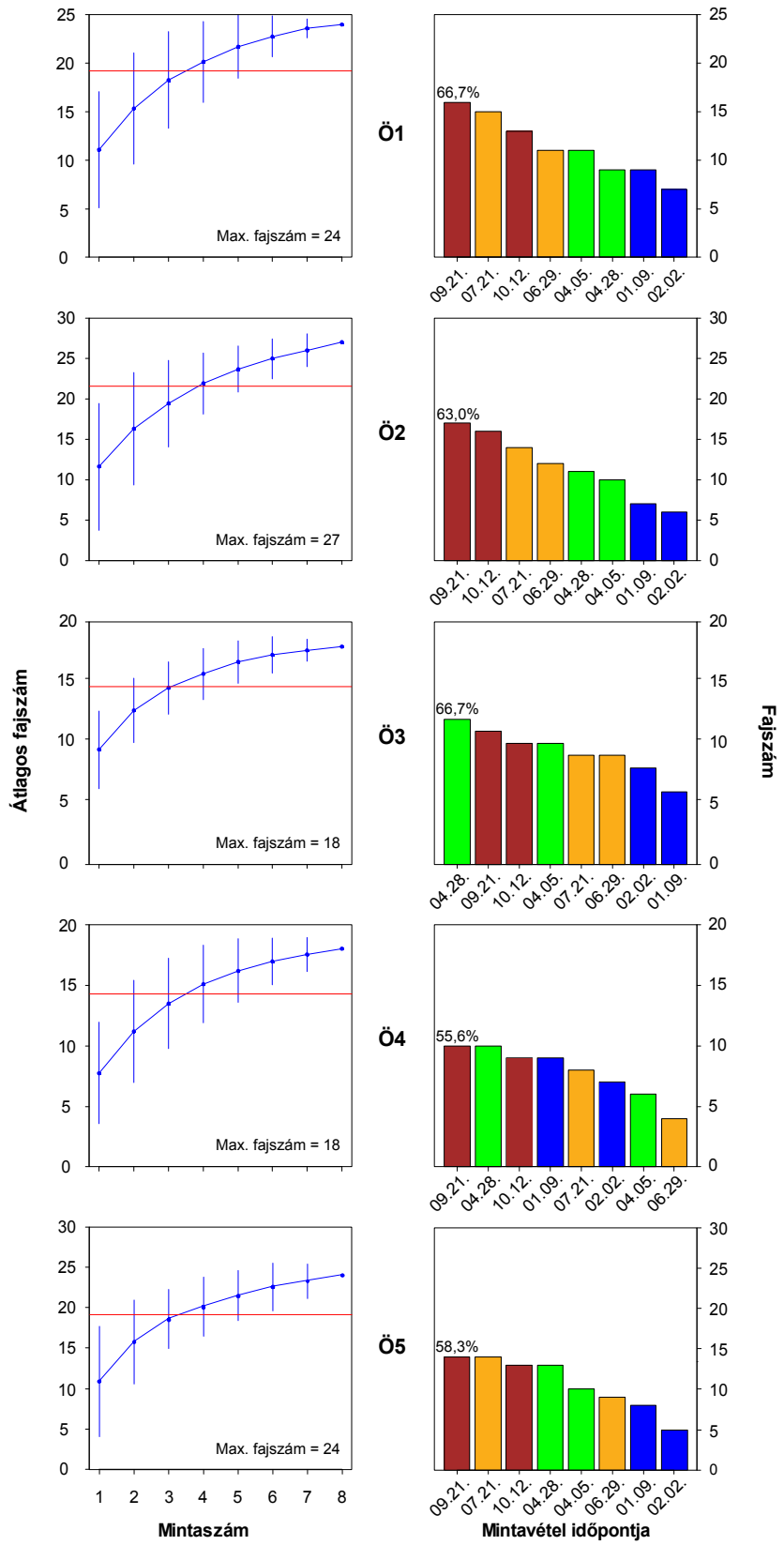


12. ábra – Az SDR simplex elemzések eredményei a láperdő teljes hidroperiódust magába foglaló időszakára (**a**) és az első év 8 időpontjára (évszakonként 2 mintavétel az Öreg-turjánon történt mintavételezéssel való könnyebb összehasonlítás céljából; **b**)

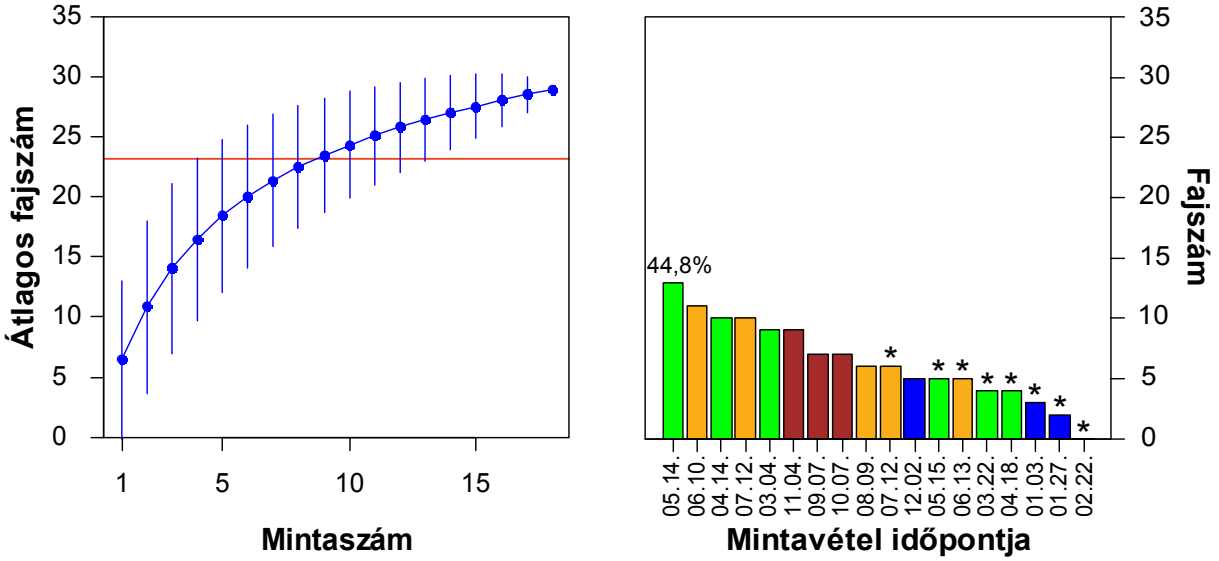
Az egy mintában megfigyelhető átlagos fajszám az Öreg-turján öt lápszeme esetén nem mutatott jelentős különbségeket, annak ellenére, hogy az egyes helyek teljes fajkészletében már nagy különbségeket észleltünk (min. 18, max. 27). A mintavételi időszak során gyűjtött kumulatív fajszám 80%-a mind az öt lápszem esetében elérhető már akár két random mintavétellel is, ugyanakkor az átlagot tekintve általában 4 mintavételre (azaz az összes mintavétel felére) van szükség (**13. ábra**).

Figyelemre méltó továbbá, hogy az egyes kisvizek teljes évben (nyolc, különböző évszakokban vett mintában) megfigyelt kumulatív fajszámának több mint a fele (akár közel 70%-a is) elérhető akár egyetlen jól időzített mintavétellel. Az Öreg-turján 5 lápszeme esetében erre a szeptemberi időpont bizonyult a legmegfelelőbbnek (**13. ábra**). Ebben az időpontban az öt lápszem együttes fajszáma (23) is magas volt, a teljes fajkészlet (33) 69,7%-át jelentette.

A jóval nagyobb béta-diverzitással jellemezhető láperdő (ld. SDR simplex elemzések, **11.** és **12. ábrák**) esetében már 4 random mintavétellel elérhető a teljes fajszám 80%-a (összesen 18 gyűjtés volt), az átlagot tekintve ugyanez 9 mintavételnek adódott (**14. ábra**). A fajszám a késő tavaszi-nyár eleji mintavételi periódusban volt a legnagyobb (2010. máj. 14. és jún. 10), néhány hónappal a víztest feltöltődése után. Amennyiben eltekintünk a mintavételi időszak során csupán egyetlen alkalommal megjelenő fajoktól (n=7), a fajszám közel 70%-a elérhető volt az ebben az időszakban végzett két mintavétellel. A későbbiekben fajszegényebb, a *Daphnia curvirostris* dominanciájával jellemezhető közösség fejlődött ki (a téli időszak kivételével, amikor Copepoda-fajok domináltak, ld. **4. ábra**), és a második évben nem tapasztaltunk az előzőhöz hasonló nagyságú biodiverzitási csúcsot sem.



13. ábra – Az Öreg-turján öt lápszemének fajtelítési görbéi a fajszám 80%-át jelölő vízszintes piros vonallal (**balra**) és az eredeti mintavételi időpontok fajszám szerinti rangsorrendje a legnagyobb fajszám teljes fajkészlethez viszonyított arányával (**jobbra**). Színek: kék – tél, zöld – tavasz, sárga – nyár, barna – ősz.

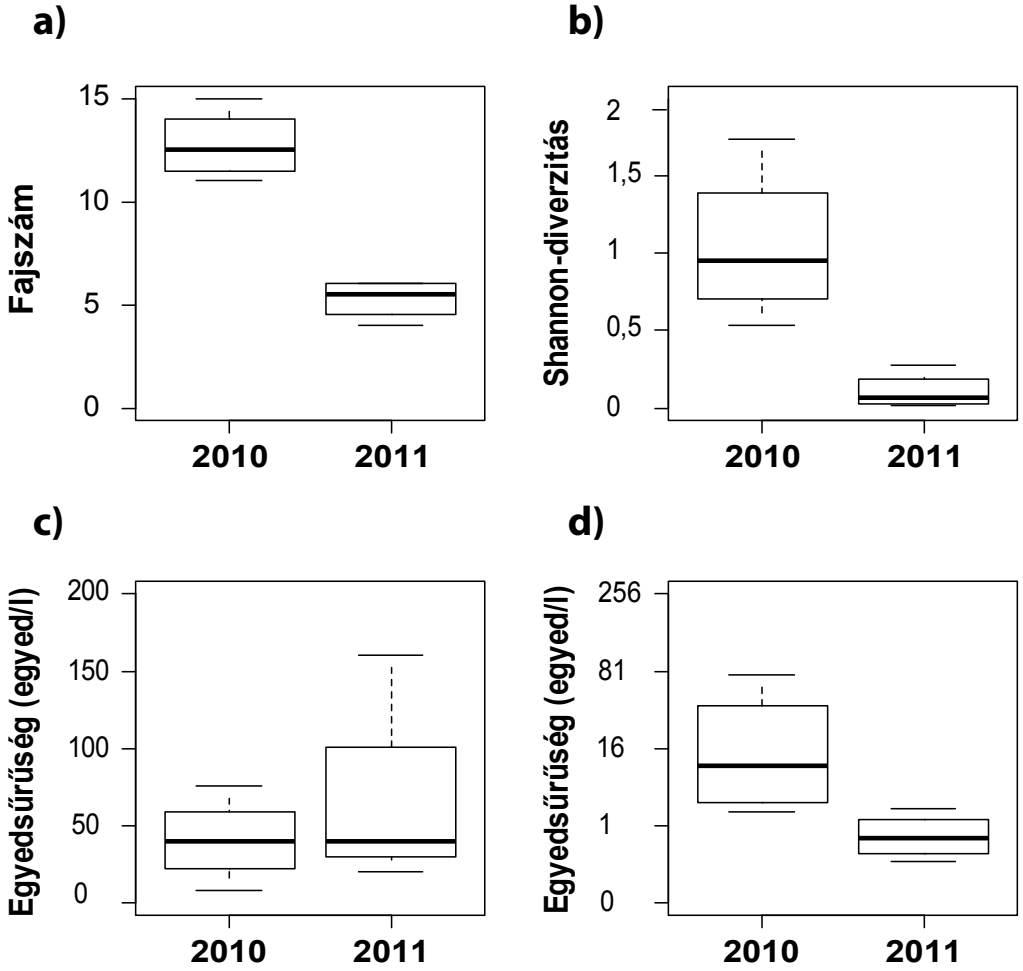


14. ábra – A láperdő nyílt vizében (L3 hely) végzett évszakos vizsgálat faj-akkumulációs görbéje a fajszám 80%-át jelölő vízszintes vonallal (**balra**) és az eredeti mintavételi időpontok fajszám szerinti rangsorrendje (a második évi időpontok csillaggal jelölve) a legmagasabb fajszám teljes fajkészlethez viszonyított arányával (**jobbra**). Színek: kék – tél, zöld – tavasz, sárga – nyár, barna – ősz.

5.5. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben

Az L3 helyen 2009. ápr. 29-i faunisztikai vizsgálataink alatt gyűjtött mintában található fajszám (10) hasonlónak bizonyult a 2010-es év tavaszi időszakában gyűjtött fajszámhoz (ápr. 14-én: 15, máj. 15-én: 13). A 2011-es tavaszi minták ugyanakkor jóval fajszegényebbek voltak (ápr. 18-án: 6, máj. 15-én: 4 faj).

A 2010. és 2011. évek átfedő időszakaiban (áprilistól július közepéig) talált fajszámok között szignifikáns különbséget mutattunk ki (párosított t-próba: t_3 = 7,8; $p<0,01$ és **15/a. ábra**). A Shannon-diverzitás esetében szintén szignifikáns eltérést tapasztaltunk (párosított Welch-próba: t_3 = 3,5; $p<0,05$ és **15/b. ábra**), míg a kisrákok denzitásában nem (párosított t-próba: t_3 = -0,7; $p>0,1$; **15/c. ábra**). Ugyanakkor a *Daphnia*-fajok elhagyásával számított egyedsűrűség már szignifikánsan eltérőnek adódott (párosított t-próba: t_3 = 3,2; $p<0,05$ és **15/d. ábra**); nélkülük 2010-ben az átlagos denzitás közel tízszerese volt a 2011-ben megfigyelhetőnek.



15. ábra – A kisrákok fajszámának (**a**), az együttesek Shannon-diverzitásának (**b**), valamint a teljes (**c**), illetve *Daphnia*-k nélkül számított egyedsűrűségének (**d**) különbségei a láperdő esetében a 2010. (kiszáradt őszi állapot utáni feltöltődés) és 2011. évben (az előző év extrém csapadékos időjárása miatt elmaradt a nyári kiszáradás). Adataink a két év átfedő periódusait (április közepétől július közepéig) mutatják be.

A vizsgált periódusban az első évben (2010) megtalált 23 fajból a másodikban (2011) 11 egyáltalán nem került elő. Ezen belül Calanoida- és Harpacticoida-fajokat kizárólag 2010-ben találtunk (**3. táblázat**). A második évben csak egyetlen olyan faj volt (*Macrocyclops fuscus*), amely az első évi mintáinkban nem fordult elő, de ennek is csak egyetlen példányát találtuk meg.

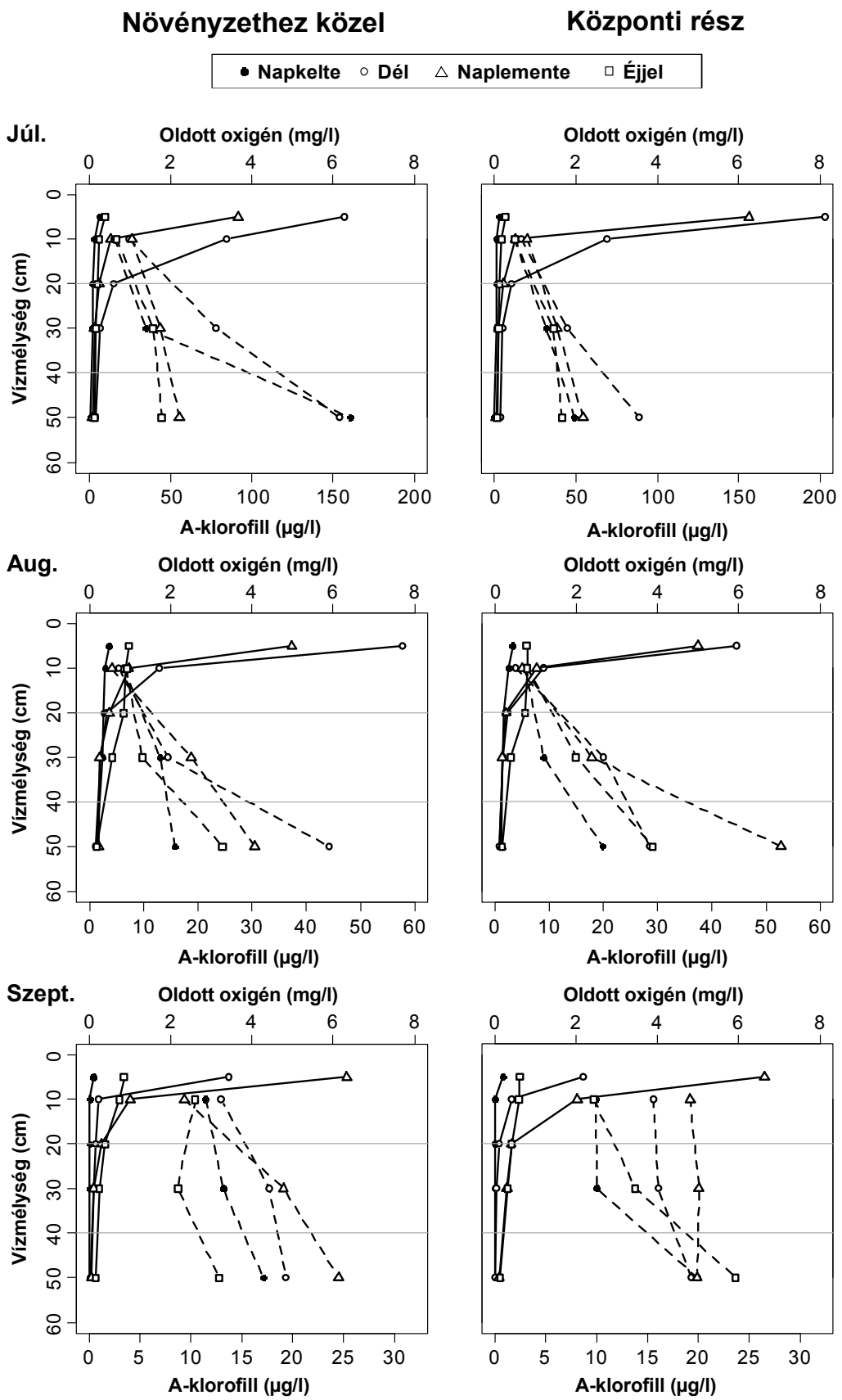
3. táblázat – A láperdő (L3 hely) két egymást követő évének átfedő időszakában (április közepétől július közepéig) mindkét évben és csak az első évben (2010.) megtalált fajok.

2010–2011	2010
Cladocera	
Alonella exigua	*Alonella excisa*
Ceriodaphnia reticulata	*Megafenestra aurita*
Chydorus sphaericus	*Pleuroxus laevis*
Daphnia curvirostris	*Polyphemus pediculus*
Daphnia longispina	*Scapholeberis erinaceus*
	Scapholeberis mucronata
	Simocephalus exspinosus
Copepoda	
Calanoida	
	Mixodiaptomus kupelwieseri
Cyclopoida	
Cryptocyclops bicolor	*Paracyclops poppei*
Cyclops insignis	
Cyclops strenuus	
Diacyclops bicuspidatus	
Eucyclops serrulatus	
Megacyclops viridis	
Thermocyclops dybowskii	
Harpacticoida	
	Bryocamptus minutus
	Canthocamptus staphilinus

5.6. Napszakos mintázatok

5.6.1. Környezeti változók

Az Öreg-turján Ö2 lápszemének nyílt vizében a legtöbb általunk mért változó esetén markáns vertikális mintázatot tapasztaltunk, amelyek a vizsgálati időszak alatt állandónak bizonyultak. Az oldott oxigén koncentrációja, a vízhőmérséklet és a pH csökkent, míg az a-klorofill koncentrációja, a vezetőképesség és a zavarosság nőtt a vízmélységgel (**16. ábra** és **4. táblázat**).



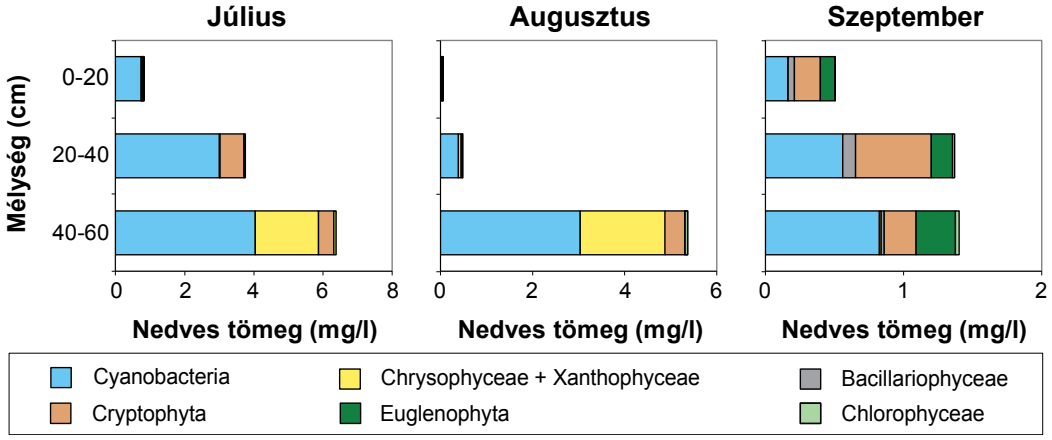
16. ábra – Az oldott oxigén (folytonos vonal) és a-klorofill (szaggatott vonal) napszakos vertikális mintázatai a lápszem két vizsgált zónájában. A vízszintes szürke vonalak a mintázott vízrétegeket választják el.

4. táblázat – Az egyes környezeti változók vízmélységenként (10, 30, 50 cm-rel a felszín alatt) mért értékei a három napszakos periódus során, a lápszem nyílt vizének alámerült növényzethez közeli (NK) és központi részén (KR). Az egyes rétegeket kötőjel választja el egymástól, és a felszíntől mért távolságuk sorrendjében állnak egymás mellett. Az egyes napszakok rövidítései: F – napfelkelte, D – dél, N – naplemente, É – éjszaka.

		JÚLIUS		AUGUSZTUS		SZEPTEMBER	
		NK	KR	NK	KR	NK	KR
T (°C)	F	19,4 – 19,4 – 18,4	19,5 – 19,5 – 18,1	17,9 – 17,9 – 16,7	17,9 – 17,2 – 17,2	15,4 – 15,3 – 15,3	15,2 – 15,3 – 15,2
	D	23,5 – 21,0 – 18,7	22,4 – 21,7 – 19,0	20,6 – 19,7 – 19,1	20,0 – 19,3 – 18,8	16,2 – 15,8 – 15,6	16,0 – 15,5 – 15,4
	N	24,5 – 22,5 – 19,5	24,6 – 22,9 – 19,7	22,9 – 21,0 – 18,3	21,9 – 21,0 –18,1	20,0 – 17,0 – 16,0	19,5 – 17,6 – 16,4
	É	20,8 – 20,8 – 19,7	21,3 – 21,1 – 19,9	19,7 – 19,7 – 18,5	20,0 – 20,1 – 19,4	17,0 – 16,8 – 16,3	16,5 – 16,5 – 16,0
pH	F	7,0 – 6,8 – 6,7	7,0 – 6,8 – 6,7	7,1 – 7,1 – 6,8	7,1 – 7,1 – 6,9	7,5 – 7,5 – 7,4	7,5 – 7,5 – 7,4
	D	7,0 – 6,5 – 6,2	7,0 – 6,6 – 6,4	7,4 – 7,1 – 6,6	7,2 – 6,9 – 6,6	7,0 – 6,9 – 6,8	7,3 – 7,3 – 7,2
	N	6,8 – 6,7 – 6,5	6,8 – 6,6 – 6,5	6,9 – 6,8 – 6,5	7,0 – 6,7 – 6,7	7,5 – 7,3 – 7,3	7,5 – 7,4 – 7,3
	É	6,8 – 6,6 – 6,6	6,8 – 6,5 – 6,5	7,0 – 6,9 – 6,4	6,9 – 6,8 – 6,3	7,5 – 7,5 – 7,3	7,5 – 7,4 – 7,3
Vezetőképesség (µS/cm)	F	829,7 – 843,6 – 885,3	830,9 – 842,2 – 884,3	793,9 – 800,0 – 835,0	791,4 – 789,2 – 830,7	835,0 – 838,6 – 850,1	848,6 – 849,6 – 865,0
	D	800,0 – 834,3 – 860,0	800,8 – 835,3 – 879,9	809,0 – 821,0 – 850,6	800,0 – 802,0 – 844,4	829,2 – 833,1 – 848,8	834,4 – 831,6 – 848,7
	N	801,1 – 860,0 – 880,0	805,4 – 858,0 – 877,3	790,8 – 815,5 – 836,0	790,2 – 839,5 – 843,0	818,1 – 840,0 – 847,4	813,0 – 841,6 – 848,3
	É	788,5 – 835,3 – 880,5	795,2 – 829,9 – 875,0	810,2 – 821,1 – 861,9	800,6 – 793,6 – 843,8	831,4 – 834,2 – 843,8	833,5 – 833,7 – 840,8
Zavarosság (NTU)	F	17,1 – 11,9 – 9,5	16,7 – 13,6 – 9,5	0,8 – 6,3 – 4,7	2,5 – 4,0 – 5,5	2,5 – 9,7 – 10,8	9,2 – 11,3 – 11,1
	D	0,7 – 7,2 – 15,1	1,3 – 9,9 – 17,1	0,0 – 7,2 – 17,5	3,0 – 2,5 – 10,2	1,6 – 2,7 – 2,7	0,0 – 3,3 – 1,4
	N	13,5 – 41,0 – 82,0	22,0 – 37,0 – 48,0	0,0 – 22,0 – 40,0	6,8 – 16,4 – 37,0	6,0 – 17,0 – 16,0	7,5 – 16,8 – 4,8
	É	10,0 – 12,2 – 14,8	11,3 – 12,4 – 13,2	6,2 – 0,0 – 4,0	1,9 – 2,8 – 5,8	0,0 – 0,0 – 3,5	2,5 – 4,3 – 0,9
DO (%)	F	1,3 – 0,9 – 0,4	0,6 – 0,3 – 0,0	4,0 – 3,3 – 1,8	3,7 – 2 – 1,1	0,0 – 0,0 – 0,0	0,0 – 0,0 – 0,0
	D	39,7 – 3,0 – 1,8	32,4 – 2,3 – 1,4	17,7 – 2,9 – 1,5	12,4 – 2,0 – 1,0	2,8 – 1,0 – 0,3	4,1 – 0,3 – 0,0
	N	6,5 – 1,4 – 0,9	6,1 – 1,3 – 0,8	11,2 – 2,7 – 2,3	11,1 – 1,8 – 1,7	11,0 – 1,6 – 0,5	22,3 – 3,5 – 1,0
	É	2,7 – 1,7 – 1,3	1,8 – 1,1 – 0,7	9,5 – 6,1 – 1,9	8,4 – 4,4 – 1,9	7,6 – 2,9 – 1,8	6,1 – 3,2 – 1,2

Az oldott oxigén koncentrációja napfelkeltekor és éjjel közel nulla volt, a legnagyobb értékeit pedig délben mértük (**16. ábra**). Mindemellett a teljes mintavétel során a legnagyobb telítettségi érték sem érte el a 100%-ot, még 5 cm-rel a vízfelszín alatt sem, 20 cm-es mélységben pedig sohasem nőtt 1 mg/l-es koncentráció vagy 9%-os telítettség fölé. Az a-klorofill mennyisége a vízmélységgel nőtt; a legszélsőségesebb esetben (a júliusi mintavétel reggelén) ez egy nagyságrenddel nagyobb koncentrációt jelentett a legmélyebb (40–60 cm) rétegben, mint a felszín közelében. A mintázat állandó volt mindkét vizsgált zóna (növényzethez közeli, illetve központi rész) esetében (**16. ábra**).

Az a-klorofillhoz hasonlóan a fitoplankton biomassza is az alsó rétegben volt a legnagyobb vizsgálataink során (**17. ábra** és Függelék/**F6. táblázat**). Az összbiomasszát túlnyomórészt cianobaktériumok adták, domináns fajaik a *Cyanothece aeruginosa* és a *Planktothrix agardhii* voltak (Függelék/**F7. táblázat**). Júliusban és augusztusban a felszíni rétegben szinte kizárólagos cianobaktérium-dominanciát tapasztaltunk, míg a középső és vízfeneki rétegben a Cryptophyta- és Chrysophyta-fajok is nagyobb biomasszát értek el. Utóbbiak domináns taxonjai a *Cryptomonas ovata* és a *Syncrypta* sp. voltak. A vertikális rétegzettség a szeptemberi napszakos periódus alatt is megfigyelhető volt, de már kevésbé volt jelentős.



17. ábra – A fitoplankton biomassza (mg/l) vertikális eloszlása a növényzet mellett a három napszakos periódus déli mintavételi időpontjában.

A látható fénysugarak 1%-os lehatolási mélysége (amely az eufotikus zóna alsó határát adja meg) 2,2 ± 0,3 m lenne, ami esetünkben annyit jelent, hogy a 60–70 cm-es vízoszlop jól átvilágított. A különböző hullámhosszúságú UV sugarak 1%-os lehatolási mélységei 32,3 ± 0,6 (395 nm), 26,3 ± 1,3 (380 nm) és 15,5 ± 1,0 cm (340 nm) voltak. Ugyan UV-A tartomány esetében nem történtek mérések, elmondható, hogy az előbb említett mélységekhez képest a vízfelszínhez közelebb nyelődik el.

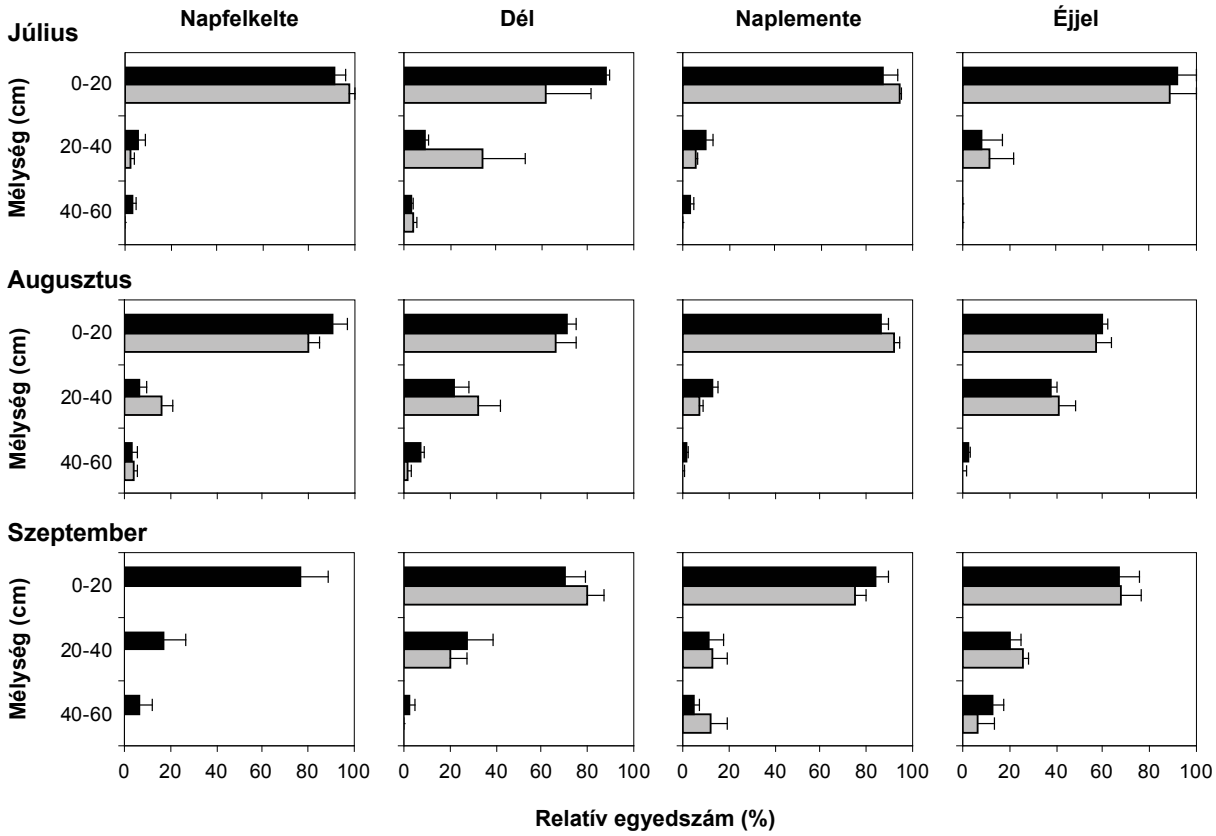
5.6.2. A zooplankton eloszlása

A júliusi és augusztusi mintavételekkor a *Daphnia curvirostris* messze a leggyakoribb fajnak bizonyult (34,6–67,4% és 40,1–72,9%-át adta a teljes kisrák-denzitásnak napszakonként), melyet júliusban a *Scapholeberis rammneri* (0–38,0%), augusztusban pedig a *Ceriodaphnia reticulata* (17,6–45,3%) követett. A szeptemberi közösség ettől meglehetősen különbözött, hiszen a *D. curvirostris* szinte teljesen eltűnt és elsősorban Cyclopoida naupliuszok és a *C. reticulata* domináltak. Ezzel párhuzamosan a kisrákok összdenzitása is látványosan csökkent: míg a júliusi és augusztusi alkalmakkor a napszakos maximum denzitás-értékek 903,3 ± 122,5 és 416,7 ± 42,3 egyed/l voltak (mindkét esetben a felszíni rétegben), a 3. napon ez csak 35,3 ± 14,3 egyed/l-nek adódott (Függelék/**F8. táblázat**).

A kisrákok százalékos aránya mindig a felső 20 cm-es rétegben volt a legnagyobb (mindkét zóna esetében), amelyet az RM ANOVA szignifikáns "mélység" tényezője és a post hoc Tukey HSD tesztek is alátámasztottak. Az alsó rétegekben általában szinte alig találtunk egyedeket (**18. ábra** és **5. táblázat**).

A "napszak" × "mélység" tényezők interakciója volt szignifikáns a júliusi és augusztusi mintavétel során, eszerint nem volt kimutatható különbség a kisrákok napszakos előfordulásában. A második napon azonban szignifikáns interakciót kaptunk (**5. táblázat**). Délben és éjszaka a kisrák zooplankton nagyobb hányada tartózkodott a középső vízrétegben, mint napkeltekor vagy napnyugtakor (**18. ábra**). A két tényező interakciója szignifikáns volt a két domináns faj, a *D. curvirostris* és a *C. reticulata* esetében is (**5. táblázat**), bár a mintázat látványosabb volt a *D. curvirostris*-nál (**19. ábra**).

Az oldott oxigén koncentrációja, a vízhőmérséklet és az a-klorofill koncentráció szignifikáns háttérváltozóknak bizonyultak legalább egy RDA modellben. Ugyanakkor csak az oldott oxigén volt közülük mindhárom napszakos periódus alatt, az augusztusi mintavétel során pedig egyedüli szignifikáns tényező (**20. ábra**). A júliusi napszakos periódus alatt az oxigén csak 3%-át magyarázta a szignifikáns összvarianciának, a hőmérséklet saját varianciája 12% volt, ugyanakkor közösen magyarázott varianciájuk (35%) alapján látható, hogy nagyfokú a kovarianciájuk, amelyet még ezzel a módszerrel sem lehetett elkülöníteni. A szeptemberi időszakban az oxigén jóval fontosabb tényezőnek bizonyult (26% saját variancia) a szintén szignifikáns a-klorofillhoz képest (2%), valamint a közösen magyarázott varianciájuknál (7%).

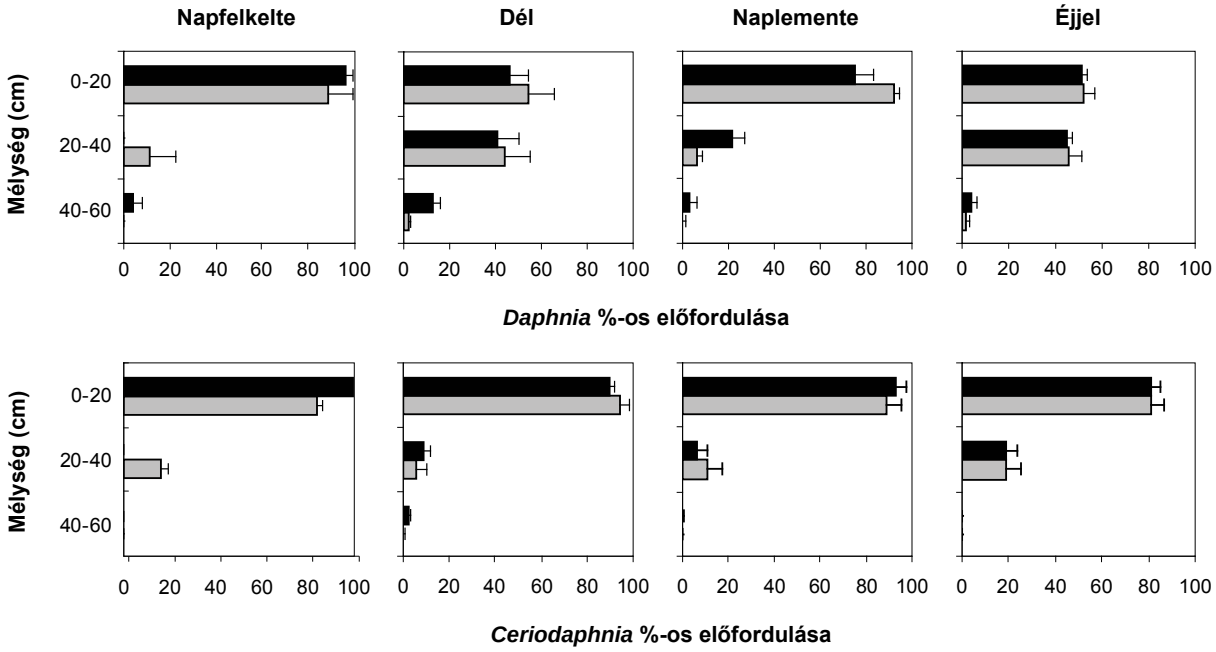


18. ábra – A kisrákok (összes vizsgált taxon) vertikális eloszlása a három napszakos periódus alatt. Az oszlopok a százalékos előfordulási adatok az egyes rétegekben (a három ismétlés átlaga + SE). Fekete szín jelöli a lápszem növényzethez közeli zónáját, szürke pedig a központi részt.

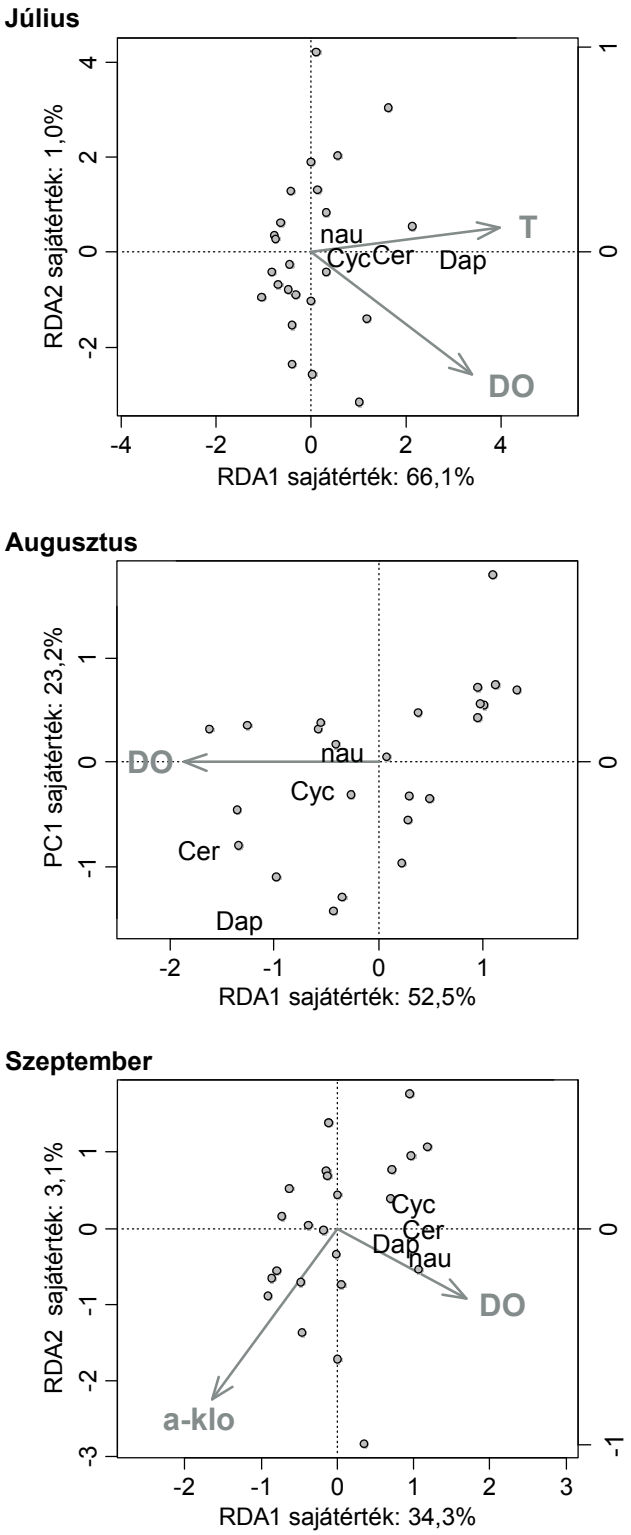
5. táblázat – A „mélység”, valamint a „mélység” × „napszak” tényezők interakciós hatása a kisrák zooplankton, valamint a *Daphnia curvirostris* és a *Ceriodaphnia reticulata* napszakos vertikális előfordulására (kéttényezős RM ANOVA). Az elemzést külön-külön végeztük el a három különböző napszakos periódusra és a két zónára (NK = növényzethez közeli, KR = központi rész). A mélység-kategóriák rövidítései: F = felszíni (0–20 cm), K = középső (20–40 cm), A = alsó (40–60 cm) vízréteg. A különböző mélységeket a post hoc Tukey tesztek eredményei alapján rangsoroltuk ($p<0.05$). Minden esetben megadtuk az elemzéshez tartozó F-értékeket és a szabadsági fokokat (utóbbiak zárójelben) is.

		Mélység						Mélység × napszak			
		NK			KR			NK		KR	
Összes egyedsűrűség	Júl.	F>K>A	$233{,}7_{(2,\ 6)}$	***	F>K=A	$74{,}0_{(2,\ 6)}$	***	$0{,}8_{(6,\ 18)}$	ns	$1{,}8_{(6,\ 18)}$	ns
	Aug.	F>K>A	$223{,}7_{(2,\ 6)}$	***	F>K>A	$124.3_{(2,\ 6)}$	***	$8{,}5_{(6,\ 18)}$	***	$8{,}6_{(6,\ 18)}$	***
	Szept.	F>K=A	$187{,}7_{(2,\ 6)}$	***				$1{,}6_{(6,\ 18)}$	ns		
Daphnia curvirostris	Júl.	F>K=A	$184{,}4_{(2,\ 6)}$	***	F>K=A	$60{,}9_{(2,\ 6)}$	***	$0{,}7_{(6,\ 18)}$	ns	$1{,}9_{(6,\ 18)}$	ns
	Aug.	F>K>A	$101{,}5_{(2,\ 6)}$	***	F>K>A	$47{,}7_{(2,\ 6)}$	***	$15{,}5_{(6,\ 18)}$	***	$10{,}6_{(6,\ 18)}$	***
Ceriodaphnia reticulata	Júl.	F>K=A	$39{,}9_{(2,\ 6)}$	***				$1{,}4_{(6,\ 18)}$	ns		
	Aug.	F>K>A	$715{,}5_{(2,\ 6)}$	***	F>K>A	$107{,}2_{(2,\ 6)}$	***	$12{,}1_{(6,\ 18)}$	***	$3{,}3_{(6,\ 18)}$	*
	Szept.	F>K=A	$364{,}7_{(2,\ 6)}$	***				$2{,}1_{(6,\ 18)}$	ns		

Szignifikanciaszint: ‘ns’ $p>0{,}1$, ‘.’ $p<0{,}1$, ‘*’ $p<0{,}05$, ‘**’ $p<0{,}01$, ‘***’ $p<0{,}001$



19. ábra – A *Daphnia curvirostris* és a *Ceriodaphnia reticulata* vertikális eloszlása az augusztusi napszakos periódus alatt. Az oszlopok a fajok százalékos előfordulási adatait (a három ismétlés átlaga + SE) jelölik. Fekete szín jelöli a lápszem növényzethez közeli zónáját, szürke pedig a központi részt.



20. ábra – A három napszakos periódus adataira készített RDA modellek. A környezeti változók (az ábrán nyilakkal jelölve) rövidítései: DO = oldott oxigén koncentráció, T = vízhőmérséklet, a-klo = a-klorofill koncentráció. A kisrák-fajok (az ábrán 3 betűs címkékkel jelölve) rövidítései: Dap = *Daphnia curvirostris*, Cer = *Ceriodaphnia reticulata*, Cyc = Cyclopoida, nau = Cyclopoida naupliuszok.

Szignifikáns napszakos különbségeket találtunk a kisrákok denzitásában (**6. táblázat**). A napkeltekor tapasztalt egyedsűrűségek mindhárom periódus során szignifikánsan kisebbnek bizonyultak a napközben (délben és alkonyatkor) tapasztalt értékeknél. A júliusi mintavétel során az éjjel vett mintáinkban meglepő módon alig találtunk kisrákokat. Az egyedsűrűség-értékek a növényzethez közelebb általában szignifikánsan nagyobbak voltak a központi nyílt részhez képest, amit elsősorban a *C. reticulata* és Cyclopoida taxonok nagyobb egyedsűrűsége okozott.

6. táblázat – A „zóna" és a „napszak" tényezők hatása a kisrák zooplankton egyedsűrűségére (kéttényezős RM ANOVA). Az elemzést külön-külön végeztük el a három különböző napszakos periódusra. A mintavételi zónák rövidítései: NK = növényzethez közeli, KR = központi rész; a napszakok rövidítései: F = napfelkelte, D = dél, N = naplemente, É = éjjel. Az egyes napszakokat a post hoc Tukey tesztek eredményei alapján rangsoroltuk ($p<0.05$). Minden esetben megadtuk az elemzéshez tartozó F-értékeket és a szabadsági fokokat (utóbbiak zárójelben) is.

		Zóna			Napszak		
Összes egyedsűrűség	Júl.	NK=KR	$1,6_{(1, 15)}$	ns	F<D=N>É	$40,2_{(3, 45)}$	***
	Aug.	NK>KR	$5,5_{(1, 15)}$	*	F<D=N=É	$7,9_{(3, 45)}$	***
	Szept.	NK>KR	$15,5_{(1, 15)}$	**	F<D=N=É	$9,7_{(3, 45)}$	***
Daphnia curvirostris	Júl.	NK=KR	$0,5_{(1, 15)}$	ns	F<D=N>É	$44,8_{(3, 45)}$	***
	Aug.	NK=KR	$1,6_{(1, 15)}$	ns	F<D=N=É	$8,9_{(3, 45)}$	***
Scapholeberis rammneri	Júl.	NK=KR	$0,5_{(1, 15)}$	ns	F<D=N	$10,6_{(3, 30)}$	***
	Aug.	NK=KR	$0,7_{(1, 15)}$	ns	F<D=N>É	$9,5_{(3, 45)}$	**
Ceriodaphnia reticulata	Júl.	NK=KR	$1,5_{(1, 15)}$	ns	F<D=N>É	$9,3_{(3, 45)}$	***
	Aug.	NK>KR	$7,7_{(1, 15)}$	*	F<D>N=É	$7,7_{(3, 45)}$	***
	Szept.	NK>KR	$5,7_{(1, 15)}$	*	F=D<N>É	$3,1_{(3, 12)}$	***
Cyclopoida	Júl.	NK>KR	$13,2_{(1, 15)}$	**	F=D=N=É	$0,1_{(3, 45)}$	ns
	Aug.	NK>KR	$16,1_{(1, 15)}$	**	F=D=N=É	$1,6_{(3, 45)}$	ns
Cyclopoida naupliuszok	Aug.	NK=KR	$0,03_{(1, 15)}$	ns	F>D=N<É	$18,1_{(3, 45)}$	***
	Szept.	NK>KR	$11,0_{(1, 15)}$	**	F<D=N=É	$13,9_{(3, 45)}$	***

Szignifikanciaszint:
'ns' p>0,1, '.' p<0,1, '*' p<0,05, '**' p<0,01, '***' p<0,001

6. Eredmények megvitatása

6.1. Fajkészlet

Az Öreg-turján vizeiben megtalált 5 Harpacticoida faj az élőhely faunájának többi tagjához hasonlóan Közép-Európa szerte gyakori, elterjedt taxon. Kisvizekből és nagyobb tavak litorális zónájából is előkerülnek. Egyedül az *Attheyella crassa* számít a többi fajnál valamelyest ritkábbnak (Janetzky *et al*. 1996). A Harpacticoida rend Európa és Magyarország-szerte kevéssé kutatott, ökológiai sajátosságaik alig ismertek, annak ellenére hogy számos faj tartozik a csoportba és képviselői szinte minden vizsgált élőhelyen előkerülnek (Janetzky *et al*. 1996). Azonosításukat hazánkban nehezíti, hogy nincs magyar nyelvű határozókönyv és a már előkerült fajoknak sincs hozzáférhető listája, számos esetben csak publikálatlan előfordulási adataik vannak. Ezen adatok összegyűjtése és rendszerezése fontos biogeográfiai és ökológiai adatokkal szolgálhatna az evezőlábú rákok e kevéssé ismert rendjének jobb ismeretéhez.

A láperdei élőhelyeken megtalált fajok száma (36) közel megegyezett az Öreg-turjánéval (33) és a kisrák fauna is hasonlónak bizonyult: elsősorban síkvidéki kisvizek gyakori, elterjedt fajaiból állt. Ugyanakkor a két élőhely fajkészlete csak kb. felerészben fedett át. Ez részben magyarázható a láperdő vizeinek időszakosan kiszáradó jellegével. Az Öreg-turján vizsgált vizeiből hiányzó *Mixodiaptomus kupelwieseri* lebegőkandics például, bár irodalmi adatok szerint gyakran kerül elő állandó vizű kisvizekből is, inkább az asztatikus élőhelyeket preferálja (Tavernini *et al*. 2003). A *Moina macrocopa*-t kizárólag a láperdőn keresztülhúzódó töltés keréknyomaiban kialakult esővíztócsákban találtuk meg nyári faunisztikai vizsgálataink során, ahol domináns faj volt. Más láperdei vizekből egyszer sem került elő, az élőhelyek közvetlen közelsége ellenére sem. Ezt a fajt Forró *et al*. (2003) számos állandó vizű és időszakos kisvíz vizsgálata során keréknyomok domináns fajának találták, míg más élőhelyekről hiányzott. Petrusek (2002) a *Moina* nemről írt összefoglaló közleményében a *M. macrocopa* két alapvető élőhely-típusaként az állandó vizű, erősen eutróf kisvizeket és az efemer élőhelyeket említi. Megfigyelései szerint sosem fordul elő olyan állandó vizekben, ahol halak vagy nagy *Daphnia*-fajok élnek.

A széles körben elterjedt, gyakori fajok mellett néhány igazi ritkaság is előkerült, mint a *Scapholeberis erinaceus*, amely a Cladocera csoport egyik világszerte ritka faja. Ugyan elterjedési területe igen nagy (a Kárpát-medencétől egészen Délnyugat-Szibériáig húzódik, **5.**

kép), kevesebb mint 20 publikált előfordulási helyét ismerjük (Dumont és Pensaert 1983, Negrea 1987, Hołyńska és Hołyński 1989). Lelőhelyeinek fele (jelen előkerülésével együtt 9) a Kárpát-medencében található (**5. kép**), ahol gyakran lápok, mocsarak növényzetben dús kisvizeiben fordul elő (pl. Bátorligeti-láp, Ágasegyházi-rét, Komlósdi égeres, Nagy-berek (Gulyás és Forró 1999), Jurský Šúr (Vilček és Hudec 1975)). A faj ritka volt a területen, mindössze két példányát találtuk a láperdő nyílt vizében (L3 mintavételi hely) nyáron és kora ősszel. Élőhelyeinek veszélyeztetettsége (lápok, kiszáradó kisvizek) és globális előfordulási mintázatának jellege alapján (amely természetesen adathiányból is adódhat) a *S. erinaceus* konzervációbiológiai szempontból kiemelt jelentőségű.

5. kép – A *Scapholeberis erinaceus* ágascsápú rákfaj globális elterjedése (**balra**) és Kárpát-medencei előfordulási helyei (**jobbra**) Negrea (1987), Hołyńska és Hołyński (1989), valamint Gulyás és Forró (1999) alapján. A legújabb, ócsai előfordulási helyét pirossal jelöltük.

A láperdőben az Öreg-turjánon végzett vizsgálatainkhoz hasonlóan előkerült a Közép-Európában és hazánkban csak szórványosan előforduló *Cyclops insignis* (Einsle 1993, Gulyás és Forró 2001). Magyarországon Ócsán kívül csak a Gemenci-ártérről (Kiss és Schöll 2009) és Tiszacsege környéki kisvizekből ismert (Forró 1981). Kis időszakos és állandó vízjárású vizek lakója, amelyekben szinte kizárólag a téli hónapokban aktív (késő ősztől kora tavaszig; Einsle 1993, Frisch 2001). Egyes kutatók feltételezik, hogy a mérsékelt éghajlati övben jégkorszaki reliktum faj (Damian-Georgescu 1963, Alekseev 2007). Vad (2009), Vad *et al*. (2009a) és jelen vizsgálataink alapján megállapítható, hogy az ócsai kisvizekben gyakori, a *Cyclops strenuus*-al együtt a téli kisrák zooplankton domináns faja.

A *Paracyclops poppei* ritka hazai előfordulása miatt szintén kiemelendő faunisztikai eredmény. Einsle (1993) szerint a faj elszórtan egész Közép-Európában megtalálható, ugyanakkor ritkább az ugyanebbe a nembe tartozó két másik fajnál. Megemlítendő, hogy hazai ritkasága abból is adódhat, hogy sokáig összetévesztették a jóval gyakoribb *Paracyclops*

fimbriatus (Fischer) fajjal (Gulyás és Forró 1999).

6.2. A kisrák zooplankton évszakos mintázatai

Mind az evezőlábú, mind az ágascsápú rákok esetén kifejezett szezonális mintázatokat figyeltünk meg.

Tavasszal és kora nyáron többek között olyan hideg-sztenoterm fajok jelentek meg, mint pl. a *Cyclops insignis*. Ez az univoltin (évente egy generációt képező) faj április környékére eltűnik, és a nyarat negyedik kopepodit stádiumban, diapauzában tölti. Október-november környékén jelenik meg újra a vizekben. Rokonát, a *Cyclops strenuus*-t szélesebb időintervallumban találtuk meg, mivel ez a faj évente két generációt is képez. Ugyanakkor ez a faj is nyugvó állapotban tölti a nyarat (Frisch 2001), ami magyarázatot nyújt a nyári mintáinkból való teljes hiányára. A Harpacticoida-k közül a *Canthocamptus staphylinus* szintén hidegkedvelő faj, legnagyobb egyedsűrűségben télen és tavasszal fordult elő. A 12 ^{o}C feletti vízhőmérséklet és a hosszabbodó nappalok gátolják a faj peteképzését és kiváltják a nyugalmi állapotot (Sarvala 1979). Bár alkalomadtán magasabb hőmérsékleten is előfordul, ekkor már csak alacsony egyedszámmal található meg (Kurashov 1996).

A melegebb évszakokban főleg az ágascsápú rákok dominanciája jellemezte a vizeket (az Öreg-turján Ö4 helye kivételével), melyek leggyakoribb képviselője az Öreg-turján esetén késő tavasztól nyár közepéig a *Daphnia curvirostris* volt. Később a kistestű *Ceriodaphnia*-fajok domináltak (az öt kisvízből háromban), olyan melegkedvelő evezőlábú rákok mellett, mint pl. a kisméretű *Thermocyclops dybowskii*. Ez a jelenség (a nagytestű *Daphnia*-fajok korai, majd a kisebb *Ceriodaphnia*- vagy Copepoda-fajok későbbi dominanciája nyáron) gyakori példája az édesvizekben megfigyelhető szezonális szukcessziónak és összhangban áll a PEG-modellel is (Sommer *et al*. 1986, Steiner és Roy 2003, Boven és Brendonck 2009). Ennek egyik kiváltó oka lehet a halak méret-szelektív predációja („size-efficiency hypothesis", Brooks és Dodson 1965), ugyanakkor számos vizsgálat bizonyította a mintázat meglétét halak hiányában is. Steiner és Roy (2003) azt találták, hogy a top-down (felülről lefelé irányuló) hatások nem feltétlenül szükségesek a *Daphnia*-dominancia megváltozásához. Lynch (1978) szerint a *Daphnia* és a kisebb *Ceriodaphnia*-fajok közti kompetíciót számos tényező befolyásolhatja, mint pl. populációik koreloszlása vagy a táplálékforrással kapcsolatos interakciók. A *Daphnia*-k jó táplálék-hozzáférhetőség esetén sikeresebbek kisebb versenytársaiknál, nagyobb szűrési kapacitásuknak köszönhetően, ugyanakkor táplálékhiány

esetén a kistermetű fajok túlélése nagyobb lehet (Romanovsky és Feniova 1985, Vanni 1986). Az éhezés különösen hátrányosan érinti a fiatal *Daphnia*-egyedeket, míg a *Ceriodaphnia*-k kevésbé érzékenyek az alacsony táplálékmennyiségre (Lynch 1978, Romanovsky és Feniova 1985). Mivel a láperdőben az évszakos denzitás-mintázatokat csak a nyílt vízben vizsgáltuk, nem meglepő, hogy a pelágikus életmódú *D. curvirostris* és a *D. longispina* volt domináns a melegebb időszakokban. Alkalmanként megjelent a *Ceriodaphnia reticulata* is, de nem ért el jelentős egyedsűrűségeket a *Daphnia*-fajok mellett.

Az Öreg-turján öt kisvizéből négyben nyár közepén denzitás-csökkenést figyeltünk meg, amelyet korábbi munkák szintén táplálék-hiánnyal és a halak lehetséges hatásával magyaráztak (Sommer *et al*. 1986, Hann és Zrum 1997). Ugyanakkor a nagytestű fajok egész éves nagy egyedsűrűsége valószínűtlenné teszi a halak erős predációs nyomását. A vizsgált területen a leggyakoribb halfaj a lápi póc, amely főként makrogerinctelenekkel táplálkozik (pl. Guti *et al*. 1991, Wilhelm 2007), a jellemzően planktonfogyasztó halak pedig az Öreg-turján területéről gyakorlatilag hiányoztak (Keresztessy *et al*. 2012, 2013). Mindezeket figyelembe véve valószínű, hogy a halak mintázatalakító szerepe a zooplankton esetében nem jelentős. Ugyanez elmondható a láperdő esetében is, ahol a rendszeres kiszáradás miatt halak valószínűleg egyáltalán nem találhatók meg. Ezen az élőhelyen nem figyeltünk meg a nyár közepén egyedsűrűség-csökkenést.

Az őszi közösségeket az Öreg-turjánon ismét a nagytestű ágasacsápú rákok dominanciája jellemezte (*Simocephalus exspinosus* és *D. curvirostris*), és a láperdő esetében is a *D. curvirostris* volt az évszak uralkodó faja. Ezt a mintázatot Sommer *et al*. (1986) a fitoplankton összetételében bekövetkező változásoknak tulajdonították.

Az Öreg-turján Ö3 és Ö4 kisvizei jelentősen eltértek a többi élőhelytől, amely nagy valószínűséggel összefüggött a sűrű békalencse-borítottságukkal és az alámerült vízinövényzet ritkaságával. Az Ö3 helyen, bár a *S. exspinosus* egyedsűrűsége hamarabb kezdett nőni, kora nyáron azonban már a jobb kompetitor *Daphnia* (jelen vizsgálatban a *D. curvirostris*) dominált (Corigliano és De Bernardi 1978, Schwartz és Hebert 1989). A *S. exspinosus* kis populációi csak az emerz vízinövényzet szárai között tudtak fennmaradni, itteni egyedsűrűségük 15-szöröse volt a *D. curvirostris*-ének, ugyanakkor a nyílt vízben az arány fordított volt, a *D. curvirostris* 10–20-szor gyakoribbnak számított. Kora nyári egyedsűrűség-maximuma után a *D. curvirostris* populáció összeomlott. Őszre a nagyméretű *S. exspinosus* vált dominánssá, ugyanakkor denzitása meg sem közelítette a *D. curvirostris* által mutatott korábbi értékeket (ld. **1. ábra**).

Az Ö4 volt az egyetlen olyan lápszem, amelyben szinte egész évben Copepoda-dominanciát figyelhettünk meg. Ezt a sekély (<50 cm), békalencsével sűrűn borított kisvizet nyáron a *Megacyclops viridis* dominanciája jellemezte. Valószínűsíthető, hogy ezen a helyen nem állt rendelkezésre megfelelő minőségű és mennyiségű táplálékforrás a Cladocerák számára (elképzelhető, hogy ez a békalencse-szőnyeggel volt összefüggésben), hiszen megfelelő táplálékellátottság esetén ezek szűznemzéssel szaporodva gyorsan dominánssá válhatnak a Cyclopoida-fajokkal szemben (DeMott 1989, Santer 1993). A *M. viridis* felnőtt egyedei ragadozók (Fryer 1957), ezáltal ez a faj kannibalizmussal (amely gyakori jelenség az evezőlábú rákok esetén; Smyly 1970, van den Bosch és Santer 1993) túlélheti a táplálékhiányos időszakokat (Gabriel 1985). Tartósított mintáinkban megfigyeltünk olyan felnőtt *M. viridis* egyedeket, amelyeket szájukban kopepodit-lárvát tartottak. Az Ö4 élőhelyen Cladocera-dominancia kizárólag ősszel volt figyelhettünk meg, amikor az Ö3-hoz hasonlóan a *S. exspinosus* vált szinte egyeduralkodóvá.

Az éger-kőris láperdő nyílt vízében zajló szezonális szukcesszió során a *Chaoborus*-lárvák denzitása és az oldott reaktív foszfor bizonyultak a közösség összetételét szignifikánsan magyarázó tényezőknek. Az előbbi lehetséges hatásaival a későbbiekben kiemelten foglalkozunk (ld. **6.5. fejezet**). Utóbbi esetében a kisrákokkal való pozitív korreláció csak áttételes kapcsolatra utal. Mivel az oldott reaktív foszfor ellentétesen változott az a-klorofill koncentrációjával, valószínűsíthető, hogy a kisrákok valójában ezzel a változóval álltak közvetlen összefüggésben, ami táplálkozási kapcsolatra utalhat.

A különféle kistavakban lezajló szezonális mintázatok megismerése kiemelt fontosságú a további monitorozás és annak időzítése szempontjából (Céréghino *et al*. 2008). Az Öreg-turján esetében a szezonális szukcesszió két típusát tudtuk elkülöníteni, amelyek főként az élőhelyek komplexitásával tudtunk összefüggésbe hozni. A téli általános Cyclopoida-dominancia után a békalencsével borított vizek esetében őszre egy alacsonyabb fajszámú, főleg *S. exspinosus* által dominált közösség alakult ki. Az alámerült növényzetben gazdagabb kisvizek őszi közösségei fajgazdagabbak voltak, több növényzethez kötődő faj jelent meg. Az asztatikus láperdőben a nyílt vízben tavasz végétől télig folyamatos *Daphnia*-dominanciát figyelhettünk meg.

6.3. Az alámerült növényzet szerepe

Az Öreg-turján esetében a kiterjedtebb alámerült és emerz víznövényzettel rendelkező helyek (Ö1, Ö2 és Ö5) fajkészlete nagyobb volt a többinél. Ennek legvalószínűbb magyarázata az élőhely-diverzitás lehetett. A makrofitonok sokféle mikrohabitatot biztosítanak, melynek köszönhetően a zooplankton egyedsűrűsége, valamint a növényzethez kötődő fajok száma is megnőhet (Cottenie és De Meester 2004, Kuczyńska-Kippen 2006). Az Ö3 és Ö4 helyen a litorális, növényzethez kötődő *Oxyurella tenuicaudis*, *Tretocephala ambigua*, *Cryptocyclops bicolor* és *Ectocyclops phaleratus* fajok hiánya is erre enged következtetni (Einsle 1993, Flössner 2000). A kisrák közösségek összetételét olyan további tényezők is befolyásolhatták, mint pl. a táplálékforrás (algák, baktériumok, kerekesférgek), ugyanis a növények felszínén számos epifita alga, egysejtű és baktérium talál megfelelő élőhelyet, amelyek egyúttal táplálékforrásként szolgálhatnak a leveleken legelésző kisrákok számára (Jeppesen *et al*. 1998, Theil-Nielsen és Sondergaard 1999).

A láperdő esetében a két mezohabitat vizsgálatakor nagyobb egyedsűrűségű és fajszámú közösséget találtunk a békaliliom-állományban, mint a nyílt vízben. Ugyan a fajok túlnyomó része a növényállomány iránt mutatott preferenciát (denzitás-adataik alapján) a két mezohabitat fajszámában csupán kismértékű volt az eltérés.

Mivel az ilyen sekély vizek teljes egészében litorális típusú élőhelynek tekinthetők, várható a növényzetet preferáló fajok előkerülése a nyíltvízi mintákból is. A békaliliom-állományban domináns *Megacyclops viridis* (melynek egyedszáma itt kb. hatvanszorosan felülmúlta a nyíltvíz-belit) a növényállomány környezetében is előfordulhat, akár napszakos ritmus szerint (Szlauer 1963). Az elsősorban a litorális zóna fajaként számon tartott *Ceriodaphnia* nem tagjai (esetünkben a *Ceriodaphnia reticulata*) (Hudec 1993, Pichlová 1997) is gyakran kerülnek elő sekély tavak nyílt vizéből (Melville 1995, Lauridsen és Buenk 1996, Lauridsen *et al*. 1996), valamint mélyebb tavak pelágikus zónájából is (Korovchinsky 2000). Továbbá ilyen sekély vízterek esetén számos felülethez kötődő faj az iszapfelszínen is megfelelő élőhelyet talál, onnan felkeveredve pedig a nyíltvízi mintákba is bekerülhet. Az alámerült növényzetben gyakori *Chydoridae*-fajok (Cladocera) közül több, mint pl. a láperdőben is igen gyakori *Chydorus sphaericus* vagy *Alonella excisa*, gyakran fordulnak elő az iszapfelszínen is (Fryer 1968, Whiteside *et al*. 1978). A *Daphnia longispina* volt az egyetlen faj, amely egyértelműen nyíltvízi preferenciát mutatott. Ez összhangban áll korábbi vizsgálatokkal, miszerint *Daphnia*-fajok előfordulását negatívan befolyásolja az alámerült növényzet extrém nagy tömege, és a növényzet kiterjedésével unimodális összefüggést

mutatnak (Wetzel 2001). Norlin *et al*. (2006) észak-amerikai vizes élőhelyek („wetland”-ek) esetében empirikusan is igazolták, hogy nem alakul ki *Daphnia*-dominanciájú közösség az alámerült hínár borításának egy bizonyos százaléka felett.

Mindezeket figyelembe véve megállapítható, hogy főként az eltérő dominancia-viszonyok okozták a közösség nagymértékű különbözőségét a növényzet kiterjedésének függvényében.

6.4. Mintavétel időzítésének szerepe

Mivel a recens közösségökológiai kutatásokban a fajszám a leggyakrabban használt mért változó a diverzitás számszerűsítésére, a jól megtervezett monitoring, pontosan időzített mintavétel kiemelt jelentőségű. Ennek időbeli megtervezéséhez azonban feltétlenül szükséges az élőhely-típus megfelelő ismerete. Arnott *et al*. (1998) szerint az egyszeri mintavétel általában nem elegendő az adott élőhely fajösszetételének megfelelő megismeréséhez, sőt, esettanulmányukban a nagy évek közti különbségek miatt az egyetlen évben vett többszöri (n=6) mintavétel is csak 60%-át fedte le a teljes, 12 évre összesített fajkészletnek.

A mérsékelt éghajlaton tavasz végi-nyár eleji mintavétel hasznos lehet amiatt, hogy ebben az időszakban a már megjelenő nyári fajok mellett még megtalálhatók a téli, hideg-sztenoterm fajok is, amelyek nyár közepén már hiányoznak a közösségből. Ehhez hasonló átmeneti időszak ősz eleje is.

Az Öreg-turjánon három lápszem esetében nyár végi vagy ősz eleji fajszám-csúcsot, míg két élőhely esetében tavasz végi vagy ősz eleji maximumokat figyelhettünk meg. Az asztatikus láperdőben a kiszáradás utáni (2010.) évben, a tavasz végi-nyár eleji periódusban találtuk a legtöbb fajt.

A mérsékelt övben Mahoney *et al*. (1990) tavaszi fajszám-csúcsot találtak a Copepoda-fajok esetében, ugyanakkor a legtöbb Cladocera faj nyáron került elő. Más, változatos élőhelyeken végzett vizsgálatok általában arra jutottak, hogy a kisrák zooplankton fajszám-maximuma nyáron figyelhető meg (Patalas 1969, Watson és Carpenter 1974, Mahoney *et al*. 1990, Arnott *et al*. 1998, Buyurgan *et al*. 2010, Rojo *et al*. 2012, Kuczyńska-Kippen *et al*. 2013). Kuczyńska-Kippen *et al*. (2013) erdei kisvizekben a kerekesféreg zooplankton esetében őszi fajszám-csúcsot találtak.

A növényzet kifejlődése is pozitív hatással van a kisrákok fajszámára, hiszen új mikrohabitatokat és niche-eket teremt (ld. **6.3 fejezet**). Esetünkben a fajszám-csúcs mind az

Öreg-turján alámerült növényzetben dús vizeiben, mind a láperdőben egybeesett a vízinövényzet legnagyobb kiterjedésével, amely előbbiek esetében szeptemberben, utóbbinál tavasz végén és kora nyáron volt megfigyelhető.

Meg kell említeni azt is, hogy egyes fajok kizárólag a téli időszakban kerülnek elő (esetünkben pl. *Cyclops insignis*, *Diacycops languidus*), amikor a fajszám a legkisebb. Hasonlóan Orcutt és Porter (1983) bizonyos fajokat csak a téli átkeveredéskor találtak meg. Emiatt egy kiegészítő téli mintavétel segítheti az élőhely teljes fajösszetételének jobb megismerését[4].

Eredményeink szerint néhány jól időzített mintavétellel időt takaríthatunk meg, ugyanakkor ezek megfelelőképpen reprezentálhatják egy adott élőhely kisrák zooplankton közösségét. Ezen időpontok kiválasztásakor természetesen figyelembe kell venni az adott élőhely jellegét, mert bár a vizsgálatok többsége nyári fajszám-maximumot talált, az Öreg-turján esetében ez inkább kora őszre, a láperdőben a tavasz végi, kora nyári időszakra esett. Egyes fajokat azonban kizárólag télen találtunk meg, a legkisebb fajgazdagság időszakában. Érdekes lehet tehát olyan évszakokat is vizsgálatba vonni (esetünkben a telet), amikor bár nem várunk nagy fajszámot, az ekkor megtalálható fajok kizárólag az adott évszakra korlátozott előfordulása fontossá teheti ezeket a mintavételeket is.

6.5. Évek közti különbségek az asztatikus láperdőben

A nyári kiszáradás elmaradása után a második évben (2011) a fajszám és a Shannon-diverzitás is szignifikánsan kisebb volt az első évhez (2010) képest. A 2009. évi, faunisztikai vizsgálat során (amely előtt szintén kiszáradt) talált fajszám is közelebb állt a 2010. évben találthoz.

Ebert és Balko (1987) alapján a szigetbiogeográfiai modell adaptálható a kiszáradó, időszakos vizekre, amelyek időbeli szigeteknek tekinthetőek. Ezt a logikát követve az állandó vízborítottságú élőhelyek általában több fajnak adnak otthont, mint a kiszáradók. Időszakosan

[4] Természetesen egyéb, kiegészítő vizsgálatok is segíthetik a fauna pontosabb feltárását. Paleolimnológiai megközelítéssel a zooplankton közösség egy része (Cladocerák) jól rekonstruálható a recens üledékből (Jeppesen *et al*. 2003, Korponai *et al*. 2010, Kövér *et al*. 2012). A tartóspete-bank keltetése is igen fontos kiegészítő adatokat szolgáltathat és segíthet egy adott élőhely teljes fajkészletének feltárásában (Brendonck és De Meester 2003, Vandekerkhove *et al*. 2005).

kiszáradó vizeken belül pedig a hosszabb hidroperiódusú vizekben található nagyobb fajszámú közösség, amelyet már számos vizsgálat empirikusan is igazolt (pl. Collinson *et al*. 1995, Serrano és Fahd 2005, Boven és Brendonck 2009, Caramujo és Boavida 2010). Seminara *et al*. (2008) vizsgálata alapján már mindössze egyetlen hónapig tartó kiszáradás is jelentős különbségekhez vezet két, minden más tekintetben hasonlónak tekinthető kistó esetén. Ebből kiindulva az ócsai láperdőben is a második, hosszabb hidroperiódusú évben kellett volna nagyobb kumulált fajszámot találnunk, azonban esetünkben a mintázat éppen fordított volt. Ennek véleményünk szerint több oka is lehetett.

A tartóspete-bank mennyiségi- és dominancia-viszonyai jelentősen befolyásolhatják az aktív közösség összetételét (Havel *et al*. 2000; Cáceres és Schwalbach 2001). Az első évben a nyár második felétől egészen a tél kezdetéig a *Daphnia curvirostris* vált dominánssá és a kiszáradás (és annak következményei, pl. szél általi kifújás) elmaradása miatt nagy tömegben az élőhelyen maradó ephippiumok jelentősen segíthették a fajt abban, hogy a második évben is tömegessé váljon. A *Daphnia*-fajok megfelelő táplálékforrás esetén jobb kompetitorok a kisebb testű Cladocera-fajoknál (Romanovsky és Feniova 1985, Vanni 1986), ez pedig nem kedvez a diverz közösségek kialakulásának. Dominanciájukhoz minden bizonnyal hozzájárult az is, hogy 2011 tavaszán a mintavételeink alatt addig nem tapasztalt a-klorofill-csúcsot találtunk (jelezve a nagy mennyiségben rendelkezésre álló táplálékot) a *D. curvirostris* robbanásszerű elszaporodása pedig ezután következett be.

Emellett megfigyelhető volt bizonyos tartóspetét képző fajok (pl. *Mixodiaptomus kupelwieseri*, egyes Cladocera-fajok) hiánya a második évi mintákból, amely esetleg szintén a kiszáradás elmaradásához köthető (azaz ezek a tartóspeték a kiszáradás nélkül egyáltalán nem tudtak a második évben kikelni, viszont esetükben közvetlenül a kiszáradás és feltöltődés után magasabb „recruitment” figyelhető meg a tartóspete-bankból).

Különböző hidroperiódusú élőhelyek összehasonlításánál már többen megfigyelték, hogy a makrogerinctelen predátorok mennyisége jelentősen különbözhet az évek között az adott évi vízborítással összefüggésben, amely akár a zooplankton közösségek szezonális dinamikáját is befolyásolhatja (Brooks 2000, Florencio *et al*. 2009, Caramujo és Boavida 2010). Esetünkben a nyílt vízben az első évben csak nyár közepén jelentek meg a bojtosszúnyog (*Chaoborus*) lárvái, onnantól azonban egészen a második évi kiszáradásig jelen voltak. Ráadásul 2011-ben márciustól kezdődően jóval nagyobb egyedsűrűségeket értek el, mint bármikor azelőtt. Halmentes vizekben a gyakran igen nagy egyedsűrűségekben jelen levő vízi gerinctelen predátorok nagy hatást képesek gyakorolni a zooplankton fajösszetételére és abundanciájára (Hobæk *et al*. 2002, Scheffer 2004, Søndergaard *et al*.

2005). Caramujo és Boavida (2010) mediterrán időszakos kisvizeket vizsgált két eltérő vízjárású évben. Azt találták, hogy a csapadékosabb évben létrejövő, hosszabb hidroperiódusok alatt a ragadozó víziatkák egyedsűrűsége megnőtt és ez hozzájárulhatott a kisrák zooplankton alfa-diverzitásának csökkenéséhez. Eredményeik szerint nem csak a lokális fajszámban volt éves változás, de az egyes helyek közti (térbeli) béta-diverzitás is jelentős különbséget mutatott a két év között. A *Chaoborus*-lárvák esetében már számos vizsgálat bemutatta, hogy erősen befolyásolni képesek a zooplankton fajszámát és egyedsűrűségét (Hobæk *et al*. 2002, Castilho-Noll és Arcifa 2007, Horppila *et al*. 2009). Ez akár a zooplankton szezonális szukcessziós mintázatának megváltozását is okozhatja, egyes esetekben a tavaszi zooplankton-csúcs elmaradásához vezetve (Liljendahl-Nurminen *et al*. 2002, 2003, Horppila *et al*. 2009). A *Chaoborus*-predáció hatása erősebb lehet a Copepoda-fajok esetében, ugyanis könnyebben kezelhető és lenyelhető táplálékot jelentenek számukra a szabálytalan testformájú, gyakran védekezésképpen nyaktüskéket növesztő Cladocera-fajoknál (Swift és Fedorenko 1975, Spitze 1992). Luecke és Litt (1987) pl. egy Calanoida-faj eltűnését, illetve egyedszámának drasztikus csökkenését tapasztalta a *Chaoborus flavicans* megtelepedése után egy észak-amerikai tó esetében, míg a *Daphnia* populáció változatlan maradt és az egyedek nyaktüskét képeztek. A szelektív predáció lehetséges magyarázat arra, hogy a 2010-ben megfigyelt tavaszi Copepoda egyedszám-csúcs (amely főként azévi *Cyclops* kopepoditokból állt) a második évben elmaradt, helyette *Daphnia*-csúcsot figyelhettünk meg. A *Chaoborus*-lárvák nagy egyedsűrűsége elősegíti a *Daphnia*-fajok dominanciáját, amelyeket nagy testméretük miatt kevésbé veszélyeztet a ragadozó, mint a kisebb testű fajokat (Lynch 1979, Norlin *et al*. 2006, Lampert és Sommer 2007).

Egy további lehetséges magyarázat az alámerült növényzettel kapcsolatos, hiszen a legnagyobb fajszámot az első évben a növényzet legnagyobb kiterjedésének idején kaptuk (a növényzet lehetséges hatásairól ld. **5.3. fejezet**). Ugyan mintáink a nyílt vízből származtak, de ilyen sekély víz esetén ennek nagy hatása lehet a teljes víztérre is.

Eredményeink összhangban állnak azzal a többek által megfigyelt jelenséggel, hogy zooplankton esetén a biotikus tényezők (pl. a fitoplankton-csúcsok, predációs és kompetíciós kölcsönhatások) gyakran jóval nagyobb szerepet játszanak a szezonális közösségváltozásokban, mint az abiotikus környezet (Sommer *et al*. 1986, Lampert 1997, Lampert és Sommer 2007). Az időszakos és állandó jellegű kisvizek ökológiájának pontosabb megértéséhez még számos hasonló vizsgálatra lenne szükség, amelyek együttesen általános képet festhetnek a zooplankton-közösségek évek közti különbségeiről. Ez nem csak az élőhelyek jobb megismeréséhez, faunájuk és közösségeik pontosabb feltárásához, de a

kisvizek konzervációbiológiai jelentőségének, globális klímaváltozáshoz való alkalmazkodóképességének, inváziós fajokkal szembeni rezisztenciájának megismeréséhez is hozzájárulhatna.

6.6. Napszakos mintázatok

Mind a környezeti tényezők, mind a zooplankton esetében meglepően látványos vertikális mintázatokat találtunk a mindössze 60 cm mély lápszemben. A mintázatok meglehetősen hasonlónak bizonyultak a három napszakos periódus alatt, amelyeket a nyár második felében, három különböző hónapban vizsgáltunk meg.

A kisrákok vertikális eloszlására az oldott oxigén volt a legnagyobb hatással, ahogy azt az RDA modellek is jelezték: mindhárom modellben szignifikáns változónak bizonyult, a második napon egyedüliként, a harmadik napon pedig a legtöbb varianciát magyarázva. Ugyan a júliusi napszakos periódus során szintén szignifikánsnak adódó vízhőmérséklet által magyarázott variancia nagyobb volt az oxigén által magyarázottnál, a két változó közösen magyarázott varianciája ennél nagyobbnak bizonyult, bemutatva a két változó nagymértékű kovarianciáját. Ugyan a vízhőmérséklet fontos szerepet tölt be a kisrákok vertikális eloszlásának kialakításában hőmérsékleti rétegzettséget mutató tavakban (Orcutt és Porter 1983, Kessler és Lampert 2004), elsődleges szerepe valószínűtlen a mi esetünkben, hiszen nem tapasztaltunk olyan erős hőmérsékleti gradienst, mint amely több méter mély tavakban kialakulhat. Napkeltekor és éjjel a lápszem vízoszlopának hőmérséklete közel azonos volt (augusztusban és szeptemberben még délben is; **4. táblázat**), ugyanakkor a kisrákok eloszlása végig a felső rétegre korlátozódott. Ez alapján eloszlásuk leginkább az alsóbb rétegekben fellépő oxigénszegénységgel (hipoxia), alkalomadtán akár teljes oxigénhiánnyal (anoxia) magyarázható. Hasonló jelenséget figyelt meg Blinn és Green (1986) egy nagy magasságban található arizonai (paraméterei alapján kisvíznek tekinthető) krátertó különböző évszakokban történő vizsgálata során, ahol a zooplankton legnagyobb egyedsűrűségben az oxigénben dús felső 30 cm-es rétegben helyezkedett el. Az a jelenség, miszerint a zooplankton előfordulása a meta-, illetve epilimnionra korlátozódik, gyakori olyan hőmérsékleti rétegzettséget mutató tavaknál, ahol hipoxikus hipolimnion alakul ki (Sell 1998, Hembre és Megard 2003). Ilyen körülmények között még a bentikus életmódot folytató fajok is felfelé vándorolnak (Tinson és Laybourn-Parry 1985).

Napkeltekor és éjjel még a felszíni vízrétegben is előfordult hipoxia. Az oldott oxigén 3 mg/l alatti szintje gyors csökkenést okoz a *Daphnia*-fajok légzési és szűrési rátájában (Heisey és Porter 1977). Ugyanakkor az oxigén alacsony mennyisége egyben stimulálja is a hemoglobin-szintézist, amely az állatok piros színét okozza (Fox 1948). Ezt a jelenséget mi is megfigyeltük, amely alátámasztja, hogy esetünkben is szerepet játszhat ez az adaptációs forma. A kisvizekben és eutróf élőhelyeken élő ágascsápú rákok gyakran szembesülnek az oxigénlimitációval, ezért különösen jól képesek szabályozni hemoglobin-szintjüket (Kring és O'Brien 1976, Heisey és Porter 1977). Növekvő hemoglobin-tartalmuknak köszönhetően a *Daphnia*-k akár 0,5 mg/l-es oldott oxigén-koncentráció mellett is életben maradnak (Weider és Lampert 1985). Az anoxikus környezetet is jól viselik, Paul *et al*. (1998) azt találták, hogy a *D. magna* akár egy napig is elviselte az oxigén teljes hiányát.

Az a-klorofill és fitoplankton biomassza a zooplanktonhoz képest inverz vertikális rétegződést mutatott. Az egyes fitoplankton-taxonok is látványos vertikális mintázatot mutattak. A felszíni rétegekben (elsősorban júliusban és augusztusban) szinte kizárólagos cianobaktérium-dominanciát figyelhettünk meg (dominanciájuk az alsó rétegekben is általános volt, mennyiségük pedig a vízfenék felé nőtt), míg a Cryptophyta és Chrysophyta taxonok az alsóbb rétegekben értek el jelentős biomasszát. Bár ennek a jelenségnek a pontos okát nem tudjuk teljes bizonyossággal megválaszolni, azt kijelenthetjük, hogy a felső rétegekben nagy tömegekben (gyakran literenként százával, 903,3 ± 122,5 egyed/l-es maximális értékkel, ezen belül a nagytestű *Daphnia curvirostris* 511,3 ± 144,6 egyed/l-es mennyiségben) található kisrákok erős legelési nyomást gyakorolnak az ott található fitoplanktonra. A *Daphnia* és más makrozooplanktonikus fajok bizonyítottan befolyásolhatják a fitoplankton vertikális eloszlását, akár egyes fajoknak az oxikus-anoxikus határra szorításával is (Arvola *et al*. 1992, Massana *et al*. 1994), amely gyakran vezet mélyvízi klorofill-maximumhoz ("deep-water chlorophyll maximum", Pilati és Wurtsbaugh 2003). Mindezeket összevetve elmondható, hogy esetünkben a plankton vertikális mintázata oxigén-vezérelt kaszkádra utalhat.

A herbivor planktonszervezetek számára a táplálék minősége sokszor fontosabb, mint annak mennyisége (Gulati és DeMott 1997). A Cryptophyta-k nagyon jó minőségű táplálékforrást jelentek az ágascsápú rákoknak (Ahlgren *et al*. 1990, Williamson *et al*. 1996), míg a cianobaktériumok tápértéke bizonyítottan alacsony a többszörösen telítetlen zsírsavak és szterolok hiánya illetve kis mennyisége miatt (Ahlgren *et al*. 1990, Müller-Navarra *et al*. 2000, von Elert *et al*. 2003). Emellett a fonalas fajok (mint amilyen esetünkben az egyik domináns faj, a *Planktothrix agardhii*) nehezen kezelhető táplálékot jelentenek a szűrögető

életmódú Cladocera-fajok számára (Dawidowicz 1990, DeMott *et al*. 2001, Van Donk *et al*. 2010). Számos cianobaktérium pedig toxikus hatású (DeMott *et al*. 1991, Van Donk *et al*. 2010), amelyet a *P. agardhii* esetében is bizonyítottak (Oberhaus *et al*. 2007). Mindezeket számításba véve vizsgálatunk során a kisrákok vertikálisan egy erős csereviszonnyal (trade-off) szembesültek a magas tápértékű táplálék és a jobb oxigénellátás között. Ennek ellenére az egyedek legnagyobb része a felső rétegben fordult elő, ami az oxigén erősebb hatását mutatja. A zooplankton napszakos vertikális eloszlásában csak az augusztusi napszakos periódus alatt találtunk szignifikáns változást, amely leginkább a *D. curvirostris*-hoz köthető. Ugyanakkor ebben az időszakban is csak a középső rétegekbe való lefelé vándorlást tapasztaltuk. A fitoplankton szénben kifejezett biomasszája (0,01 mg/l, ld. **17. ábra** és Függelék/**F6. táblázat**) ezen augusztusi napszakos periódus során jóval alulmúlta azt a határértéket, amely *Daphnia*-fajok (pl. a *D. curvirostris*-hoz nagyon hasonló *Daphnia pulex*) esetén az egyedi növekedéshez feltétlenül szükséges (0,05 mg szén/l; Andersen 1997). Ilyen esetekben az előfordulási határ lefelé tolódása előnyös lehet a faj számára, még hipoxia esetén is. A magas hemoglobin-szintű *Daphnia*-k képesek az alsóbb, oxigénszegény rétegekbe leereszkedve az ott található táplálékforrásokat is kiaknázni (Salonen és Lehtovaara 1992, Sell 1998). Esetünkben ez a lefelé tartó migráció csökkenti a *D. curvirostris C. reticulata*-val való lehetséges kompetícióját is. Utóbbi faj igen gyakori volt augusztusban (amikor szignifikáns vertikális migrációt mutattunk ki). A két nem táplálékbázisában jelentős átfedés figyelhető meg (Lynch 1978) és az olyan kisméretű fajok, mint a *Ceriodaphnia*-k jobb kompetítorok, mint a nagy *Daphnia*-k alacsony táplálékszint esetén (Romanovsky és Feniova 1985).

Az UV-sugárzás elsődleges szerepe kizárható a napszakos vertikális mintázatok magyarázatakor, mivel az UV-A 1%-os lehatolási mélysége 340 nm-es sugarak esetén mindössze 15 centiméter volt a vizsgált lápszemben. Ez alapján bizonyos, hogy az UV-B sugarak, amelyek az édesvízi zooplankton számára a legkárosabbak (Rautio és Tartarotti 2010), nem jutnak mélyebbre a vízoszlop felső néhány centiméterénél. Ez valószínűleg az Öreg-turján vizeinek barnás színének, illetve az ezt okozó huminanyagoknak köszönhető, hiszen ismert, hogy az ilyen típusú vizekben az UV-sugárzás elnyelődése jelentős (Huovinen *et al*. 2003). Továbbá az UV-sugárzás elsődleges szerepe ellen szól az is, hogy a háromból két vizsgált napszakos periódus alatt nem tapasztaltunk statisztikailag kimutatható vertikális vándorlást (vagyis hogy az UV-sugárzás miatt az állatok délben lejjebb vándoroltak volna), annak ellenére, hogy mindhárom napot igen hasonló időjárási viszonyok jellemezték.

A napszakos vertikális mintázatok kialakító hatásai közül a halak szerepét is kizárhatjuk. A lápi póc kizárólag a sűrű vízinövényzetben él (amelyet Keresztessy *et al*. 2012-

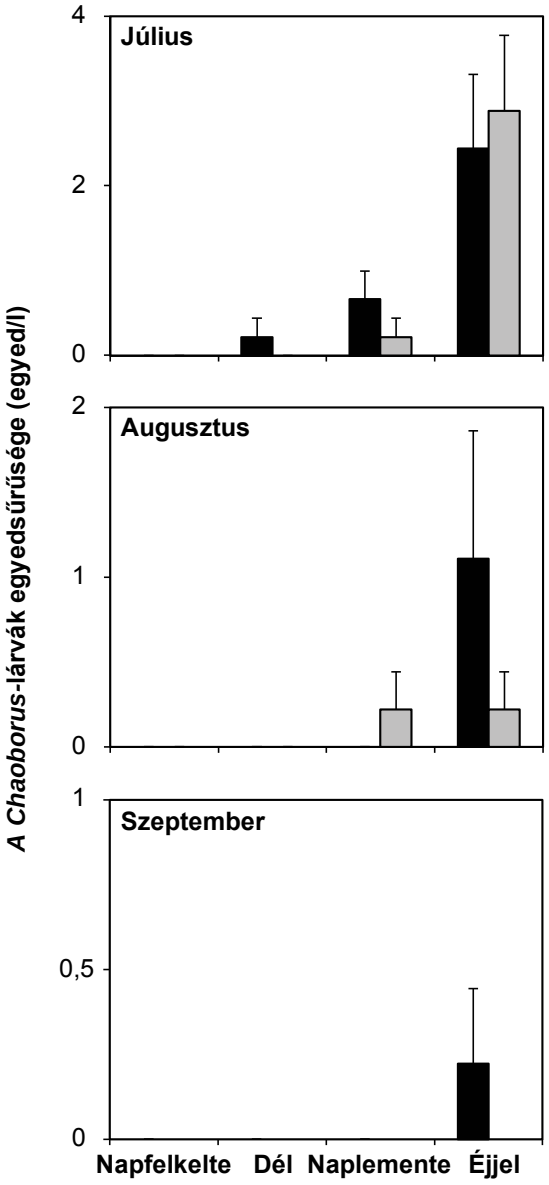
es vizsgálatai alatt is megfigyeltünk ebben a lápszemben), a nyílt vízteret pedig kerüli, mivel gyenge úszó. Emiatt a vizsgált lápszem nyílt vízi régiójában számottevő predáció a halak által nem várható és ezért ennek a zooplankton mintázataira való hatása is elhanyagolható.

Bár a partközeli vegetációt nem mintáztuk, a zooplankton éjszakai eltűnése a nyílt vízből valószínűsíti, hogy ilyenkor ebbe a régióba húzódnak. Ezáltal az eredményeink fordított napszakos horizontális migrációt („reverse horizontal migration") mutatnak, vagyis napközben a zooplankton nagyrészt a nyílt vízben tartózkodik, éjszakára pedig a vízinövényzet közé vándorol. Hasonló mintázatot figyeltek meg korábban pl. Nurminen és Horppila (2002), akik ezt az azévi halivadékokat elkerülő mechanizmussal magyarázták, amelyek napközben a vízinövényzet között tartózkodnak. Lauridsen *et al*. (1998) ugyanezt a jelenséget figyelték meg egy halmentes tóban, amelyet az olyan, éjjel aktív pelágikus gerinctelen predátorok szerepének tulajdonítottak, mint pl. a *Chaoborus*-lárvák. Ez esetünkben is lehetséges, mivel *Chaoborus*-lárvákat a legnagyobb mennyiségben éjjel jelentek meg a mintákban, míg a napközben szinte teljesen hiányoztak (**21. ábra**). A legnagyobb egyedsűrűségben az augusztusi napszakos periódus során fordultak elő, amikor a reverz napszakos horizontális vándorlás a legfeltűnőbb volt (amit a nappaliaknál szignifikánsan alacsonyabb alkonyati és éjszakai zooplankton denzitás jelzett, ld. **6. táblázat**). Augusztusban jóval kevesebb *Chaoborus*-lárvát találtunk, szeptemberben pedig mindössze egyetlen példányt (de azt szintén éjszaka): ezen a napon volt a migráció a legkevésbé kifejezett. A zooplankton éjszakai denzitás-csökkenése tehát a predátor-elkerülő magatartással magyarázható (a taktililis predátor, *Chaoborus*-lárvák elkerülése), ugyanakkor a napközben tapasztalt nyílt vízbe vándorlás adaptív szerepéről kevesebbet tudunk.

Az oldott oxigén alacsony koncentrációjának elsődleges szerepe volt a zooplankton vertikális rétegzettségének kialakításában, a felszín közelében nagyobb egyedsűrűség-értékekhez vezetve. Állatokat szinte még akkor sem találtunk az alsó rétegben, amikor (az augusztusi napszakos periódus során) vertikális migrációt mutattunk ki, amely főleg a *D. curvirostris*-hoz volt köthető a felső réteg táplálék-hiányának köszönhetően. Az éles oxigén-gradiens tekintetében a vízoszlop egy hőmérsékletileg rétegzett tó metalimnionban megfigyelhető oxiklinjéhez hasonlított. A zoo- és fitoplankton vertikális mintázata szintén ezt a hasonlóságot erősíti, mivel egyes nagyobb tavakban a maximális algabiomassza a metalimnionban mérhető.

Bár a közelmúltban a kisvizek kutatása fellendült (Oertli *et al*. 2009, Boix *et al*. 2012), a hasonló lápszemek planktonikus közösségeiről még mindig hiányosak az ismereteink. Mivel ezen élőhelyek vize általában oxigénben szegény, az általunk kimutatott látványos és konstans

vertikális mikrorétegzettség (mind a környezeti változók, mind a plankton esetében) általános lehet a lápos élőhelyeken, vagy akár más hasonlóan produktív kisvizekben is. A mikroskálájú mintázatok vizsgálatának tehát fontos szerepe lehet az ilyen élőhelyek monitorozásában, és jelentősen hozzájárulhatnak a kisvizek ökológiájáról alkotott ismereteinkhez is.



21. ábra – A *Chaoborus*-lárvák napszakos előfordulása az egyes napokon. Az oszlopok a denzitásnak az egyes helyek horizontálisan és vertikálisan vett 9 mintájára átlagolt értékét + SE ábrázolják. Fekete szín jelöli a lápszem növényzethez közeli zónáját, szürke pedig a központi részt.

7. Összefoglalás

Az utóbbi években egyre inkább elismerik a kis kiterjedésű, sekély állóvizek biodiverzitás-megőrzésben betöltött szerepét, természetvédelmi jelentőségét. Ennek hatására mind több és több vizsgálat foglalkozik velük és mára a természetvédelmi, evolúcióbiológiai és ökológiai kutatásokban jelentős szerepet töltenek be. Kutatásainkat az ócsai lápvidék nemzetközi jelentőségű, Ramsari Egyezmény hatálya alá tartozó területein, állandó (Öreg-turján lápszemei) és asztatikus (éger-kőris láperdő) vízforgalmú kisvizekben végeztük. Célunk a kisrák zooplankton közösségszerkezetében bekövetkező éves mintázatok feltárása, a vízinövényzet közösség-összetételt befolyásoló szerepének vizsgálata, a mintavételi gyakoriság és a kimutatott fajszám összefüggésének vizsgálata, az évek közti különbségek feltárása, valamint a napszakos vertikális mintázatok kimutatása volt.

Az Öreg-turján öt kisvize esetén két szezonális szukcessziós mintázatot figyeltünk meg, amelyek a különböző növényzeti típusok relatív borításával mutattak összefüggést. A nagyobb nyílt vízfelülettel és alámerült növényzettel jellemezhető élőhelyek diverzebb közösségnek nyújtottak otthont, számos növényzethez kötődő fajjal. Ezzel szemben a békalencsével borított élőhelyeken őszre kevésbé fajgazdag közösség alakult ki. Az időszakos láperdő a nyíltabb vizű élőhelyekkel mutatott hasonlóságot, a diverzitás maximumát szintén az alámerült növényzet legnagyobb kiterjedése idején tapasztaltuk.

Az asztatikus láperdő békaliliom-állományában a kisrák zooplankton denzitása és fajszáma is nagyobb volt a nyílt vízhez képest. Egyedsűrűségét tekintve szinte mindegyik faj a növényállomány iránt mutatott preferenciát, ez a különbség azonban a fajszámot tekintve nem volt jelentős. Ez valószínűleg összefügg az élőhely litorális jellegével és azzal, hogy a felülethez kötődő fajok az iszapfelszínről felkeveredve a nyílt vízi mintába is bekerülhetnek.

Megállapítottuk, hogy mind az egyéves, mind a kétéves vizsgálatok esetén néhány jól időzített mintavétel reprezentatívan közelíti az élőhely kumulatív fajszámát. Az Öreg-turján vizei esetében a kora őszi, az asztatikus láperdőben a tavasz végi, kora nyári időszakban találtuk meg a legtöbb fajt. Ez az évszakok átmeneti jellegével és a növényzeti borítással hozható összefüggésbe.

Az időszakos láperdőben két különböző vízjárású évben mind a fajszámban, mind a dominancia-viszonyokban jelentős különbségek adódtak. A kiszáradás elmaradása utáni tavaszon kevesebb fajú és *Daphnia* által dominált kevésbé diverz közösség alakult ki, amely egyrészt a jó kompetitoroknak kedvező magasabb táplálékelérhetőséggel és a planktonikus ragadozó *Chaoborus*-lárvák megnövekedett egyedsűrűségével mutatott összefüggést.

A kisrák zooplankton túlnyomórészt a vízfelszínhez közeli vízrétegben helyezkedett el a vizsgált 70 cm-es maximális mélységű lápszemben, amely a vízoszlop alján uralkodó rendkívül alacsony oxigénszinttel volt összefüggésben. Az a-klorofill koncentrációja és a fitoplankton biomassza a vízfenék felé növekedett. Ezek a mintázatok meglehetősen állandónak bizonyultak a három napszakos periódus során. Eredményeink alapján megállapítható, hogy igen sekély vízterekben is kialakulhat hosszú időn át tartó vertikális rétegzettség, amely általában csak a mély tavakra jellemző.

A tőzeglápok Európa-szerte veszélyeztetett élőhelyek. Mivel nagy a biodiverzitás megőrzésében betöltött szerepük (különösen a közel semleges pH-jú élőhelyeknek), ezért Magyarországon *ex lege* védettséget élveznek, emellett néhány közülük Ramsari és Natura 2000 terület, mint ahogy az ócsai Turjánvidék is. Az ilyen élőhelyeken végzett alapkutatások nemcsak a gyakorlati természetvédelem számára lehetnek fontosak, de jelentősen segíthetik ezen ökoszisztémák európai szintű feltárását is.

8. Summary

Ponds are numerous representatives of freshwater habitat types. Their role in the maintenance of freshwater biodiversity is increasingly recognised, hence, they became popular model systems in contemporary ecological, evolutionary and conservation biological studies. Our investigations were carried out in permanent (cutaway ponds) and temporary (astatic swamp) ponds of a peatland (Turjánvidék, Ócsa), which is designated as a Ramsar site, being famous for its diverse bird community, but with poorly known aquatic communities. Our main aims were to describe seasonal succession patterns of the zooplankton communities, to study the effect of submerged macrophytes on community composition, to assess the effect of sampling frequency on crustacean zooplankton diversity, to analyse interannual community changes, as well as to study the diel vertical distribution of plankton in the shallow water column.

Regarding seasonal succession, two main successional patterns were described in the five ponds of the cutaway peatland, mainly related to habitat complexity. Ponds with higher proportion of open water and submerged vegetation exhibited autumnal diversity peak, by the time of the highest submerged vegetation cover. In duckweed-covered (*Lemna* spp.) ponds, succession led to less diverse autumn assemblages with fewer species. The seasonal succession we observed in the swamp was similar to the ponds with high amount of submerged vegetation, however, the timing of the highest extent of vegetation and the related zooplankton diversity peak was different.

Both density and species richness of crustacean zooplankton were higher in water violet (*Hottonia palustris*) beds compared to open water. Additionally, the majority of species exhibited higher densities in the aquatic vegetation, which was less apparent regarding the number of species. This can be related primarily to the littoral nature of the habitat, as well as to the presence of epiphytic species, which also dwell on mud-surface.

We found that a subset of well-timed samplings of a long-term monitoring survey (in our case, 1- and 2-year long) could contribute to an effort-saving but still sufficient understanding of cumulative species diversity. Richness peaks could be related to aquatic macrophyte cover and transitional seasons (i.e. spring, autumn), when both cold-stenothermic and thermophilic species occurred.

The contrasting rainfall of the two years was reflected by significant differences in species richness and dominance patterns in the astatic swamp. After the year without summer desiccation, spring communities were less diverse and dominated by *Daphnia*, which can be

related to higher amount of available food and high number of planktonic predator *Chaoborus* larvae.

The highest proportion of zooplankters was usually present in the surface layer of the investigated cutaway pond (max. depth 70 cm), which could be related to the increasing hypoxia towards the sediment. Chlorophyll-*a* concentration and phytoplankton biomass were inversely distributed compared to zooplankton. These patterns were quite constant during three distinct 24-hour periods in late summer. Our results show that strong and permanent vertical gradients of abiotic and biotic factors occur even in such shallow waterbodies.

Peatlands and their ponds are endangered habitats and suffered from serious losses in Europe in the last centuries. As they maintain high freshwater biodiversity (especially those with neutral pH), all of them are protected in Hungary and many have been also selected for Ramsar or Natura 2000 sites, like the peatland of Ócsa. The fundamental study of these habitats has a high value not only for local conservation management but also because it can contribute to their exploration on European level.

9. Felhasznált irodalom

Ahlgren, G., Lundstedt, L., Brett, M. és Forsberg, C., 1990. Lipid composition and food quality of some freshwater phytoplankton for cladoceran zooplankters. Journal of Plankton Research 12: 809–818.

Alekseev, V. R., 2007. Diapause in crustaceans: peculiarities of induction. In: Alekseev, V. R., de Stasio, B. és Gilbert, J. (szerk.): Diapause in Aquatic Invertebrates Theory and Human Use. Springer, p. 29–63.

Andersen, T., 1997. Pelagic nutrient cycles: herbivores as sources and sinks. Springer, Berlin, 280 pp.

Andrikovics, S., 1996. Az Ócsai Tájvédelmi Körzet botanikai és hidrozoológiai állapotfelmérése. Kutatási jelentés, 34 pp.

Andrikovics, S. és Csörgő, T., 1985. Vízminőségi és zoológiai vizsgálatok az Ócsai TK különböző vízterein. Kutatási jelentés, 6 pp.

Arnott, S. E., Magnuson, J. J. és Yan, N. D., 1998. Crustacean zooplankton species richness: single and multiple-year estimates. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1573–1582.

Arvola, L., Salonen, K., Kankaala, P. és Lehtovaara, A., 1992. Vertical distributions of bacteria and algae in a steeply stratified humic lake under high grazing pressure from *Daphnia longispina*. Hydrobiologia 229: 253–269.

Barker, T., Irfanullah, H. és Moss, B., 2010. Micro-scale structure in the chemistry and biology of a shallow lake. Freshwater Biology 55: 1145–1163.

Belk, D., 1998. Global status and trends in ephemeral pool invertebrate conservation: implications for Californian fairy shrimp. p. 147-150. In: Witham, C. W., Bauder, E. T., Belk, D., Ferren, W. R. Jr. és Ornduff, R. (szerk.): Ecology, Conservation and Management of Vernal Pool Ecosystems. California Native Plant Society, Sacramento, CA, USA, p. 147–150.

Biggs, J., Williams P., Whitfield, M., Nicolet P. és Weatherby, A., 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of Pond Conservation. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15: 693–714.

Blinn, D. W. és Green, J., 1986. A pump sampler study of microdistribution in Walker Lake, Arizona, USA: a senescent crater lake. Freshwater Biology 16: 175–185.

Boix, D., Biggs, J., Céréghino, R., Hull, A. P., Kalettka, T. és Oertli, B., 2012. Pond research and management in Europe: “Small is Beautiful”. Hydrobiologia 689: 1–9.

Borhidi, A., 2003. Magyarország Növénytársulásai. Akadémiai Kiadó, Budapest, 610 pp.

Borics, G., Tóthmérész, B., Grigorszky, I., Padisák, J., Várbíró, G. és Szabó, S., 2003. Algal assemblage types of bog-lakes in Hungary and their relation to water chemistry, hydrological conditions and habitat diversity. Hydrobiologia 502: 145–155.

Boros, Á., 1936. A Duna–Tisza köze kőriserdői és zsombékosai. Botanikai Közlemények 33: 84–97.

Bothár, A. és Oertel, N., 1977. Zoological examinations in the *Spagnum*-moor of Egerbakta. Opuscula Zoologica 13: 37–47.

Boven, L. és Brendonck, L., 2009. Impact of hydroperiod on seasonal dynamics in temporary pool cladoceran communities. Fundamental and Applied Limnology 174: 147–157.

Boxshall, G. A. és Defaye, D., 2008. Global diversity of copepods (Crustacea: Copepoda) in freshwater. Hydrobiologia 595: 195–207.

Bragg, O. és Lindsay, R., 2003. Strategy and Action Plan for Mire and Peatland Conservation in Central Europe. Wetlands International 18, Wageningen.

Branco, B. F. és Torgersen, T., 2009. Predicting the onset of thermal stratification in shallow inland waterbodies. Aquatic Sciences 71: 65–79.

Brendonck, L. és De Meester, L., 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in the sediment. Hydrobiologia 491: 65–84.

Brendonck, L., Rogers, D. C., Olesen, J., Weeks, S. és Hoeh, W. R., 2008. Global diversity of large branchiopods (Crustacea: Branchiopoda) in freshwater. Hydrobiologia 595: 167–176.

Brooks, J. L. és Dodson, S. I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. Science 150: 28–35.

Brooks, R. T., 2000. Annual and seasonal variation and the effects of hydroperiod on benthic macroinvertebrates of seasonal forest (“vernal”) ponds in central Massachusetts, USA. Wetlands 20: 707–715.

Brönmark, C. és Hansson, L.-A., 2005. The biology of lakes and ponds. Oxford University Press, New York, 285 pp.

Burks, R. L., Lodge, D. M., Jeppesen, E. és Lauridsen, T. L., 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: costs and benefits of inhabiting the littoral. Freshwater Biology 47: 343–365.

Buyurgan, Ö., Altindağ, A. és Kaya, M., 2010. Zooplankton community structure of Asartepe Dam Lake (Ankara, Turkey). Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 10: 135–138.

Cáceres, C. E. és Schwalbach, M. S., 2001. How well do laboratory experiments explain field patterns of zooplankton emergence? Freshwater Biology 46: 1179–1189.

Caramujo, M.-J. és Boavida, M.-J., 2010. Biological diversity of copepods and cladocerans in Mediterranean temporary ponds under periods of contrasting rainfall. Journal of Limnology 69: 1–12.

Castilho-Noll, M. S. M. és Arcifa, M. S., 2007. Mesocosm experiment on the impact of invertebrate predation on zooplankton of a tropical lake. Aquatic Ecology 41: 587–598.

Céréghino, R., Biggs, J., Oertli, B. és Declerck, S., 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. Hydrobiologia 597: 1–6.

Collinson, N. H., Biggs, J., Corfield, A., Hodson, M. J., Walker, D., Whitfield, M. és Williams, P. J., 1995. Temporary and permanent ponds: An assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. Biological Conservation 74: 125–133.

Corigliano, M. D. C. és De Bernardi, R., 1978. Experimental population dynamics and competition in *Daphnia obtusa* Kurz and *Simocephalus vetulus* (O. F. Müller)(Crustacea, Cladocera). Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia 36: 65–83.

Cottenie, K. és De Meester, L., 2004. Metacommunity structure: synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. Ecology 85: 114–119.

Curado, N., Hartel, T. és Arntzen, J. W., 2011. Amphibian pond loss as a function of landscape change – a case study over three decades in an agricultural area of northern France. Biological Conservation 144: 1610–1618.

Damian-Georgescu, A., 1963. Copepoda. Fam. Cyclopidae (forme de apă dulce). Fauna Republicii Populare Romîne, Crustacea 4/6, Editura Academiei Republicii Populare Romîne, Bucharest, 204 pp.

Damian-Georgescu, A., 1970. Copepoda. Harpacticoida (forme de apă dulce). Fauna Republicii Socialiste România, Crustacea 4/11, Editura Academiei Republicii Socialiste România, Bucharest, 248 pp.

Dawidowicz, P., 1990. The effect of *Daphnia* on filament length of blue green algae. Hydrobiologia 191: 265–268.

De Bernardi, R., Giussani, G. és Manca, M., 1987. Cladocera: predators and prey. Cladocera 145: 225–243.

De Bie, T., De Meester, L., Brendonck, L., Martens, K., Goddeeris, B., Ercken, D., Hampel, H., Denys, L., Vanhecke, L., Van der Gucht, K., Van Wichelen, J., Vyverman, W. és Declerck, S. A. J., 2012. Body size and dispersal mode as key traits determining metacommunity structure of aquatic organisms. Ecology Letters 15: 740–747.

De Meester, L., Declerck, S., Stoks, R., Louette, G., Van De Meutter, F., De Bie, T., Michels, E. és Brendonck, L., 2005. Ponds and pools as model systems in conservation biology, ecology and evolutionary biology. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15: 715–725.

Declerck, S. A. J., Coronel, J. S., Legendre, P. és Brendonck, L., 2011. Scale-dependency of processes structuring metacommunities of cladocerans in temporary pools of High-Andes wetlands. Ecography 34: 296–305.

DeMott, 1989. The role of competition in zooplankton succession. In: Sommer, U. (szerk.): Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities. Springer, Berlin, p. 195–252.

DeMott, W. R., Gulati, R. D. és Van Donk, E., 2001. *Daphnia* food limitation in three hypereutrophic Dutch lakes: Evidence for exclusion of large-bodied species by interfering filaments of cyanobacteria. Limnology and Oceanography 46: 2054–2060.

DeMott, W. R., Zhang, Q. X. és Carmichael, W. W., 1991. Effects of toxic cyanobacteria and purified toxins on the survival and feeding of a copepod and 3 species of *Daphnia*. Limnology and Oceanography 36: 1346–1357.

Dévai, Gy., Dévai, I., Felföldy, L. és Wittner, I., 1992. A vízminőség fogalomrendszerének egy átfogó koncepciója 3. Az ökológiai vízminőség jellemzésének lehetőségei. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 49–182.

Dömsödi, J., 1977. Lápi eredetű szervesanyag-tartalékaink mezőgazdasági hasznosítása. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 123 pp.

Dumont, H. J. és Pensaert, J., 1983. A revision of the *Scapholeberinae* (Crustacea: Cladocera). Hydrobiologia 100: 3–45.

Ebert, T. A. és Balko, M. L., 1987. Temporary pools as islands in space and in time: the biota of vernal pools in San Diego, Southern California, USA. Archiv für Hydrobiologie 110: 101–123.

Einsle, U., 1993. Crustacea: Copepoda: Calanoida und Cyclopoida. Süsswasserfauna von Mitteleuropa 8/4-1, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 209 pp.

Fahd, K., Florencio, M., Keller, C. és Serrano, L., 2007. The effect of the sampling scale on zooplankton community assessment and its implications for the conservation of temporary ponds in south-west Spain. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 17: 175–193.

Felföldy, L., 1987. A biológiai vízminősítés. VGI, Budapest, 258 pp.

Felföldy, L., 1981. A vizek környezettana. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, 289 pp.

Florencio, M., Serrano, L., Gómez-Rodríguez, C., Millán, A. és Díaz-Paniagua, C., 2009. Inter-and intra-annual variations of macroinvertebrate assemblages are related to the hydroperiod in Mediterranean temporary ponds. Hydrobiologia 634: 167–183.

Flössner, D., 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Backhuys, Leiden, 440 pp.

Ford, P. W., Boon, P. I. és Lee, K., 2002. Methane and oxygen dynamics in a shallow floodplain lake: the significance of periodic stratification. Hydrobiologia 485: 97–110.

Forró, L., 1981. Két faunára új *Cyclops* faj (Crustacea, Copepoda) a Hortobágyi Nemzeti Parkból. Állattani Közlemények 68: 61–65.

Forró, L., 1985. A Barcsi borókás ágascsápú rákjai (Crustacea, Cladocera). Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat 5: 85–87.

Forró, L., 1990. Aquatic Crustaceans in the „Bátorligeti-láp" Nature Reserve in NE Hungary. In: Mahunka, S. (szerk.): The Bátorliget Nature Reserves – after forty years I. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, p. 245–250.

Forró, L., 1995. Adatok a Dél-Dunántúl Cladocera és Copepoda faunájának ismeretéhez. Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat 8: 21–24.

Forró, L., 2002. The Branchiopoda and Copepoda fauna of the Fertő-Hanság National Park. In: Mahunka, S. (szerk.): The fauna of the Fertő-Hanság National Park. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, p. 249–254.

Forró, L., De Meester, L., Cottenie, K. és Dumont, H. J., 2003. An update on the inland cladoceran and copepod fauna of Belgium, with a note on the importance of temporary waters. Belgian Journal of Zoology 133: 31–36.

Forró, L., Korovchinsky, N. M., Kotov, A. A. és Petrusek, A., 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. Hydrobiologia: 177–184.

Fox, H. M., 1948. The haemoglobin of *Daphnia*. Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 135: 195–212.

Frisch, D., 2001. Life cycles of the two freshwater copepods *Cyclops strenuus* Fischer and *Cyclops insignis* Claus (Cyclopoida, Copepoda) in an amphibious floodplain habitat. Hydrobiologia 453/454: 285–293.

Frisch, D., Moreno-Ostos, E. és Green, A. J., 2006. Species richness and distribution of copepods and cladocerans and their relation to hydroperiod and other environmental variables in Doñana, south-west Spain. Hydrobiologia 556: 327–340.

Fryer, G., 1957. The food of some freshwater cyclopoid copepods and its ecological significance. Journal of Animal Ecology: 263–286.

Fryer, G., 1968. Evolution and adaptive radiation in the Chydoridae (Crustacea: Cladocera): a study in comparative functional morphology and ecology. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 254: 221–385.

Gabriel, W., 1985. Overcoming food limitation by cannibalism: a model study on cyclopoids. Archiv für Hydrobiologie Beihefte Ergebnisse der Limnologie 21: 373–381.

Gilbert, J. J. és Hampton, S. E., 2001. Diel vertical migrations of zooplankton in a shallow, fishless pond: a possible avoidance-response cascade induced by notonectids. Freshwater Biology 46: 611–621.

Gliwicz, M. Z., 1986. Predation and the evolution of vertical migration in zooplankton. Nature 320: 746–748.

Gulati, R. és DeMott, W., 1997. The role of food quality for zooplankton: remarks on the state-of-the-art, perspectives and priorities. Freshwater Biology 38: 753–768.

Gulyás, P. és Forró, L., 1999. Az ágascsápú rákok (Cladocera) kishatározója. Vízi természet- és környezetvédelem 9, Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 237 pp.

Gulyás, P. és Forró, L., 2001. Az evezőlábú rákok (Calanoida és Cyclopoida) alrendjeinek kishatározója. Vízi természet-és környezetvédelem 14., Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest, 199 pp.

Guti, G., Andrikovics, S. és Bíró, P., 1991. Nahrung von Hecht (*Esox lucius*), Hundsfisch (*Umbra krameri*), Karausche (*Carassius carassius*), Zwergwels (*Ictalurus nebulosus*) und Sonnenbarsch (*Lepomis gibbosus*) im Ócsa-Feuchtgebiet, Ungarn. Fischökologie 4: 45–66.

Gyllström, M. és Hansson, L.-A., 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. Aquatic Sciences 66: 274–295.

Hairston, N. G., 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. Limnology and Oceanography 41: 1087–1092.

Hann, B. J. és Zrum, L., 1997. Littoral microcrustaceans (Cladocera, Copepoda) in a prairie coastal wetland: seasonal abundance and community structure. Hydrobiologia 357: 37–52.

Hargeby, A., Andersson, G., Blindow, I. és Johansson, S., 1994. Trophic web structure in a shallow eutrophic lake during a dominance shift from phytoplankton to submerged macrophytes. Hydrobiologia 279: 83–90.

Havel, J. E., Eisenbacher, E. M. és Black, A. A., 2000. Diversity of crustacean zooplankton in riparian wetlands: colonization and egg banks. Aquatic Ecology 34: 63–76.

Heisey, D. és Porter, K. G., 1977. The effect of ambient oxygen concentration on filtering and respiration rates of *Daphnia galeata mendotae* and *Daphnia magna*. Limnology and Oceanography 22: 839–845.

Hembre, L. K. és Megard, R. O., 2003. Seasonal and diel patchiness of a *Daphnia* population: An acoustic analysis. Limnology and Oceanography 48: 2221–2233.

Herbert, M. R., 1954. The tolerance of oxygen deficiency in the water by certain Cladocera. Memorie dell'Istituto Italiano di Idrobiologia 8: 97–107.

Hobæk, A., Manca, M. és Andersen, T., 2002. Factors influencing species richness in lacustrine zooplankton. Acta Oecologica 23: 155–163.

Hołyńska, M. és Hołyński, R., 1989. *Scapholeberis erinaceus* Daday, 1903 (Crustacea: Cladocera) at Rátorliget (Hungary). Miscellanea Zoologica Hungarica 5: 51–59.

Horppila, J., Eloranta, P., Liljendahl-Nurminen, A., Niemistö, J. és Pekcan-Hekim, Z., 2009. Refuge availability and sequence of predators determine the seasonal succession of crustacean zooplankton in a clay-turbid lake. Aquatic Ecology 43: 91–103.

Horváth, Zs., Vad, Cs. F., Tóth, A., Zsuga, K., Boros, E., Vörös L. és Ptacnik, R., 2014. Opposing patterns of zooplankton diversity and functioning along a natural stress gradient: When the going gets tough, the tough get going. Oikos 123: 461–471.

Horváth, Zs., Vad, Cs. F., Vörös L. és Boros, E., 2013b. Distribution and conservation status of fairy shrimps (Crustacea: Anostraca) in the astatic soda pans of the Carpathian basin: the role of local and spatial factors. Journal of Limnology 72: 103–116.

Horváth, Zs., Vad, Cs. F., Vörös, L. és Boros, E., 2013a. The keystone role of anostracans and copepods in European soda pans during the spring migration of waterbirds. Freshwater Biology 58: 430–440.

Hoyer, M. V., Gu, B. és Schelske, C. L., 1998. Sources of organic carbon in the food webs of two Florida lakes indicated by stable isotopes. In: E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo.

Søndergaard és K. Christoffersen (szerk.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, p. 326–330.

Hubayné Horváth, N., 2005. Felhagyott tőzegkitermelő-helyek természeti értékei és optimális hasznosítása. Doktori disszertáció, Budapesti Corvinus Egyetem, Budapest, 128 pp.

Hudec, I., 1993. Notes to the distribution of the genus *Ceriodaphnia* (Crustacea: Anomopoda, Daphniidae) in Slovakia. 1st part: *C. reticulata*, *C. affinis*, *C. megops*. Biológia Bratislava 48: 485–491.

Hull, A. P., 1997. The pond life project: a model for conservation and sustainability. In: Curry, N. és Owen, S. (szerk.): Changing Rural Policy in Britain. Countryside and Community Press, Cheltenham, p. 127–144.

Huovinen, P. S., Penttilä, H. és Soimasuo, M. R., 2003. Spectral attenuation of solar ultraviolet radiation in humic lakes in Central Finland. Chemosphere 51: 205–214.

Janetzky, W., Enderle, R. és Noodt, W., 1996. Crustacea: Copepoda: Gelyelloida und Harpacticoida. Süsswasserfauna von Mitteleuropa, 8/4-2, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, 228 pp.

Járainé Komlódi, M., 1958. Die Pflanzengesellschaften in dem Turjángebiet von Ócsa-Dabas (Donau-Theiss Zwischenstromgebiet). Acta Botanica Hungarica 4: 63–92.

Jeppesen, E., Jensen, J. P.,. Lauridsen, T. L., Amsinck, S. L., Christoffersen, K., Søndergaard M. és Mitchell, S. F., 2003. Sub-fossils of cladocerans in the surface sediment of 135 lakes as proxies for community structure of zooplankton, fish abundance and lake temperature. Hydrobiologia 491: 321–330.

Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. és Christoffersen, K., 1998. The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer, New York, 427 pp.

Joosten, H. és Clarke, D., 2002. Wise Use of Mires and Peatlands. Background and principles including a framework for decision-making. International Mire Conservation Group and International Peat Society, Saarijärvi, 303 pp.

Keresztessy, K., 2011. Ökológiai adatgyűjtés Ócsán. Kutatási jelentés, 6 pp.

Keresztessy, K., Farkas, J., Sevcsik, A., Tóth, B., Vad, Cs. F. és Weiperth, A., 2013. Élőhely-rehabilitáció hatása az ócsai Öreg-turján halfaunájára. Pisces Hungarici 7: 37–43.

Keresztessy, K., May, K., Weiperth, A., Vad, Cs. F. és Farkas, J., 2012. Hosszú távú halfaunisztikai vizsgálatok és a veszélyeztetett lápi póc populációbiológiája a Duna–Tisza köze két Ramsari területén. Pisces Hungarici 6: 47–54.

Kessler, K. és Lampert, W., 2004. Depth distribution of *Daphnia* in response to a deep-water algal maximum: the effect of body size and temperature gradient. Freshwater Biology 49: 392–401.

Kiss, A. és Schöll, K., 2009. Checklist of the Crustacea (Cladocera, Ostracoda, Copepoda) fauna in the active floodplain area of the Danube (1843–1806, 1669 and 1437–1489 rkm). Opuscula Zoologica 40: 27–39.

Kiss, A., 2006. The effects of *Najas marina* on the zooplankton species composition and water chemistry in a small, shallow lake (Fehér-tó, Fertő-Hanság National Park, Hungary). Opuscula Zoologica Budapest 35: 41–52.

Kiss, K. T., Vad, Cs. F., Horváth, Zs., Tóth, B., Földi, A., Barreto, S., Szilágyi, Zs. és Ács, É. A fitoplankton és a fitobentosz diverzitása az ócsai Öreg-turján néhány vízterében. XXXI. Országos Vándorgyűlés dolgozatai. Magyar Hidrológiai Társaság, Budapest, 20 pp.

Korhonen, J., Soininen, J. és Hillebrand, H., 2010. A quantitative analysis of temporal turnover in aquatic species assemblages across ecosystems. Ecology 91: 508–517.

Kornijów, R., Gulati, R. D. és Ozimek, T., 1995. Food preference of freshwater invertebrates: comparing fresh and decomposed angiosperm and a filamentous alga. Freshwater Biology 33: 205–212.

Korovchinsky, N. M., 2000. Species richness of pelagic Cladocera of large lakes in the eastern hemisphere. Hydrobiologia 434: 41–54.

Korponai, J., Braun, M., Gyulai, I., Forró, L., Nédli, J. és Papp, I., 2010. Alkalmasak-e az üledékben lévő Cladocera maradványok a víztér Cladocera közösség diverzitás viszonyainak jellemzésére? Hidrológiai Közlöny 90: 66–68.

Körmendi, S., 1998. Rotatoria és Crustacea vizsgálatok a Duna-Dráva Nemzeti Park különböző víztereiben. Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat 9: 37–42.

Körmendi, S., 2001. Zooplankton vizsgálatok a Baláta tó különböző élőhelyein. Hidrológiai Közlöny 81: 399–400.

Körmendi, S., 2003. Újabb adatok a Baláta-tó zooplankton faunájának ismeretéhez. Janus Pannonius Múzeum Évkönyve 46/47: 5–12.

Körmendi, S., 2006. Somogy-megyei lápok hidroökológiai vizsgálata. Natura Somogyiensis 9: 131–140.

Kövér, Cs., Korponai, J., Katalinic, A. és Bereczki, Cs., 2012. Distribution of Cladocera communities across a climate gradient in shallow lakes from Croatia to Hungary: a preliminary study. Studia Quaternaria 29: 45–52.

Kring, R. L. és O'Brien, W. J., 1976. Effect of varying oxygen concentrations on the filtering rate of *Daphnia pulex*. Ecology: 808–814.

Kuczyńska-Kippen, N., 2001. Diurnal vertical distribution of rotifers (Rotifera) in the *Chara* zone of Budzyńskie Lake, Poland. Hydrobiologia 446/447: 195–201.

Kuczyńska-Kippen, N., 2006. Zooplankton structure in architecturally differentiated macrophyte habitats of shallow lakes in the Wielkopolska Region, Poland. Oceanological and Hydrobiological Studies 32: 179–191.

Kuczyńska-Kippen, N. M. és Nagengast, B., 2006. The influence of the spatial structure of hydromacrophytes and differentiating habitat on the structure of rotifer and cladoceran communities. Hydrobiologia 559: 203–212.

Kuczyńska-Kippen, N., Basińska, A. M. és Świdnicki, K., 2013. Specificity of zooplankton distribution in meteorite crater ponds (Morasko, Poland). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 409. doi: 10.1051/kmae/2013053.

Kurashov, E. A., 1996. Distribution and summer diapause of *Canthocamptus staphylinus* (Jurine)(Copepoda: Harpacticoida) in Lake Ladoga. Hydrobiologia 320: 191–196.

Lampert, W., 1997. Zooplankton research: the contribution of limnology to general ecological paradigms. Aquatic Ecology 31: 19–27.

Lampert, W. és Sommer, U., 2007. Limnoecology: The Ecology of Lakes and Streams. Oxford University Press, Oxford, 324 pp.

Lampert, W., McCauley, E. és Manly, B. F., 2003. Trade–offs in the vertical distribution of zooplankton: ideal free distribution with costs? Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 270: 765–773.

Larsson, P. és Lampert, W., 2012. Finding the optimal vertical distribution: behavioural responses of *Daphnia pulicaria* to gradients of environmental factors and the presence of fish. Freshwater Biology 57: 2514–2525.

Lauridsen, T. L. és Buenk, I., 1996. Diel changes in the horizontal distribution of zooplankton in the littoral zone of two shallow eutrophic lakes. Archiv für Hydrobiologie 137: 161–176.

Lauridsen, T. L., Jeppesen, E., Søndergaard, M. és Lodge, D. M., 1998. Horizontal migration of zooplankton: predator-mediated use of macrophyte habitat. In: E. Jeppesen, Ma. Søndergaard, Mo. Søndergaard és K. Christoffersen (szerk.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, p. 233–239.

Lauridsen, T., Pedersen, L. J., Jeppesen, E. és Søndergaard, M., 1996. The importance of macrophyte bed size for cladoceran composition and horizontal migration in a shallow lake. Journal of Plankton Research 18: 2283–2294.

Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. és Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7: 601–613.

Lepš, J. és Šmilauer, P., 2003. Multivariate analysis of ecological data using CANOCO. Cambridge university press, 269 pp.

Liljendahl-Nurminen, A., Horppila, J., Eloranta, P., Malinen, T. és Uusitalo, L., 2002. The seasonal dynamics and distribution of *Chaoborus flavicans* larvae in adjacent lake basins of different morphometry and degree of eutrophication. Freshwater Biology 47: 1283–1295.

Liljendahl-Nurminen, A., Horppila, J., Malinen, T., Eloranta, P., Vinni, M., Alajärvi, E. és Valtonen, S., 2003. The supremacy of invertebrate predators over fish – factors behind the unconventional seasonal dynamics of cladocerans in Lake Hiidenvesi. Archiv für Hydrobiologie 158: 75–96.

Lodge, D. M., Cronin, G., van Donk, E. és Froelich, A. J., 1998. Impact of herbivory on plant standing crop: comparisons among biomes, between vascular and nonvascular plants, and among freshwater herbivore taxa. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. és Christoffersen, K. (szerk.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes. Springer, New York, p. 149-174.

Louette, G. és De Meester, L., 2005. High dispersal capacity of cladoceran zooplankton in newly founded communities. Ecology 86: 353–359.

Luecke, C. és Litt, A. H., 1987. Effects of predation by *Chaoborus flavicans* on crustacean zooplankton of Lake Lenore, Washington. Freshwater Biology 18:185–192.

Lynch, M., 1978. Complex interactions between natural coexploiters–*Daphnia* and *Ceriodaphnia*. Ecology: 552–564.

Lynch, M., 1979. Predation, competition, and zooplankton community structure: An experimental study. Limnology and Oceanography 24: 253–272.

MacArthur, R. H. és Wilson, E. O., 1967. The Theory of Island Biogeography. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.

Mahoney, D. L., Mort, M. A. és Taylor, B. E., 1990. Species richness of calanoid copepods, cladocerans and other branchiopods in Carolina bay temporary ponds. American Midland Naturalist: 244–258.

Mahunka, S. (szerk.), 1991. The Bátorliget Nature Reserves - after forty years I.-II. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest, 848 pp.

Marosi, S. és Szilárd, J. (szerk.), 1967. A dunai Alföld. Akadémiai Kiadó, Budapest, 358 pp.

Massana, R., Gasol, J. M. és Pedròs-Aliò, C., 1994. Impact of *Daphnia pulex* on a metalimnetic microbial community. Journal of Plankton Research 16: 1379–1399.

McAbendroth, L., Foggo, A., Rundle S. D., és Bilton, D. T., 2005. Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. Journal of Animal Ecology 74: 41–49.

McCauley, E., 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. In: Downing, J. A. és Rigler, F. H. (szerk.): A Manual on Methods for the Assessment of Secondary Productivity in Fresh Waters. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 228–265.

Meerhoff, M., Iglesias, C., De Mello, F. T., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. L. és Jeppesen, E., 2007. Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. Freshwater Biology 52: 1009–1021.

Megyeri, J., 1953. Bátorliget rák-faunája (Crustacea). In: Székessy, V. (szerk.): Bátorliget élővilága. Akadémiai Kiadó, Budapest, p. 146–154.

Megyeri, J., 1958. Hidrobiológiai vizsgálatok két tőzegmoha lápon (Bábtava, Nyirestó). Acta Academicae Pedagogicae Szegediensis: 103–119.

Megyeri, J., 1962. Adatok a nagybárkányi és siroki *Sphagnum*-lápok vízifaunájának ismeretéhez. Acta Academicae Pedagogicae Szegediensis: 105–114.

Megyeri, J., 1965a. Adatok a Baláta-tó vízi faunájának ismeretéhez. Acta Academicae Pedagogicae Szegediensis: 105–114.

Megyeri, J., 1965b. Összehasonlító hidrobiológiai vizsgálatok a keleméri és egerbaktai *Sphagnum*-lápokon. Acta Academicae Pedagogicae Szegediensis: 115–121.

Melville, G. E., 1995. Changes in the pelagic crustacean zooplankton of high-boreal Island Lake, Saskatchewan, associated with uranium mining. Environmental monitoring and assessment 34: 45–58.

Montanarella, L., Jones, R. J. A. és Hiederer, R., 2006. The distribution of peatland in Europe. Mires and Peat 1: 2–10.

Moss, B., 1988. Ecology of Fresh Waters: Man and Medium. Blackwell Scientific Publications, London, 417 pp.

MSZ ISO 7150–1: 1992. Az ammónium meghatározása vízben. Magyar Szabványügyi Hivatal, Budapest.

Müller-Navarra, D. C., Brett, M. T., Liston, A. M. és Goldman, C. R., 2000. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producers and consumers. Nature 403: 74–77.

Nagy, Á., 2001. Az ócsai Öregturján felhagyott tőzegbányájának aktuális vegetációja, és a vegetáció szukcessziós változásai 1973-tól napjainkig. Szakdolgozat, ELTE TTK Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 78 pp.

Nagy, Á. és Gergely, I., 2001. Az ócsai Öregturján. Természet világa 132: 277–278.

Negrea, S., 1987. *Scapholeberis erinaceus* Daday, 1903 (syn. *S. echinulata* Sars, 1903) and *Ilyocryptus alexandrinae* sp. nov. in Roumania. Hydrobiologia 145: 105–111.

Norlin, J. I., Bayley, S. E. és Ross, L. C. M., 2006. Zooplankton composition and ecology in western boreal shallow-water wetlands. Hydrobiologia 560: 197–215.

Nurminen, L. K. és Horppila, J. A., 2002. A diurnal study on the distribution of filter feeding zooplankton: Effect of emergent macrophytes, pH and lake trophy. Aquatic sciences 64: 198–206.

Oberhaus, L., Gélinas, M., Pinel-Alloul, B., Ghadouani, A. és Humbert, J.-F., 2007. Grazing of two toxic *Planktothrix* species by *Daphnia pulicaria*: potential for bloom control and transfer of microcystins. Journal of Plankton Research 29: 827–838.

Oertli, B., Biggs, J., Céréghino, R., Grillas, P., Joly, P. és Lachavanne, J.-B., 2005. Conservation and monitoring of pond biodiversity: introduction. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 15: 535–540.

Oertli, B., Céréghino, R., Hull, A. és Miracle, R., 2009. Pond conservation: from science to practice. Hydrobiologia 634: 1–9.

Oertli, B., Joye, D. A., Castella, E., Juge, R., Cambin, D. és Lachavanne, J.-B., 2002. Does size matter? The relationship between pond area and biodiversity. Biological Conservation 104: 59–70.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevenes, M. H. H. és Wagner, H., 2012. Package "vegan": community ecology package. R package version 2.0-4., Online elérhető: http://CRAN.R-project.org/package=vegan.

Orcutt, J. D. és Porter, K. G., 1983. Diel vertical migration by zooplankton: constant and fluctuating temperature effects on life history parameters of *Daphnia*. Limnology and Oceanography 28: 720–730.

Pápista, É., Ács, É. és Böddi, B., 2002. Chlorophyll-a determination with ethanol – a critical test. Hydrobiologia 485: 191–198.

Patalas, K., 1969. Composition and horizontal distribution of crustacean plankton in Lake Ontario. Journal of the Fisheries Board of Canada 26: 2135–2164.

Paul, R. J., Colmorgen, M., Pirow, R., Chen, Y.-H. és Tsai, M.-C., 1998. Systemic and metabolic responses in *Daphnia magna* to anoxia. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 120: 519–530.

Perrow, M. R., Meijer, M.-L., Dawidowicz, P. és Coops, H., 1997. Biomanipulation in shallow lakes: state of the art. Hydrobiologia 342: 355–365.

Petrusek, A., 2002. *Moina* (Crustacea: Anomopoda, Moinidae) in the Czech Republic: a review. Acta Societas Zoologicae Bohemicae 66: 213–220.

Petrusek, A., Bastiansen, F. és Schwenk, K. 2005. European *Daphnia* Species (EDS) - Taxonomic and genetic keys. [Build 2006-01-12 beta]. CD-ROM, distributed by the authors. Department of Ecology and Evolution, J.W. Goethe-University, Frankfurt am Main, Németország és Department of Ecology, Charles University, Praha, Csehország. Online elérhető: http://web.natur.cuni.cz/ekologie/EDS/EDS%202006-01-12.swf

Pichlová, R., 1997. Ecological similarities and differences among littoral species of *Ceriodaphnia*. Hydrobiologia: 205–210.

Pilati, A. és Wurtsbaugh, W. A., 2003. Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: A limnocorral experiment. Limnology and Oceanography 48: 249–260.

Podani, J., 1997. Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest, 412 pp.

Podani, J., 2001. SYN-TAX 2000. Computer programs for data analysis in ecology and systematics. User's Manual. Scientia, 53 pp.

Podani, J. és Schmera., D., 2011. A new conceptual and methodological framework for exploring and explaining pattern in presence-absence data. Oikos 120: 1625–1638.

R Development Core Team, 2012. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, online elérhető: http://r-project.org.

Ranta, E. és Nuutinen, V., 1985. *Daphnia* exhibit diurnal vertical migration in shallow rock-pools. Hydrobiologia 127: 253–256.

Rautio, M. és Tartarotti, B., 2010. UV radiation and freshwater zooplankton: damage, protection and recovery. Freshwater reviews: 3: 105–131.

Rautio, M., Korhola, A. és Zellmer, I. D., 2003. Vertical distribution of *Daphnia longispina* in a shallow subarctic pond: Does the interaction of ultraviolet radiation and *Chaoborus* predation explain the pattern? Polar Biology 26: 659–665.

Rettig, J. E., Schuman, L. S. és McCloskey, J. K., 2006. Seasonal patterns of abundance: do zooplankton in small ponds do the same thing every spring–summer? Hydrobiologia 556: 193–207.

Rhode, S. C., Pawlowski, M. és Tollrian, R., 2001. The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. Nature 412: 69–72.

Rocha, O. és Duncan, A., 1985. The relationship between cell carbon and cell volume in freshwater algal species used in zooplanktonic studies. Journal of Plankton Research 7: 279–294.

Rojo, C., Álvarez-Cobelas, M., Benavent-Corai, J., Barón-Rodríguez, M. M. és Rodrigo, M. A., 2012. Trade-offs in plankton species richness arising from drought: insights from long-term data of a National Park wetland (central Spain). Biodiversity and Conservation 21: 2453–2476.

Romanovsky, Y. E. és Feniova, I. Y., 1985. Competition among Cladocera: effect of different levels of food supply. Oikos: 243–252.

Rydin, H. és Jeglum, J. K., 2006. The biology of peatlands. Oxford University Press, New York, 343 pp.

Salonen, K. és Lehtovaara, A., 1992. Migrations of haemoglobin-rich *Daphnia longispina* in a small, steeply stratified, humic lake with an anoxic hypolimnion. Hydrobiologia 229: 271–288.

Santer, B., 1993. Do cyclopoid copepods control *Daphnia* populations in early spring, thereby protecting their juvenile instar stages from food limitation? Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 25: 634-637.

Sarvala, J., 1979. A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). Hydrobiologia 62: 113–129.

Scheffer, M., 2004. Ecology of shallow lakes. Springer, 357 pp.

Schwartz, S. S. és Hebert, P. D. N., 1989. The effect of *Hydra* on the outcome of competition between *Daphnia* and *Simocephalus*. Biological Bulletin 176: 147–154.

Sell, A. F., 1998. Adaptation to oxygen deficiency: Contrasting patterns of haemoglobin synthesis in two coexisting *Daphnia* species. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology 120: 119–125.

Seminara, M., Vagaggini, D. és Margaritora, F. G., 2008. Differential responses of zooplankton assemblages to environmental variation in temporary and permanent ponds. Aquatic Ecology 42: 129–140.

Serrano, L. és Fahd, K., 2005. Zooplankton communities across a hydroperiod gradient of temporary ponds in the Doñana National Park (SW Spain). Wetlands 25: 101–111.

Siklósi, E., 1984. The flora of the pits in the Nature Preservation Area of Ócsa. Studia Botanica Hungarica 17: 41–54.

Simon, T., 1992. Vegetation change and the protection of the Csaroda relic mires, Hungary. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 61: 63–74.

Smyly, W. J. P., 1970. Observations on rate of development, longevity and fecundity of *Acanthocyclops viridis* (Jurine) (Copepoda, Cyclopoida) in relation to type of prey. Crustaceana: 21–36.

Sommer, U., Gliwicz, Z. M., Lampert, W. és Duncan, A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. Archiv für Hydrobiologie 106: 433–471.

Søndergaard, M., Jeppesen, E. és Jensen, J. P., 2005. Pond or lake: does it make any difference? Archiv für Hydrobiologie 162: 143–165.

Spitze, K., 1992. Predator-mediated plasticity of prey life history and morphology: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. American Naturalist: 229–247.

Steiner, C. F. és Roy, A. H., 2003. Seasonal succession in fishless ponds: effects of enrichment and invertebrate predators on zooplankton community structure. Hydrobiologia 490: 125–134.

Swift, M. C. és Fedorenko, A. Y., 1975. Some aspects of prey capture by *Chaoborus* larvae. Limnology and Oceanography 20: 418–425.

Szlauer, L., 1963. Diurnal migrations of minute invertebrates inhabiting the zone of submerged hydrophytes in a lake. Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie 25: 56–64.

Szűcs, J. L., 2009. Az Ócsai TK Öregturján vizes élőhely rekonstrukciója. ÖKO-HID Mérnökiroda Bt., Ócsa, 15 pp.

Tavernini, S., 2008. Seasonal and inter-annual zooplankton dynamics in temporary pools with different hydroperiods. Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters 38: 63–75.

Tavernini, S., Fratta, E., Sartore, F. és Rossetti, G., 2003. Distribution and ecology of calanoid species in relation to morphometric and chemical characteristics of lakes and ponds of the Northern Apennines (Italy). Journal of Limnology 62: 28–34.

Theil-Nielsen, J. és Søndergaard, M., 1999. Production of epiphytic bacteria and bacterioplankton in three shallow lakes. Oikos 86: 283–292.

Tinson, S. és Laybourn-Parry, J., 1985. The behavioural responses and tolerance of freshwater benthic cyclopoid copepods to hypoxia and anoxia. Hydrobiologia 127: 257–263.

Utermöhl, H., 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 9: 1–38.

V.-Balogh, K., Németh, B. és Vörös, L., 2009. Specific attenuation coefficients of optically active substances and their contribution to the underwater ultraviolet and visible light climate in shallow lakes and ponds. Hydrobiologia 632: 91–105.

Vad, Cs. F., 2009. Az ócsai Öreg-turján különböző víztereinek hidrobiológiai állapotfelmérése kisrák együtteseik vizsgálatával. Eötvös Loránd Tudományegyetem, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék, Budapest, 61 pp.

Vad, Cs. F., Forró, L. és Török, J. K., 2009a. Cladocera és Copepoda (Crustacea) faunisztikai vizsgálatok az ócsai Öreg-turján területén. Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 20: 231–236.

Vad, Cs. F., Török, J. K. és Forró, L., 2009b. Kisrák együttesek vizsgálata az ócsai Öreg-turján vizeiben. Hidrológiai Közlöny 89: 187–189.

Vadstein, O., Jensen, A., Olsen, Y. és Reinertsen, H., 1988. Growth and phosphorus status of limnetic phytoplankton and bacteria. Limnology and Oceanography 33: 489–503.

van den Bosch, F. és Santer, B., 1993. Cannibalism in *Cyclops abyssorum*. Oikos:19–28.

van Donk, E. és van de Bund, W. J., 2002. Impact of submerged macrophytes including charophytes on phyto- and zooplankton communities: allelopathy versus other mechanisms. Aquatic botany 72: 261–274.

van Donk, E., 1998. Switches between clear and turbid water states in a biomanipulated lake (1986–1996): the role of herbivory on macrophytes. In: Jeppesen, E., Søndergaard, Ma., Søndergaard, Mo. és Christoffersen, K. (szerk.): The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes, Springer, New York, p. 290–297.

van Donk, E., Ianora, A. és Vos, M., 2011. Induced defences in marine and freshwater phytoplankton: a review. Hydrobiologia 668: 3–19.

Vandekerkhove, J., Declerck, S., Brendonck, L., Conde-Porcuna, J. M., Jeppesen, E., Johansson, L. S. és De Meester, L., 2005. Uncovering hidden species: hatching diapausing eggs for the analysis of cladoceran species richness. Limnology and Oceanography: Methods 3: 399–407.

Vanni, M. J., 1986. Competition in zooplankton communities: Suppression of small species by *Daphnia pulex*. Limnology and Oceanography 31: 1039–1056.

Veres, Zs., Sümegi, P. és Törőcsik, T., 2011. Az ócsai láp archeomalakológiai vizsgálata - A *Pomatias elegans* első radiokarbon adatokkal korolt holocén előfordulása Magyarországon. Archeometriai Műhely: 181–196.

Vilček, F. és Hudec, I., 1975. Phyllopoda Jurského šúru po 30 rokoch. Biológia, Bratislava 30: 571–581.

von Elert, E., Martin-Creuzburg, D. és Le Coz, J. R., 2003. Absence of sterols constrains carbon transfer between cyanobacteria and a freshwater herbivore (*Daphnia galeata*). Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences 270: 1209–1214.

Wanzenböck, J., 1995. Current Knowledge on the European mudminnow, *Umbra krameri* Walbaum, 1792 (Pisces: Umbridae). Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien Serie B für Botanik und Zoologie 97: 439–449.

Watson, N. H. F. és Carpenter, G. F., 1974. Seasonal abundance of crustacean zooplankton and net plankton biomass of Lakes Huron, Erie, and Ontario. Journal of the Fisheries Board of Canada 31: 309–317.

Weider, L. J. és Lampert, W., 1985. Differential response of *Daphnia* genotypes to oxygen stress: respiration rates, hemoglobin content and low-oxygen tolerance. Oecologia 65: 487–491.

Wetzel, R. G., 2001. Limnology: Lake and River Ecosystems. Academic Press, San Diego, 1006 pp.

Whiteside, M. C., Williams, J. B. és White, C. P., 1978. Seasonal abundance and pattern of Chydorid, Cladocera in mud and vegetative habitats. Ecology 59:1177.

Whittaker, R. H., 1960. Vegetation of the Siskiyou mountains, Oregon and California. Ecological Monographs 30: 279–338.

Wilhelm, S., 2007. Nutrition of the mudminnow (*Umbra krameri* Walbaum) in the basin of the Ér river. Tiscia 36: 23–28.

Williams, D. D., 2005. The biology of temporary waters. Oxford University Press, 352 pp.

Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P. és Sear, D., 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. Biological Conservation 115: 329–341.

Williamson, C. E., Fischer, J. M., Bollens, S. M., Overholt, E. P. és Breckenridge, J. K., 2011. Toward a more comprehensive theory of zooplankton diel vertical migration: Integrating ultraviolet radiation and water transparency into the biotic paradigm. Limnology and Oceanography 56: 1603–1623.

Williamson, C. E., Sanders, R. W., Moeller, R. E. és Stutzman, P. L., 1996. Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. Limnology and Oceanography 41: 224–233.

Winder, M., Spaak, P. és Mooij, W. M., 2004. Trade-offs in *Daphnia* habitat selection. Ecology 85: 2027–2036.

Wood, P. J., Greenwood, M. T. és Agnew, M. D., 2003. Pond biodiversity and habitat loss in the UK. Area 35: 206–216.

Zaret, T. M. és Suffern, J. S., 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. Limnology and Oceanography 21: 804–813.

Zsuga, K., 2002. A Kiskörei-tározó zooplankton struktúrájának tér-időbeni változásai. Doktori Értekezés, Debreceni Egyetem Kossuth Egyetemi Kiadója, Debrecen, 120 pp.

10. Köszönetnyilvánítás

Szeretném megköszönni témavezetőmnek, Ács Évának, hogy lehetővé tette számomra a jelen dolgozat alapját jelentő kutatásaim elvégzését, és doktori munkám teljes időtartama alatt nyújtott sokrétű támogatását.

Köszönöm további társszerzőimnek, Horváth Zsófiának, Kiss Keve Tihamérnak, Tóth Bencének, Török Júlia Katalinnak, Forró Lászlónak és Péntek Attila Lászlónak kutatásaim számos fázisában nyújtott segítségét és az inspiráló beszélgetéseket, amelyek végigkísérték doktori munkám időszakát. Külön köszönöm Horváth Zsófiának a statisztikai elemzésekben nyújtott segítségét, és azt, hogy megtanította nekem az R statisztikai programnyelv alapjait. Hálás vagyok Tóth Bencének a vízanalitikai mérések során nyújtott segítségéért, a számos ezekkel kapcsolatos konzultációért. Köszönöm Kiss Keve Tihamérnak a fitoplankton minták feldolgozását. Továbbá köszönöm Forró Lászlónak, hogy szakdolgozatom során megosztotta velem kisrákokkal kapcsolatos széleskörű taxonómiai ismereteit.

Szeretnék ugyancsak köszönetet mondani mindazon családtagjaimnak, barátaimnak és kollégáimnak, akik az időjárás viszontagságai és a gyakori szúnyoginváziók ellenére a terepmunkák során segítségemre voltak. Ők név szerint a következők: Vad Ferenc, Éva Csaba, Lendvay M. Bertalan, Horváth Zsófia, Rédei Richárd, Péntek Attila László, Decsov Csaba, Vad Zsolt, Kérész György és Mózner Dániel. Külön köszönet illeti közülük azokat, akik a 24 órás mintavételek alatt segítettek.

Köszönöm Németh Balázsnak a fénymérések kivitelezését, valamint Somogyi Boglárkának ezzel kapcsolatos tanácsait. Köszönöm Podani Jánosnak és Ódor Péternek egyes statisztikai elemzésekkel kapcsolatos tanácsait. Emellett Kovács Katalinnak azt, hogy a kisrákok preparálásának egyes trükkjeit már szakdolgozatom során megmutatta. Köszönöm Csörgő Tibornak, Nagy Lászlónak és Privigyei Csabának, hogy a területtel kapcsolatos ismereteiket megosztották velem, valamint Zsuga Katalinnak a dolgozatom készítése során nyújtott javaslatait.

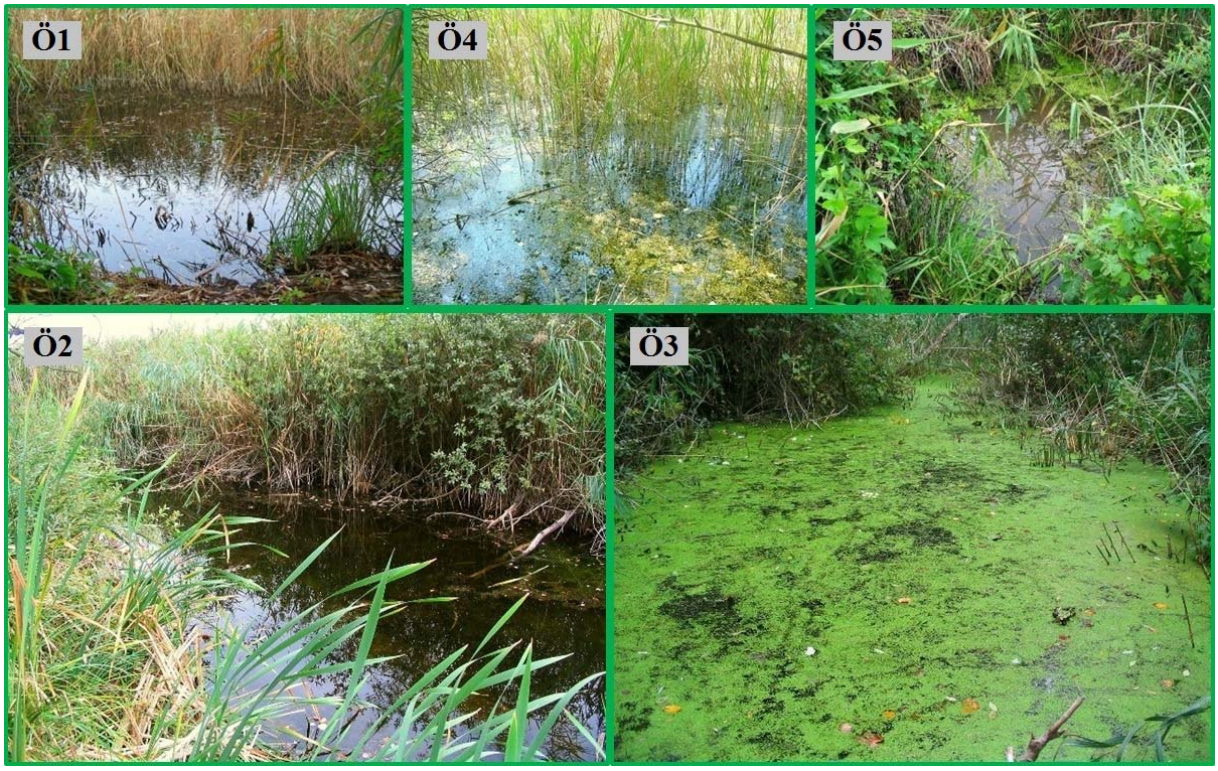
Kéziratai írása alatti hasznos tanácsaiért köszönönettel tartozom Robert Ptacniknak és ezúton köszönöm Horváth Gergelynek és Bailey McMeans-nek az angol szövegek fejlesztését is.

Köszönöm szüleimnek, hogy gyermekkorom óta töretlenül támogatták a biológia tudománya iránti elkötelezettségemet, fáradhatatlan segítőkészségük doktori munkámat is végigkísérte.

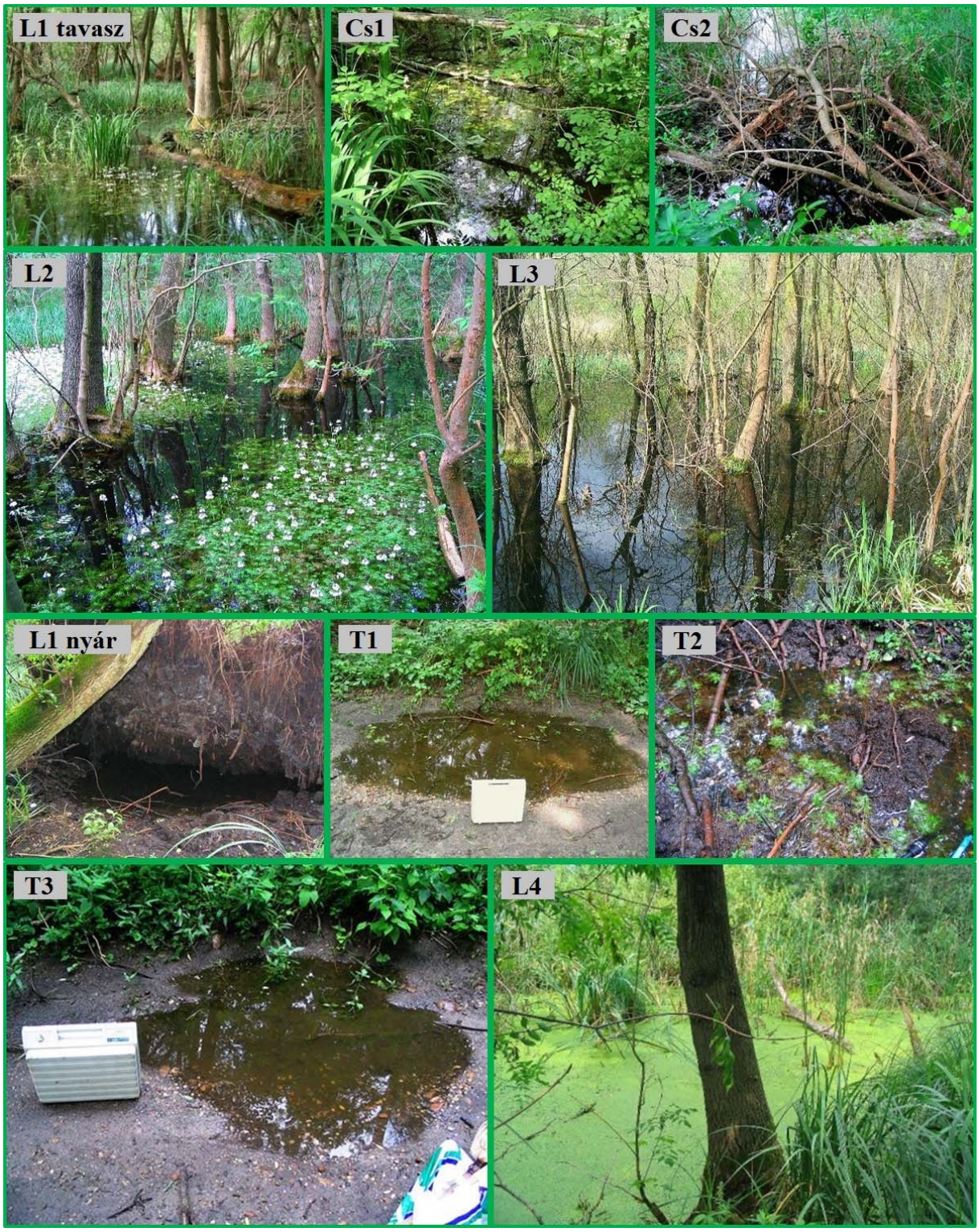
A kutatásokat a KTIA-OTKA CNK 80140 pályázat támogatta.

11. Függelék

11.1. Képek



F1. kép – Az Öreg-turján mintavételi helyei.



F2. kép – Az éger-kőris láperdei mintavételi helyek.

11.2. Táblázatok

F1. táblázat – A vizsgált lápszemek 2008. év során felvett jellemzői. A terepen mért környezeti változók esetében a teljes mintavételi időszakra vonatkoztatott átlagot és szórást (± SD) tüntettük fel.

Rövidítés	**Ö1**	**Ö2**	**Ö3**	**Ö4**	**Ö5**
GPS koordináták	47°17,656' É 19°11,674' K	47°17,609' É 19°12,412' K	47°17,831' É 19°12,373' K	47°17,865' É 19°12,075' K	47°17,994' É 19°11,539' K
Átlagos mélység (cm)	45,8 ± 5,4	45,5 ± 4,1	33,7 ± 3,3	35,4 ± 3,3	42,7 ± 1,5
Max. mélység (cm)	80	70	40	40	70
Kiterjedés (m^2)	80	300	200	30	20
T (^oC)	11,5 ± 6,5	12,6 ± 6,0	12,8 ± 4,7	12,6 ± 4,5	14,3 ± 5,9
pH	7,3 ± 0,1	7,4 ± 0,1	7,2 ± 0,1	7,3 ± 0,2	7,3 ± 0,2
Vezetőképesség ($\mu S\ cm^{-1}$)	1079,9 ± 124,9	774,9 ± 107,5	1405,9 ± 172,7	958,0 ± 104,6	1711,3 ± 154,5
Nyílt vízfelület aránya (%)	71,7 ± 26,1	67,1 ± 13,7	12,0 ± 10,1	9,1 ± 2,0	49,9 ± 22,4
Lebegő növényzet borítása (%)	0,0	6,3 ± 4,5	84,4 ± 10,0	85,6 ± 3,9	32,4 ± 19,6
Alámerült hínárnövényzet borítása (%)	18,5 ± 22.9	6,3 ± 7,43	0,0	0,0	7,3 ± 10,3
Emerz növényzet borítása (%)	9,0 ± 3,4	20,3 ± 7,8	3,3 ± 1,0	5,3 ± 2,1	12,1 ± 2,5

F2. táblázat – Mintavételi helyek a láperdőben, valamint ezek vizsgálataink során felvett jellemzői. Többszöri mintavétel esetén a teljes mintavételi időszakra vonatkoztatott átlagot és szórást (± SD) tüntettük fel.

Rövidítés	**L1**	**L2**	**L3**	**L4**	**Cs1**	**Cs2**	**T1**	**T2**	**T3**
Élőhely-típus	láperdő	láperdő	láperdő	láperdő	időszakos csatorna	időszakos csatorna	tócsa a töltésen	tócsa a láperdő medrében	tócsa a töltésen
Gyűjtési időpontok	2009. ápr. 29., 2009. aug. 11.	2009. ápr. 29., 2010. márc.–2010. okt.	2009. ápr. 29., 2010. márc.–2011. júl.	2009. aug. 11.	2009. ápr. 29.	2009. ápr. 29.	2009. aug. 11.	2009. aug. 11.	2009. aug. 11.
Mintaszám	2	8	18	1	1	1	1	1	1
GPS koordináták	47°15’42.73”É 19°13’56.40”K	47°15’26.00”É 19°14’9.61”K	47°15’24.75”É 19°14’6.69”K	47°15’24.81”É 19°14’5.05”K	47°15’27.42”É 19°14’14.58”K	47°15’21.74”É 19°13’57.38”K	47°15’26.35”É 19°14’11.37”K	47°15’23.06”É 19°14’0.97”K	47°15’22.63”É 19°14’0.70”K
Átlagos mélység (cm)	-	51,9 ± 17,1	55,5 ± 16,9	-	-	-	-	-	-
T (^{o}C)	16,1 ± 1,4	15,2 ± 4,2	11,7 ± 7,3	19,25	13,7	13,8	21,1	19	19,7
Vezetőképesség (µS cm^{-1})	1034,5 ± 32,5	877,9 ± 76,8	922,4 ± 123,2	972,5	708	1041	390	1467	373
pH	7,4 ± 0,1	7,5 ± 0,2	7,4 ± 0,2	7,455	7,25	7,49	7,94	7,08	7,53
DO (mg/l)	-	4,4 ± 0,8	3,0 ± 1,9	-	-	-	-	-	-
Zavarosság (NTU)	-	0,8 ± 0,8	1,1 ± 1,1	-	-	-	-	-	-
NO_3-N (mg/l)	-	0,06 ± 0,07	0,04 ± 0,05	-	-	-	-	-	-
NH_4-N (mg/l)	-	0,05 ± 0,04	0,04 ± 0,06	-	-	-	-	-	-
PO_4-P (µg/l)	-	59,8 ± 29,1	34,1 ± 32,7	-	-	-	-	-	-
a-klorofill (µg/l)	-	1,5 ± 1,4	3,8 ± 4,2	-	-	-	-	-	-

F3. táblázat – Az Öreg-turján élőhelyein végzett 2008-as vizsgálatok során az öt vizsgált élőhelyen kimutatott Cladocera- és Copepoda-fajok listája (jelenlét: +, hiány: -) Vad (2009 és Vad *et al*. (2009a) alapján.

	Röv.	Ö1	Ö2	Ö3	Ö4	Ö5
COPEPODA						
Cyclopoida						
Cryptocyclops bicolor (Sars, 1863)	Cry_bic	+	+	-	-	+
Cyclops insignis Claus, 1857	Cyc_ins	+	+	+	+	+
Cyclops strenuus strenuus Fischer, 1851	Cyc_str	+	+	+	+	+
Diacyclops bicuspidatus (Claus, 1857)	Dia_bic	+	+	+	+	+
Ectocyclops phaleratus (Koch, 1838)	Ect_pha	+	+	-	-	+
Eucyclops serrulatus (Fischer, 1851)	Euc_ser	+	+	+	+	+
Macrocyclops albidus (Jurine, 1820)	Mac_alb	-	+	-	-	-
Macrocyclops distinctus (Richard, 1887)	Mac_dis	+	+	-	+	+
Macrocyclops fuscus (Jurine, 1820)	Mac_fus	+	+	+	+	+
Megacyclops viridis (Jurine, 1820)	Meg_vir	+	+	+	+	+
Thermocyclops dybowskii (Landé, 1890)	The_dyb	+	+	-	-	+
CLADOCERA						
Acroperus harpae (Baird, 1834)	Acr_har	-	+	-	-	-
*Alonella excisa (*Fischer, 1854)	Alo_exc	+	+	+	+	+
Ceriodaphnia laticaudata P. E. Müller, 1867	Cer_lat	-	-	+	-	+
Ceriodaphnia quadrangula (O. F. Müller, 1785)	Cer_qua	+	+	+	+	+
Ceriodaphnia reticulata (Jurine, 1820)	Cer_ret	+	+	-	+	+
Ceriodaphnia setosa Matile, 1890	Cer_set	-	-	+	+	+
Chydorus sphaericus (O. F. Müller, 1776)	Chy_sph	+	+	+	+	+
Daphnia curvirostris Eylmann, 1887	Dap_cur	+	+	+	+	+
Megafenestra aurita (Fischer, 1849)	Meg_aur	+	+	+	+	+
Oxyurella tenuicaudis (Sars, 1872)	Oxy_ten	+	+	-	-	-
Pseudochydorus globosus (Baird, 1843)	Pse_glo	-	-	+	-	-
Pleuroxus aduncus (Jurine, 1820)	Ple_adu	+	+	+	+	+
Scapholeberis mucronata (O. F. Müller, 1776)	Sca_muc	-	+	-	-	-
Scapholeberis rammneri Dumont et Pensaert, 1983	Sca_ram	+	+	+	-	+
Simocephalus exspinosus (Koch, 1841)	Sim_exs	+	+	+	+	+
Simocephalus vetulus (O. F. Müller, 1776)	Sim_vet	-	+	-	-	-
Tretocephala ambigua (Lilljeborg, 1900)	Tre_amb	+	+	-	-	+
Fajszám		21	25	17	16	22

F4. táblázat – A Cladocera és Copepoda csoportok, valamint ezeken belül az Öreg-turján vizeiben legnagyobb egyedsűrűségeket elérő három kisrák taxon denzitásának (egyed/l) évszakos alakulása.

	Tél			Tavasz			Nyár			Ősz		
	min.	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**
Ö1												
Cladocera	0,03	0,1	0,06 ± 0,03	0,44	390,01	2,50 ± 189,13	39,55	584,44	308,94 ± 289,11	0,50	743,79	210,46 ± 356,77
Copepoda	1,63	10,33	4,03 ± 4,21	12,67	38,33	22,92 ± 12,56	6,00	57,33333	29,64 ± 21,93	17,50	101,67	44,18 ± 38,82
Daphnia curvirostris	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	366,67	101,00 ± 177,83	0,44	486,67	143,89 ± 232,19	0,07	59,00	21,27 ± 26,00
Ceriodaphnia spp.	0,00	0,03	0,01 ± 0,02	0,00	8,67	2,50 ± 4,16	31,78	485,00	154,25 ± 221,03	0,03	648,89	173,62 ± 317,27
Simocephalus exspinosus	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	0,33	0,08 ± 0,17	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	0,89	0,42 ± 0,43
Ö2												
Cladocera	0,00	2,00	0,53 ± 0,98	0,44	331,43	38,28 ± 156,37	126,34	520,55	333,56 ± 163,92	10,44	125,91	47,42 ± 52,93
Copepoda	1,93	60,22	20,53 ± 26,79	17,78	197,11	97,61 ± 84,59	73,89	696,67	274,36 ± 287,89	24,66	123,17	69,29 ± 42,00
Daphnia curvirostris	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,22	88,44	33,72 ± 42,23	13,33	210,00	114,94 ± 84,83	0,00	2,00	0,67 ± 0,94
Ceriodaphnia spp.	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	148,67	38,28 ± 73,60	108,00	262,22	197,14 ± 64,56	0,00	111,58	32,67 ± 53,06
Simocephalus exspinosus	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	3,22	0,81 ± 1,61	0,00	8,89	3,06 ± 3,97	0,22	8,00	4,16 ± 3,65
Ö3												
Cladocera	0,00	1,24	0,32 ± 0,62	0,44	84,18	1,25 ± 40,12	9,10	624,50	175,17 ± 299,78	1,56	95,56	47,61 ± 39,45
Copepoda	3,60	23,67	12,92 ± 8,30	24,89	137,22	59,96 ± 52,54	4,22	47,67	20,92 ± 19,69	7,78	21,67	13,47 ± 6,31
Daphnia curvirostris	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	41,67	16,46 ± 19,49	0,00	501,00	125,50 ± 250,33	0,00	0,00	0,00 ± 0,00
Ceriodaphnia spp.	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	4,98	1,25 ± 2,49	1,11	21,67	10,89 ± 10,41	0,00	22,78	8,86 ± 9,75
Simocephalus exspinosus	0,00	0,00	0,04 ± 0,09	0,00	49,00	14,86 ± 23,09	4,18	31,33	17,56 ± 14,00	1,56	63,89	36,20 ± 27,53
Ö4												
Cladocera	0,00	1,53	0,38 ± 0,77	0,00	8,67	0,33 ± 4,09	1,11	3,55	2,61 ± 1,18	10,44	39,11	21,33 ± 13,77
Copepoda	7,33	11,03	8,73 ±1,64	22,67	26,44	24,61 ± 1,70	8,22	10,44	9,15 ± 0,98	3,33	17,78	10,72 ± 6,50
Daphnia curvirostris	0,00	0,33	0,08 ± 0,17	0,00	0,89	0,22 ± 0,45	0,00	0,67	0,22 ± 0,32	0,00	1,78	0,61 ± 0,84
Ceriodaphnia spp.	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	0,89	0,33 ± 0,43	0,20	3,11	0,99 ± 1,42	0,00	7,78	2,33 ± 3,65
Simocephalus exspinosus	0,00	0,00	0,3 ± 0,6	0,00	5,11	1,72 ± 2,41	0,00	2,03	1,06 ± 1,10	8,89	31,33	17,61 ± 10,47
Ö5												
Cladocera	0,00	32,78	8,35 ± 16,29	0,00	659,45	5,14 ± 310,93	1398,01	3303,34	2124,50 ± 904,11	90,44	1879,34	935,78 ± 733,18
Copepoda	99,33	134,45	116,64 ± 16,39	67,11	148,33	114,97 ± 34,21	1,67	137,78	47,36 ± 61,41	80,00	196,67	128,89 ± 55,71
Daphnia curvirostris	0,00	32,22	8,06 ± 16,11	0,00	517,78	176,25 ± 244,05	160,00	1056,67	585,89 ± 390,43	31,33	481,67	293,67 ± 189,00
Ceriodaphnia spp.	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	20,56	5,14 ± 10,28	895,56	2185,00	1430,98 ± 577,11	3,56	1270,00	360,47 ± 607,74
Simocephalus exspinosus	0,00	0,00	0,14 ± 0,28	0,00	5,00	1,25 ± 2,50	8,33	33,33	20,00 ± 11,3	17,11	116,67	56,78 ± 43,07

F5. táblázat – A Cladocera és Copepoda csoportok, valamint ezeken belül láperdő nyílt vizében (L3 hely) legnagyobb egyedsűrűségeket elérő négy kisrák taxon denzitásának (egyed/l) évszakos alakulása a két mintavételi év (2010 és 2011) során.

	Tél			**Tavasz**			**Nyár**			**Ősz**		
	min.	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**	**min.**	**max.**	**átlag ± SD**
Cladocera	0,00	42,16	10,69 ± 20,98	0,00	39,98	14,16 ± 19,14	19,67	160,11	62,10 ± 56,19	122,78	148,01	132,77 ± 13,41
Copepoda	0,17	1,47	0,86 ± 0,54	0,13	75,12	13,54 ± 30,18	0,20	2,73	1,25 ± 1,12	1,33	2,10	1,78 ± 0,40
Daphnia curvirostris	0,00	42,16	10,69 ± 20,98	0,00	39,98	13,05 ± 19,76	0,00	54,00	18,23 ± 25,66	122,44	147,78	131,97 ± 13,79
Daphnia longispina	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	2,73	0,55 ± 1,09	0,00	159,78	39,69 ± 67,64	0,00	0,00	0,00 ± 0,00
Ceriodaphnia reticulata	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	2,40	0,40 ± 0,98	0,07	18,30	3,81 ± 8,10	0,00	1,33	0,44 ± 0,77
Cyclops strenuus	0,17	0,53	0,31 ± 0,16	0,00	59,26	10,33 ± 23,98	0,00	0,00	0,00 ± 0,00	0,00	0,37	0,12 ± 0,21

F6. táblázat – A fitoplankton biomassza (mg/l) vertikális eloszlása a növényzet mellett a három nap déli mintavételi időpontjában. 0–20, 20–40 és 40–60 az egyes mintavételi rétegeket jelölik, cm-ben kifejezve.

	JÚLIUS			**AUGUSZTUS**			**SZEPTEMBER**		
	0–20	**20–40**	**40–60**	**0–20**	**20–40**	**40–60**	**0–20**	**20–40**	**40–60**
Cyanobacteria	0,75	3,01	4,04	0,04	0,39	3,04	0,16	0,56	0,82
Chrysophyceae + Xanthophyceae	0,00	0,00	1,83	0,00	0,06	1,83	0,00	0,00	0,01
Bacillariophyceae	0,00	0,02	0,00	0,01	0,02	0,00	0,04	0,09	0,02
Cryptophyta	0,01	0,69	0,44	0,00	0,00	0,44	0,19	0,55	0,23
Euglenophyta	0,05	0,00	0,00	0,01	0,02	0,00	0,10	0,15	0,28
Chlorophyceae	0,01	0,04	0,06	0,00	0,00	0,06	0,00	0,02	0,03
Nedves tömeg	0,83	3,76	6,38	0,06	0,49	5,37	0,50	1,37	1,40
Szén biomassza	0,12	0,53	0,89	0,01	0,07	0,75	0,07	0,19	0,20

F7. táblázat – Az egyes fitoplankton taxonok biomasszájának (µg/l) vertikális eloszlása a növényzet mellett a három nap déli mintavételi időpontjában, 0–20, 20–40 és 40–60 az egyes mintavételi rétegeket jelölik, cm-ben kifejezve.

	JÚLIUS			AUGUSZTUS			SZEPTEMBER		
	0–20	20–40	40–60	0–20	20–40	40–60	0–20	20–40	40–60
CYANOBACTERIA									
Chroococcus minutus (Kütz.) Näg.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	5,9
Cyanothece aeruginosa (Nägeli) Kom.	161,4	1771,4	1556,7	0,7	0,0	1690,9	2,9	11,6	5,8
Planktothrix agardhii (Gom.) Anagn. et Kom.	500,1	926,6	2281,0	31,1	320,8	1140,5	132,2	461,7	646,4
Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Anagn. et Kom.	35,3	39,6	118,8	2,2	29,7	118,8	13,0	62,7	62,7
Pseudanabaena sp.	4,8	14,3	0,0	0,0	3,6	0,0	1,6	0,0	6,2
Rhabdoderma lineare Schmid. et Laut.	11,5	112,1	0,0	0,0	17,2	0,0	0,0	0,0	68,9
Spirulina abbreviata Lemm.	0,5	1,2	0,8	0,0	0,1	0,8	0,0	0,7	0,2
Spirulina laxissima G. S. West	7,4	11,0	33,0	0,6	11,0	33,0	0,0	0,0	0,0
Synechococcus sp.	23,1	22,9	0,0	0,3	0,0	0,0	2,2	8,2	14,8
Woronichinia naegeliana (Ung.) Elenk.	4,4	110,4	54,6	0,3	10,2	54,6	11,9	14,8	13,1
CHRYSOPHYCEAE									
Dinobryon divergens Imhof	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	4,2	0,0	0,0	0,0
Dinobryon sertularia Ehrbg.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0
Syncrypta sp.	0,0	0,0	1830,4	0,0	61,6	1830,4	0,0	0,0	0,0
XANTHOPHYCEAE									
Gloeobotrys limneticus (G. M. Smith) Pascher	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0	0,0	0,9	0,0	11,8
BACILLARIOPHYCEAE /PENNALES/									
Achnanthidium minutissimum (Kütz.) Czarn.	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cocconeis placentula Ehrbg.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0
Epithemia sp.	0,0	0,0	0,0	8,8	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Fragilaria capucina var. *rumpens* (Kütz.) Lange-Bert.	2,6	0,0	0,0	0,4	2,0	0,0	2,6	10,3	13,7
Fragilaria tenera (W. Smith) Lange-Bert.	0,0	0,0	0,0	0,0	2,2	0,0	1,0	7,6	3,8
Fragilaria ulna (Nitzsch.) Lange-Bert.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	22,7	0,0	0,0
Fragilaria ulna var. *acus* (Kütz.) Lange-Bert.	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Gomphonema olivaceum (Horn.) Bréb.	0,0	18,5	0,0	0,0	0,0	0,0	2,0	0,0	0,0
Navicula gregaria Donkin	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,3	0,0	0,0
Navicula sp.	0,0	0,0	0,0	0,0	16,5	0,0	5,6	7,1	0,0
Nitzschia acicularis (Kütz.) W.M. Smith	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	11,4	0,0
Nitzschia gracilis Hantzsch	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	3,0	29,9	6,0
Nitzschia palea (Kütz.) W.Smith	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0	2,2	26,2	0,0
CRYPTOPHYTA									
Chroomonas coerulea (Geitl.) Skuja	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0	0,0
Cryptomonas marssonii Skuja	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cryptomonas ovata Ehrbg.	13,2	653,4	435,6	0,0	0,0	435,6	181,4	530,1	230,9
Cryptomonas phaseolus Skuja	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Cryptomonas rosratiformis Skuja	0,0	38,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,1	16,4	0,0
Rhodomonas lens Pasher & Ruttner	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	0,0	0,0
EUGLENOPHYTA									
Euglena acus Ehrbg.	41,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Euglena viridis Ehrbg.	0,0	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0	96,7	139,2	174,0
E*uglena sp*	12,1	0,0	0,0	4,0	18,2	0,0	7,9	15,7	109,9
Phacus curvicauda Swir.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
CHLOROPHYTA /CHLOROPHYCEAE/									
Chlamydomonas globosa Snow	1,1	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0	1,4	2,9
Chlamydomonas reinhardtii Dang.	2,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,8	3,1	21,4
Chlamydomonas sp1.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0

F7. táblázat – Folyt.

	JÚLIUS			AUGUSZTUS			SZEPTEMBER		
	0–20	**20–40**	**40–60**	**0–20**	**20–40**	**40–60**	**0–20**	**20–40**	**40–60**
Chlamydomonas sp2.	0,0	0,0	0,0	0,2	0,0	0,0	0,0	0,6	0,0
Monoraphidium arcuatum (Korš.) Hind.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,2
Monoraphidium griffithii (Berk.) Kom. et Legn.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	4,2	0,0
Quadrigula lacustris (Chod.) G. M. Smith	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0
Desmodesmus intermedius (Chod.) E. Hegew.	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	4,5	0,0
Sphaerocystis schroeteri Chod.	6,1	38,5	64,8	0,2	0,0	64,8	0,7	0,0	2,6

F8. táblázat – A kisrákok egyedsűrűségének (egyed/l) napszakos alakulása az egyes vízrétegekben a három napszakos periódus alatt (az adatok a három ismétlés átlagai ± SE; NK = növényzethez közel, KR = lápszem központi része).

Mélység (cm)		Napfelkelte		Dél		Naplemente		Éjjel	
		NM	**KR**	**NM**	**KR**	**KR**	**KR**	**NM**	**KR**
Július	**0–20**	123,3 ± 24,7	42,0 ± 11,4	396,0 ± 174,2	234,7 ± 142,0	344,0 ± 109,2	903,3 ± 83,5	21,3 ± 4,8	10,7 ± 1,3
	20–40	9,3 ± 5,3	1,3 ± 0,7	28,0 ± 3,5	46,0 ± 21,0	42,0 ± 8,3	39,3 ± 8,4	0,7 ± 0,7	0,7 ± 0,7
	40–60	4,0 ± 2,0	0,0 ± 0,0	10,7 ± 2,4	6,0 ± 0,7	7,3 ± 5,5	1,3 ± 1,3	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
Aug.	**0–20**	172,7 ± 62,7	48,7 ± 7,51	416,7 ± 42,3	188,7 ± 100,3	326,7 ± 59,0	441,3 ± 57,8	169,3 ± 97,1	111,3 ± 24,9
	20–40	10,0 ± 4,2	9,3 ± 1,8	138,7 ± 58,7	92,0 ± 51,6	43,3 ± 3,7	32,7 ± 8,4	96,7 ± 45,4	94,0 ± 45,0
	40–60	5,4 ± 3,5	2,0 ± 1,2	38,7 ± 11,2	6,7 ± 4,8	5,3 ± 3,5	6,0 ± 2,3	4,7 ± 0,7	2,7 ± 1,3
Szept.	**0–20**	8,0 ± 3,1	0,0 ± 0,0	18,7 ± 4,1	16,0 ± 4,2	33,3 ± 2,4	14,7 ± 2,7	35,3 ± 14,3	13,3 ± 4,7
	20–40	2,0 ± 1,3	0,0 ± 0,0	6,7 ± 2,4	3,3 ± 0,7	5,3 ± 2,9	2,7 ± 1,3	8,7 ± 0,7	7,3 ± 1,8
	40–60	1,3 ± 1,2	0,0 ± 0,0	0,7 ± 0,7	0,0 ± 0,0	2,0 ± 1,2	2,0 ± 1,2	5,3 ± 1,3	0,7 ± 0,7