

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

SZEKERES JÓZSEF

2024



Vízi makroszkopikus gerinctelen együttesek térbeli változatossága a Dunában

Szekeres József

Doktori (PhD) értekezés

ELTE TTK Környezettudományi Doktori Iskola, Környezetbiológia Doktori Program

DOI azonosító: 10.15476/ELTE.2024.350

Doktori Iskola vezetője:	Dr. Turányi Tamás, DSc egyetemi tanár
Környezetbiológia	Dr. Tóth Erika, DSc
Programvezető:	egyetemi tanár
Témavezető:	Dr. Farkas János, PhD egyetemi adjunktus, ELTE TTK, Biológiai Intézet, Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék
Konzulens:	Dr. Boda Pál, PhD tudományos főmunkatárs HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet
A dolgozat készült:	HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont, Vízi Ökológiai Intézet

Budapest, 2024

Tartalomjegyzék

1.	Prológus	3
2.	Bevezetés	3
2.1.	A Duna nemzetközi kutatásának rövid történeti áttekintése	6
3.	Mélységi és parti mintavételi módszerek összehasonlítása a Dunán.....	7
3.1.	Bevezetés.....	7
3.2.	Célkitűzések	8
3.3.	Anyag és módszer	9
3.4.	Eredmények.....	20
3.5.	Diszkusszió.....	26
4.	Magasabbrendű rákok elterjedése a Dunában.....	29
4.1.	Bevezetés.....	29
4.2.	Célkitűzések	32
4.3.	Anyag és módszer	32
4.4.	Eredmények.....	33
4.5.	Diszkusszió.....	36
5.	Kagylóhéjak élőhely módosító szerepe a Dunában	45
5.1.	Bevezetés.....	45
5.2.	Célkitűzések	47
5.3.	Anyag és módszer	48
5.4.	Eredmények.....	51
5.5.	Diszkusszió.....	58
6.	Összefoglalás	61
7.	Summary.....	62
8.	Köszönetnyilvánítás.....	63
9.	Irodalomjegyzék	63
10.	Függelék.....	84

1. Prológus

Gyerekként nagyapám hétvégi telkén kialakított tavacskájában ismerkedtem először a vízfelszín alatti élővilággal. Ez meghatározó élmény volt számomra, ezért már az egyetem első éveiben a VITUKI Hidrobiológiai Osztályának munkatársaival jártam ki terepre.

Bár szakmai pályámon sokféle „vizes” témájú kutatásban vettem részt, érdeklődésem középpontjában mindig is a Duna, és a benne élő vízi gerinctelenek állatok maradtak. A kiszámíthatatlan, titokzatos és tekintélyes méretű folyam mélyén élő, igazán változatos életmódú közösség lenyűgözött sokféleségével. Az állatok gyűjtése, a mintavétel ráadásul igazi kihívást jelent a terepen dolgozók számára, ami egyedülállóan izgalmassá teszi a nagy folyók makroszkopikus gerinctelenjeivel való ökológiai kutatómunkát.

A dolgozatomban bemutatott kérdések és témakörök egyik legmeghatározóbb szakmai élményanyagom, a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során gyűjtött tapasztalatokon alapulnak, és remélhetőleg jól tükrözik, hogy a folyamkutatás igazi kaland: a szakmai felfedezéseknek és a módszertani megújulásnak valószínűleg nemigen lehet határa.

2. Bevezetés

Az évszázadok óta tartó emberi tevékenységeknek köszönhetően mára a természetes élőhelyek jelentős mértékű degradációtól szenvednek (Eastwood és mtsai., 2023). Különösen igaz ez a nagy vízgyűjtővel rendelkező, hosszú utat megtevő folyóinkra, amelyek útjuk során számos régiót, országot érintenek. A 2 857 km hosszú Duna Európa második legnagyobb vízgyűjtőjével rendelkezik a maga 801 463 m²-nyi területével. A folyam mentén elhelyezkedő számos nagy népességű város, az intenzív ipari és mezőgazdasági tevékenység számottevő antropogén eredetű hatással van úgy a folyam morfológiájára, hidrológiájára, kémiai összetételére, mint a Duna vizes élőhelyeinek flórájára és faunájára (Liška és mtsai., 2008; Kolarević és mtsai., 2011; Liška és mtsai., 2015). A Duna egyben a világ „legnemzetközibb” folyója: összesen 10 országon halad át, és további hét ország területe tartozik kisebb-nagyobb hányadban a Duna-medencéhez. Magyarország teljes egészében a Duna vízgyűjtőjének a része.

A Duna vízminőségét érintő antropogén hatások sokrétűek, és jelentősen befolyásolják a víz fizikai, kémiai és biológiai tulajdonságait. A gátak és a folyamszabályozási műtárgyak megváltoztatják az áramlási feltételeket, a mezőgazdaságból és iparból származó kibocsátások szennyezőanyagokkal terhelik a vizet, az idegenhonos fajok betelepítése és passzív transzportja

szintén veszélyezteti az ökoszisztémát. A Duna vízminőségének megőrzése és javítása érdekében kulcsfontosságú a fenntartható vízgazdálkodás és a szennyezés csökkentése, az emberi tevékenységek hatásainak monitorozása és szabályozása.

Az ICPDR (International Commission for the Protection of the Danube River) a Duna-medence vízgyűjtő területének védelmét szolgáló nemzetközi szervezet, amelyet az 1994-ben aláírt Duna-védelmi Egyezmény hívott életre. Fő feladatai közé tartozik a szennyezés csökkentése, a vízminőség javítása és az ökoszisztéma fenntarthatóságának biztosítása a Duna régiójában. A Nemzetközi Duna-expedíció (Joint Danube Survey, JDS) az ICPDR által szervezett átfogó tudományos felmérés, amelyet hatévente végeznek 2001 óta a Duna teljes hosszán, hogy pontos adatokat gyűjtsenek a folyó vízminőségéről, biodiverzitásáról és szennyezettségi állapotáról. 2013-ban személyesen vehettem részt a Harmadik Nemzetközi Duna-expedícióban egy dunamenti országok biológusai által alkotott kutatói csoport tagjaként. Feladatom a vízi makroszkopikus gerinctelenek mélyvízi mintavételének kivitelezése volt. Ez lehetőséget adott arra, hogy ennek a felmérésnek az eredményeire támaszkodva vizsgáljam azt a módszertani kérdést, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelen együttesek szerkezetének változásai a Duna hosszanti profilja mentén milyen mintavételi módszertannal érhető tetten a legjobban, illetve a Duna szerepét a ponto-kaszpikus fajok elterjedésében. Az expedíció során azt tapasztaltuk, hogy a nemrég betelepült invazív kagyló fajok élő példányai és héjai óriási tömegben jelenhetnek meg bizonyos meder területeken. Ez a terepi tapasztalat adta az ötletet, hogy az invazív fajok megtelepedésének egyik előre nem látható hatását kísérletesen is megvizsgáljuk, azaz rámutassunk az üres kagylóhéjak fizikai struktúraként való hasznosulásának jelentőségére.

A három kutatási téma eredményei három, referált folyóiratokban megjelent publikáció alapján állítottam össze ebben az értekezésben, melyeknek első, illetve társszerzője voltam (Szekeres és mtsai., 2019; Borza és mtsai. 2015 és Bódis és mtsai., 2014a). Az alábbiakban az egyes témák általános áttekintését és a célkitűzéseket foglaltam össze.

A vízfolyások környezeti jellemzői és az élőhelyek ökológiai adottságai folyamatosan változnak a folyó mentén, és ezek a változások meghatározzák a folyóban élő közösségek struktúráját és működését (Vannote és mtsai., 1980). A folyóban végbemenő ökológiai folyamatok tanulmányozásának alapfeltétele a megfelelő mintavételi eljárással való adatgyűjtés. A mélyebb, nagyobb folyók vizsgálatakor napjainkban is legelterjedtebben a sekély vízfolyásokra (ún. lábalható, vagy gázolható vizek) kidolgozott módszerek használatosak a vízi makroszkopikus gerinctelenek gyűjtésére (Flotemersch és mtsai., 2001). Ebből következik, hogy a jelenleg elérhető szabványokban és protokollokban leírt mintavételi

módszerek és alkalmazott eljárások fizikailag nem képesek a folyó összes élőhelyét mintázni, ezáltal a vízi makroszkopikus gerinctelen fauna teljes feltárása nem lehetséges. A mélyvízi régióban élő szervezeteket csak speciális eszközökkel lehet gyűjteni. A szakképzett humán erőforrásbeli, technikai és ezáltal a jelentős mértékű anyagi ráfordítás miatt ezeket a módszereket nem is alkalmazzák rutinszerűen a monitoring során, és csak célzott ökológiai vizsgálatok esetén használják. A felsorolt okok miatt kiemelt jelentősége van a nagy térléptékű, tehát a Duna egészére kiterjedő, több mintavételi módszert alkalmazó szisztematikus felmérésnek, mint amilyen a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció keretén belül megvalósult. Korábban nem készült olyan tanulmány a Duna teljes terjedelmére vonatkozóan, amely tudományos igényességgel igazolta volna azt a terepi tapasztalatot, miszerint különböző mintavételi módszerek alkalmazásával eltérő adatsorok nyerhetők ugyanazon víztest makroszkopikus gerinctelen faunájának vonatkozásában.

A Duna inváziós folyosóként is szolgál, amely elsődleges útvonalat jelent a legkülönbözőbb vízi szervezeteknek, legyenek azok növények, vízi makroszkopikus gerinctelenek, vagy halak (Paunović és mtsai., 2015). Az ersényes rákok (Peracarida) csoportja meghatározó tagjai a dunai faunának, köztük - hasonlóan a puhatestűekhez - jelentős arányban találunk invazív fajokat (Karatayev és mtsai., 2009). Az őshonos Peracarida fajgyűttesek különösen ki vannak téve az inváziós nyomásnak. A legagresszívebben terjeszkedő fajok ponto-kaszpikus eredetűek, új faunaelemként való megjelenésükre folyamatosan számítani lehet, és további terjeszkedési kísérletek várhatók (Holdich & Pöckl, 2007). A Duna szerepének feltárása a Peracarida inváziók tekintetében aktuális ökológiai kérdéseket vet fel

Az invazív fajok közül az „ökoszisztéma-mérnöknek” nevezett fajok sajátos, az újonnan benépesített ökoszisztémára nézve jelentős hatással bíró szervezeteknek számítanak, ahol a megjelent faj képes megváltoztatni az élőhely fizikai, kémiai adottságait. Ennek egyik példája az kagylók héjából képződött, megtelepedésre alkalmas szubsztrátum jelenléte a folyómederben. Kísérletes tanulmányunkban a jelenség ökológiai relevanciáját vizsgáltuk a Duna hazai szakaszán.

Az egyes témakörökben megfogalmazott kutatási kérdéseinket és célkitűzéseket az azokat tárgyaló fejezetekben mutatom be.

A következő részben röviden, a teljesség igénye nélkül összefoglalom a Duna-medence több országát érintő összehangolt vizsgálatok történeti fejlődését.

2.1. A Duna nemzetközi kutatásának rövid történeti áttekintése

A világ legnemzetközibbnek tekinthető folyóját, a Dunát eleinte az egyes országok külön-külön, de egymáshoz hasonló módszerekkel vizsgálták. Mivel a vízszennyezés kémiai módszerekkel történő detektálása már aránylag korán biológiai vizsgálatokkal egészült ki, és a kommunális szennyezés, vagyis a szervesanyag-terhelés biológiai válaszreakciói már a huszadik század elejétől fogva szélesebb körben ismertek voltak (Kolkwitz és Marson, 1908, 1909), német dominancia hatására a Duna-medencében, így a KGST-országokban is az ún. „Szaprobiológiai Rendszer” alkalmazása vált általánosan elfogadottá. A vízmintáknak kezdetben a csillós egysejtűit, majd a plankton közösséget, azon belül is elsősorban a fitoplankton fajösszetételét és mennyiségi viszonyait kezdték vizsgálni, majd a tapasztalatok alapján felállított érzékenységi skála mentén besorolt élőlények jelenléte és tömegessége alapján jellemezték a Duna állapotát (Sládeček, 1973).

A több országra kiterjedő hossz-szelvény menti Duna-vizsgálatokat történetileg azok a kétoldalú határvíz-vizsgálati programok előzték meg, amelyek a Duna-medence mentén fekvő egymással határos országok közötti vízminőség ellenőrző tevékenységet jellemezték egészen a nyolcvanas évek végéig. Magyarország a Duna mentén, annak középső szakaszán fekszik, így központi helyzeténél fogva Ausztriával, Csehszlovákiával, Jugoszláviával, Romániával és a Szovjetunióval működött együtt a határfolyók vízminőség-ellenőrzésében, amely monitoring tevékenység tehát felölelte mind a nyugati-keleti relációban történő, mind pedig a KGST-tagországok közötti együttműködést.

A Duna nemzetközi vizsgálatának felvetésére a kilencvenes évek közepét követően került sor. A Nemzetközi Duna-expedíció ötletadó gazdája, szellemi atyja a VITUKI III. Vízminőség-védelmi Intézetének igazgatója, Literáthy Péter volt, aki 1991-92-ben részt vett a Cousteau Alapítvány első nagy Duna-felmérésének megszervezésében és megvalósításában. Ennek során a folyam csaknem teljes szakaszán 50 mintavételi szelvényében egy olyan üledék- és kagyló-mintavételi programra került sor, amelynek eredményeképpen fel lehetett tárni a Duna szervetlen és szerves mikroszennyező komponenseinek térbeli, azaz hossz-szelvény menti alakulását (Cousteau, 1993).

Literáthy Péter jól látta, hogy homogén, vagyis jó minőségű adatokat csak az azonos összetételű szakértői csapat által kivitelezett mintavétel nyújthat, másrészt pedig a részletes vizsgálati programot a teljes folyamszakaszra kiterjedően a folyásirány mentén, tehát a vízzel együtt haladva – lehetőleg hajó alkalmazásával - kell végrehajtani. Ezért tehát ez lett az a módszertani alapvetés, amely meghatározta az első három JDS program kivitelezésének

módját: egyetlen nemzetközi kutatói csapat (Core Team), azonos módszertant alkalmazva hajózott végig a Duna mentén.

Az adminisztratív előkészítését a Nemzetközi Duna-védelmi Bizottság (International Commission for the Protection of the Danube River, ICPDR), a tudományos program koordinációját pedig az ICPDR Monitoring and Assessment szakértői csoportja (MA Expert Group) végezte. Azóta is ilyen módon szervezik meg minden hatodik évben a soron következő nemzetközi Duna-mintavételi programot (<https://www.icpdr.org/>).

3. Mélységi és parti mintavételi módszerek összehasonlítása a Dunán

3.1. Bevezetés

A különböző élőlény-csoportok közösségi jellemzőinek (pl. fajgazdagság és fajössztétel, relatív abundancia, funkcionális metrikák, stb.) pontos becslése alapvető követelmény a környezeti monitorozás és értékelés során, melynek előfeltétele a jó minőségű alapadat (Cao és mtsai., 2003). A terepi mintavételezés meghatározó lépés az állományjellemzőkre vonatkozó következtetések levonásában, amelynek hatékonysága azonban számos tényezőtől függhet. Az édesvízi ökoszisztémák esetében például jól ismert, hogy a viszonylag sekély (lábalható) patakok reprezentatív mintavétele könnyebben elvégezhető, mint a nagy folyóké. A nagy folyók mélyvízi régiójában lévő élővilág mintavétele folyamatos kihívást jelent az édesvízi ökológusok számára. Bár a partmenti együttesek szerveződéséről és reprezentatív mintavételezéséről egyre több ismeret áll rendelkezésre (Erős és mtsai., 2008; Flotemersch et al, 2006), a partmenti állomány összetételére és a bióta tér-, és időbeli eloszlására vonatkozó információk számos taxon esetében még mindig szórványosak (Collier és mtsai., 2013; Flotemersch és mtsai., 2011; Szalóky és mtsai., 2014).

A makroszkopikus vízi gerinctelenek a nagy folyók ökoszisztémájának fontos résztvevői, és elterjedten használják őket az ökológiai állapotértékelésben (Angradi és mtsai., 2009; Blocksom & Johnson, 2009). A legtöbb állapot értékeléssel foglalkozó tanulmány azonban csak a part menti (ripális) minták alapján jellemzi az állomány szerkezetét. Ez azért sajnálatos, mert a part menti területek a nagyobb folyókban az élőhelynek csak egy elenyésző részét alkotják (Szalóky és mtsai., 2014). Valójában az élőhelyek fizikai adottságai (pl. hidraulikai és üledékparaméterek) jelentősen eltérhetnek a part közeli és a mélyvízi (mediális) területek között, ami tükröződhet a makroszkopikus vízi gerinctelen együttesek szerkezetében

(Angradi, Schweiger & Bolgrien, 2006; Collier, Hamer & Moore, 2014; Rempel, Richardson & Healey, 2000). Ezért a ripális zóna kizárólagos mintázásával nem alkothatunk teljesen valós képet a nagy folyók makroszkopikus gerinctelen állományainak szerkezetéről.

A makroszkopikus vízi gerinctelen együttesek szerkezetének változásai a folyók hosszanti profilja mentén jól ismert mintázat az édesvízi ökológiában (Stanković, 1962; Usseglio-Polatera & Beisel, 2002). A vízfolyás fokozatos hosszirányú átalakulásának Vannote és szerzőtársai (1980) által javasolt koncepcióját és keretrendszerét (River Continuum Concept) széles körben használják a vízi életközösségek vizsgálatakor. Számos tanulmány foglalkozik a környezeti változók és az antropogén hatások makroszkopikus vízi gerinctelen állományra gyakorolt hatásával (pl. Birk és mtsai., 2012; Paunović és mtsai. 2007; Rico és mtsai. 2016). Eddig azonban egyetlen összehasonlító tanulmány sem vizsgálta a Duna hosszanti profilja mentén a part menti és a mélyvízi makroszkopikus gerinctelen állományok közötti eltéréseket. Egy ilyen vizsgálat többek között segíthetne a kialakult tipológiai rendszerek finomításában, ami gyakran alapvető lépés az ökológiai állapotbecslésben (Erős és mtsai., 2017; Hering és mtsai., 2010). Eredményeink hozzájárulhatnak továbbá a nagyon nagy folyók parti és mélyvízi makroszkopikus gerinctelen állományok szerveződéséről és a mintavételezésnek a megfigyelt közösségi szerkezetre gyakorolt hatásáról szóló ismeretek bővüléséhez.

3.2. Célkitűzések

Munkánkban a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció egyedülálló adatsorát használjuk fel arra, hogy összehasonlítsuk a makroszkopikus gerinctelen fauna longitudinális mintázatát a Duna parti és mélyvízi mintái között.

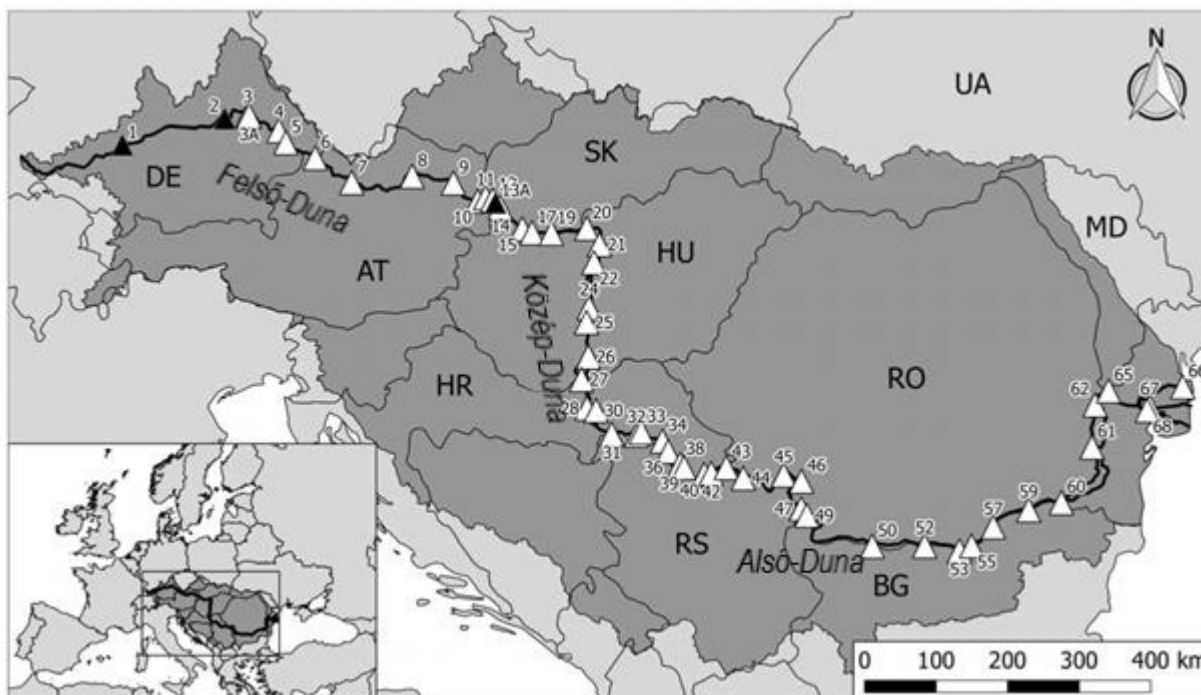
Megelőző tanulmányok alapján feltételezzük, hogy a mélyvízi régió gerinctelen faunája kevésbé diverz a folyam hossz-szelvénye mentén az élőhely homogénebb szerkezetének és az erősebb hidraulikai stressznek köszönhetően, legalábbis a part menti állományokhoz képest, amelyek általában nagyobb fajgazdagságot mutatnak (Angradi és mtsai., 2006; Rempel és mtsai., 2000). A folyó folyásiránya mentén, és különösen a Felső-, a Közép- és az Alsó-Duna-szakaszok között is fajkompozícióbeli különbségekre számítunk, mivel ezek hidromorfológiai jellemzőikben nagymértékben különböznek egymástól, legalábbis szakasz léptékében (Erős és mtsai., 2017; Literáthy és mtsai., 2002). A ripális és mélyvízi minták közötti fajösszetételbeli különbségek mértéke a hosszanti mintázathozhoz képest, valamint a különböző mintavételi módszerek alkalmazásának hatása a korábban alkalmazott szakasztipológia érvényességére nagyrészt ismeretlen a nagy folyók esetében.

Célkitűzéseim ebben a témakörben a következők voltak:

- a) A Duna ripális és mediális mélyvízi tájékának a vízi makroszkopikus gerincteleneken alapuló vizsgálata háromféle módszerrel a folyam teljes hossza mentén. Hogyan változik a makroszkopikus vízi gerinctelen együttesek szerkezete a Duna hosszanti profilja mentén? Milyen mértékű hasonlóságot mutat a makroszkopikus vízi gerinctelenek szerveződése a ripális és mélyvízi élőhelyek között?
- b) A különböző mintavételi módszerek által kimutatott taxonszám és a mintavételi erőfeszítés kapcsolatának bemutatása.
- c) Vannak-e olyan taxonok, amelyek jellemzik az adott mintavételi eljárással mintázott élőhelyek makroszkopikus gerinctelen közösségét?
- d) A Duna korábbi tipológiai felosztása miként érvényesül a részletes expedíciós felmérés adatai alapján?
- e) Javaslat kidolgozása nagy folyókra a mélységi mintavételezés szükséges, ill. kiegészítő voltának előzetes megítélésére.

3.3. Anyag és módszer

A 2001 óta hatévente végrehajtott Duna-expedíciók sorában a harmadikat 2013-ban szervezték meg az augusztus közepétől szeptember végéig tartó időszakban. A Duna mentén, Ulmtól (2581 fkm) a Deltáig (Kilia-ág, 18 fkm) összesen 68 helyszínen (53 főági, 15 mellékfolyó) vettek vízi makroszkopikus gerinctelen mintát háromféle módszer egyidejű alkalmazásával (**1. ábra, Függelék F-1. táblázat**). A helyszínek a tagországok részvételével, az ICPDR szakértői munkacsoportjának javaslatai alapján lettek kijelölve.



1.ábra. A Duna vízgyűjtőjének térképe (sötét árnyékos terület) a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció vizsgálati helyszíneivel <http://www.icpdr.org/jds/>). A térképen csak a Duna főági mintavételi helyek szerepelnek, a mellékfolyókból származó helyek nincsenek feltüntetve. A fekete háromszögek azokat a mintákat jelzik, ahol nem alkalmazták az összes mintavételi módszert a gyűjtés során. Országkódok: DE: Németország, AT: Ausztria, SK: Szlovákia, HU: Magyarország, HR: Horvátország, RS: Szerbia, RO: Románia, BG: Bulgária, MD: Moldova, UA: Ukrajna (Szekeres és mtsai. 2019 nyomán)

Az expedíció nemzetközi kutatói csoportjának (Core Team) összetételét az ICPDR Monitoring and Assessment szakértői munkacsoportja állította össze a tagországok jelölései alapján. A biológusokból, vegyészekből, hidromorfológusokból álló 21 tagú Core Team tagjai feleltek a mintavételekért és a hajókon történő mintafeldolgozás folyamatáért. A csapat egy román (Istros) és egy szerb (Argus) hajóval (**2. ábra**) vonult végig Regensburgtól a Fekete-tengerig másfél hónap alatt. A halállomány felmérését végző kutatók egy harmadik, osztrák hajóval (Wien) mozogtak nem szorosan követve az első két hajó haladását.



2. ábra. A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció kutató hajói: az ISTROS (fent) és az ARGUS (lent) (fotó: Jaroslav Slobonik)

Naponta átlagosan 1-3 helyszín vizsgálatára került sor, továbbá minden dunamenti országban nyílt napot, valamint sajtókonferenciát tartottak az érdeklődők számára.

A gerinctelen makrofauna felmérésére háromféle mintavételi módszert alkalmaztak a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során. Ebből kettő (MHS és KS) a ripális zóna, a harmadik a mélységi zóna (DWS) élettájain előforduló szervezetek gyűjtését célozta meg. Az expedíció kutatói csoportjának tagjaként személyesen vettem részt a makroszkopikus gerinctelenek vizsgálatában, ezek közül is mélységi tájékról származó mintavételi folyamatért feleltem.

1) *Multi Habitat Sampling (MHS)*

A mintavételi eljárás a standardizált AQEM módszer (AQEM Consortium, 2002) iránymutatását követte, a Duna-expedíció igényei szerinti speciális módosításokkal. A habitat specifikus gyűjtés a folyam ripális zónájában történt 25×25 cm élhosszúságú, 500 μ m szembőségű, 100 cm zsák-mélységű keretes kézi hálóval (**3. ábra**).



3. ábra. Az MHS mintavétel során alkalmazott kézháló (forrás: Graf és mtsai. 2015)

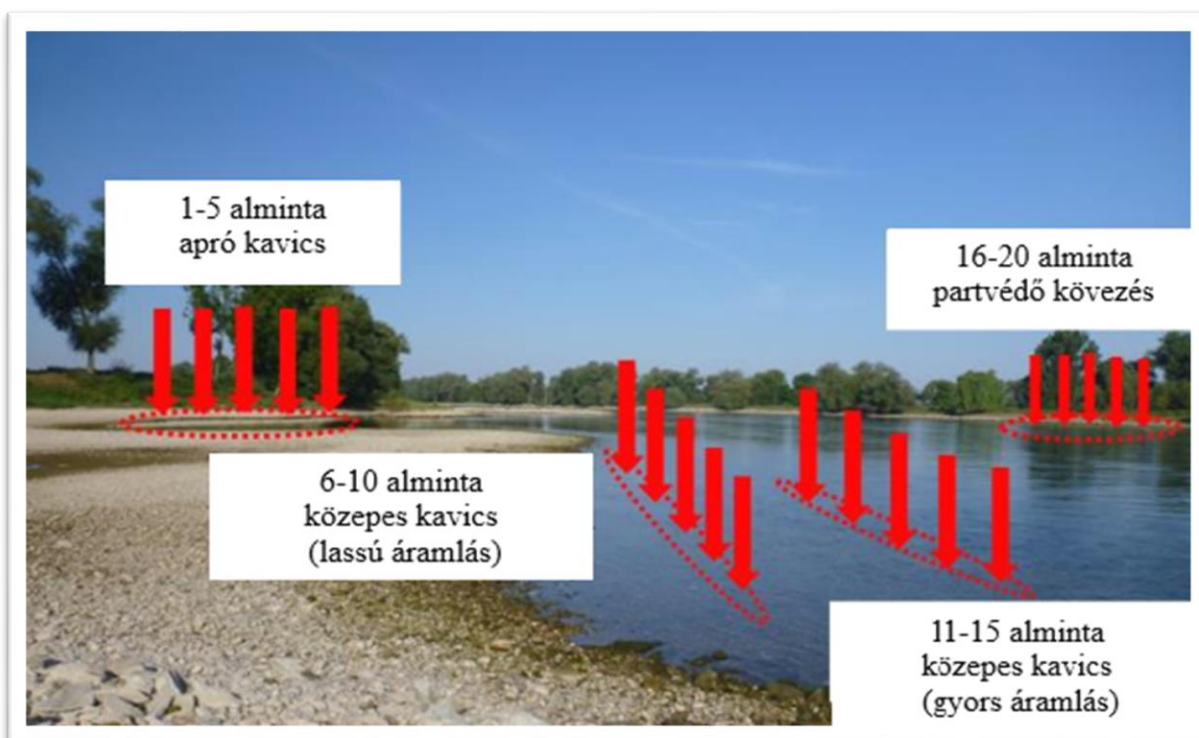
A mintavétel kivitelezése során a folyásiránnyal szemben, mederfenékre helyezett eszköz előtt az üledéket alaposan felkavarják kb. 25×25 cm-es területen (ez megegyezik a hálószájadék felületével), amit praktikusán a mintavevő személy a lábával végez, a csizma talpának mozgatásával a háló szájadéka előtti mederfelületen. A lebegő állapotba került szervezetek a víz mozgásával belesodródhatnak a hálóba. A módszerrel elérhető legmagyobb vízmélység 1.5 m (**4. ábra**).



4. ábra. A kézhálós mintavétel folyamata (fotó: Gengeliczky Atina)

Az élőhelyek előzetes felmérését a mintavételt megelőzően motorcsónakos bejárással végezték el a Duna mindkét partja mentén, annak érdekében, hogy átfogó képet kapjanak a vizsgált szakaszon előforduló élőhelyekről, így minél inkább reprezentatív legyen a mintavétel az adott Duna-szakaszra. Az AQEM módszer összesen 20 almintát ír elő egy helyszínen az elérhető élőhelyek részaránya szerinti elosztásban. 1 almintát vesznek abból az élőhelyből, amely eléri a legalább 5%-os lefedettséget. A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során ezzel szemben az adott helyszínen elérhető élőhelyekről (mint pl. a különböző kavicsmérettel jellemezhető partok, kőszórások, makrofiton, faágak) 5-5 almintát vettek, és ezeket elkülönítve kezelték.

Amennyiben a helyszínen a definiálható élőhelyek száma nem érte el a négyet, egyéb megkülönböztető jelleg alapján differenciálták őket (pl. eltérő vízsebesség, vízmélység). Összességében tehát minimum 20 almintát vettek egy mintavételi szakaszcól, mely négy különböző élőhelyről származott, minden elérhető habitatból 5 almintát. Öt habitat esetén 25 almintát került begyűjtésre (**5. ábra**).



5. ábra. Példa az elérhető habitatok és alminták felosztására Mühlau-nál (Graf és mtsai., 2015 nyomán)

A különböző habitatokból származó 5-5 alminták szeparált gyűjtése és feldolgozása lehetőséget adott a különféle vízi makroszkopikus gerinctelen szervezetek habitat-preferenciájára vonatkozó vizsgálatok elvégzésére (pl. Graf és mtsai., 2015). Dolgozatomban az almintákból származó adatokat összevontam, és az eredményeket és kiértékelésüket kompozit minta alapján végeztem el, tehát egy mintának tekintettem az egy helyszínről előkerült taxonok összességét.

2) Kick & Sweep (KS)

A parti, sekély zónában alkalmazott másik mintavételi eljárás az ún. „kick & sweep” módszer volt. A minták gyűjtése szintén a parti zónában történt 500 µm-es kézi hálózattal (Standard Pond Net) helyszínenként a Duna mindkét partján. A mintavételt végző személy könnyűbúvár öltözetben végezte a hálózást, így az elérhető vízmélység is nagyobb volt (kb. 1.8-2.0 m) a MHS-al szemben, ahol mellcsizmában álltak a vízben.

A mintavétel során a mintavevő az áramlásnak háttal, hátrafelé mozogva rugdosással felzavarja a mederanyagot, ezáltal lebegő helyzetbe hozza az ott élő szervezeteket, melyek a víz sodrása miatt a keverő-hálózó mozdulattal mozgatott kézi hálóba kerülnek. Szemben az MHS módszerrel, itt nem egy kvadrátnyi felületről, hanem transzekt mentén történik. A mintavétel időtartama 20 perc volt. Dolgozatomban az eredményeket és kiértékelésüket

kompozit minta alapján végeztem el, tehát egy mintának tekintettem az egy folyószelvény jobb és bal parti mintáiból előkerült taxonok összességét.

3) Mélyvízi kotróhálós mintavétel (*Deep Water Sampling – DWS*)

A 1.5 méternél mélyebb víz alatt lévő mederfenék élővilága csak speciális mintavevő módszerekkel és eszközökkel vizsgálható. A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során ún. keretes kotróhálót alkalmaztunk (**6. ábra**), melynek segítségével sikerrel mintáztuk a 22.7 méter mélyen lévő mederfelületet is (234 fkm, Giurgeni, Románia).



6. ábra. Kotróháló a vontatáshoz használt lánc előkével és kötéllel (szerző felvétele)

A kotrás motorcsónak segítségével történt, három fő összehangolt tevékenységgel. Egy fő a motorcsónakot kezelte, a másik kettő a kotróháló vízbe helyezését és felszínre hozását és ürítését végezte. A folyásiránnyal szembe állított csónakból dobtuk ki a kotróhálót, amely az elé helyezett láncsal és kötéllel együtt a mederfenékre süllyedt. A nehezékként használt lánc egyben segítette a kotróháló irányban tartását is. Ezután géperő segítségével vontattuk a kotrót, mely összegyűjtötte a mederanyagot a benne élő állatokkal együtt (**7. ábra**). A csónakba emelt üledéket vödörökbe tettük és kimostuk belőle az élő szervezeteket. A szilárd aljzathoz tapadt állatokat csipesszel és kefével távolítottuk el. Az egyes dunai mintavételi helyszíneken a kereszt-szelvény mentén 5 kotrást végeztünk, egymástól egyenlő távolságban.



7. ábra Kotróháló vontatása a mederfenéken motorcsónakból (Fotó: Jaroslav Slobodnik)

A metodika alkalmazására és részletes bemutatására több publikáció is elérhető (pl. Csányi és mtsai., 2012; Liška és mtsai., 2015; Szekeres és mtsai., 2019). A kereszt-szelvény menti kotrásokkal képet kaptunk a szelvény két partja közötti mélyvízi régió üledékének összetételéről és változatosságáról, a hossz-irányú felmérés pedig a domináns mederanyag minőségének változását mutatja meg a Duna mentén. Illusztrációként a szobi, a Budapest feletti, és bajai kotrásokból származó mederanyag képét rendeztük egymás mellé (**8-10. ábra**). Szobnál a durva kavics jellemző, Budapest felett kisebb méretű kavics és homok, míg Bajánál már a homok frakció a domináns.

Tekintettel arra, hogy dolgozatomban a mélységi tájék hossz-szelvény menti változatosságát vizsgálom, ezért az adatok kiértékelését kompozit minta alapján végeztem el, tehát egy mintának tekintettem az egy helyszínről, egy kereszt-szelvényből előkerült taxonok összességét.



8. ábra Mederüledék a Duna szobi kereszt-szelvényében



9. ábra Mederüledék a Duna Budapest feletti kereszt-szelvényében



10. ábra Mederüledék a Duna bajai kereszt-szelvényében. A bal oldali képen látható kövek a partvédő kövezésről származnak. (szerző felvételei)

Az alkalmazott három módszer ismertetése után az egyértelmű fogalomhasználat érdekében rögzítjük a későbbiekben használt terminológiát:

- *helyszín* – az expedíció tervezése során előre kijelölt dunai mintavételi helyszínek. Pl. JDS20 - a Duna Szobnál (1707 fkm)
- *alminta* - a MHS módszerél egy kvadrát minta, a KS-nél egy jobb-, vagy bal parti minta, a DWS esetében egy kotrás
- *minta* - egyféle módszerrel, egy szelvényből vett alminták összessége

Az adatelemzésekhez az egy helyszínről származó, egyféle módszerrel gyűjtött mintákat összevontan kezeltük kompozit mintaként. Az átlagos becsült taxon gazdagság változását rarefaction elemzéssel vizsgáltuk a vizsgált helyek számának függvényében (Flotemersch és mtsai., 2011; Gotelli & Colwell, 2001; Hughes és mtsai., 2012). A taxonszám becsléseket elvégeztük a három mintavételi módszerből származó adathalmalmazon külön-külön és összevont adathalmazon is, hogy megvizsgáljuk, hogyan járulnak hozzá a különböző mintavételi módszerek alkalmazásai a teljes taxongazdagság feltárásához (az összesített adatsor felhasználásával) a mintavételi ráfordítás növekedésével.

Kétdimenziós, nem-metrikus, többdimenziós skálázási analízist (NMDS; Legendre & Legendre, 1998) alkalmaztunk a makroszkopikus vízi gerinctelen együttesek hosszanti gradiens menti változásainak megjelenítésére. Az elemzéseket a három gyűjtési módszerre külön-külön végeztük el. Az egyes módszerek használatával nyert fajkészletek jelenlét-hiány alapú összehasonlításához Sørensen, az abundancia alapú elemzésekhez Bray-Curtis távolság függvényeket használtunk. ProTest elemzést (lásd pl. Mykrä, Heino & Muotka, 2008; Peres-Neto és Jackson, 2001) használtunk az együttesek térbeli változékonyságának mértékének számszerűsítésére a három gyűjtési módszer között. Ahhoz, hogy hogy maximalizáljuk az illeszkedést két mintavételi módszer ordinációs konfigurációja (NMDS) között a ProTest-elemzés Procrustes-rotációt használtuk. A Procrustes-féle illeszkedés statisztikai szignifikanciáját ezután permutációs teszt segítségével határoztuk meg (Peres-Neto & Jackson, 2001). Itt 999 permutációt használtunk a mintavételi módszerek közötti NMDS-rendezések páronkénti összehasonlításához. Az elemzéseket relatív abundancia és bináris adatokkal is elvégeztük.

Permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) használtunk a mintavételi módszer (part közeli vs. mélyvíz) és a minták elhelyezkedésének relatív fontosságának azonosítására a folyó hosszanti profilja mentén a fő hidromeomorfológiai szakaszok (Felső-, Közép- és Alsó-Duna) szerint. A jelenlét-hiány adatok esetében Sørensen indexet, míg relatív abundancia adatok elemzéséhez Bray-Curtis távolságfüggvényt alkalmaztunk. A PERMANOVA-t indikátorfaj-elemzéssel (Dufrene & Legendre, 1997) egészítettük ki, hogy

megvizsgáljuk, mely taxonok járultak hozzá leginkább az együttesek mintavételi módszer szerinti elkülönüléséhez, és hogy minden egyes módszer esetében jelentős indikátorfajokat találjunk. A legjobb indikátorfajok azokat tekintettük, amelyek csak egy adott mintavételi módszerrel vett mintákban fordulnak elő nagy gyakorisággal és abundanciával (további részletekért lásd pl. Dufrene & Legendre, 1997).

A továbbiakban *betadisper*, más néven PERMDISP2 eljárást használtuk annak vizsgálatára, hogy az egyes mintavételi módszerek között különbözik-e az állományok variabilitása. Ez a teszt a csoportszórások (varianciák) többváltozós homogenitását számszerűsíti, és a varianciák homogenitására vonatkozó Levene-teszt többváltozós analógja (Anderson, 2006; Anderson, Ellingsen, & McArdle, 2006). Hasonlóképpen, a Sørensen - indexet, valamint a Bray-Curtis indexet használtuk a jelenlét-hiány, illetve a relatív abundancia adatokhoz.

Végül k-means klaszteranalízist végeztünk, hogy teszteljük a szomszédos helyek szakaszolhatóságának (csoportosíthatóságának) konzisztenciáját a három mintavételi módszer esetében. A k-means elemzés az egyik leghatékonyabb és legszélesebb körben használt nem hierarchikus módszer, amely a helyszíneket a felhasználó által meghatározott számú csoportba sorolja úgy, hogy a pontok, és a kijelölt klaszterközpontok közötti variancia négyzet összegek minimálisra csökkenjenek (Hartigan & Wong, 1979; Pease és mtsai., 2011; Watts & Worner, 2009). Az elemzéseket különböző klaszterszámokkal (kettőtől tíz csoportig) végeztük el mind a jelenlét-hiány, mind a relatív abundancia adatok esetében, hogy megvizsgáljuk, a három módszer közül melyik osztályozás adja a legkonzisztensebb és legjobban interpretálható eredményeket. Felső határnak azért választottuk a 10 klasztert, mert a gerinctelen makrofauna adatok alapján ennyi szakaszra osztották a teljes Dunát (Moog és mtsai., 2006), és ennél több szakaszt egy publikáció sem különített el (**1. táblázat**).

1. táblázat. Moog és mtsai. (2006) által megállapított Duna-szakaszok és határaik. Az elkülönítéseket a folyam biológiai, fiziko-kémiai és hidrológiai adottságai alapján határozták meg.

Sorszám	Duna szakasz elnevezése	Folyamkilométer
1	Felső Duna-szakasz	2786-2581
2	Nyugati Alpok Duna-szakasz	2581-2225
3	Keleti Alpok Duna-szakasz	2225-2001
4	Alpokalja	2001-1791/1790
5	Magyar Duna-szakasz	1791/1790-1497
6	Pannon síkság Duna-szakasz	1497-1071
7	Vaskapui Duna-szakasz	1071-931

Sorszám	Duna szakasz elnevezése	Folyamkilométer
8	Nyugat-pontikus Duna-szakasz	931-378
9	Kelet-havasalföldi Duna-szakasz	378-100
10	Duna-Delta	100-0

Az osztályozások hatékonyságát a klaszterek számának növekedésével a magyarázott variancia növekedésének vizuális vizsgálatával értékeltük. A görbén jelentős csökkenés ún. „könyök” jelenléte a klaszterek optimális számát jelzi.

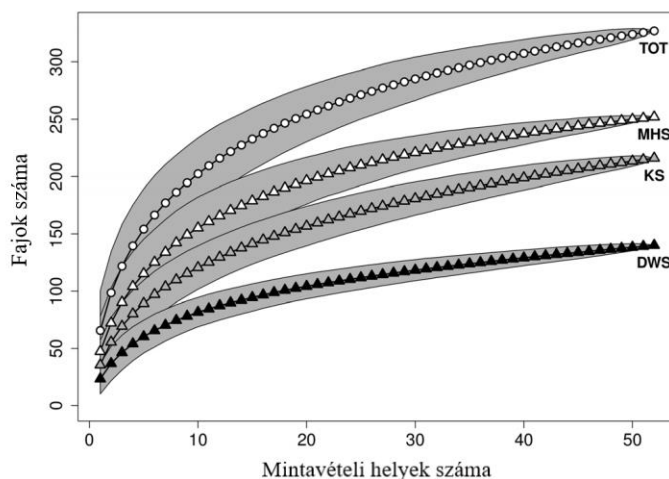
A rarefaction, NMDS, ProTest, PERMANOVA, indikátorfaj, betadisper (PERMDISP2) és k-means elemzéseket az R statisztikai környezetben (3.4.2 verzió; R Development Core Team, 2017) a Vegan csomaggal (Version 2.4-4; Oksanen és mtsai., 2017) végeztük el.

3.4. Eredmények

Fajgazdagság

A felmérés során a teljes Dunából összesen 252, 217 és 140 taxont gyűjtöttek az MHS, KS és DWS módszerekkel (további részletekért lásd az **Függelék F-2. táblázatát**).

Az MHS, KS és DWS módszerekkel átlagosan 46.8, 35.7 és 23.6 taxont gyűjtöttek be egy-egy helyszínről. A taxonok becsült átlagos száma a mintavételi helyek számának növekedésével nőtt (**11. ábra**).

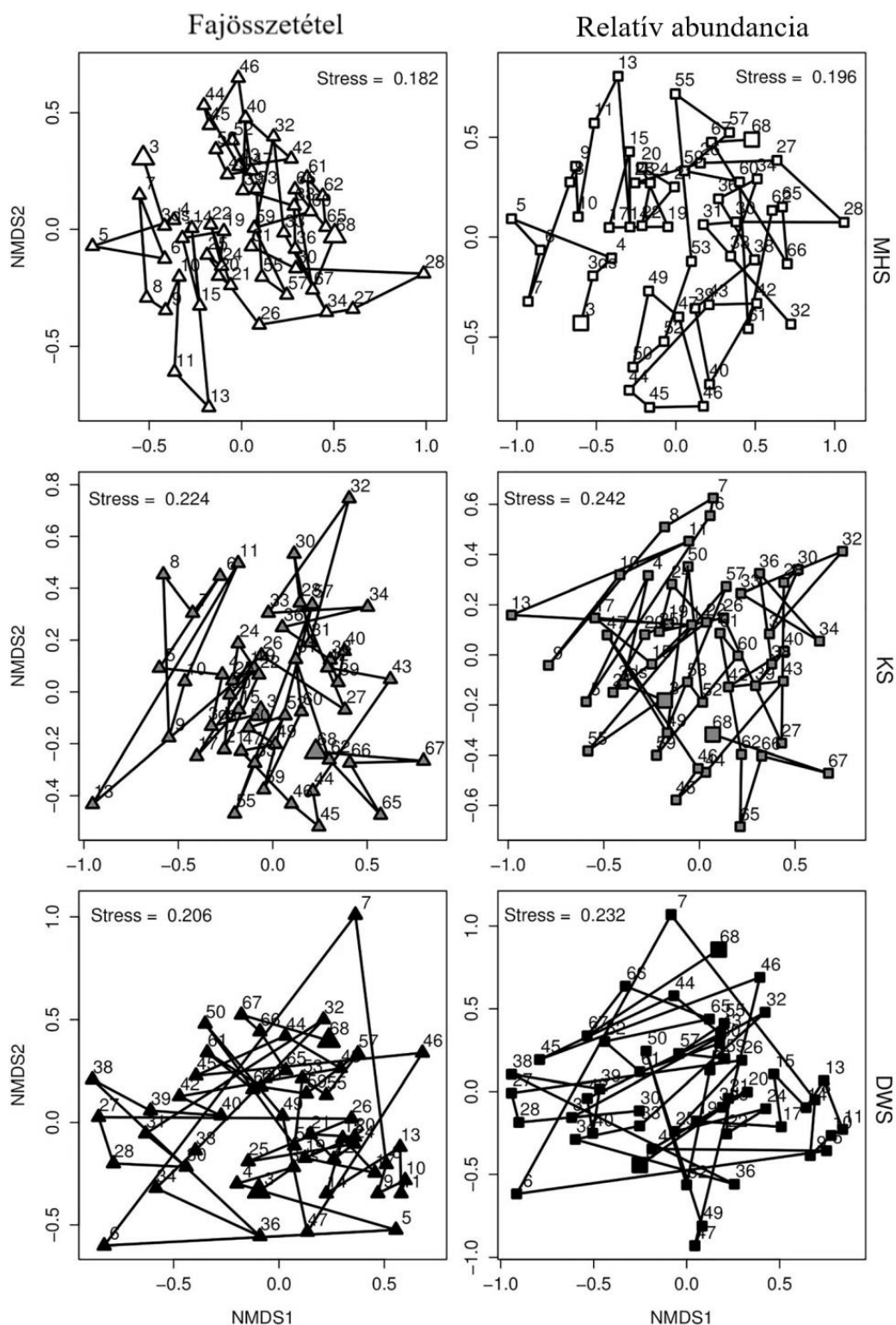


11. ábra A taxonok becsült száma a mintavételi helyek számának függvényében az egyes gyűjtési módszerek és az összevont (TOT = minden módszer együtt) adatsorok esetében. MHS = multihabitat mintavétel; KS = kick and sweep mintavétel; DWS = mélyvízi mintavétel (forrás: Szekeres és mtsai. 2019).

Bár az MHS mindig magasabb volt, a fajgazdagság becsült értékei hasonlóak voltak alacsony mintavételi erőfeszítés mellett az MHS és a KS esetében, és nem különböztek jelentősen egymástól egészen addig, amíg a mintavételezés el nem érte a legalább 18 helyet, ami után a fajgazdagság egyértelműen magasabb volt az MHS esetében. Ezzel szemben mindkét part menti mintavételi módszer nyolc minta után szignifikánsan több taxont gyűjtött össze, mint a DWS. Mindazonáltal az összevont minták rarefaction elemzése azt mutatta, hogy a különböző mintavételi módszerek bizonyos mértékig kiegészítették egymást a folyó teljes taxongazdagságának feltárásában, azaz a módszerek együttes alkalmazása mutatja a leginkább realisztikus képet a vízi dunai gerinctelen fauna összetételéről.

Egyezés és variabilitás a többváltozós elemzésekben

A nem-metrikus többdimenziós skálázási elemzések inkább a jelenlét-hiány, valamint a relatív abundancia nagyfokú változékonyságát mutatták, mint egyértelmű hossz-szelvény menti gradienseket (**12. ábra**). A ProTest-elemzés jelentős egyezést mutatott a minták térbeli változékonyságában a módszerek között, bár az összefüggések csak mérsékeltek voltak (**2. táblázat**). Számszerűen a korrelációs értékek 0.458 és 0.499 között változtak a jelenlét-hiány, illetve 0.394 és 0.462 között a relatív abundancia adatok esetében.



12. ábra A mintavételi helyszínek rendezése nem-metrikus többdimenziós skálázással, jelenlét-hiány és relatív abundancia adatok felhasználásával. MHS = multihabitat sampling; KS = „kick and sweep” mintavétel; DWS = mélyvízi mintavétel. A számok a mintavételi helyek kódját jelzik, a vonalak a helyszíneket kötik össze egymást követő sorrendben a hossz-szelvény mentén. A nagyobb méretű szimbólumok az első és az utolsó mintavételi helyszínt jelölik (térképen: 1. ábra) (forrás: Szekeres és mtsai. 2019).

2. táblázat A ProTest-elemzés eredménye, amelyek a makroszkopikus vízi gerinctelen minták térbeli változékonyságának korrelációját (felső átló) és p-értékeit (alsó átló) mutatják a gyűjtési módszerek között a jelenlét-hiány (p/a) és a relatív abundancia (relab) adatok esetében. Rövidítések: DWS: mélyvízi kotrás, KS: kick and sweep módszer, MHS: multihabitat módszer (forrás: Szekeres és mtsai. 2019).

p/a	MHS	KS	DWS	relab	MHS	KS	DWS
MHS	—	$c = 0.527$	$c = 0.459$	MHS	—	$c = 0.449$	$c = 0.395$
KS	$p < .001$	—	$c = 0.499$	KS	$p < .001$	—	$c = 0.461$
DWS	$p < .001$	$p < .001$	—	DWS	$p < .001$	$p < .001$	—

A permutációs varianciaanalízis az MHS, KS és DWS minták szignifikáns elkülönülését mutatta mind a bináris (pszeudo- $F = 17,76$, $p < .0001$), mind a relatív abundancia adatok alapján (pszeudo- $F = 6,89$, $p < .0001$). Közel azonos mennyiségű variáció kapcsolódott a módszer és a szakaszok közötti hatásokhoz mind a jelenlét-hiány, mind a relatív abundancia adatok esetében; és gyenge, bár szignifikáns kölcsönhatás is megfigyelhető volt a módszer és a szakaszok között (**3. táblázat**). Ezek az eredmények tehát azt mutatják, hogy az egy szakaszon belül vett parti és a mélységi területről vett minták különbségei akkorák lehetnek, mint a szakaszok közötti különbség a parti és mélységi mintákra külön-külön. Tehát legalább annyira meghatározza a közösség fajösszetételét az, hogy milyen módszerrel jutottunk az adathoz, mint az, hogy melyik szakaszon vettük a mintát. Számos taxon erős és szignifikáns indikátornak bizonyult a mintavételi módszerrel kapcsolatban (64 az MHS, 24 a KS és 7 a DWS esetében; lsd. **Függelék F-3. táblázat**).

3. táblázat A PERMANOVA (permutációs többváltozós varianciaanalízis) elemzés összefoglaló eredményei, amelyek megmutatják az állományváltozékonyság magyarázott variációját a mintavételi módszer, a hidromorfológiai szegmens és ezek kölcsönhatása szerint a jelenlét-hiány és a relatív abundancia adatok esetében (forrás: Szekeres és mtsai. 2019).

Jelenlét/hiány						
Változók	df	sum of squares	Mean squares	F	R2	p
Módszer	2	4.998	2.499	17.756	0.166	<.0001
Szakasz	2	3.505	1.753	12.453	0.117	<.0001
Módszer : szakasz	4	0.846	0.212	1.503	0.028	0.016
Residuals	147	20.689	0.141		0.689	

Relatív abundancia						
Változók	df	sum of squares	Mean squares	F	R2	p
Módszer	2	4.054	2.027	6.894	0.076	<.0001
Szakasz	2	4.117	0.058	7.002	0.077	<.0001
Módszer : szakasz	4	1.965	0.491	1.671	0.037	0.006
Residuals	147	43.219	0.294		0.81	

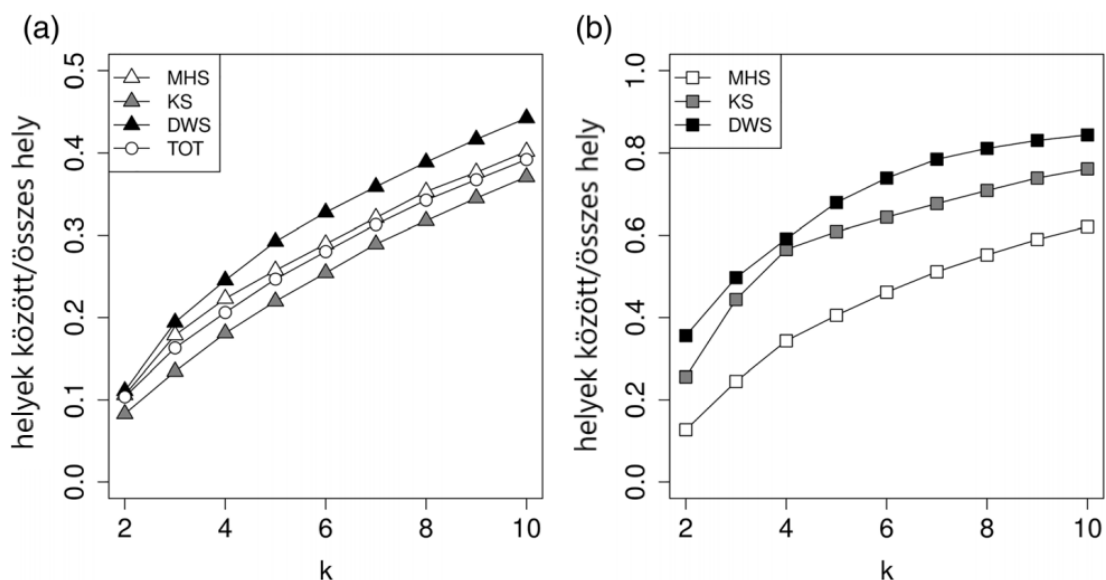
Az MHS indikátorfajok közül az árvaszúnyogok (Chironomidae) képviseltették magukat a legnagyobb számban (24 árvaszúnyog taxon a 64 indikátor taxonból), ami kiemeli e módszer hatékonyságát a lágy üledék faunájának feltárásában (**Függelék F-3. táblázat**). A KS indikátorai között is számos pszammo-pelofil faj (pl. árvaszúnyoglárva és gyűrűsférgek) volt megtalálható, ugyanakkor a módszer alkalmasabbnak bizonyult a nagyméretű kagylók (Unionidae) hatékony gyűjtésére. Végül a DWS volt a leghatékonyabb a mélyvízi zónára jellemző reofil fajok (pl. szövőtegzes fajok - *Hydropsyche* spp.) gyűjtésében. Bár szövőtegzes fajok gyakran fordultak elő a part menti zónában, különösen nagy számban fordultak elő a nyílt mederben, ahol még a legalacsonyabb vízszintnél is stabil áramlási viszonyok uralkodnak. Egy másik példa az Alsó-Duna egyik legjellemzőbb, igen ritkának talált vízcicsigája, a sávós bődöncsiga (*Theodoxus transversalis*), amely a Duna számos helyéről sajnos kipusztult napjainkra. Az Alsó-Dunán csak olyan folyószakaszokon képes megtelepedni, ahol szilárd alzat áll rendelkezésre. A a KS mintavételi módszerrel csak egyetlen szelvényben sikerült kimutatnunk 3 példányát, mégpedig a Vaskapu I. tározóban (Golubac-Koronin, jobb part). A mélyvízi kotrással azonban a Vaskapu II. tározó alatti szerb-román, illetve bulgáriai-romániai szakasz kilenc szelvénye közül hat szelvényben találtuk meg összesen 1002 példányát. Szintén csak az aldunai mederkotrásos mintákból került elő egy apró vízcicsiga, a pontuszi rácsoscsiga

(*Clathrocaspia knipowitschii*), amely napjainkra már a hazai Dunában is megjelent (Szekeres és mtsai. 2022).

A betadisper elemzés nem mutatott szignifikáns különbséget az együttesek variabilitásában sem a jelenlét-hiány (ANOVA $F = 0.938$, $p = 0.393$), sem a relatív abundancia adatok ($F = 1.410$, $p = 0.247$) esetében, ami arra utal, hogy a minták térbeli heterogenitásában nincs különbség a mintavételi módszerek között.

Tipológiai eredmények

A k-közép klaszterezési elemzések megerősítették, hogy az állományszerkezet nem függött erősen a helyszínek folyó mentén való hosszanti elhelyezkedésétől, sem a jelenlét-hiány, sem a relatív abundancia adatok esetében. A klaszterezési osztályok számának növekedésével vizuálisan nem lehetett erős töréseket azonosítani a magyarázott varianciában (13. ábra), ami arra utal, hogy nem volt ideális klaszterszám az állományok jól elkülöníthető állományosztályokra való szétválasztásához. Egyetlen enyhe törést a KS relatív abundancia adatai esetében a 4 klaszterszámnál találtuk.



13. ábra A k-közép elemzés összefoglaló eredményei, amelyek a mintavételi helyek osztályozási hatékonyságát (helyszínek között/összes helyszín) mutatják különböző klaszterszámok (kettőtől tíz csoportig) esetén mind a jelenlét-hiány (a), mind a relatív abundancia adatok (b) esetében. Megjegyzendő, hogy az osztályozások hatékonyságát a klaszterek számának növekedésével a magyarázott variancia növekedésének mértékével értékeltük. A görbén jelentős csökkenés („könyök”) jelenléte a klaszterek optimális számát jelzi (forrás: Szekeres és mtsai. 2019).

3.5. Diszkusszió

A Duna makroszkopikus vízi gerinctelen közösségének összetételét vizsgáltuk, és megállapítottuk, hogy az állomány becslésénél meghatározó szerepe van, hogy a ripális, vagy a mélyvízi területet mintázzuk. A legnagyobb taxongazdagságot a MHS módszerrel, a parthoz közel mutattuk ki. Ezzel szemben a mélyvízi tájék mintázása kevesebb taxont mutatott ki. Ugyanakkor megállapítható, hogy mindegyik módszer (MHS, KS és DWS) adott a fajkészlethez olyan fajt, amit más módszer nem, azaz valamilyen mértékben hozzájárult a teljes diverzitás feltárásához. A dunai fauna teljes feltárásához éppúgy elengedhetetlen a teljes hossz-szelvény menti mintavétel, mint a mélységi élőhelyek szisztematikus mintázása.

Ökológiai vizsgálatok során két eltérő élőhely közötti környezeti változók által leírható különbségeket és azoknak az összetételre gyakorolt szignifikáns hatását csak akkor lehet kimutatni, ha azonos mintavételi módszert alkalmazunk. Jelen vizsgálatban azonban a két élőhely típust (parti és mélységi tájék) fizikai korlátok miatt nem lehetett ugyanazzal a módszerrel vizsgálni. Emiatt a fajkészletben tapasztalt különbségek esetében a környezeti tényezők magyarázó erejét fenntartásokkal kell kezelni.

A multi-habitat megközelítésű mintavételi módszer alkalmazása rendkívül hatékonynak bizonyult a makroszkopikus vízi gerinctelen állományainak felmérésére a lábalható patakokban és folyókban (Barbour és mtsai., 2006; Hering és mtsai., 2003). Nagy folyók esetében alkalmazhatósága csak a folyó egy nagyon marginális részére korlátozódik, ahol a különböző mezohabitat/mikroélőhelyek relatív aránya még viszonylag könnyen megbecsülhető vizuálisan. Ezzel szemben a KS-t rutinszerűen alkalmazzák még nagy folyók ripális zónájának makroszkopikus gerinctelen mintavételezésére is, mert mélyebb területeken is alkalmazható (Armitage és mtsai., 2001), bár a mélység növekedésével és következésképpen a láthatóság csökkenésével a mikroélőhelyek azonosítása nehézkes. Eredményeink alapján a mikroélőhelyek arányának megállapítása, és a makroszkopikus vízi gerinctelenek mintavétele a ripális zónában a legeredményesebb, bár kétség kívül időigényes és a sikeressége kis vízállásnál adott. Az MHS a mintavételi erőfeszítés növelésével új fajok kimutatásában jelentősen felülmúlta a KS-t, és a DWS-t.

A mélységi mintavételi módszer (DWS) járult hozzá a legkisebb mértékben az összes kimutatott taxon számához, ugyanakkor számos faj jelenlétét a Dunában csak ezzel a módszerrel sikerült regisztrálni.

A permutációs varianciaelemzés azt mutatta, hogy a mintavételi módszerek szerint egyértelműen elkülönülnek az együttesek összetételükben, annak ellenére, hogy a mintákat a főág több mint 2000 km hosszú szakaszáról gyűjtöttük. Összességében a mintavételi módszerek között csak mérsékelt összefüggéseket találtunk az együttesek szerkezetének térbeli hasonlóságában. Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a különböző mélységi zónák mintavételezése egymást rendkívül jól kiegészítő adatsort szolgáltat, és ezeket párhuzamosan kell alkalmazni a nagy folyók makroszkopikus gerinctelen állományainak holisztikusabb jellemzése érdekében.

Az összetétel szerkezete a hosszanti profil mentén nagyon változó volt, és nem rendeződött egyértelműen hossz-szelvény menti gradiens mentén. Ha csak mérsékelt is, de az MHS adatokon alapuló állományszerkezet mutatta a legegyszerűbb hosszanti változásokat, míg a DWS-alapú állományadatok a térben szomszédos helyek között a legváltozatosabbak voltak, és a hosszanti profil mentén kevésbé mutattak egyértelmű változásokat. Ezek a módszerek közötti különbségek a jelenlét-hiány és a relatív abundancia adatok között is konzisztensek voltak. Az abiotikus viszonyok általában homogénebbek a mélyvízi meder területén, ahol sok esetben kisebb szemcseösszetételű szubsztrát dominál, mint a ripális zónában (Angradi és mtsai., 2006; Marchese és mtsai., 2005). Így nem meglepő, hogy a nyílt mederben előforduló közösségek összetétele kevésbé egyértelmű hosszanti változásokat mutattak. Ezeket az eredményeket alátámasztja az a tény, hogy az MHS adatok a legmarkánsabb hosszirányú változásokat a felső- és közép-dunai szakaszokon mutatták, ahol az aljzat szemcsemérete és a hidraulikai viszonyok, amelyek a makroszkopikus vízi gerinctelen állományok szerkezetének legalapvetőbb környezeti meghatározói (Rempel és mtsai., 2000), hosszirányban kontrasztosabb változásokat mutatnak (pl. a nagyobb kövektől a homok frakcióig). A középső-, és alsó-dunai szakaszok közötti különbségek, ahol a homok az uralkodó szubsztrátum, kevésbé voltak egyértelműek. Ezek az eredmények hasonlítanak a halállományok vizsgálatakor szerzett tapasztalatokra, amelyek szintén kismértékű változásokat mutattak a Közép- és Alsó-Duna szegmensek mentén, mint a Felső- és Közép-Duna szegmensek mentén (Erős és mtsai., 2017).

A módszerek közötti mérsékelt különbségek ellenére a longitudinális gradiensre adott válaszok tekintetében a béta-diverzitás (azaz a minták heterogenitása) nem különbözött a módszerek között sem a kvalitatív, sem a tömegességi mutatókat tartalmazó adatok esetében. Ezek az eredmények nem támasztják alá azt az előzetes feltételezésünket, hogy a mélyvízi minták homogénebbek lennének. Inkább azt jelzik, hogy bár kevesebb taxont tartalmaznak, a mélyvízi minták ugyanolyan szintű általános (folyami szintű) változékonyságot mutathatnak,

mint a part menti minták. Bár az állományok hidraulikai viszonyokra adott válaszainak elemzése nem tartozott e munka tárgykörébe, a tanulmányok azt mutatják, hogy a ripális és a mélyvízi élőhelyek hidrológiai változékonysága hasonló lehet, különösen nagy térbeli kiterjedésben (pl. Rempel és mtsai., 2000), ami magyarázhatja a makroszkopikus gerinctelen állományok azonos szintű térbeli heterogenitását a ripális zóna és a nyílt meder élőhelyein.

A tipológiai (k-közép számítás) elemzések teljes mértékben alátámasztották az ordinációs eredmények megállapításait, és azt mutatták, hogy nincsenek olyan ideális klaszterszámok, ahol az együttesek a folyó hosszanti profilja mentén bármely gyűjtési módszer esetén egyértelműen elkülönülnének. Annak ellenére, hogy a PERMANOVA és a k-közép elemzés egyaránt mutatott némi elkülönülést a Duna-szakaszok között a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségük összetétele alapján, a variabilitás magasnak mutatkozott a szakaszok között, és a szakaszokon belül egyaránt. Ráadásul a tipológiára vonatkozó eredmények erősen függtek attól, hogy jelenlét-hiány, vagy relatív abundancia adatokkal dolgoztunk, valamint az alkalmazott mintavételi módszertől is. Ebből kifolyólag nehéz megállapítani azt az ideális klaszter-számot, ami alapján jól elkülöníthető közösség típusokra lehet osztani a Dunát a teljes hossza mentén. Ezek az eredmények így csak részben támasztják alá azokat a tanulmányokat, amelyek a Duna makroszkopikus gerinctelen állománya alapján jól elkülöníthető szakaszokat határolnak le (Graf és mtsai., 2008; Moog és mtsai., 2008; Paunović és mtsai., 2007; Tomović és mtsai., 2014; Tubić és mtsai., 2013). Inkább megerősítik a halegyüttesekre vonatkozó eredményeket (Erős és mtsai., 2017), és arra utalnak, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelenek strukturálódása szempontjából a helyi (adott helyszínen ható) abiotikus körülmények fontosabbak lehetnek, mint a folyó potamális szakaszán megmutatkozó nagy térléptékű hosszanti változások (Birk és mtsai., 2012; Rico és mtsai., 2016).

Valójában több, a makroszkopikus vízi gerinctelen együttesekre vonatkozó tanulmány is alátámasztotta a Duna három fő szegmensre való felosztását. Fontos azonban hangsúlyozni, hogy a legtöbb tanulmány nem számszerűsítette a közösség szerkezetének régióon belüli és régiók közötti változékonyságát, és nem vizsgálta a klaszterek ideális számát sem, csupán egyszerűen a domináns minták alapján jellemezte a régiókat klaszterezési módszerekkel. Például a 2007-es Második Nemzetközi Duna-expedíció során az MHS-t használó makroszkopikus vízi gerinctelen felmérések eredményei (Graf és mtsai., 2008) egyértelmű klasztereket mutattak a hosszanti profilban. Továbbá a Duna puhatestű faunájának eloszlását vizsgáló 2007-es felmérés eredményei alapján Tomović és mtsai. (2014) különbséget mutatott ki a folyó három fő szektora: a Felső-, Közép- és Alsó-Duna között, míg a Vaskapu szegmenst a Közép- és Alsó-Duna közötti erős határvonalként azonosították. Továbbá Paunović és mtsai.

(2007) és Tubić és mtsai. (2013) a Duna 588 km hosszú szerbiai szakaszán belül is három különböző szakaszt azonosítottak.

Ezek a tanulmányok azonban csak a part menti minták eredményeit használták fel. Ezek a különbségek a tanulmányok között a Duna szakaszolásában azt sugallják, hogy további munkára és egységes mintavételi és értékelési módszertanra van szükség a dunai állományok tipológiai kérdéseinek vizsgálatához, és feltehetően ez más nagy síkvidéki folyórendszerek esetében is így van.

Összefoglalásképpen kijelenthetjük, hogy a Duna folyón végzett vizsgálatunk megerősíti a más földrajzi régiók kisebb folyóin végzett tanulmányokat (Angradi és mtsai., 2006; Collier és mtsai., 2014), amelyek szerint a part menti élőhelyek magasabb taxongazdagságot tartanak fenn, és jobban reagálnak a hosszanti gradiensekre, mint a part menti mélyvízi területek. Ugyanakkor arra is felhívja a figyelmet, hogy a különböző mélységi zónákban történő mintavételezés kiegészítő információkat szolgáltat a makroszkopikus vízi gerinctelen együttes szerkezetéről. Nem találtunk egyértelmű változásokat a közösség szerkezetében a folyásirány mentén, vagy legalábbis az egyes helyek közötti változékonyság az együttes szerkezetében nagy volt, ami közel akkora volt, mint a hosszirányú átrendeződés mértéke. Sőt, hatalmas területi kiterjedése ellenére a folyam vonalában a hosszanti változások viszonylag kicsik voltak a kisebb vízfolyásokhoz képest (főként a nem lábalható vizek esetében), ahol általában nagyobb változások figyelhetők meg kisebb területi kiterjedésen (Erős, 2017; Vannote és mtsai., 1980).

4. Magasabbrendű rákok elterjedése a Dunában

4.1. Bevezetés

A Ponto-Kaszipi-tenger térsége (Fekete-, Azovi-, és Kaszipi-tenger, Aral-tó, valamint a szomszédos lagúnák és folyótorkolatok) egyedülálló állatvilágnak ad otthont, amely a sótartalom széles skálájához alkalmazkodott. Napjaink egyik meghatározó biogeográfiai eseménye a ponto-kaszipikus fauna elemek terjeszkedése az észak-atlanti régió felszíni vizeiben, amely jelentős, sok esetben negatív következményekkel járhat az őshonos faunára, és az általuk biztosított ökoszisztéma szolgáltatásokra nézve (Ricciardi & MacIsaac, 2000; Bij de Vaate és mtsai., 2002).

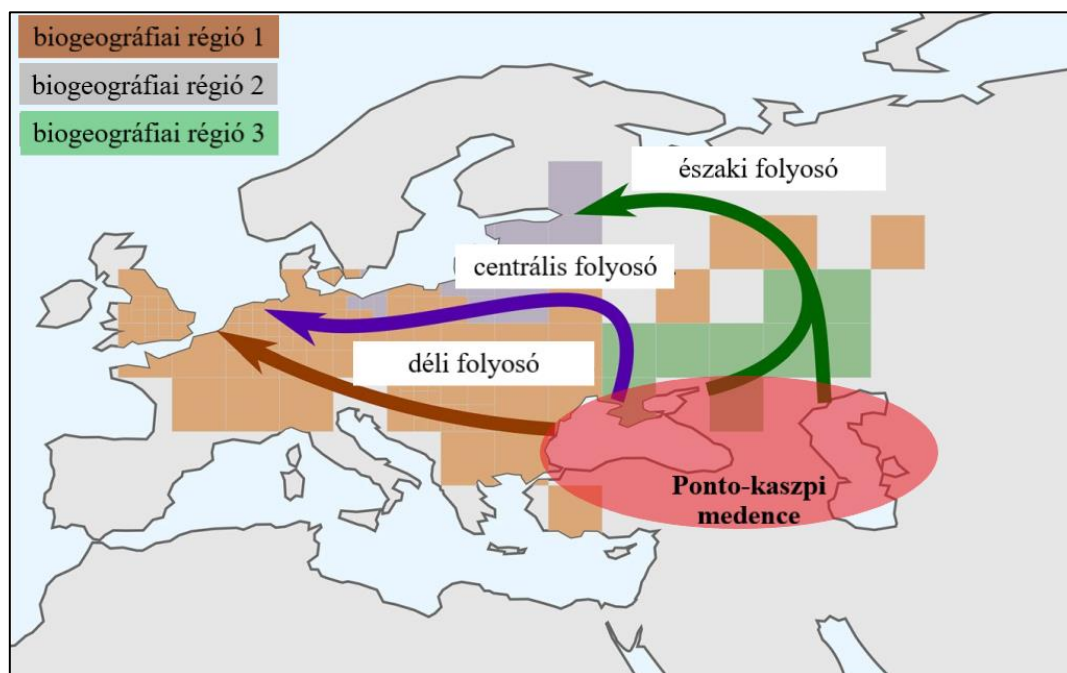
Az elterjedésüket alapvetően két tényező gyorsította meg. A ponto-kaszipi régió folyóin végzett vízepítő mérnöki tevékenységek folytán számos csatornát és duzzasztó gátat hoztak létre, ezáltal összeköttetésbe kerültek addig kapcsolat nélküli vízterek. A természetes földrajzi

izoláció megszüntetésével új összefüggő vízhálózat jött létre, teret adva a vízi szervezetek expanziójának (Jażdżewski, 1980). A másik emberi tevékenység, amely hozzájárult a Peracarida fajok nagyléptékű elterjedéséhez, az 1950-es években megvalósított komplex betelepítési program volt. A Szovjetunió segítségével számos európai ország vizeibe több, mint 30 rákfajt telepítettek be haltáplálék szervezetként (pl. *Hemimysis anomala* G. O. SARS, 1907, *Limnomysis benedeni* CZERNIAVSKY, 1882, *Paramysis lacustris* G. O. SARS, 1895). Ilyen módon a korábbi dél-kelet európai elterjedésű fajok megjelentek a közép-, és nyugat-európai tavakban és folyókban. A nyugati tengeri kikötők kolonizációja után a tengerjáró hajók ballasztvizeiben eljutottak az Egyesült Államok partvidékére, majd a Nagy Tavak vizeibe is (Ojaveer és mtsai., 2002).

A ponto-kaszpikus fajok hatása az újonnan kolonizált ökoszisztéma egészére is kiterjedhet összetett módon. Megkülönböztethetjük az abiotikus-, és a biotikus környezetet érő hatásokat. Előbbihez tartozik például a víz fizikai paramétereinek megváltozása (*Dreissena*-telepek szűrő tevékenysége során a víz átlátszósága nő), tápanyag forgalmi mutatók megváltoztatása, bentikus felszíni struktúrák megváltoztatása (például kagylóhéjak felhalmozódása). A biotikus adottságokra főként a táplálék hálózatba való belépésen keresztül van hatással a különböző trofikus szinteken táplálék forrásként, és/vagy predátorként (Ojaveer és mtsai., 2002).

A csalánozóktól a halakig számos rendszertani csoport képviselője érintett, de fajszaot tekintve az erszenyes rákok dominálnak: 19 faj (13 Amphipoda, 5 Mysida, és egy Isopoda) terjesztette ki előfordulási területének határait Közép-, Nyugat- vagy Észak-Európa folyóira (Bij de Vaate és mtsai., 2002; Bernerth & Stein, 2003; Herkül és mtsai., 2009; Hanselmann, 2010; Grabowski és mtsai., 2012). Közülük négy a Brit-szigeteken is megtelepedett (Gallardo & Aldridge, 2015), kettő pedig még Észak-Amerikában is megjelent (Witt és mtsai., 1997; Pothoven és mtsai., 2007). Emellett számos más rákfaj, köztük a cumaceák egyedei is megtelepedtek a kelet-európai víztározókban és tavakban, főként szándékos betelepítéssel (Grigorovich és mtsai. 2002, Filinova és mtsai. 2008).

A fajok európai terjedése jól elkülöníthető útvonalakon történt. A fajösszetétel alapján ezért három jól elkülöníthető biogeográfiai régió rajzolódik ki. (**14. ábra**).



14. ábra. A fajösszetétel alapján elkülönített biogeográfiai régiók. A nyilak a három fő inváziós folyosót jelöli, ami mentén a ponto-kaszipikus fajok elterjedtek Európában (Copilaş-Ciocianu és mtsai. 2023 nyomán)

Elterjedésükben központi szerepet játszik a Duna, ami a Fekete-tengerbe torkollik, és közvetlen kapcsolatban áll a ponto-kaszipikus régióval, ezért az ott élő endemizmusok nagy része elsősorban a folyó alsó szakaszán honos (Lyashenko és mtsai., 2012). Az első ponto-kaszipikus peracaridát a Közép-Dunában az 1910-es években mutatták ki (Unger, 1918), az 1940-es évekre 7 faj telepedett meg a magyar szakaszon (Dudich, 1947; Borza 2011). A Felső-Duna kolonizációja még sokat váratott magára, és csak a 20-ik század második felében kezdődött meg (Kothé, 1968), párhuzamosan az egyre nagyobb számú keresztgát megépítése, ezáltal a duzzasztott szakaszok létesülésével, mely az állóvizet kedvelő ponto-kaszipikus fajoknak kedvezett. A következő lényeges mozzanat a Majna-Duna-csatorna üzemelésének kezdete volt 1992-ben, mely összekapcsolta a folyamot a nyugat-európai víziút hálózattal. Azóta a Duna-Rajna-Majna rendszerre úgy tekintenek, mint déli inváziós folyosóra (Bij de Vaate és mtsai., 2002), tekintettel a nagyszámú invazív fajra, amely terjeszkedési útvonalnak használta az összefüggő vízrendszert.

Az összes ponto-kaszipikus faj, amely elérte a Duna felső folyását, már kolonizálta a szomszédos nagyobb folyók vízgyűjtő területét is. A legegységesebb út előre a Rajna folyó iránya, ugyanis a legtöbb faj a németországi megjelenése után pár éven belül megjelent a Rajnában is (Tittizer és mtsai., 2000; Leuven és mtsai., 2009). Számos faj folytatta a terjeszkedést Franciaországban is (Devin és mtsai., 2005; Wittmann & Ariani, 2009; Labat és mtsai., 2011; Forcellini, 2012). Néhány faj kelet felé is tudott terjedni, használva a központi

inváziós folyosót (amely a Fekete-tengertől vezet a Dnyeperen, a Pripjatyon, a Bugon, a Visztulán, a Notecén, végül az Oderán keresztül a Mittelland Canalon keresztül a Rajnába; Bij de Vaate és mtsai., 2002), egészen Lengyelországig is eljutva (Grabowski és mtsai., 2007; Rachelewski és mtsai., 2013a). Köszönhetően a korábbi hidrológiai kapcsolatnak a nyugat-európai vízgyűjtőkkel, az első ponto-kaszpikus jövevények tengerentúli megjelenése a központi korridornak köszönhető (Crawford 1935; Cristescu és mtsai., 2004). Napjainkban a déli folyosó valószínűsíthető a legfontosabb inváziós útvonalnak ebben a tekintetben. A *Hemimysis anomala* és a *Dikerogammarus villosus* (SOWINSKY, 1894) tengerentúli megjelenése visszakövethető a Dunába (Audzijonyte és mtsai., 2008; Rewicz és mtsai., 2015), és a *Dikerogammarus haemobaphes* (EICHWALD, 1841) közelmúltban felfedezett populációja Angliában is valószínűleg a déli folyosón keresztül jutott el (Bij de Vaate és mtsai., 2002; Gallardo & Aldridge 2015).

Belátható tehát, hogy a Duna jelentős szerepet játszik a ponto-kaszpikus fajok nagy távolságban való elterjedésében, ezért különösen fontos a folyam Peracarida faujában végbemenő változások nyomon követése. A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció egyedülálló lehetőséget kínált arra, hogy frissítsük és összegezzük az e csoportra vonatkozó ismereteinket, amelyek korábban csak bizonyos folyószakaszokra és/vagy a fajok egy részhalmazára vonatkozó tanulmányokon alapultak. Ennek megfelelően körülhatároljuk és értelmezzük a folyóban jelenleg megfigyelhető hosszanti elterjedési mintázatokat remélve, hogy ezáltal jobban megérthetjük az észak-atlanti régió felszíni vizeinek faunáját alakító folyamatokat.

4.2. Célkitűzések

Célkitűzéseim ebben a témakörben a következők voltak:

- a) A Duna Peracarida faunájának első ízben a folyó teljes hossz-szelvényére kiterjedő ismertetése a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció adatai alapján.
- b) A magasabbrendű rákok elterjedési mintázatának feltárása a Duna hossz-szelvénye mentén.

4.3. Anyag és módszer

Az elemzéshez felhasznált adatok a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során gyűjtött mintákból származnak (a részletes leírást lásd: 3.2. fejezet). Felhasználásra kerültek a mind a

két ripális (MHS és KS), valamint a mélységi kotort (DWS) módszerrel gyűjtött mintákból származó adatok.

Összesen 70 000 példányt azonosítottunk faji szintig, amennyiben lehetséges volt (általában 2 mm testhossz felett, több fajjal képviselt genusokban). A taxonómiai azonosítás és besorolás Băcescu 1954, Cărauşu és mtsai. 1955, és Eggers and Martens 2001, 2004 munkái alapján történt.

A folyószakaszok vonatkozásában az eredmények értékelésénél a hagyományos földrajzi meghatározást követjük (Felső-/Közép-Duna: Morva torkolat; Középső-/Alsó-Duna: a Kárpátok alsó vége, Vaskapu I. gát (Literáthy és mtsai., 2002; Schiemer és mtsai., 2004).

A tárgyalásra kerülő fajok tudományos neveit a Word Register of Marine Species 2014-ben érvényes nomenklaturája alapján használtuk (WoRMS, 2014).

4.4. Eredmények

A felmérés során négy rend 28 fajának jelenlétét regisztráltuk (17 Amphipoda, 7 Mysida, 3 Isopoda, 1 Cumacea - **4. táblázat**).

4. táblázat. A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során gyűjtött Peracarida taxonok. Az osztályozás és a nomenklatura a Word Register of Marine Species (WoRMS 2014) rendszerét követi, a családszint feletti taxonok csak akkor vannak feltüntetve, amennyiben relevánsak.

Amphipoda rend

Corophiida alrendág

Corophiidae család

Chelicorophium curvispinum (G. O. SARS, 1895)

Chelicorophium robustum (G. O. SARS, 1895)

Chelicorophium sowinskyi (MARTYNOV, 1924)

Gammarida alrendág

Crangonyctidira részalrend

Niphargidae család

Niphargus hrabei S. KARAMAN, 1932

Gammaridira részalrend

Gammaridae család

Dikerogammarus bispinosus MARTYNOV, 1925

Dikerogammarus haemobaphes (EICHWALD, 1841)

Dikerogammarus villosus (SOWINSKY, 1894)

Echinogammarus ischnus (STEBBING, 1899)

Echinogammarus trichiatus (MARTYNOV, 1932)

Echinogammarus warpachowskyi (G. O. SARS, 1894)

Gammarus fossarum KOCH, 1836

Gammarus roeselii GERVAIS, 1835

Pontogammaridae család

Euxinia sarsi (SOWINSKY, 1898)

Obesogammarus crassus (G. O. SARS, 1894)

Obesogammarus obesus (G. O. SARS, 1894)

Pontogammarus robustoides (G. O. SARS, 1894)

Uroniphargoides spinicaudatus (CARAUSU, 1943)

Cumacea rend

Pseudocumatidae család

Schizorhamphus scabriusculus (G. O. SARS, 1894)

Isopoda rend

Asellidae család

Asellus aquaticus (LINNAEUS, 1758)

Proasellus coxalis (DOLLFUS, 1892)

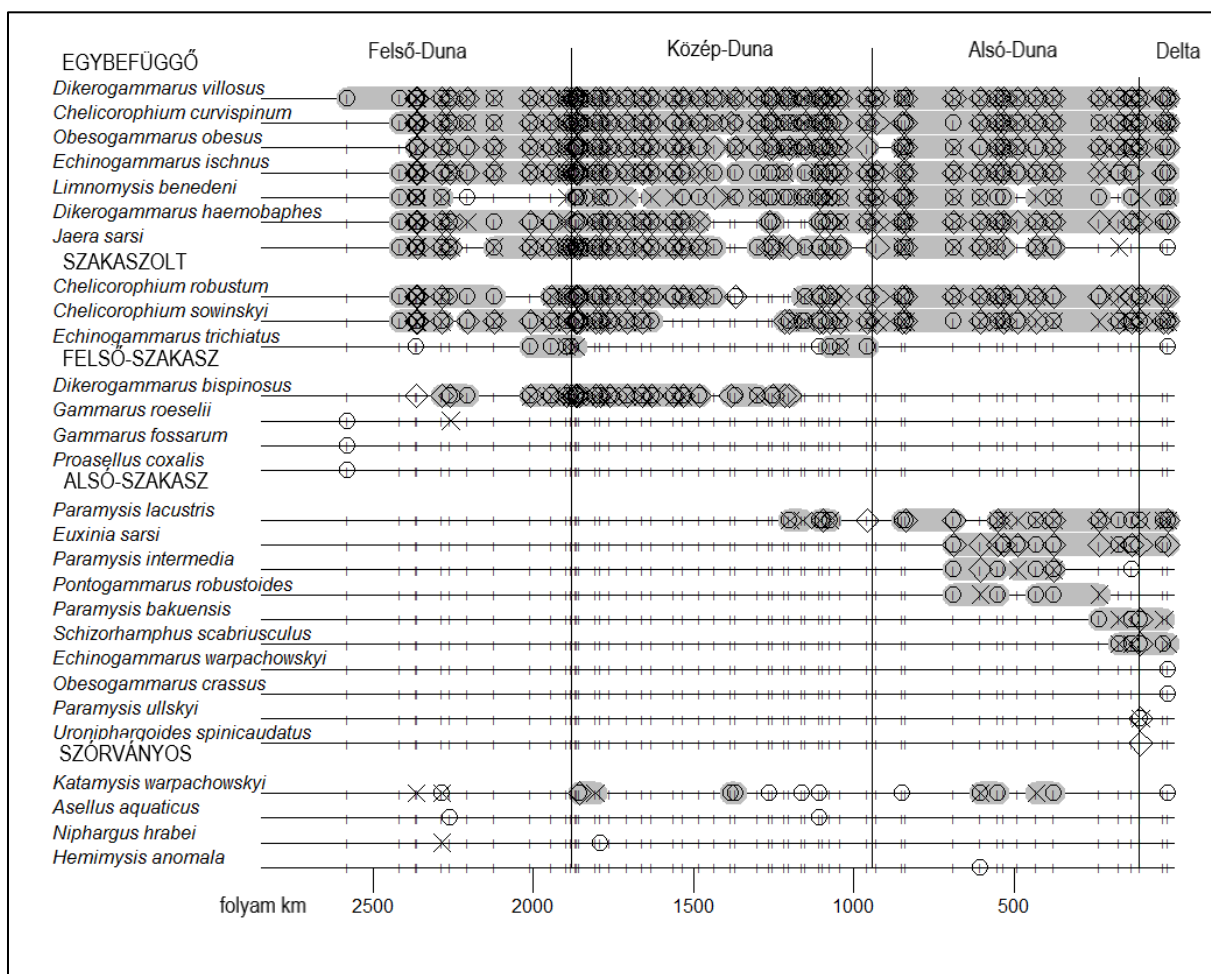
Ezek közül 7 a folyam teljes vizsgált hossza mentén előfordult. A legelterjedtebb fajnak a *Dikerogammarus villosus* bizonyult, amely minden mintavételi helyszínen előfordult. A második legelterjedtebb a tegzes bolharák (*Chelicorophium curvispinum* (G. O. SARS, 1895)) volt, ami csak a legfelsőbb szakaszon hiányzott a mintából. Ezen fajok mellett elterjedt volt a Duna egészére nézve még három másik Amphipoda (*Obesogammarus. obesus* (G. O. SARS, 1894), *Echinogammarus ischnus* (STEBBING, 1899) és a *D. haemobaphes*), egy Mysida (*L. benedeni*), és egy Isopoda (*Jaera sarsi* VALKANOV, 1936).

Három további faj szintén széleskörűen elterjedt, de esetükben kirajzolódik egy biogeográfiaiailag értelmezhető kolonizálatlan szakasz (diszjunkt elterjedés). A *Chelicorophium robustum* (G. O. SARS, 1895) és a *Chelicorophium sowinskyi* (MARTYNOV, 1924) hiányzik a Közép-Duna bizonyos részein (az előbbi az 1367-1159 fkm közé, az utóbbi az 1630-1216 fkm közé eső szakaszon), de a többi helyen általánosan elterjedt. Az *Echinogammarus trichiatus* (MARTYNOV, 1932) három jól elkülönülő szakaszból került elő: a Felső- Dunáról, a Vaskapu I. tározóból és a Deltából.

Négy fajt találtunk, amik kizárólag a folyó felső szakaszára voltak jellemzőek (**15. ábra**). A *Gammarus fossarum* KOCH, 1836 és a *Proasellus coxalis* (DOLLFUS, 1892) csak a legfeljebb fekvő mintavételi helyen fordult elő, míg a *Gammarus roeselii* GERVAIS, 1835 a németországi szakasz két pontján. A *Dikerogammarus bispinosus* MARTYNOV, 1925 gyakori volt a Duna felső és középső szakaszán, de teljesen hiányzott az alsó szakaszon (1200 fkm-től lefelé).

10 faj elterjedése a folyó alsó szakaszára korlátozódott (**15. ábra**), ezek közül a *P. lacustris* volt a legelterjedtebb, amely a Tisza-torkolattól lefelé (~1200 fkm) fordult elő. Három másik faj, az *Euxina sarsi* (SOWINSKY, 1898), a *Paramysis intermedia* (CZERNIAVSKY, 1882) és a *Pontogammarus robustoides* (G. O. SARS, 1894) szintén viszonylag széles tartományban terjedt el, közel 700 fkm-re felhatolva a folyóba. A fennmaradó hat faj elterjedési területe korlátozottabb volt: a *Paramysis bakuensis* G. O. SARS, 1895 és a *Schizorhamphus scabriusculus* (G. O. SARS, 1894) legfeljebb 200 fkm körül mutatkozott, míg az *Echinogammarus warpachowskyi* (G. O. SARS, 1894), *Obesogammarus crassus* (G. O. SARS, 1894), *Paramysis ullskyi* (CZERNIAVSKY, 1882) és *Uroniphargoides spinicaudatus* (CĂRĂUȘU, 1943) csak a Deltában fordult elő a felmérés során.

Négy faj viszonylag ritkán, és biogeográfiai lehatárolhatóság nélkül, szórványosan (**15. ábra**) fordult elő a folyóban. A *Katamysis warpachowskyi* G. O. SARS, 1893 15 helyen volt jelen a folyó teljes folyása mentén elszórtan, míg egy másik mysidát, a *H. anomala*-t csak egy helyen találták meg. Az *Asellus aquaticus* (LINNAEUS, 1758) és a *Niphargus hrabei* S. KARAMAN, 1932 egy-egy példányát két, egymástól meglehetősen távoli helyen észlelték.



15. ábra. A Peracarida fajok eloszlása a Dunában a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során. ○: több élőhelyen végzett mintavétel, ◇: kotrás, ×: kick & sweep, a szomszédos rekordokat szürke vonal köti össze.

(Borza és mtsai., 2015 nyomán)

4.5. Diszkusszió

Jelenlegi elterjedési mintázatok

Azok a fajok, amelyek sikeresen megtelepedtek a Duna teljes hossza mentén, sikeresen hódították meg a folyam vízgyűjtőjén kívüli élőhelyeket is (Tittizer és mtsai. 2000; Bij de Vaate és mtsai., 2002). A felmérés során szórványosan előkerült *H. anomala* és a *K. warpachowskyi* is többé-kevésbé összefüggő elterjedéssel rendelkezik a folyó mentén, amit a szakirodalmi adatok is alátámasztanak (Wittmann, 2002, 2007, 2008; Borza és mtsai., 2011). A mintákban való ritka előfordulásuk oka az lehet, hogy a habitat preferenciájuknak megfelelő helyszínek (gyengébb vízmozgású öblözetek, partvédő kövezés) alulreprezentáltak voltak a felmérés során (Borza és mtsai., 2011).

A *C. sowinskyi*-t 1962-ben írták le az eredeti élőhelyén kívül a közép-dunai szakaszcól (Štraskraba, 1962), szlovákiai jelenlétét Brtek (1964) is megerősítette. Taxonómiai besorolása sokáig nem volt kellően tisztázott, ezért elterjedési dinamikája nem olyan jól dokumentált. A Második Nemzetközi Duna-expedíció során megtalálták a Duna felső szakaszán Németországban és Ausztriában is, új fauna elemként. A Budapest és a Vaskapu II közötti szakaszcól nem került elő, az alatt a Delta irányába viszont újra kimutatható volt.

A *C. robustum* esetében az első, natív elterjedési területén kívüli megjelenését 2002-ben rögzítették a Majnában (Bernerth & Stein, 2003), majd 2005-ben a Rajnából és mellékveizeiből is kimutatták (Bernerth és mtsai., 2005). A Második Nemzetközi Duna-expedíció során az eredeti elterjedési területén, tehát az Alsó-Dunából, a Duna szerbiai szakaszáig (Belgrád alattig) megtalálták, majd egy kb. 800 fkm-es szakaszon megint nem került elő. A Felső-Dunából 3 helyen került elő Németország és Ausztria területéről, szintén első adat a két ország faunájára.

Eredményeink azt mutatják, hogy mindkét faj némileg szűkítette elterjedési „rését”: a *C. robustum* elérte a szerbiai Duna szakasz felső részét (1367 fkm, szemben a 2010-es 1533 fkm-rel; Borza & Puky, 2012), míg a *C. sowinskyi*-t először észlelték a magyar főváros alatti szakaszon (1630 fkm, korábban csak a város felett, az 1669 fkm-nél; Borza, 2011). A közelmúltban történt gyors lefelé terjedés miatt joggal feltételezhető, hogy a *C. robustum* hiányos rész hamarosan megszűnik. Ezzel szemben, a *C. sowinskyi* esetében csak az idő fogja megmutatni, hogy az új megjelenés az első mozzanata-e az elterjedési terület kezdeti bővülésének, vagy csak egy véletlenszerűen elsodródott példányról van szó.

Az *E. trichiatus* a *C. robustum*hoz hasonló terjeszkedési forgatókönyvet követett, azaz a közelmúltban ugrásszerű terjedés révén szintén eljutott a Felső-Dunába (Weinzierl és mtsai., 1997), majd elterjedt a folyón lefelé. A legutóbbi nem őshonos területéről származó adat a Duna felső-középszakaszáról származik, a bösi víztározó gátjától nem messze, Dunacsúnynál található (Borza, 2009). A jelenlegi felmérés során, a várakozásokkal ellentétben, a magyarországi szakaszon a folyásirányban lejjebb nem kerültek elő egyedek. Ez arra utalhat, hogy terjedése megállt, vagy legalábbis jelentősen lelassult. Ezzel ellentétben, a fajt először találtuk meg a Vaskapu I. tározóban, ami egyben az első szerbiai adatot is jelenti.

A *D. bispinosus* elterjedési mintázata, azaz a teljes hiánya az őshonos elterjedési területén vitathatatlanul a legkülönösebb eset az összes közül. A korábbi JDS-ek hasonló eredményeket adtak: a faj a Tisza-torkolat környékétől folyásirányban lefelé (Első Nemzetközi Duna-expedíció: 1252 fkm, Második Nemzetközi Duna-expedíció: 1216 fkm) hiányzott, valamint 2007-ben egyetlen adatot tartalmazott a Deltából (Kília-ág, 18 fkm; Graf és mtsai., 2008). A szakirodalmi adatok szerint a 20. század második felében még meglehetősen gyakori volt a

Duna alsó szakaszán (Popescu-Marinescu és mtsai., 2001), de erről a szakaszról vannak újabb feljegyzések is (Popescu-Marinescu & Năstăsescu, 2005; Petrescu, 2009). Mindig nehéz megítélni egy faj hiányának okát, de a rendelkezésre álló adatok arra utalnak, hogy a *D. bispinosus* legalábbis komolyan visszaszorult az elmúlt évtizedekben az őshonos elterjedési területén, ami kifejezetten meglepő, ha figyelembe vesszük, hogy ugyanebben az időszakban Nyugat-Európában sikeresen terjeszkedett.

A három JDS eredményei alapján a németországi szakaszon az őshonos *Gammarus*-fajok visszaszorulóban vannak, párhuzamosan a ponto-kaszpikus jövevény fajok fokozatos terjeszkedésével. 2001-ben csak a *Gammarus pulex* (Linnaeus, 1758), a *G. fossarum* és a *G. roeselii* volt jelen a legfelső szakaszon lévő 10 mintavételi helyen (Ulm, 2581 fkm; Bernerth és mtsai., 2002), míg 2013-ban a területet a *D. villosus* dominálta, és *G. pulex*-et nem találtak. Hasonlóképpen, a *G. roeselii* a második helyszínen (Kelheim, 2415 fkm) 2013-ra eltűnt, míg a ponto-kaszpikus fajok száma 2-ről 8-ra nőtt (Bernerth és mtsai., 2002). Bár az ilyen változások valóban sajnálatosak, az őshonos fajok teljes kihalása nem valószínű. Az általuk még mindig benépesített kisebb mellékfolyók azt mutatják, hogy a niche-szegregáció regionális szinten lehetséges. Mindazonáltal úgy tűnik, hogy a folyamat lassan zajlik, ami arra utal, hogy az egyensúly még nem alakult ki, vagy a *D. villosus* nemrég jelent meg ezen a folyószakaszon, esetleg a kölcsönhatás kimenetelét befolyásoló hosszú távú változások miatt.

A mediterrán jövevény *P. coxalis* egyetlen példányának megtalálása csak a második adat a Dunában. Az első előfordulást 2002-ben észlelték a 2218 folyamkilométernél (a Koblenzi Szövetségi Hidrológiai Intézet nem publikált adatai), több mint 350 km-re a jelenlegi helyszíntől folyásirányban, ami azt jelzi, hogy bár meglehetősen régóta jelen van, nem tudtak a pionír egyedek nagy egyedszámú populációt létrehozni. Egy másik, nem ponto-kaszpikus eredetű bolharák, az észak-amerikai *Crangonyx pseudogracilis* Bousfield, 1958 első egyedeit 2003-ban írták le a Majnából, a Dunában először a Második Nemzetközi Duna-expedíció során (Graf és mtsai., 2008) észlelték a felső szakaszon, ezúttal hiányzott az eredményeink közül. Az őshonos fajokhoz hasonlóan az invazív mediterrán és észak-amerikai peracaridákra is negatívan hat a ponto-kaszpikus fajok jelenléte elsősorban az élőhelyekért és a táplálékforrásért való versengésen keresztül. Nyugat-Európában a ponto-kaszpikus betolakodók megjelenése előtt voltak sikeresek (Tittizer és mtsai., 2000), de ezt követően állomány nagyságuk csökkent (Bernauer & Jansen, 2006; Leuven és mtsai., 2009). A Dunába azonban már előttük megérkeztek a ponto-kaszpikus fajok, ami feltehetően kizárja a megtelepedésüket. A *C. pseudogracilis* talán a legkevésbé érintett, tekintettel arra, hogy a kisebb állóvizeket, vagy a lassan áramló vizeket kedveli, és csak alkalmanként fordul elő nagy folyókban. Bár a vízi utak

nagyban hozzájárulnak a térhódításukhoz, a feltételezések szerint a nagy térléptékű expanzió fő eszköze az ektozoochoriális terjedés (Tittizer és mtsai., 2000; Gerdes & Eggers, 2007; Rachalewski és mtsai., 2013b), ami lehetővé teszi a további élőhelyek elfoglalását a Duna-medencében. A *P. coxalis* szintén a kisebb vízfolyásokat részesíti előnyben (Kaiser, 2005; Eggers, 2013), de terjedéséhez a nagy folyók és csatornák fontos útvonalat biztosítanak (Van der Velde és mtsai., 2000), ezáltal a kelet felé történő terjeszkedését jelentősen lassíthatja az, hogy nem tudott a Dunában megtelepedni. Az észak-amerikai eredetű bolharák *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939 jobban függ a nagy folyóktól, így a ponto-kaszipi fajokkal való versengés - különösen a *D. villosus*-szal - még hangsúlyosabb (Dick & Platvoet, 2000). Ezért annak ellenére, hogy az 1980-90-es években jelen volt a Majna folyóban (Tittizer és mtsai., 2000; Bernerth és mtsai., 2005), a Duna-Majna csatorna megnyitása után nem tudott megtelepedni a Dunában, és azóta az előbbiben is visszaszorult (Bernerth és mtsai., 2005). Két további, a Földközi-tenger nyugati medencéjéből terjeszkedő faj, az *Echinogammarus berilloni* (Catta, 1878) bolharák és az isopoda *Proasellus meridianus* (Racovitza, 1919) még a Rajnában találkozott a ponto-kaszipikus fajokkal (Tittizer és mtsai., 2000), így a Duna medencéjében való megjelenésük még kevésbé valószínű.

A *N. hrabei* jelenlétét a folyó németországi szakaszán először Nesemann és mtsai. (1995) említette, de pontos előfordulási adatokat eddig nem közöltek. Mivel a *N. hrabei* elsősorban a kisebb állóvizekre vagy lassú áramlású, bomló növényi anyagot tartalmazó vizekre jellemző, a folyó főágában talált szórványos adataink elsodródásból eredőnek tekinthetők. A lelőhely arra utal, hogy az Isar torkolata körüli vizes élőhelyek önfenntartó populációknak adhatnak otthont.

A *P. intermedia* a bulgáriai Kozloduj alatt (686 fkm) és a *P. bakuensis* esetében a romániai Giugeni-nél (232 fkm) kimutatott jelenléte a legfeljebb eső előfordulásukat jelentik a Dunán, ami enyhe expanziót jelez a korábbi legfelső előfordulási adataikhoz képest (**5. táblázat**). Ezzel szemben a folyó alsó részeire jellemző legtöbb más fajról korábban már jóval feljebbi előfordulásukról is beszámoltak (**5. táblázat**; az egyetlen kivétel az *E. warpachowskyi*, amelynek minden ismert előfordulása a Deltára korlátozódik). Mi több, számos, korábban a Dunában észlelt ponto-kaszipikus peracaridát egyáltalán nem találtak a felmérés során. Ezek többsége a Deltára korlátozódik, ahol nyilvánvalóan sokkal több mintavételi erőfeszítésre lenne szükség a fauna valósabb képet festő fajlistájának összeállításához. A szakirodalmi adatok alapján azonban 10 faj a Dunán még feljebb tudott terjeszkedni (**5. táblázat**).

5. táblázat. A Duna alsó folyásán előkerült Peracarida fajok (az eddigi legfeljebb történő előfordulásuk szerint sorrendben). ~: a földrajzi név alapján becsült érték. *: Wittmann (2007) a *P. lacustris* egyetlen példányát jegyezte fel Bécs közelében (1930 fkm) (forrás: Borza és mtsai., 2015)

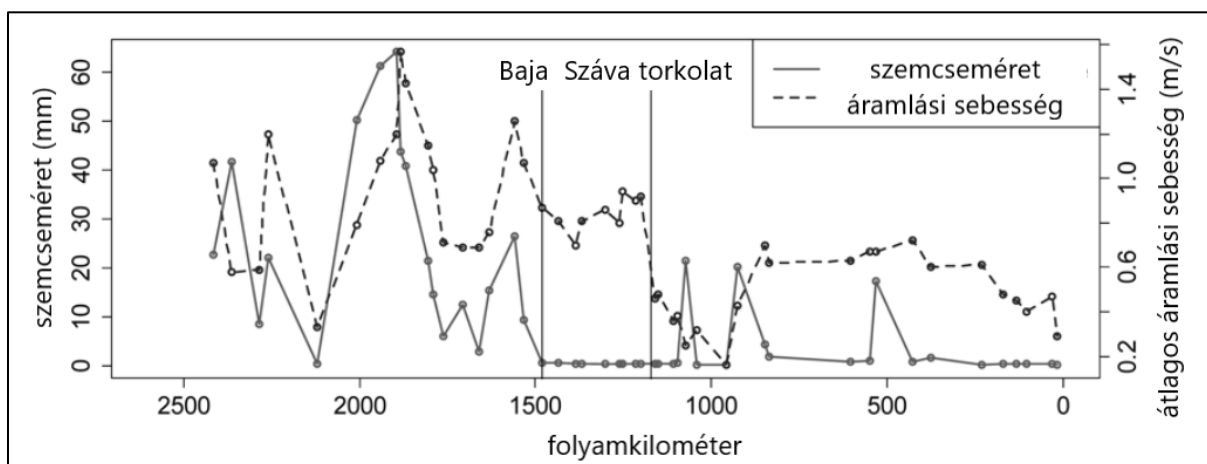
Fajnév	Legfelső előfordulási adat (fkm)		Hivatkozás
	JDS 3	Korábban	
<i>Paramysis lacustris</i> (Czerniavsky, 1882)	1199	1300*	Paunović és mtsai. (2007)
<i>Obesogammarus obesus</i> (G. O. Sars, 1894)	18 (Kilia-ág)	~1258	Dudich (1947)
<i>Chelicorophium maeoticum</i> (Sowinsky, 1898)	nem került elő	~1116	Karaman (1953)
		~178 (Tisza)	Borza (2011)
<i>Euxinia sarsi</i> (Sowinsky, 1898)	686	~1116	Karaman (1953)
<i>Chelicorophium chelicorne</i> (G. O. Sars)	nem került elő	~1072	Popescu-Marinescu & Năstăsescu (2005)
<i>Pontogammarus robustoides</i> (G. O. Sars, 1894)	686	1072-943	Popescu-Marinescu és mtsai. (2001)
<i>Echinogammarus placidus</i> (G. O. Sars, 1896)	nem került elő	834	Russev (1966)
<i>Stenogammarus carausui</i> (Derzhavin & Pjatakova, 1962)	nem került elő	834	Russev (1966)
<i>Paramysis ullskyi</i> (Czerniavsky, 1882)	104 (Szt. György-ág)	747	Russev (1966)
<i>Paramysis intermedia</i> (Czerniavsky, 1882)	686	644	Băcescu (1954), Wittmann (2007)
<i>Pontogammarus maeoticus</i> (Sowinsky, 1894)	nem került elő	552	Russev (1966)
<i>Paraniphargoides motasi</i> (Cărbăușu, 1943)	nem került elő	552	Russev (1966)
<i>Niphargogammarus intermedius</i> (Cărbăușu, 1943)	nem került elő	495	Russev (1966)
<i>Schizoramphus scabriusculus</i> (G. O. Sars, 1894)	170	450	Băcescu (1951)
<i>Pontogammarus boraceae</i> Cărbăușu, 1943	nem került elő	375	Russev (1966)
<i>Pontogammarus aestuarius</i> (Derzhavin, 1924)	nem került elő	~375	Prunescu-Arion & Elian (1965)
<i>Uroniphargoides spinicaudatus</i> (Cărbăușu, 1943)	104 (Szt. György-ág)	~375	Prunescu-Arion & Elian (1965)
<i>Paramysis bakuensis</i> G. O. Sars, 1895	232	80	Băcescu (1954)
<i>Paramysis kessleri sarsi</i> (Derzhavin, 1925)	nem került elő	150	Băcescu (1954)

A ponto-kaszpikus rákok terjeszkedése

A Dunában való megjelenésük alapján a ponto-kaszpikus peracaridák három nagy csoportját különböztethetjük meg. Elsőként, a Deltában előforduló mintegy 60 faj közel felét (Lyashenko és mtsai., 2012) még soha nem észlelték a Deltán kívül a Duna vízrendszerében.

A fajok második csoportja több száz kilométerre is képes volt felhatolni a folyóba, de még mindig az alsó szakaszokra korlátozódott a jelenlétük (**15. ábra**). A priori feltételezhető, hogy a Vaskapu-szoros természetes akadályai határozzák meg elterjedésüket. A duzzasztás előtt a szélsőségesen erős áramlások (amelyek a 150 m széles Kazán-szorosban elérik az ~ 5 m/s sebességet) leküzdhetetlen akadályt jelenthettek a peracarida fajok nagy részének. Ha azonban megnézzük a csoportba tartozó fajok legfeljebb eső előfordulásait (**15. ábra**), akkor nyilvánvalóvá válik, hogy meglepő módon a Vaskapu-szorosnak nincs meghatározó szerepe. Több faj soha nem érte el ezt a szakaszt, míg néhány másik már a gátak megépítése előtt is jelen volt a Vaskapunál feljebb.

Az ilyen típusú elterjedés végső határa a szerbiai szakasznál valamivel feljebb található, amint azt a *C. chelicorne*, *C. maeoticum*, *O. crassus*, *O. obesus*, *P. robustoides* és *E. sarsi* történeti feljegyzései mutatják, és a *C. robustum*, *C. sowinskyi*, *E. trichiatus* és *P. lacustris* jelenlegi elterjedése is tükrözi. A magyarázat valószínűleg az áramlási viszonyokban rejlik. A közvetlenül a Vaskaputól felvízi irányba eső szakaszra az Alsó-Dunához hasonlóan alacsony lejtés jellemző, és a Vaskapu I. gát megépítése óta az áramlási sebesség még inkább csökkent (**16. ábra**). A Száva torkolatától felfelé (Belgrád felett) azonban az áramlási sebesség eléri a Közép-Dunára jellemző értékeket (0.8-0.9 m/s). Ez önmagában is akadályt jelenthet, de a meder anyaga tovább nehezítheti a helyzetet. Bajáig a domináns mederanyag a homok, amely - a viszonylag erős áramlás miatt - nagyon mozgékony, és a legtöbb faj számára kedvezőtlen feltételeket biztosít.



16. ábra. Az átlagos áramlási sebesség és a mederanyag szemcsemérete (84%-os percentilis) a Dunában a Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során (forrás: Borza és mtsai., 2015)

A fajok egy része valószínűleg képes volt aktívan megtelepedni a folyók alsó, torkolati szakaszán, és hosszú ideje jelen vannak ott, amint azt például a Dnyeszter és a Dnyeper folyókban az *E. ischnus* fluvialis és torkolati populációi közötti jelentős genetikai eltérés jelzi (Cristescu és mtsai., 2004). Másrészt valószínű, hogy a passzív szállítás is hozzájárult egyes fajok elterjedéséhez, különösen a Vaskapuktól felfelé.

Számos esetben nagy az eltérés a legfeljebb fekvő előfordulások és a közelmúltbeli feljegyzések között, ami dinamikus változó elterjedési területek benyomását kelti. Ez részben a különböző mintavételi erőfeszítésekből és az alkalmazott módszerekből adódó mintavételi hiba lehet, amely egyes fajok foltos vagy egyszerűen ritka előfordulását feltételezi. Valószínű azonban, hogy egyes fajok elterjedési területe valójában beszűkült. A korábbi feljegyzések egy része (különösen azok, amelyek nem nyertek utólagos megerősítést) ideiglenes megtelepedést tükrözhet, azaz egy kis populáció jelenlétét, amely passzív szállítás eredményeként alakult ki, de később (pl. árvíz miatt) összeomlott. Mindazonáltal van két viszonylag jól dokumentált eseménysor. A *C. maeoticum* és az *O. crassus* esetében biztosnak tűnik, hogy a faj jelentősen visszahúzódott. Az okok tisztázatlanok, de az ilyen drasztikus változások egyik lehetséges magyarázata egy sikeresebb betolakodó általi kiszorulás lehet, amit az a tény sugall, hogy a *C. curvispinum* és a *D. villosus* is megjelent később ebben a szelvényben (Băcescu, 1948; Karaman, 1953; utóbbi szerző a *C. curvispinum*-ot említi, de az ábrák az akkoriban a *C. curvispinum* alfajának tekintett *C. sowinskyi*-t ábrázolják).

A harmadik csoportot a szerbiai szelvény határát sikeresen átlépő fajok képviselik. Nemcsak a folyó teljes hajózható szakaszát benépesítették, hanem mindegyikük már más vízgyűjtőkbe is behatolt. Térhódításuk az előző csoport fajaihoz képest is stabilabbnak tűnik.

A tengertől való távolságot tekintve nem észleltek visszahúzódást, de a *C. sowinskyi* és a *D. bispinosus* érdekes példaként szolgálnak az elterjedési területük folyásirányban lejjebb fekvő részein bekövetkező csökkenésre. A nagy távolságok és a faj adatainak hiánya a köztes folyószakaszokról a hajókkal történő ugrásszerű terjedés az egyetlen lehetséges magyarázat a megjelenésükre (pl. Wittmann, 2002). Figyelemre méltó, hogy az inváziós fajok megjelenési helye az idők folyamán határozott változáson ment keresztül. Korábban valamennyi faj a Közép-Dunában jelent meg, de az 1990-es évek közepe óta mind a négy új betolakodó faj először a Felső-Dunában, sőt, a *C. robustum* esetében a Duna medencéjén kívül is kimutatták (Weinzierl és mtsai., 1997; Wittmann és mtsai., 1999; Wittmann, 2002; Bernerth & Stein, 2003). Ez összefüggésben állhat a hajózási tevékenység feltételezhető átrendeződésével a Duna-Majna csatorna megnyitása után, de sajnos nem állnak rendelkezésre olyan átfogó adatsorok, amelyek lehetővé tennék a kérdés tisztázását.

A korábbi inváziós sikereket gyakran használják fel a jövőbeli potenciális betolakodók azonosítására (Ricciardi & Rasmussen, 1998; Gallardo & Aldridge, 2013). Ennek megfelelően logikusnak tűnhet, hogy a három eloszlási típus között időbeli sorrendet feltételezzünk. A torkolati és az „alsó szakasz” típusok közötti kapcsolat eléggé nyilvánvaló, de vajon a Vaskapu szakaszon való jelenlét valójában nagymértékű elterjedést jelent-e? A legtöbb korai betolakodó (*D. bispinosus*, *D. haemobaphes*, *C. sowinskyi*, *E. ischnus* és *J. sarsi*) esete bizonytalan, mivel az első faunisztikai vizsgálatok idején már jelen voltak mind a Vaskapunál, mind a magyarországi szakasz felsőbb részén. A *C. curvispinum*, *H. anomala*, *K. warpachowskyi* és a *L. benedeni* történeti előfordulásai, valamint az *E. trichiatus* jelenlegi adatai arra engednek következtetni, hogy csak a Dunán feljebb való megtelepedésük után jutottak el az alsó szerbiai szakaszra (Băcescu, 1948; Karaman, 1953; Wittmann, 2007). Ezzel szemben hat faj (*C. chelicorne*, *C. maeoticum*, *O. crassus*, *P. lacustris*, *P. robustoides* és *E. sarsi*), amelyeket a vaskapui szakaszcól jelentettek, eddig nem tudott megtelepedni a Duna feljebb fekvő szakaszain. Csak három sikeres betolakodó esetében előzte meg a megjelenés a folyónak ezen a szakaszán a nagyarányú terjeszkedést, ahol nem zárható ki az ugródeszka szerepe. A *C. robustum* és az *O. obesus* azonban jóval az első feljegyzések előtt jelent meg a folyón felfelé, így nincs közvetlen kapcsolatra utaló jel. A *D. villosus* esetében az első észlelések közötti időeltolódás jóval rövidebb (1968 a Vaskapunál és 1975 a magyarországi szakaszon; Popescu-Marinescu, 1970 idézi Petrescu, 2009; Nosek & Oertel, 1980), ami utalhat a kapcsolatra, de a vizsgálatok akkoriban meglehetősen ritkák voltak, így a kolonizáció ugyanúgy történhetett fordítva is. Itt szeretnénk felhívni a figyelmet arra, hogy a *D. villosus* első magyarországi észlelését néhány újabb publikációban (pl. Nesemann és mtsai., 1995; Bij de Vaate és mtsai.,

2002; Rewicz és mtsai., 2014) tévesen 1926-ra teszik. A félreértés oka, hogy Dudich (1927) nem jelölte meg a *D. villosus bispinosus* akkori alfaji rangját. Több független munka is megerősíti, hogy a *D. villosus* még az 1950-es években sem volt jelen a Közép-Dunában (Dudich, 1947; Karaman, 1953; Ponyi, 1958; Brtek & Rothschein, 1964).

Összefoglalásképpen megállapítható, hogy a Vaskapunál feljebb való megjelenés kevésbé van összhangban a nagyszabású inváziós sikerrel, az ezen a szakaszon való letelepedés a legtöbb esetben nem tűnik úgy, hogy elősegíti a további terjeszkedést a Dunán. A ponto-kaszpikus peracaridák által benépesített nagy mellékfolyók esetében meghatározó lehet a torkolatuknál lévő Duna-szakasz fajkészlete. A Drávában és a Szávában a harmadik fajcsoportnak csak egy részhalmaza van jelen (Žganec és mtsai., 2009; Borza, 2011; Lucić és mtsai., 2015), de a Tisza - lehetővé téve a *C. maeoticum* és a *P. lacustris* további terjedését - a déli inváziós folyosó önálló mellékágának tekinthető. A nagy távolságokat elérő terjedés forrásvidéke, legalábbis az esetek többségében, az Alsó-Dunán belül lehetett, de pontosabb térbeli lehatárolás nem lehetséges. A leginformatívabb ebből a szempontból a *H. anomala*, a jelenleg legelterjedtebb ponto-kaszpikus Peracarida inváziós története. Ezt a reofób fajt a torkolatvidéki elterjedés jellemezte, mielőtt az 1990-es években nagymértékű térhódítása megkezdődött. Wittmann (2007) a Deltát jelölte meg inváziójának forrásaként, és egyúttal jelezte, hogy nem csak az alsó szakaszon előforduló fajokra kell potenciális betolakodóként tekinteni, hanem - ha esélyt kapnak rá - a torkolatvidéki fajok is képesek lehetnek a kontinentális vizek benépesítésére. A más folyókba történő sikeres betelepülések vagy akár spontán terjeszkedések azt is bizonyítják, hogy számos, a Duna deltájára korlátozódó faj legalább a tavakban, víztározókban és más, folyókhoz kapcsolódó lenitikus élőhelyeken képes lenne fennmaradni (Grigorovich és mtsai., 2002). Mindazonáltal nem biztos, hogy teljesen véletlenszerű, hogy mely fajok képesek hasznosítani az inváziós adottságaikat. Lehetnek olyan tulajdonságok, amelyek elősegítik a nagy kiterjedésű invázió sikerét, és amelyek a vektorokhoz való hozzáféréssel, a szállítás túlélésével vagy a megtelepedés és a terjedés esélyével kapcsolatosak.

Kitekintés

A Dunában és vízrendszerében lezajló inváziós folyamatok napjainkban is zajlanak, ezért a 2013-ban lezajlott Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció óta újabb megfigyelések történtek a Peracarida fajok terjedését illetően. Ebben a fejezetben röviden áttekintjük ezeket a fontosabb változásokat.

A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során a ponto-kaszpikus eredetű *Paramysis lacustris* hasadtlábú rákfajt a Duna-Tisza összefolyásánál mutattuk ki. Bár 2017-ben Budapesten, a Lágymányosi-öbölben mutatták ki először a Duna magyarországi szakaszáról, 2018-ban egy rövid, erre a fajra összpontosító felmérés kimutatta a faj sokkal szélesebb elterjedését egy több mint 500 km hosszú Duna-szakaszon, amely Ausztriától (Bécs, folyó km 1926) Horvátországig (Batina, folyó km 1425) terjed (Borza és mtsai., 2019).

2019-ben került sor a Negyedik Nemzetközi Duna-expedícióra, aminek során ismét átfogó és összehangolt mintavételi programot hajtottak végre a Duna menti országok. Az erszényes rákokra vonatkozó eredményeket Borza és szerzőtársai 2021-es tanulmányukban foglalták össze (Borza és mtsai., 2021).

A leggyakrabban az invazív ponto-kaszipi fajok fordultak elő a Dunában, amelyek közül néhányat (*Chelicorophium robustum*, *Chelicorophium sowinskyi* és *Paramysis lacustris*) a korábban ismert elterjedési területükön kívül is megfigyeltek.

Az őshonos *Gammarus* fajok felső-dunai (Németország) adatai remélhetőleg az ökológiai helyzetük javulását jelzik a régióban. A felmérés megerősítette a korábban már megjelent idegenhonos faj, a *Pontogammarus robustum* fokozódó tiszai kolonizációját, és elsőként mutatta ki a *Chelicorophium robustum* előfordulását a folyóban.

5. Kagylóhéjak élőhely módosító szerepe a Dunában

5.1. Bevezetés

Az elmúlt két évtizedben az ökoszisztéma-mérnök szervezetek fogalma, vagyis az olyan élőlények, amelyek közvetlenül vagy közvetve szabályozzák az erőforrások más szervezetek számára való elérhetőségét azáltal, hogy fizikai állapotváltozásokat okoznak a biotikus vagy abiotikus környezetben (sensu Jones és mtsai., 1994, 1997), egyre nagyobb teret nyert az ökológiai kutatásokban (Wright & Jones, 2006). Az ökoszisztéma-mérnökök saját fizikai struktúráikon keresztül (autogén mérnöki tevékenység; pl. korallzátonyok, kagylók héja), illetve az élettelen és/vagy élő anyagok szerkezetét megváltoztató tevékenységeken keresztül (allogén mérnöki tevékenység; pl. hódok, kagylók bioturbációja) módosíthatják, fenntarthatják vagy létrehozhatnak élőhelyeket. Elméletileg adott körülmények között (pl. nagy térbeli elterjedési terület, nagy denzitás, nagy testméret és jellegzetes viselkedés) ezek a fajok a környezetünk adottságainak megváltoztatásával növelhetik az élőhely heterogenitását, ezáltal

befolyásolhatják a biológiai sokféleséget (Byers és mtsai., 2006) és az ökoszisztémafunkciókat (Gutiérrez & Jones, 2006).

A kagylók a vízi ökoszisztémák fontos ökoszisztéma-mérnök csoportját képviselik, mivel számos olyan tulajdonsággal rendelkeznek, amelyek a szerkezet és az ökoszisztéma-folyamatok fizikai módosításával képesek megváltoztatni az abiotikus környezetet (Gutiérrez és mtsai., 2003; Sousa és mtsai., 2009, 2014). Legjelentősebb mérnöki mechanizmusaik, amelyek autogén és allogén tevékenységeket foglalhatnak magukban, intenzív szűrési tevékenységükhöz, bioturbációs képességükhöz és héjképzésükhöz kapcsolódnak (Ilarri és mtsai., 2012; Sousa és mtsai., 2009, 2014; Strayer és mtsai., 1999; Vaughn & Hakenkamp, 2001). Különösen fontos, de gyakran figyelmen kívül hagyott tényező lehet az üres kagylóhéjak jelenléte a mederben, amelyek fontos fizikai struktúraként működhetnek. A kagylók felhalmozódhatnak a tavak, folyók, torkolatok vagy óceánok aljzatán, csökkentve a fenékközeli áramlási sebességet és növelve a mikroélőhelyek komplexitását és heterogenitását. Az üres kagylók megfelelő szubsztrátfelületet is biztosíthatnak a bentikus élőlények számára, különösen a lágy üledékekben, egyben menedékként is szolgálhatnak a ragadozók vagy az abiotikus stressz ellen (Gutiérrez és mtsai., 2003; Werner & Rothhaupt, 2007). A kagylók egy része évtizedekig megmaradhat az ökoszisztémában, így az általános hatások öröksége hosszútávú lehet (Gutiérrez & Iribarne, 1999; Palacios és mtsai., 2000).

Az elmúlt évtizedekben számos invazív kagylófaj jelent meg világszerte, mint például a vándorkagyló (*Dreissena polymorpha*), a kvagga kagyló (*Dreissena bugensis*), az ázsiai kagyló (*Corbicula fluminea*), az aranykagyló (*Limnoperna fortunei*) és a kínai tavikagyló (*Sinanodonta woodiana*) is. A számukra új ökoszisztémákban széles körben elterjedtek és elszaporodtak, jelentős ökológiai és gazdasági károkat okozva (áttekintésért lásd Sousa és mtsai., 2014). A Duna része egy fontos európai vízi inváziós folyosónak. A Rajna-Majna-Duna-csatornán keresztül összeköti az Északi-tengert és a Fekete-tengert, fontos hajózási útvonal lévén hozzájárul számos nem őshonos vízi faj gyors terjedéséhez (Bódis és mtsai., 2012a). A Duna magyarországi szakaszán öt nem őshonos kagylófaj (*C. fluminea*, *C. fluminalis*, *D. bugensis*, *D. polymorpha* és *S. woodiana*) fordul elő, és jelenleg a *C. fluminea* és a *S. woodiana* dominálja a kagylóközösséget, nagy egyedsűrűséget elérve (736 ind./m² és 15 ind./m²) (Bódis és mtsai., 2011, 2012b). Az elmúlt két évtizedben mindkét faj elterjedt a Duna magyarországi szakaszán, és behatolt a mellékágakba és egyes mellékfolyókba is. A *C. fluminea* behurcolását és gyors terjedését elsősorban a folyami hajózás, míg a *S. woodiana* terjedését az ázsiai import halszállítás váltotta ki, mivel parazita glochidium lárváik életciklusuk egy részében halgazdán fejlődnek (Douda és mtsai., 2012).

A *S. woodiana* elérheti a 180-200 mm-es héjhosszúságot, és az egyedek tömege 300-400 g is lehet, ezért a 15 ind./m² egyedsűrűségnek jelentős ökológiai és ökoszisztéma befolyásoló hatása lehet. Ezen túlmenően az előre jelzett gyakoribb és intenzívebb szélsőséges éghajlati jelenségek miatt a közeljövőben valószínűleg fokozódni fog ezen invazív fajok tömeges pusztulása, ami üres héjuk nagymértékű felhalmozódását eredményezi. Az invázió által fokozottan érintett területeken a *Corbicula* és a *S. woodiana* üres héjak átlagos egyedsűrűsége (denzitása) elérheti a 676.3 ± 193.9 ind./m², illetve a 280.5 ± 110.6 ind./m² értéket (Bódis és mtsai., 2014b). Bizonyos invazív kagylófajok héja által kiváltott ökológiai hatásokat már korábban kimutattak. Az epibentikus vándorkagyló (*D. polymorpha*) héja kiváló élőhelyet és menedéket nyújt a vízi élőlények számára. Ez a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség szerkezetének megváltozásához vezet, és csökkenti egyes bentikus halfajok ragadozási hatékonyságát (Beekey és mtsai., 2004; Burlakova és mtsai., 2012; Dieterich és mtsai., 2004; Mayer és mtsai., 2001; Ricciardi és mtsai., 1997). Hasonló eredményeket írtak le a délkelet-ázsiai eredetű aranykagyló (*L. fortunei*) dél-amerikai megjelenése esetében is (Sylvester és mtsai., 2007). Az invazív infaunális kagylók, például a *C. fluminea* és a *S. woodiana* közösségi szerkezetre gyakorolt hatásait azonban kevésbé vizsgálták (de lásd Ilarri és mtsai., 2012, 2014 és Werner & Rothaupt, 2007 a *C. fluminea*-val kapcsolatos tanulmányokat), annak ellenére, hogy ezek az invazív kagylók jelentős hatással lehetnek a természetes ökoszisztémára.

5.2. Célkitűzések

A vizsgálat fő célkitűzése a makroszkopikus vízi gerinctelenek kolonizációjában mutatkozó különbségek felmérése a denzitás, a fajgazdagság, a diverzitás és a funkcionális táplálkozási csoportok alapján. Célkitűzéseim az alábbiak voltak:

- a) A kagylók ökoszisztéma-mérnök hatásának bemutatása egy jellegzetes dunai élőhelyen *in situ* vizsgálat alapján.
- b) Közösségszerkezeti mutatók összehasonlítása a különböző *Bivalvia* fajokhoz tartozó kagylóteknőkből mesterségesen létrehozott élőhelyeket kolonizáló vízi makroszkopikus gerinctelenek fajegyűtteseiben.

5.3. Anyag és módszer

Vizsgálat terület és mintavételi módszerek

A vizsgálatot a Duna főágában végeztük. Vizsgálati helyünk Gödnél (1669 folyamkilométer, 47°40 53.68 É, 19°07 32.84 K), a Duna egyik lerakódási zónájában található, ahol az üledék homokból és iszapból áll, az átlagos éves áramlási sebesség kb. 0.1 m/s.

A kísérletet 2012 augusztusa és októbere között végeztük a folyó ripális zónájában, 150 cm-es vízmélységben, hogy elkerüljük a vízszintváltozások lehetséges hatását. Azért választottuk ezt az időszakot, mert a késő nyár végén és kora ősszel a vízben élő makroszkopikus gerinctelen szervezetek teljes életciklusuk során a legnagyobb számban fordulnak elő (Nosek és mtsai., 2009). Emellett két hónap elegendő idő ahhoz, hogy a folyó medrén elhelyezett mesterséges aljzaton stabil makroszkopikus gerinctelen közösség alakuljon ki (Nosek, 2002; Oertel & Nosek, 2006).

Az üres kagylóhéjak makroszkopikus vízi gerinctelenekre gyakorolt hatásának vizsgálatához két őshonos (*A. anatina*, *U. tumidus*) és két invazív (*C. fluminea*, *S. woodiana*) kagylófaj héjait, és a héjak keverékét (őshonos, őshonos plusz invazív és invazív fajok) használtuk múlt, jelen és jövő forgatókönyvként. Az őshonos fajok keverékét a múltbeli állapotokat szimulálva használtuk, ahol nem voltak jelen invazív fajok, az őshonos és invazív fajok keverékét a jelenlegi állapotokat szimulálva, ahol az őshonos és invazív fajok együtt fordulnak elő, végül az invazív fajok keverékét a jövőbeli állapotokat szimulálva, ahol feltételezzük, hogy az őshonos fajok eltűnnek és az invazív fajok maradnak csak fenn. A vizsgált fajok mindegyike gyakori előfordulása, és képes nagy mennyiségű héjat termelni a Dunában (Bódis és mtsai., 2011, 2014b). Kontroll szubsztrátumként agyaggranulátumot használtunk, amely a legjobb mesterséges felületet biztosítja a vízi makroszkopikus gerinctelenek megtelepedéséhez, és a vizsgált területen található természetes kemény szubsztrátokat helyettesíti (Nosek, 2002; Oertel, 2002). A kísérlet helyszínén előforduló kagylóhéjakra nézve reprezentatív méretosztályokba tartozó, nemrégiben elpusztult kagylók üres héjait gyűjtöttük össze, utána a laboratóriumban víz alatt lemostuk a szennyeződések eltávolítása érdekében. A minták összehasonlíthatóságának érdekében azonos felületű szubsztrátokat állítottunk össze. A felület becsléséhez a kagylók belsejét és külsejét alumíniumfóliába csomagoltuk, majd a fóliát lemérlegeltük; ezt az értéket egy szabványos terület-tömeg arány segítségével (Ricciardi és mtsai., 1995) területre számoltuk át. Az azonos felületű (0.45 m²) szubsztrát egységeket 10 mm-es lyukbőségű zsákokba helyeztük, hat ismétléssel (**17. ábra**).



17. ábra. A kagylóhéjakat 10 mm-es sszembőségű hálóanyagból készült tasakokba (zsákokba) tettük. A mederfelszínen tartáshoz vasból készült rudat használtunk kezelésként, amire a 6 párhuzamos mintát rögzítettük (fotó: Bódis Erika)

Az üres kagylókat egyenletesen osztottuk el, a kagylók száma és a kagyló átlagos mérete $\pm$ SD ismétlésenként azonos volt: *U. tumidus* (60), 79 ± 9 mm héjhossz; *A. anatina* (38), 91 ± 9 mm héjhossz; *S. woodiana* (25), 106 ± 15 mm héjhossz; *C. fluminea* (200), 26 ± 7 mm héjhossz. Őshonos kevert esetében: *U. tumidus* (30), *A. anatina* (20), 86 ± 10 mm kagylóhosszúság; vegyesen őshonos és invazív esetében: *U. tumidus* (15), *A. anatina* (10), *S. woodiana* (6), *C. fluminea* (50), 52 ± 35 mm héjhossz; invazív kevert esetében: *S. woodiana* (12), *C. fluminea* (100), 35 ± 27 mm héjhossz.

A 2012 augusztus 12-én kihelyezett, héjakkal töltött tasakokat október 23-án gyűjtöttük be, így minden kezelés ugyanannyi ideig (77 napig) tartott. Az összes szubsztrát mintát október elején gyűjtöttük össze a folyómederből, és azonnal különböző dobozokba helyeztük, és további feldolgozásra laboratóriumba szállítottuk. Néhány tasak a kolonizációs időszak alatt elveszett, ezért a kísérletet az *U. tumidus* esetében két ismétléssel, az *A. anatina*, *S. woodiana* és *C. fluminea* esetében hárommal, a vegyes kagylók esetében pedig hattal fejeztük be. A makroszkopikus vízi gerincteleneket különböző szembőségű (20 mm, 2360 μ m, 710 μ m és 250 μ m) sziták segítségével választottuk szét a terepen, és minden élőlényt 70%-os etanolban rögzítettünk. A laboratóriumban az egyedeket genus- vagy fajszintig azonosítottuk (a kevésértéjű gyűrűsférgeket alosztály, az árvaszúnyog lárvákat család szintig) és leszámoltuk. Az azonosítást a taxonómiai csoportok szakértői végezték az alábbi határozó kézikönyvek segítségével (puhatestűek: Glöer és Meier-Brook, 1998; Richnovszky és Pintér, 1979; rákfélék: Carausu és mtsai., 1955; Eggers és Martens, 2001; rovarok: Askew, 2004; Nesemann, 1997; Waringer és Graf, 1997). A kimutatott makroszkopikus vízi gerinctelenek funkcionális

táplálkozási csoportjainak hozzárendeléséhez az egyes taxonok besorolását használtuk, és az abundanciájukkal súlyoztuk Moog (2002) szerint, amelyet a Duna vízgyűjtőjének fajkészletét felhasználva dolgoztunk fel, és figyelembe vettük, hogy egyes taxonok több funkcionális táplálkozási csoportba is tartozhatnak.

Adatok elemzése

Egyutas permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA, III. típus) alkalmaztunk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség denzitását, taxonszámát és Shannon-Wiener diverzitási indexeit tartalmazó mérések közötti különbségek vizsgálatára a kezelések között. A denzitást 1 m² -re fejeztük ki. Összességében a kialakult közösségi struktúrában mutatózó különbségeket a kezelések, mint fix faktorok (8 szint: *A. anatina*, *S. woodiana*, *C. fluminea*, *U. tumidus*, kontrollként használt agyaggranulátum, őshonos, őshonos plusz invazív és invazív fajok üres kagylóinak keveréke) használatával vizsgáltuk, ami magában foglalta az egyes megtelepedett fajok denzitásában mutatózó különbségeket. Az egyutas PERMANOVA-elemzések előtt minden változót normalizáltunk, és az euklideszi távolságon alapuló hasonlósági mátrixot számítottunk. A PERMANOVA-kat a nyolc különböző szint között futtattuk le az összes összegyűjtött faj, a fő rendszertani csoportok (gyűrűsférgesek, puhatestűek, rákok, rovarok) és a táplálkozási csoportok (aktív szűrőgetők, passzív szűrőgetők, gyűjtőgetők, legelők, aprítók, ragadozók és egyéb táplálkozási típusok) felhasználásával. A pszeudo-F arányok p-értékeit a nyers adatok 9999 permutáción keresztül történő permutációjával számítottuk ki. Ha a permutációk száma 150-nél kevesebb volt, a Monte Carlo p-értéket vettük figyelembe. Ezen túlmenően, az általános közösségi struktúra elemzéséhez többdimenziós skálázást (MDS) alkalmaztunk az összes összegyűjtött faj denzitás adatai alapján. A kezelések közötti hasonlósági mátrixot a normalizált euklideszi távolság segítségével számoltuk ki.

Lineáris regressziós elemzést alkalmaztunk, és Pearson-féle korrelációs együtthatókat számoltunk a héjhossz és a taxonszám, az egyedsűrűség és a Shannon-Wiener-diverzitás közötti kapcsolat meghatározásához. Minden elemzést a PRIMER v6 programmal végeztünk a PERMANOVA+ for PRIMER (Clarke és Gorley, 2006) és az R 2.6.2. verziójával (RDevelopment Core Team, 2007).

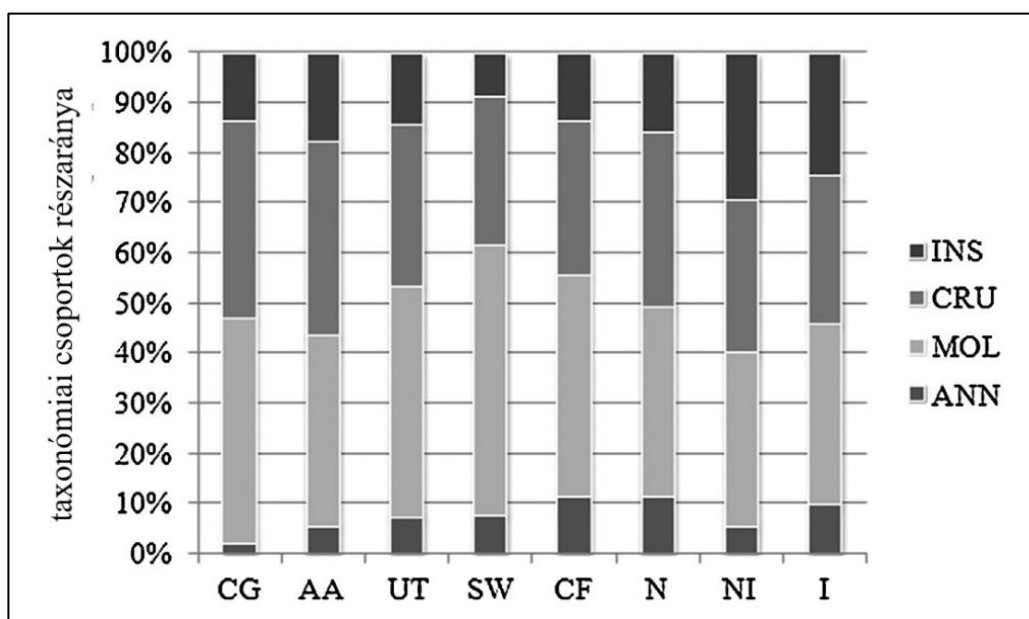
5.4. Eredmények

Minden kezelést figyelembe véve a héjakon összesen 55 taxont gyűjtöttünk, amelyek a vízi makroszkopikus gerinctelenek öt fő rendszertani csoportjába tartoztak: laposférgek, gyűrűsférgek (kevéssertéjű férgek, piócák), puhatestűek (kagylók, csigák), rákok (bolharák, ászkarák) és rovarok (tegzesek, kétszárnyúak lárvái) (6. táblázat). Alacsonyabb taxonómiai szinten hat taxonómiai csoport járult hozzá a teljes fajkészlethez: több mint 5%-kal: bolharák (28.3%), kagylók (23.2%), csigák (18.6%), tegzes lárvák (17.1%), kevéssertéjű gyűrűsférgek (6.9%) és az ászkarák (5.3%). A kétszárnyúak (Diptera csoport, főként árvaszúnyogok), piócák és laposférgek nagyon alacsony denzitásban fordultak elő. Az öt leggyakoribb taxon a *C. fluminea* (20%), a *Hydropsyche bulgaromanorum* (9.9%), *Chelicorophium curvispinum* (7.7%), *Lithoglyphus naticoides* (6.9%) és *Oligochaeta* (6.7%) voltak (6. táblázat).

6. táblázat. A regisztrált taxonok átlagos ($\pm$ SD) denzitása (ind. m⁻²) kezelésenként (CG - agyagszemcsék, AA - Anodonta anatina, UT - Unio tumidus, SW - Sinanodonta woodiana, CF - Corbicula fluminea, N - őshonos fajok, NI - őshonos és invazív fajok, I - invazív fajok) (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

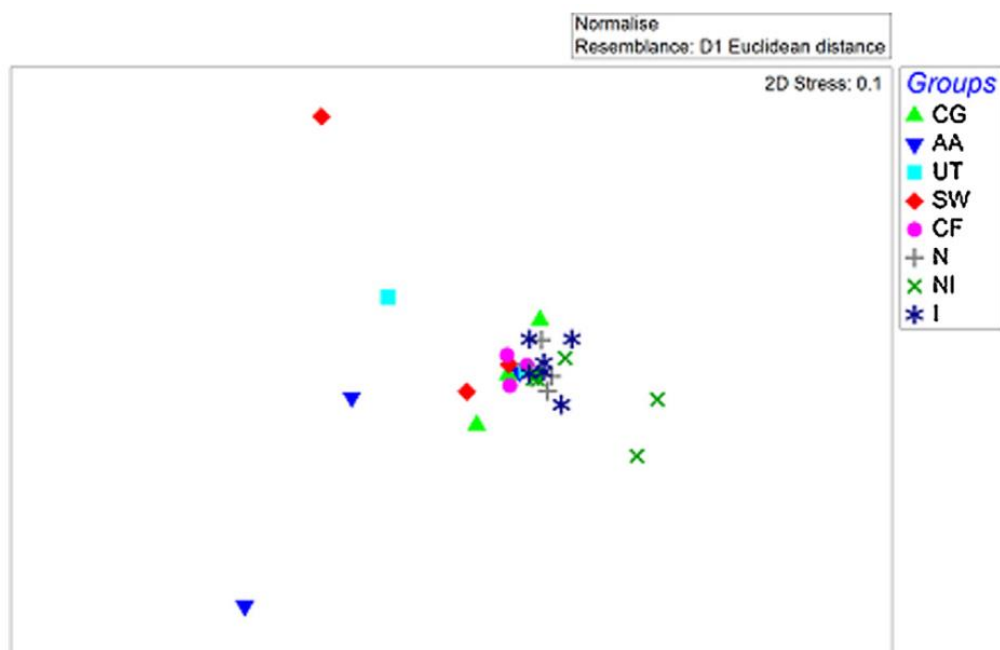
	CG	AA	UT	SW	CF	N	NI	I
Platyhelminthes								
Polycelis sp.	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Annelida								
Erpobdella octoculata	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 3.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Helobdella stagnalis	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	1.1 $\pm$ 1.6	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Oligochaeta	1.5 $\pm$ 2.6	21.5 $\pm$ 4.6	15.6 $\pm$ 3.1	20.7 $\pm$ 18.0	7.4 $\pm$ 2.6	33.3 $\pm$ 20.5	19.4 $\pm$ 21.5	25.0 $\pm$ 17.0
Mollusca								
Acroloxus lacustris	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.73 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Ancylus fluviatilis	0.0 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 1.3	1.1 $\pm$ 1.6	1.5 $\pm$ 1.3	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.9 $\pm$ 2.3
Anodonta anatina	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Bithynia tentaculata	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0
Borysthenia naticina	0.7 $\pm$ 1.3	3.0 $\pm$ 3.4	1.1 $\pm$ 1.6	1.5 $\pm$ 2.6	2.2 $\pm$ 3.8	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Corbicula fluminea	11.9 $\pm$ 3.4	48.2 $\pm$ 42.7	26.7 $\pm$ 28.3	34.8 $\pm$ 24.5	11.1 $\pm$ 9.7	84.7 $\pm$ 43.6	108.8 $\pm$ 26.4	69.9 $\pm$ 19.1
Dreissena polymorpha	4.4 $\pm$ 0.0	5.9 $\pm$ 5.6	1.1 $\pm$ 1.6	3.0 $\pm$ 3.4	2.2 $\pm$ 3.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 2.3	0.5 $\pm$ 1.1
Esperiana daudebartii	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Esperiana esperi	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0
Galba truncatula	0.0 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 2.6	0.0 $\pm$ 0.0	1.5 $\pm$ 2.6	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Haltia acuta	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	2.2 $\pm$ 3.1	2.2 $\pm$ 3.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Lithoglyphus naticoides	30.4 $\pm$ 19.2	42.2 $\pm$ 32.9	41.1 $\pm$ 51.9	48.1 $\pm$ 38.8	17.8 $\pm$ 7.7	7.9 $\pm$ 4.5	9.3 $\pm$ 12.0	12.0 $\pm$ 6.5
Musculium lacustre	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Pisidium amnicum	1.5 $\pm$ 2.6	3.0 $\pm$ 1.3	2.2 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 2.2	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Pisidium casertanum	0.0 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 2.2	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Pisidium henslowianum	0.0 $\pm$ 0.0	4.4 $\pm$ 2.2	0.0 $\pm$ 0.0	5.2 $\pm$ 3.4	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0
Pisidium moitessierianum	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	3.7 $\pm$ 4.6	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Pisidium subtruncatum	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1
Pisidium supinum	2.2 $\pm$ 0.0	6.7 $\pm$ 0.0	5.6 $\pm$ 7.9	6.7 $\pm$ 5.9	3.0 $\pm$ 2.6	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1
Potamopyrgus antipodarum	0.0 $\pm$ 0.0	12.6 $\pm$ 16.4	4.4 $\pm$ 6.3	4.4 $\pm$ 3.8	2.2 $\pm$ 2.2	0.5 $\pm$ 1.1	1.4 $\pm$ 3.4	1.4 $\pm$ 1.5
Radix balthica	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Sphaerium rivicola	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 2.3
Sphaerium solidum	5.9 $\pm$ 3.4	8.1 $\pm$ 1.3	7.8 $\pm$ 4.7	3.7 $\pm$ 3.4	4.4 $\pm$ 2.2	5.6 $\pm$ 3.9	4.2 $\pm$ 2.9	3.2 $\pm$ 1.1
Theodoxus danubialis	2.2 $\pm$ 2.2	1.5 $\pm$ 2.6	2.2 $\pm$ 3.1	3.7 $\pm$ 1.3	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Theodoxus fluviatilis	11.1 $\pm$ 8.9	15.6 $\pm$ 21.4	25.6 $\pm$ 36.1	25.9 $\pm$ 19.2	7.4 $\pm$ 5.6	9.3 $\pm$ 9.6	4.6 $\pm$ 5.2	3.2 $\pm$ 3.2
Unio tumidus	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Viviparus acerosus	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Crustacea								
Chelicorophium curvispinum	42.2 $\pm$ 49.6	85.9 $\pm$ 75.6	43.3 $\pm$ 58.1	53.3 $\pm$ 61.7	25.9 $\pm$ 41.1	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Chelicorophium robustum	1.5 $\pm$ 2.6	0.7 $\pm$ 1.3	3.3 $\pm$ 4.7	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Chelicorophium sowinskyi	0.0 $\pm$ 0.0	2.2 $\pm$ 3.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Chelicorophium sp.	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	13.9 $\pm$ 11.7	26.9 $\pm$ 13.2	12.3 $\pm$ 11.3
Dikerogammarus bispinosus	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	44.4 $\pm$ 46.2	34.7 $\pm$ 19.0	20.4 $\pm$ 11.5
Dikerogammarus haemobaphes	24.4 $\pm$ 33.2	25.2 $\pm$ 14.8	25.6 $\pm$ 36.1	10.4 $\pm$ 10.0	13.3 $\pm$ 19.2	12.5 $\pm$ 10.9	9.7 $\pm$ 8.0	7.9 $\pm$ 7.7
Dikerogammarus villosus	14.8 $\pm$ 17.0	20.0 $\pm$ 10.2	16.7 $\pm$ 17.3	17.0 $\pm$ 6.8	11.9 $\pm$ 12.8	12.5 $\pm$ 15.4	6.9 $\pm$ 5.8	6.0 $\pm$ 4.5
Echinogammarus ischnus	25.9 $\pm$ 18.6	32.6 $\pm$ 39.5	20.0 $\pm$ 9.4	20.0 $\pm$ 19.8	14.8 $\pm$ 19.9	3.2 $\pm$ 6.7	8.3 $\pm$ 9.1	4.6 $\pm$ 5.5
Echinogammarus trichatus	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	1.4 $\pm$ 2.3	0.9 $\pm$ 1.4
Jaera istri	5.9 $\pm$ 6.8	45.2 $\pm$ 39.1	20.0 $\pm$ 28.3	17.8 $\pm$ 20.4	3.7 $\pm$ 6.4	3.7 $\pm$ 4.9	7.4 $\pm$ 7.6	4.6 $\pm$ 3.8
Obesogammarus obesus	3.0 $\pm$ 5.1	29.6 $\pm$ 24.0	6.7 $\pm$ 9.4	23.7 $\pm$ 20.5	1.5 $\pm$ 2.6	12.5 $\pm$ 8.9	19.0 $\pm$ 16.8	18.5 $\pm$ 14.8
Insecta								
Brachycentrus subnubilus	0.7 $\pm$ 1.3	7.4 $\pm$ 7.8	1.1 $\pm$ 1.6	3.0 $\pm$ 1.3	2.2 $\pm$ 3.8	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Hydropsyche bulgaromanorum	20.0 $\pm$ 22.6	20.7 $\pm$ 12.2	26.7 $\pm$ 25.1	14.8 $\pm$ 11.0	11.1 $\pm$ 9.7	24.5 $\pm$ 15.8	52.3 $\pm$ 39.8	42.1 $\pm$ 31.8
Hydropsyche contubernalis	2.2 $\pm$ 2.2	28.9 $\pm$ 40.8	7.8 $\pm$ 11.0	1.5 $\pm$ 2.6	3.0 $\pm$ 3.4	9.7 $\pm$ 6.5	31.0 $\pm$ 32.5	7.4 $\pm$ 4.9
Hydropsyche ornata	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.9 $\pm$ 2.3
Hydropsyche sp. juvenilis	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	12.5 $\pm$ 12.8	23.6 $\pm$ 18.7	11.1 $\pm$ 12.5
Ephemera danica	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 1.4	0.0 $\pm$ 0.0
Heptagenia flava	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.9 $\pm$ 1.4	0.0 $\pm$ 0.0
Gomphus vulgatissimus	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1
Gomphus flavipes	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1
Chironomidae	0.0 $\pm$ 0.0	3.7 $\pm$ 4.6	1.1 $\pm$ 1.6	2.2 $\pm$ 3.8	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1
Ceratopogonidae	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.5 $\pm$ 1.1	0.0 $\pm$ 0.0
Diptera pupa	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0
Limoniidae	0.0 $\pm$ 0.0	0.7 $\pm$ 1.3	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0	0.0 $\pm$ 0.0

A laposférgek kevesebb, mint 1%-kal járultak hozzá az össztaxonszámhoz. Az összes taxonhoz több mint 1%-kal hozzájáruló taxonómiai csoportok százalékos aránya a kezelések között különbözött. A domináns taxonómiai csoportok, amelyek több mint 10%-át adták a teljes fajkészletnek, a puhatestűek (40.0%), a rákok (30.6%) és a rovarok (22.3%) voltak (**18. ábra**).



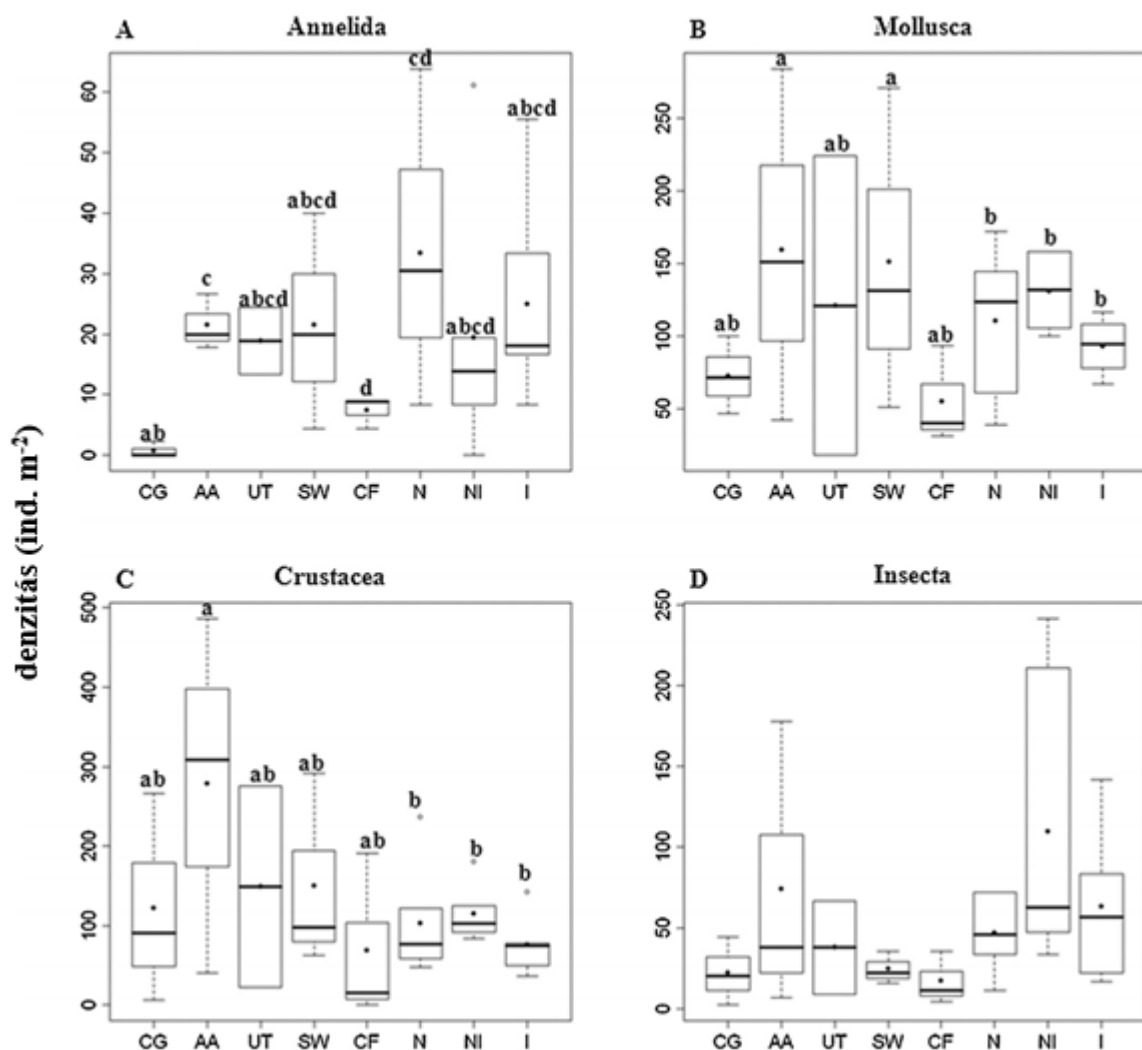
18. ábra. A főbb rendszertani csoportok (ANN - Annelida, MOL - Mollusca, CRU - Crustacea, INS - Insecta) százalékos megoszlása a kezelések szerint, a párhuzamos minták átlagai alapján (CG - agyag granulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes őshonos, NI - vegyes őshonos és invazív, I - vegyes invazív) (forrás: Bódis és mtsai., 2014)

A PERMANOVA-elemzés szignifikáns különbségeket mutatott az általános közösségi szerkezetben (pseudo $F = 1.701$, $df = 7$, $p < 0.01$). Páros összehasonlításokban az *A. anatina* szignifikánsan különbözött a kagylók keverékétől (*A. anatina*-mix natív: $t = 1.805$, $p < 0.05$; *A. anatina*-mix natív plusz invazív: $t = 1.690$, $p < 0.05$; *A. anatina*-mix invazív: $t = 1.681$, $p < 0.05$). Az összes rögzített taxont tartalmazó MDS-rendezés az Unionidák nagyobb kagylóléheikkal összefüggő eltérő közösségi szerkezetet mutatott (**19. ábra**).



19. ábra. Az NMDS rendezés eredményei a teljes közösségi struktúra alapján. Kezelések: CG - agyag granulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes őshonos, NI - vegyes őshonos és invazív, I - vegyes invazív (forrás: Bódis és mtsai., 2014)

Ha a makroszkopikus vízi gerinctelenek főbb rendszertani csoportjait hasonlítjuk össze, míg szignifikáns különbségeket találtunk a gyűrűsférgek (pszeudo $F = 2.154$, $df = 7$, $p < 0.05$), a puhatestűek (pszeudo $F = 1.817$, $df = 7$, $p < 0.01$) és a rákok (pszeudo $F = 1.860$, $df = 7$, $p < 0.05$) esetében (**20. a-c. ábra**), a rovarok csoportjánál nem találtunk szignifikáns különbségeket (**20-d. ábra**) a különböző minőségű szubsztrátok összehasonlítása során.

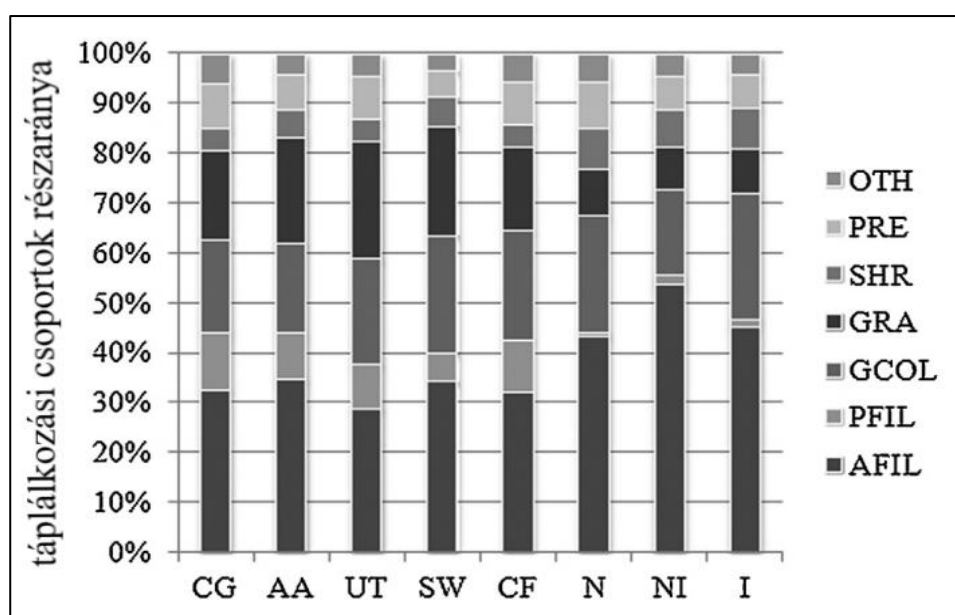


20. ábra. A főbb rendszertani csoportok (Annelida (A), Mollusca (B), Crustacea (C), Insecta (D)) denzitása a kezelések szerint (CG - agyag granulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes őshonos, NI - vegyes őshonos és invazív, I - vegyes invazív). A dobozdiagramok az alsó és felső kvartiliseket, valamint a minimális és maximális értékeket ábrázolják. A medián- és átlagértékeket vastag vízszintes vonalak, illetve pontok jelzik. A kezelések közötti statisztikailag szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöljük (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

A páros összehasonlítások azt mutatták, hogy a gyűrűsférgek átlagos denzitása szignifikánsan alacsonyabb volt a kontroll szubsztrátokon, mint az *A. anatina* ($t = 6.549$, $p < 0.01$), a natív mix ($t = 2.593$, $p < 0.05$) és a *C. fluminea* ($t = 2.828$, $p < 0.05$) szubsztrátokon, és szignifikánsan magasabb volt az *A. anatina*-n, mint a *C. fluminea*-n ($t = 4.608$, $p < 0.01$). A puhatestűek denzitása szignifikánsan magasabb volt az *A. anatina* és a *S. woodiana* héjakon, mint a vegyes héjakon (*A. anatina*-natív mix: $t = 1.816$, $p < 0.05$; *A. anatina*-natív mix plusz invazív: $t = 1.874$, $p < 0.05$; *A. anatina*-invazív mix: $t = 1.855$, $p < 0.05$; *S. woodiana*- natív mix plusz invazív: $t = 1.843$, $p < 0.05$; *S. woodiana*- invazív mix: $t = 1.817$, $p < 0.05$). A rákfélék

denzitása is szignifikánsan magasabb volt az *A. anatina* héjakon, mint a vegyes héjakon (*A. anatina*- natív mix: $t = 1.848$, $p < 0.05$; *A. anatina*- natív mix plusz invazív: $t = 1.901$, $p < 0.05$; *A. anatina*- invazív mix: $t = 1.966$, $p < 0.05$).

A funkcionális táplálkozási csoportok aránya a kezelések szerint különbözött, és az aktív szűrőgetők (44.5%), a gyűjtőgetők (21.3%) és a legelők (11.5%) domináltak. A többi csoportot alacsonyabb értékek képviselték: ragadozók (7.4%), aprítók (7.4%), egyéb táplálkozók (5.0%) és passzív szűrőgetők (2.9%) (21. ábra).

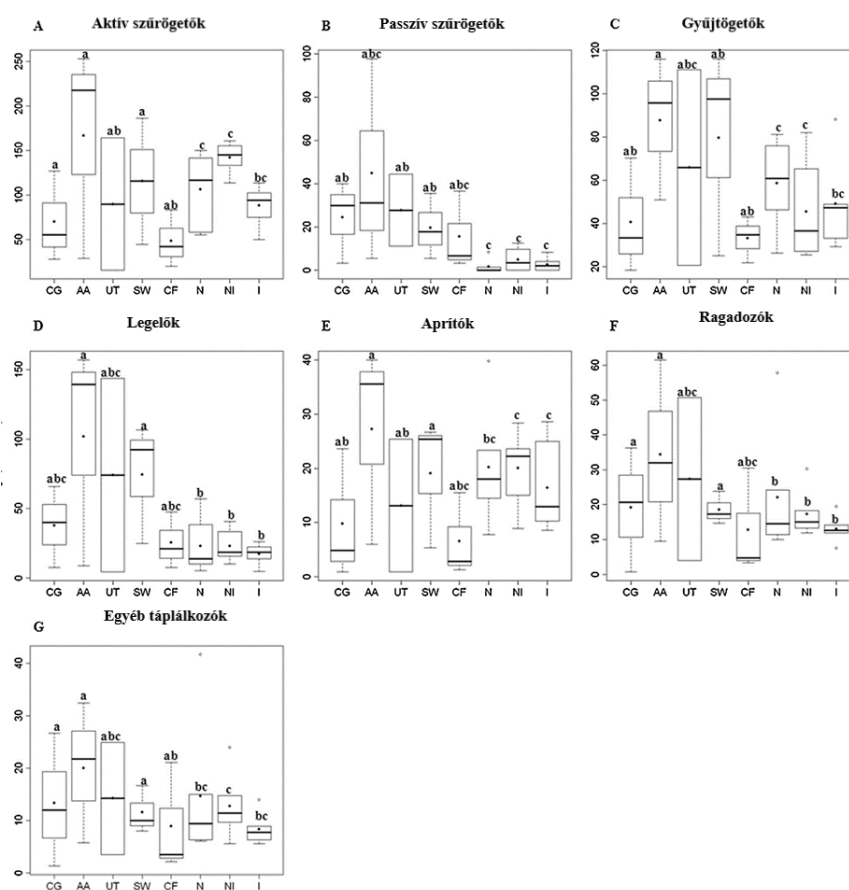


21. ábra. A fő funkcionális táplálkozási csoportok százalékos részesedése a párhuzamos minták átlagértékei alapján (AFIL - aktív szűrőgetők, PFIL - passzív szűrőgetők, GCOL - gyűjtőgetők, GRA - legelők, SHR - aprítók, PRE - ragadozók, OTH - egyéb táplálkozók) a kezelések szerint (CG - agyaggranulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes őshonos, NI - vegyes őshonos plusz invazív, I - vegyes invazív) (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

A funkcionális táplálkozási csoportok szintjén minden csoportban szignifikáns különbségeket találtunk: aktív szűrőgetők (pszeudo $F = 2.567$, $df = 7$, $p < 0.001$), passzív szűrőgetők (pszeudo $F = 2.621$, $df = 7$, $p < 0.05$), gyűjtőgetők (pszeudo $F = 1.827$, $df = 7$, $p < 0.01$), legelők (pszeudo $F = 1.943$, $df = 7$, $p < 0.01$), aprítók (pszeudo $F = 2.365$, $df = 7$, $p < 0.01$), ragadozók (pszeudo $F = 2.124$, $df = 7$, $p < 0.01$) és egyéb táplálkozási típusok (pszeudo $F = 2.124$, $df = 7$, $p < 0.01$). Ezek a jelentős különbségek az egyfajú és a vegyes héjak eltérő kolonizációjának voltak köszönhetőek (7. táblázat, 22. ábra).

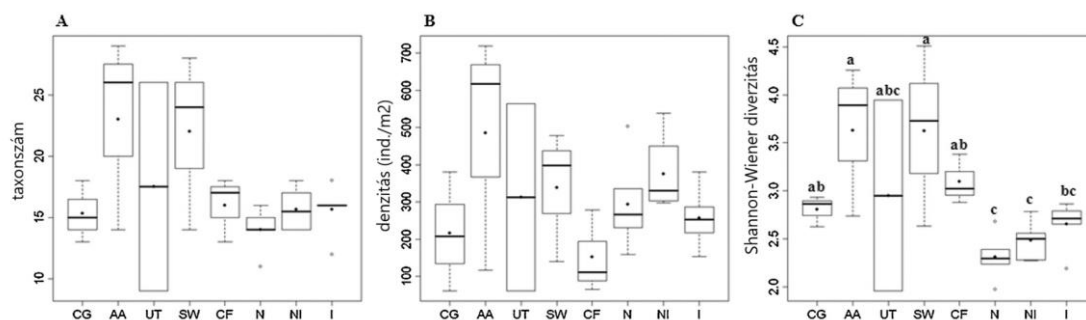
7. táblázat. A kezelések páronkénti összehasonlítása (CG - agyaggranulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes natív, NI - vegyes natív és invazív, I - vegyes invazív) funkcionális táplálkozási csoportonként (AFIL - aktív szűrőgetők, PFIL - passzív szűrőgetők, GCOL - gyűjtőgetők, GRA - legelők, SHR - aprítók, PRE - ragadozók, OTH - egyéb táplálkozók), ahol jelentős különbségeket találtak (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

AFIL		PFIL		GCOL		GRA		SCH		PRE		OTH
CG-N	$p < 0.05, t = 1.791$	$p < 0.05, t = 2.481$		$p < 0.05, t = 1.719$		–		–		$p < 0.05, t = 1.660$		$p < 0.05, t = 1.660$
CG-NI	$p < 0.05, t = 1.865$	$p < 0.05, t = 2.078$		$p < 0.05, t = 1.961$		–		$p < 0.05, t = 1.904$		$p < 0.05, t = 1.750$		$p < 0.05, t = 1.750$
CG-I	$p < 0.05, t = 1.744$	$p < 0.05, t = 2.376$		–		–		$p < 0.05, t = 1.861$		$p < 0.05, t = 1.713$		$p < 0.05, t = 1.713$
AA-N	$p < 0.01, t = 2.407$	–		$p < 0.05, t = 1.721$		$p < 0.05, t = 1.998$		$p < 0.05, t = 1.962$		$p < 0.05, t = 2.007$		$p < 0.05, t = 2.007$
AA-NI	$p < 0.01, t = 2.353$	–		$p < 0.05, t = 1.803$		$p < 0.05, t = 1.923$		$p < 0.05, t = 2.260$		$p < 0.05, t = 2.084$		$p < 0.05, t = 2.084$
AA-I	$p < 0.01, t = 2.419$	–		$p < 0.05, t = 1.954$		$p < 0.05, t = 2.016$		$p < 0.05, t = 2.299$		$p < 0.05, t = 2.111$		$p < 0.05, t = 2.111$
UT-N	$p < 0.05, t = 1.814$	$p < 0.05, t = 2.980$		–		–		–		–		–
UT-NI	$p < 0.05, t = 1.825$	$p < 0.05, t = 2.555$		–		–		$p < 0.05, t = 1.821$		–		–
UT-I	–	$p < 0.05, t = 2.908$		–		–		$p < 0.05, t = 1.854$		–		–
SW-N	$p < 0.05, t = 1.778$	$p < 0.05, t = 2.909$		–		$p < 0.05, t = 1.890$		$p < 0.05, t = 1.894$		$p < 0.05, t = 1.782$		$p < 0.05, t = 1.782$
SW-NI	$p < 0.05, t = 1.992$	$p < 0.05, t = 2.376$		–		$p < 0.05, t = 1.775$		$p < 0.01, t = 2.424$		$p < 0.05, t = 1.896$		$p < 0.05, t = 1.896$
SW-I	$p < 0.05, t = 1.845$	$p < 0.05, t = 2.812$		$p < 0.05, t = 1.752$		$p < 0.05, t = 1.914$		$p < 0.01, t = 2.503$		$p < 0.05, t = 1.875$		$p < 0.05, t = 1.875$
CF-N	$p < 0.05, t = 1.662$	–		–		–		–		–		–
CF-NI	$p < 0.05, t = 1.727$	–		–		–		$p < 0.05, t = 1.899$		–		$p < 0.05, t = 1.620$
CF-I	–	–		$p < 0.05, t = 1.778$		–		$p < 0.05, t = 1.845$		–		–



22. ábra. A fő funkcionális táplálkozási csoportok denzitása (aktív szűrőgetők (a), passzív szűrőgetők (b), gyűjtőgetők (c), legelők (d), aprítók (e), ragadozók (f)) denzitása, egyéb táplálkozók (g)) a kezelések szerint (CG - agyaggranulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - vegyes őshonos, NI - vegyes őshonos és invazív, I - vegyes invazív). A dobozdiagramok az alsó és felső kvartiliseket, valamint a minimum- és maximumértékeket ábrázolják. A medián-értéket pont, az átlagértékeket vastag vízszintes vonal jelzi. A kezelések közötti statisztikailag szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöljük (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

A taxongazdagság és a Shannon-Wiener-diverzitás magasabb volt az *A. anatina* és a *S. woodiana* kagylóhéjakon, mint a többi esetben, és az egyedsűrűség nagyobb volt az *A. anatina* és a *S. woodiana* kagylókon, valamint az őshonos kagylók keverékén, mint a *C. fluminea* kagylókon és a kontroll szubsztrátumon (23. a-c. ábra).



23. ábra. Taxonszám (a), denzitás (b) és Shannon-Wiener-diverzitás (c) a kezelések szerint (CG - agyaggranulátum, AA - *Anodonta anatina*, UT - *Unio tumidus*, SW - *Sinanodonta woodiana*, CF - *Corbicula fluminea*, N - őshonos keverék, NI - őshonos és invazív keverék, I - invazív keverék). A dobozdiagramok az alsó és felső kvartiliseket, valamint a minimum- és maximumértékeket ábrázolják. A medián- és átlagértékeket vastag vízszintes vonalak, illetve pontok jelzik. A kezelések közötti statisztikailag szignifikáns különbségeket különböző betűkkel jelöljük (forrás: Bódis és mtsai., 2014).

Statisztikailag szignifikáns különbségeket azonban csak a Shannon-Wiener-diverzitás esetében észleltünk (pszeudo $F = 3.786$, $df = 7$, $p < 0.01$ (23-c. ábra). A páros összehasonlítások azt mutatták, hogy a diverzitás magasabb volt az *A. anatina* és a *S. woodiana* héjakon, mint a vegyes héjak valamennyi típusán (*A. anatina*- natív mix: $t = 3.995$, $p < 0.01$; *A. anatina*- natív mix plusz invazív: $t = 3.568$, $p < 0.01$; *A. anatina*- invazív mix: $t = 2.940$, $p < 0.05$; *S. woodiana*- natív mix: $t = 3.432$, $p < 0.01$; *S. woodiana*- natív mix plusz invazív: $t = 3.568$, $p < 0.01$; *S. woodiana*-mix natív plusz invazív: $t = 3.043$, $p < 0.05$; *S. woodiana*-mix invazív: $t = 2.527$, $p < 0.05$) és a kontroll szubsztrát és a *C. fluminea* különbözött a kétféle kevert héjjal (kontroll szubsztrát-mix natív: $t = 3.298$, $p < 0.05$; kontroll szubsztrát-mix natív plusz invazív: $t = 2.487$, $p < 0.05$; *C. fluminea*-mix natív: $t = 4.650$, $p < 0.01$; *C. fluminea*-mix natív plusz invazív: $t = 4.052$, $p < 0.01$).

Nem találtunk kapcsolatot a héj mérete és a taxonok száma, denzitása és a Shannon-Wiener-diverzitás között (Pearson-féle korreláció, lineáris regresszió, $r = 0.307$, $R^2 = 0.061$, $p = 0.105$; $r = 0.298$, $R^2 = 0.055$, $p = 0.117$; $r = 0.245$, $R^2 = 0.025$, $p = 0.200$).

5.5. Diskusszió

Eredményeink azt mutatták, hogy a vizsgált kagylófajok üres héjai megfelelő élőhelyet és menedéket biztosítottak a legtöbb bentikus élőlény, különösen a puhatestűek, rákok és rovarok számára. Ugyanígy az egyes üres kagylóhéjak más módon kolonizálódtak, mint a kontroll szubsztrát (agyaggranulátum), amely a vizsgált területen a természetes kemény szubsztrátot utánozza. Valójában a vizsgált kagylóhéjak a mikroélőhelyek nagy változatosságát hozták létre, lehetővé téve számos olyan taxon megtelepedését, amelyek egyébként nem, vagy csak kis denzitásban vannak jelen a vizsgált vízfolyás természetes aljzatában, amelyet iszapos és homokos meder jellemez. Nosek és munkatársai (2009) korábbi tanulmányával összevetve, amely ugyanarról a mintavételi helyről nyújtott adatokat, arra a következtetésre jutottunk, hogy az üres kagylóhéjak vonzották a makroszkopikus vízi gerinctelenek tagjait, amely különbözött a természetes fauna összetételétől. A mi vizsgálatunkban például a domináns taxonómiai csoportok a bolharákok (28%), a kagylók (23%), a csigák (19%), a tegzes lárvák (17%) voltak, az oligochaeták és az ászkarákok pedig az össz-fauna több mint 5%-át tették ki, míg Nosek és mtsai. (2009) kimutatták, hogy a Duna folyó lerakódásos ripális zónájában a közösséget főként kagylók (39%), chironomidák (34%), csigák (10%) és oligochaeták (11%) alkották. A bolharákok, a tegzes lárvák és az ászkák csak kis egyedsűrűségben (<2%) fordultak elő. Összefoglalva, a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség szerkezetének az iszap és homok üledék textúráján az üres kagylók által okozott módosulását a bolharákok, a tegzes lárvák, az ászkarákok és a csigák számának növekedése, valamint a kagylók, az árvaszúnyog lárvák, és a kevésértéjű gyűrűsférgek számának csökkenése jellemezte. Az üres kagylóhéjak jelenléte elsősorban az epifaunát segítik elő, és az infaunális elemek jelenlétének valószínűsíthetően a mederfelszín takarása miatt nem kedvez. Utóbbiak előfordulását a mederanyagban nem teszteltük a kísérlet során. gátolják az infaunális elemek jelenlétét. Fontos megemlíteni, hogy a kísérlet során az üres kagylóhéjak rövid kihelyezési ideje miatt a vándorkagyló (*Dreissena* spp.) nem tudott megtelepedni és kifejlődni rajtuk. Ez a kagylófaj, amely a Dunában és mellékvízeiben is megtalálható, a víz alá merült szilárd felületekhez fonalakkal rögzíti magát, és akár több száz egyed is beboríthatja a szilárd aljzatot, beleértve a kagylók üledékből kilógó csúcsát is. Ennek következtében a kagylóhéjak felszíni struktúrája másodlagosan átrendeződik, új lehetőségeket biztosítva más fajok, például tegzes bolharákok megtelepedésére. Továbbá figyelembe kell venni a lokalitást is, hiszen például a Ráckevei-(Soroksári)-Duna (RSD) torkolata alatt sokkal nagyobb mértékben képződik *Dreissena* telep, mivel az RSD vízterében jobban szaporodnak, mint a Dunában.

Bizonyos rendszertani csoportoknak különböző okok miatt kedvezhetnek az üres héjak. A kagylók szerkezeti komplexitásuk révén kemény szubsztrátumot biztosíthatnak egy egyébként strukturálatlan területen, vagy a ragadozók, vagy az abiotikus zavarok, például a vízáramlás változásai előtt menedéket nyújtó intersticiális tereket biztosíthatnak, és több faj megjelenése miatt közvetlen és közvetett trofikus kölcsönhatások is felbukkanhatnak (áttekintve: Gutiérrez és mtsai., 2003; Karatayev és mtsai., 2002; Stewart és mtsai., 1998). A bolharákok és a tegzes lárvák valószínűleg az üres kagylók között találnak menedéket, míg a csigák, piócák és laposférgek a kemény szubsztrát jelenlétével és a megváltozott trofikus viszonyokkal találtak rögzülési helyeket.

Az üres kagylók felhalmozódása valószínűleg hozzájárul a vizsgált üledék közösség trofikus szerkezetének jelentős eltolódásához. Vizsgálatunkban az üres kagylókon a domináns funkcionális táplálkozó csoportok az aktív szűrőgetők (45%), a gyűjtőgetők (21%) és a legelők (12%) voltak, míg az aprítók és a ragadozók a teljes fauna több mint 5%-át tették ki. Nosek és munkatársai (2009) a Duna deponálási zónájában főként aktív szűrőgetőkről (46%), gyűjtőgetőkről (34%) és legelőkről (11%) számoltak be, míg a többi táplálkozási csoport kevesebb, mint 5%-kal járult hozzá. Úgy tűnik tehát, hogy az üres kagylók felhalmozódása a finomabb szemcseösszetételű és homokosabb üledékeken képes átalakítani a különféle módon táplálkozó csoportok összetételét azáltal, hogy csökkenti a gyűjtőgetők arányát és növeli az aprítók és ragadozók arányát.

Összességében megállapításaink követik azokat az eredményeket, amelyeket számos olyan tanulmányban leírtak, amelyek az élő kagylók, különösen az epibentikus fajok komplex módosító hatásával foglalkoztak (Borthagaray & Carranza, 2007; Burlakova és mtsai., 2012; Zaiko és mtsai., 2009), de kevés figyelmet fordítottak az üres kagylóhéjak élőhelymódosító hatására. Elméletileg az élő kagylók erőteljesebb hatást gyakorolnak az ökoszisztémára, mivel autogén és allogén ökoszisztéma-alakító mechanizmusokkal egyaránt rendelkeznek. Egyes tanulmányok arról számoltak be, hogy az élő kagylók (például a vándorkagyló) hatása a bentikus közösségekre kifejezettebb, mint a héjaké (Stewart és mtsai., 1998; Zaiko és mtsai., 2009). Valójában ezek a vizsgálatok a fajösszetétel, a bőség és a biomassza folyamatos eltolódását találták a "csupasz aljzat-kagylóhéjak-élő vándorkagylók" gradiens mentén, ami azt jelezte, hogy az üres kagylóknak is jelentős jelentőségük van a bentikus közösségek szerkezetének módosításában. Ezen túlmenően a tengeri ökoszisztémákban végzett vizsgálatok azt is kimutatták, hogy a kagylók morfológiai jellegzetességei nagymértékben hozzájárulnak a többi élőlényre gyakorolt általános hatásukhoz (Palomo és mtsai., 2007).

Érdekes módon a mi vizsgálatunk során a makroszkopikus vízi gerinctelenek kolonizációjában különbségeket észleltünk a különböző kagylófajok, valamint az egyedi és a vegyes kagylók között. Eredményeink azt mutatták, hogy az egyes nagyobb héjú unionidák, az *A. anatina* és a *S. woodiana* nagy egyedszámú és változatosabb makroszkopikus vízi gerinctelen fajegyüttest vonzott, mint a kisebb héjú *C. fluminea*, és a különböző méretű vegyesen kihelyezett kagylók. Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a kagyló mérete fontos szerepet játszhat a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség összetételének meghatározásában. A héjméret ugyanis növelheti a héj üregét és a menedékként rendelkezésre álló teret, így a nagyobb héjak a megtelepedéshez szükséges felületként és menedékhelyként szolgálhatnak, megsokszorozva a sűrűbb és változatosabb bentikus közösség kialakulásának valószínűségét. Ez különösen fontos lehet a homok- vagy iszapfenékkal, és kevés kemény szubsztráttal rendelkező folyókban, mivel az unionidák nagy mennyiségű stabil kemény szubsztrátot biztosítanak a társult élőlények számára (Beckett és mtsai., 1996). Vizsgálatunkban azonban nem állapítottunk meg szignifikáns kapcsolatot a héjméret és a taxongazdagság, a denzitás és a diverzitás között. Valójában más héjjellemzők, mint például a külső héjfelület érdessége, a héj keménysége, vastagsága, 3D alakja és kémiai összetétele eltérő lehet a fajok között, és ezek a szempontok szintén befolyásolhatták a kapcsolódó faunát. A jövőben tanulmányokat kell végezni e héjjellemzők jelentőségének szétválasztása érdekében.

Az antropogén zavarások erősen módosíthatják a közösségeket azáltal, hogy az élőhelyek degradációja révén eltűnnek az őshonos ökoszisztéma-mérnökök, és invazív mérnököket hoznak be, aminek beláthatatlan következményei lehetnek. Bouma és munkatársai (2009) szerint az invazív ökoszisztéma-mérnökök helyi biodiverzitási hatásai az invazív faj mérnöki erejétől (azaz az általa betelepíthető élőhelyek számától és a módosítás mértékétől) függenek. A Dunában mind a *C. fluminea*, mind a *S. woodiana* széles körben elterjedt, és a szélsőséges éghajlati események során bekövetkező tömeges pusztulásuk miatt nagy mennyiségű héjat képesek termelni (Bódis és mtsai., 2014b). Széles körű elterjedésük, nagy egyedsűrűségük és üres héjuk viszonylag hosszú távú fennmaradása miatt élőhelymódosító hatásuk különösen fontos lehet.

Összefoglalva, vizsgálatunk egyértelműen kimutatta, hogy a kagylók üres héjai változásokat idézhetnek elő a fenékközösségekben egy olyan nagy folyóban, mint a Duna. Tekintettel arra, hogy az utóbbi évtizedekben az invazív puhatestűek nagy tömegben képesek voltak elszaporodni a folyóban, a jelenség különösen figyelmet érdemel. Az üres kagylók felhalmozódása elősegítheti a bolharákok, a tegzes lárvák és az ászkarákok jelenlétét, ami

hozzájárult a trofikus struktúra eltolódásához azáltal, hogy csökkent a gyűjtögetők aránya, miközben növelte az aprítók és a ragadozók jelenlétét.

Ahhoz azonban, hogy értékelni lehessen az üres kagylóhéjak általános és hosszú távú hatásait a bentosz közösségekre, fontos figyelembe venni a héjak perzisztenciáját és bomlási arányát, valamint más bentosz szervezetek, például a bentikus kovaalgák kolonizációs folyamatát, amelyek az üres kagylók más tulajdonságait preferálhatják szubsztrátként, és jelentős változásokat idézhetnek elő a trofikus szerkezetben.

6. Összefoglalás

Dolgozatomban három témán keresztül mutatom be a Duna makroszkopikus gerinctelen faunájával kapcsolatos kutatásaim eredményeit.

1) Az expedíció során nagy térléptékű és komplex mintavételi metodikát igénylő, nagy taxonómiai felbontású vízi makroszkopikus gerinctelen mintavételezést hajtottunk végre a Duna teljes hossza mentén. A ripális zónát kétféle módszerrel [(multi-habitat sampling MHS és ún. „kick and sweep” (KS)], a mélyvízi mediális tájékat kotróhálóval [deep water sampling (DWS)] mintáztuk. Bebizonyítottuk, hogy a módszerek együttes alkalmazása mutatja a leginkább realisztikus képet a vízi dunai gerinctelen fauna összetételéről. Igazoltuk, hogy mindhárom mintavételi módszerhez köthetők kifejezetten a mintavételezett régióhoz kapcsolódó szervezetek. Az MHS módszerrel főként az árvaszúnyogok, a KS mintavétellel a folyami kagylók, a mélyvízi kotrással DWS pedig a tegzes fajok voltak a módszerhez kötődő csoportok. Eredményeink alapján kimutatható volt, hogy a gerinctelen makrofauna állomány összetétele a Duna hossz-szelvénye mentén nagy léptékben fokozatosan változik, de nagy variabilitás mellett.

2) Az expedíciós adatok alapján bemutattuk a Dunában előforduló Peracarida fauna összetételét és elterjedési mintázatait a Duna hossz-szelvénye mentén. Az *Echinogammarus trichiatus*-t első alkalommal mutattuk ki a Duna szerbiai szakaszán, valamint a *Paramysis lacustris* addigi legészakibb elterjedési pontját azonosítottuk a Duna-Tisza összefolyásánál.

3) Kísérletes tanulmányunkban a kagylók ökoszisztéma-mérnök hatását mutattuk be egy jellegzetes dunai élőhelyen *in situ* vizsgálat alapján, mely során közösségszerkezeti mutatók segítségével hasonlítottuk össze a különböző Bivalvia fajokhoz tartozó kagylóteknőkből mesterségesen létrehozott élőhelyeket kolonizáló vízi makroszkopikus gerinctelenek fajegyütteseit. Kimutattuk, hogy a natív és az invazív kagylóteknők jelenléte a

finomszemcsés mederanyaggal jellemezhető élőhelyen megváltoztatja a gerinctelen makrofauna funkcionális csoportok szerinti összetételét, azáltal, hogy csökken a gyűjtőgetők aránya, miközben nő az aprítók és a ragadozók előfordulása. Bizonyítottuk, hogy a vizsgálatba vont kagylófajok közül a nagyobb héjmérettel rendelkezők esetében diverzebb és nagyobb egyedszámmal jellemezhető vízi makroszkopikus gerinctelen közösség telepedik meg, mint a vegyes, vagy kisebb héjmérettel rendelkezők esetében.

7. Summary

In my thesis, I present the results of my research on the macroinvertebrate fauna of the Danube through three topics.

1) During the expedition, aquatic macroinvertebrate sampling was carried out along the entire length of the Danube, requiring a comprehensive and complex sampling methodology with high taxonomic resolution. The riparian zone was sampled using two methods [(multi-habitat sampling MHS and so-called "kick and sweep" (KS)], the deep water habitat was sampled using dredge net [deep water sampling (DWS)]. We demonstrated that the combination of these methods provides the most accurate representation of the aquatic macroinvertebrate composition in the Danube. We have confirmed that all three sampling methods can be associated with organisms specifically related to the sampled region. The MHS sampling method was mainly associated with Chironomids, the KS sampling method with Unionidae and DWS with caddisflies. Although we found significant congruency in the spatial variability of assemblages among the sampling methods, these relationships were only moderately strong.

2) Based on the expedition data, the composition and distribution patterns of the Peracarida fauna in the Danube were characterised along the longitudinal section of the Danube. *Echinogammarus trichiatus* was recorded for the first time in the Serbian section of the Danube, and the most upstream distribution point of *Paramysis lacustris* was identified at the confluence of the Danube and the Tisa.

3) In our experimental study, we demonstrated the ecosystem engineering effect of mussels in a typical Danube habitat by a comparative in situ study of species assemblages of aquatic macroinvertebrates colonising artificially created habitats of mussel shells of different bivalve species using community structure indicators. Our findings showed that the presence of native and invasive bivalve shells in habitats characterised by fine-grained sediments alters the composition of the macroinvertebrate fauna by functional groups, reducing the proportion of grazers while increasing the abundance of shredders and predators. We revealed that among

the bivalve species studied, those with larger shell sizes are associated with a more diverse and abundant aquatic macroinvertebrate community than those with mixed or smaller shell sizes.

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönetemet szeretném kifejezni Dr. Farkas János témavezetőmnek, aki iránymutatásával segítette a kutatómunkámat, Dr. Boda Pál konzulensemnek, akinek a segítsége és támogatása nélkülözhetetlen volt a disszertáció összeállításában, és Dr. Csányi Bélának a rengeteg terepi tapasztalatért, természetlátásáért, és a közösen megélt felfedező élményekért.

Köszönettel tartozom Dr. Erős Tibornak, Dr. Borza Péternek és Dr. Bódis Erikának, akik hozzájárultak, hogy a közös kutatásaink eredményét felhasználhassam a dolgozatban, és segítségemre voltak, amikor szükségem volt rá, Dr. Török Júliának és Dr. Várbíró Gábornak, akik elvégezték a dolgozatom előbírálását és hasznos javaslataikkal hozzájárultak annak végső formájához, valamint Dr. Buczkó Krisztinának, Dr. Duleba Mónikának, Nagyné Bodolai Katalinnak, Németh Kittinek, Dr. Sály Péternek, Dr. Szalóky Zoltánnak, Dr. Trábert Zsuzsannának és Dr. Weiperth Andrásnak, hogy kollégaként és barátként számíthattam rájuk.

Köszönetemet fejezem ki Dr. Báldi Andrásnak, Dr. Ács Évának, Dr. Engloner Attilának, Dr. Végvári Zsoltnak és Dr. Dobosy Péternek, hogy lehetővé tették, hogy a Duna-kutató Intézetben (később Vízi Ökológiai Intézet) végezhesem a doktori munkámat.

Végül, de nem utolsó sorban hálámat szeretném kifejezni feleségemnek, gyermekeimnek és szüleimnek végtelen türelmükért és támogatásukért.

9. Irodalomjegyzék

Anderson, M. J. (2006). Distance-based tests for homogeneity of multivariate dispersions. *Biometrics* 62, 245–253. <https://doi.org/10.1111/j.1541-0420.2005.00440.x>

Anderson, M. J., Ellingsen, K. E., & McArdle, B. H. (2006). Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecol. Lett.* 9, 683–693. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00926.x>

Angradi, T. R., Schweiger, E. W., & Bolgrien, D. W. (2006). Inter-habitat variation in the benthos of the Upper Missouri River (North Dakota, USA): Implications for Great River bioassessment. *River Res. Appl.* 22, 755–773. <https://doi.org/10.1002/rra.932>

Angradi, T. R., Pearson, M. S., Bolgrien, D. W., Jicha, T. M., Taylor, D. L., Hill, & B. H. (2009). Multimetric macroinvertebrate indices for mid-continent US great rivers. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 28, 785–804.

Armitage, P., Lattmann, K., Kneebone, N., & Harris, I. (2001). Bank profile and structure as determinants of macroinvertebrate assemblages—Seasonal changes and management. *Regul. Rivers Res. Manage.* 17, 543–556. <https://doi.org/10.1002/rrr.657>

AQEM CONSORTIUM (2002). Manual for the application of the AQEM system. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0, February 2002.

Askew, R. R., 2004. *The Dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester. <https://doi.org/10.1163/9789004474383>

Audzijonyte, A., Wittmann, K. J., & Väinölä, R. (2008). Tracing recent invasions of the Ponto-Caspian mysid shrimp *Hemimysis anomala* across Europe and to North America with mitochondrial DNA. – *Divers. Distrib.* 14: 179–186. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00434.x>

Barbour, M. T., Gerritsen, J., Snyder, B. D., & Stribling, J. D. (1999). Rapid bioassessment protocols for use in streams and wadeable rivers: Periphyton, benthic macroinvertebrates and fish (Second ed.. EPA/841-B-98- 010). Washington, D.C: U.S. EPA, Office of Water.

Barbour, M. T., Stribling, J. B., & Verdonchot, P. F. M. (2006). The multihabitat approach of USEPA's rapid bioassessment protocols: Benthic macroinvertebrates. *Limnetica* 25, 839–850. <https://doi.org/10.23818/limn.25.58>

Băcescu, M. (1948). Quelques observations sur la faune benthonique du défilé roumain du Danube: son importance zoogéographique et pratique; la description d'une espèce nouvelle de Mermithide, *Pseudomermis cazanica* n. sp. *Ann. Sci. Univ. Jassy* 31: 240–253.

Băcescu, M., (1954). Crustacea: Mysidacea. Fauna Republicii populare Romîne, vol. 4 (3). Editura Academiei Republicii Populare Romîne, Bucureşti, pp.1–126. (in Romanian)

Beckett, D. C., Green, B. W., Thomas, S. A., & Miller, A. C. (1996). Epizoic invertebrate communities on upper Mississippi River unionid bivalves. *Am. Midl. Nat.* 135,102–114. <https://doi.org/10.2307/2426876>

Beekey, M. A., McCabe, D. J., & Marsden, J. E. (2004). Zebra mussels affect benthic predator foraging success and habitat choice on soft sediments. *Oecologia* 141, 164–170. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1632-1>

Bernauer, D., & Jansen, W., (2006). Recent invasions of alien macroinvertebrates and loss of native species in the upper Rhine River, Germany. *Aquat. Invasions* 1, 55–71. <https://doi.org/10.3391/ai.2006.1.2.2>

Bernerth, H., Tobias, W., Stein, S., & Turowski, S. (2002). Macrozoobenthos. – In: Literáthy, P., Koller-Kreimel, V. & Liška, I. (eds): Joint Danube Survey. Technical Report of the International Commission for the Protection of the Danube River. ICPDR, Vienna, pp. 33–64.

Bernerth, H., & Stein, S. (2003). *Crangonyx pseudogracilis* und *Corophium robustum* (Amphipoda), zwei neue Einwanderer im hessischen Main sowie Erstnachweis für Deutschland von *C. robustum*. *Lauterbornia* 48, 57 –60.

Bernerth, H., Tobias, W., & Stein, S. (2005). Faunenwandel im Main zwischen 1997 und 2002 am Beispiel des Makrozoobenthos. *Faunistisch-ökologische Untersuchungen des Forschungsinstitutes Senckenberg im hessischen Main* 5, 15 –87.

Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A., Gollasch, S., & Van der Velde, G. (2002). Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1159-1174. <https://doi.org/10.1139/f02-098>

Birk, S., van Kouwen, L., & Willby, N. (2012). Harmonising the bioassessment of large rivers in the absence of near-natural reference conditions—A case study of the Danube River. *Freshw. Biol.* 57, 1716–1732. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02831.x>

Blocksom, K. A., & Johnson, B. R. (2009). Development of a regional macroinvertebrate index for large river bioassessment. *Ecol. Indic.* 9, 313–328. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.05.005>

Borthagaray, A. I., Carranza, A. (2007). Mussels as ecosystem engineers: their contribution to species richness in a rocky littoral community. *Acta Oecol.* 31, 243–250. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2006.10.008>

Bouma, T. J., Olenin, S., Reise, K., Ysebaert, T. (2009). Ecosystem engineering and biodiversity in coastal sediments: posing hypotheses. *Helgoland Mar. Res.* 63, 95–106. <https://doi.org/10.1007/s10152-009-0146-y>

Borza, P. (2009). First record of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932)(= *Chaetogammarus trichiatus*)(Crustacea: Amphipoda) for the Middle-Danube (Slovakia and Hungary). *Aquat. Invasions* 4, 693 –696. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.4.17>

Borza, P. (2011). Revision of invasion history, distributional patterns, and new records of Corophiidae (Crustacea: Amphipoda) in Hungary. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 57, 75 –84.

Borza, P., & Paunović, M. (2010). Corophiids (Amphipoda, Corophioidea) of the River Danube The Results of a Longitudinal Survey. *Crustaceana* 83, 839 –849. <https://doi.org/10.1163/001121610x504315>

Borza, P., Czironk, A., Deák, C., Ficsór, M., Horvai, V., Horváth, Z., ... & Vad, C. F. (2011). Invasive mysids (Crustacea: Malacostraca: Mysida) in Hungary: distributions and dispersal mechanisms. *North-West. J. Zool.* 7, 222 –228.

Borza, P., & Puky, M. (2012). Current status of epigeal aquatic Malacostraca (Crustacea) in Hungary: accelerating invasions, vulnerable and threatened native species. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.* 28, 33–46. (in Hungarian with English summary)

Borza, P., & Boda, P. (2013). Range expansion of Ponto-Caspian mysids (Mysida, Mysidae) in the River Tisza: first record of *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) for Hungary. *Crustaceana* 86, 1316 –1327.

Borza, P., Csányi, B., Huber, T., Leitner, P., Paunović, M., Remund, N., Szekeres, J.,... Graf, W. (2015). Longitudinal distributional patterns of Peracarida (Crustacea, Malacostraca) in the River Danube. *Fund. Appl. Limno.*, 187(2), 113–126. <http://doi.org/10.1127/fal/2015/0769>

Borza, P., Kovács, K., György, A., Török, J. K., & Egri, Á. (2019). The Ponto-Caspian mysid *Paramysis lacustris* (Czerniavsky, 1882) has colonized the Middle Danube. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 420, 1. <https://doi.org/10.1051/kmae/2018039>

Borza, P., Csányi, B., Đanić, V., Kenderov, L., Kladarić, L., Lešťáková, M., Muc, T., Němejcová, D., Očadlík, M., Paunović, M., Rotar, B., Szekeres, J., Veseli, M., & Zorić, K. (2021) Peracarid crustaceans in the River Danube and its tributaries: results of the 4 th Joint Danube Survey. *BioInvasions Rec.* 10, 623–628. <https://doi.org/10.3391/bir.2021.10.3.12>

Bódis, E., Nosek, J., Oertel, N., Tóth, B., Hornung, E., & Sousa, R. (2011). Spatial distribution of bivalves in relation to environmental conditions (middle Danube catchment, Hungary). *Community Ecol.* 12, 210–219. <https://doi.org/10.1556/comec.12.2011.2.9>

Bódis, E., Borza, P., Potyó, I., Puky, M., Weipert, A., & Guti, G. (2012a). Invasive mollusc, crustacean, fish and reptile species along the Hungarian section of the River Danube and some connected waters. *Acta Zool. Acad. Sci. Hung.* 58 (Suppl. 1), 29–45.

Bódis, E., Sipkay, Cs., Tóth, B., Oertel, N., Nosek, J., & Hornung, E. (2012b). Spatial and temporal variation in biomass and size structure of *Corbicula fluminea* in Middle Danube catchment, Hungary. *Biologia (Bratisl.)* 67, 739–750. <https://doi.org/10.2478/s11756-012-0062-5>

Bódis, E., Tóth, B., Szekeres, J., Borza, P., & Sousa, R. (2014a). Empty native and invasive bivalve shells as benthic habitat modifiers in a large river. *Limnologica*, 49, 1–9. <http://doi.org/10.1016/j.limno.2014.07.002>

Bódis, E., Tóth, B., & Sousa, R. (2014b). Massive mortality of invasive bivalves as a potential resource subsidy for the adjacent terrestrial food web. *Hydrobiologia* 735, 253–262. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1445-5>

Brtek, J., & Rothschein, J. (1964). Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydrofauna und des Reinheitszustandes des tschechoslowakischen Abschnittes der Donau. *Biol. Práce* 10, 1–64.

Burlakova, L. E., Karatayev, A. Z., & Karatayev, A. V. (2012). Invasive mussels induce community changes by increasing habitat complexity. *Hydrobiologia* 685, 121–134. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0791-4>

Byers, J. E., Cuddington, K., Jones, C. G., Hastings, A., Lambrinos, J. G., Crooks, J. A., & Wilson, W. G. (2006). Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *Trends Ecol. Evol.* 21, 493–500. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.06.002>

Cao, Y., Hawkins, C. P., & Vinson, M. R. (2003). Measuring and controlling data quality in biological assemblage surveys with special reference to stream benthic macroinvertebrates. *Freshw. Biol.* 48, 1898–1911. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01123.x>

Căraușu, S., Dobreanu, E., & Manolache, C. (1955). Amphipoda forme salmastre și de apă dulce [Freshwater and brackish water Amphipoda]. Editura Academiei Republicii Populare Romîne, București, 407 pp.

Chapman, D. V., Bradley, C., Gettel, G. M., Hatvani, I. G., Hein, T., Kovács, J., ... & Várbió, G. (2016). Developments in water quality monitoring and management in large river catchments using the Danube River as an example. *Environ. Sci. Policy* 64, 141 –154. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2016.06.015>

Clarke, K. R., & Gorley, R. N., 2006. *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.

Collier, K. J., Clapcott, J. E., David, B. O., Death, R. G., Kelly, D., Leathwick, J. R., & Young, R. G. (2013). Macroinvertebrate–pressure relationships in boatable New Zealand rivers: Influence of underlying environment and sampling substrate. *River Res. Appl.* 29, 645–659. <https://doi.org/10.1002/rra.2564>

Collier, K. J., Hamer, M. P., & Moore, S. C. (2014). Littoral and benthic macroinvertebrate community responses to contrasting stressors in a large New Zealand river. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 48, 560–576. <https://doi.org/10.1080/00288330.2014.925480>

Copilaș-Ciocianu, D., Sidorov, D., & Šidagytė-Copilas, E. (2023). Global distribution and diversity of alien Ponto-Caspian amphipods. *Biol. Invasions* 25, 179 –195. <https://doi.org/10.1007/s10530-022-02908-1>

Cousteau Equipe (1993). Concentration of chemical pollutants in sediments and mussels along the Danube. In: The Danube for whom and for what? Cousteau Equipe's Final Report. Paris. 104 –126.

Crawford, G. I., 1935: *Corophium curvispinum*, GO Sars, var *devium*, Wundsch, in England. Nature 136: 685–685.

Cristescu, M. E. A., Witt, J. D. S., Grigorovich, I. A., Hebert, P. D. N., & MacIsaac, H. J. (2004). Dispersal of the Ponto-Caspian amphipod *Echinogammarus ischnus*: invasion waves from the Pleistocene to the present. Heredity 92, 197 –203. <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800395>

Csányi, B., Szekeres, J., György, Á. I., Szalóky, Z., & Falka, I. (2012). Methodology of macroinvertebrate survey on large rivers: a case study on the Romanian Lower Danube. Water Res. Manage. 2, 25-40.

Devin, S., Bollache, L., Noël, P. Y., & Beisel, J. N. (2005). Patterns of biological invasions in French freshwater systems by non-indigenous macroinvertebrates. Hydrobiologia 551, 137 –146. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-4456-z>

Dick, J. T., & Platvoet, D. (2000). Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. 267, 977 – 983. <https://doi.org/10.1098/rspb.2000.1099>

Dieterich, A., Mörtl, & M., Eckmann, R. (2004). The effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on the foraging success of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and ruffe (*Gymnocephalus cernuus*). Int. Rev. Hydrobiol. 89, 229–237. <https://doi.org/10.1002/iroh.200310693>

Douda, K., Vrtilek, M., Slavik, O., & Reichard, M. (2012). The role of host specificity in explaining the invasion success of the freshwater mussel *Anodonta woodiana* in Europe. Biol. Invasions 14, 127–137. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-9989-7>

Dudich, E., (1927). Neue Krebstiere in der Fauna Ungarns. Arch. Balatonicum 1, 343– 387.

Dudich, E., (1947). Die höheren Krebse (Malacostraca) der Mittel-Donau. *Fragm. Faun. Hung.* 10, 125–132.

Dufrene, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecol. Monogr.* 67, 345–366. <https://doi.org/10.1890/0012-9615>

Eastwood, N., Zhou, J., Derelle, R., Abdallah, M. A. E., Stubbings, W. A., Jia, Y., ... & Orsini, L. (2023). 100 years of anthropogenic impact causes changes in freshwater functional biodiversity. *Elife* 12. <https://doi.org/10.7554/eLife.86576.3>

Eggers, T. O. (2013). Aquatische Neozoen in Fließgewässern des urbanen Raumes der Stadt Braunschweig. Deutsche Gesellschaft für Limnologie (DGL): Erweiterte Zusammenfassungen der Jahrestagung 191 –196.

Eggers, T. O., & Martens, A. (2001). Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands. *Lauterbornia* 42, 1–68.

Eggers, T. O., & Martens, A. (2004). Ergänzungen und Korrekturen zum „Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands“. *Lauterbornia* 50, 1 –13.

Erős, T., Tóth, B., Sevcsik, A., & Schmera, D. (2008). Comparison of fish assemblage diversity in natural and artificial riprap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). *Int. Rev. Hydrobiol.* 93, 88–105. <https://doi.org/10.1002/iroh.200710976>

Erős, T. (2017). Scaling fish metacommunities in stream networks. Synthesis and future research avenues. *Community Ecol.* 18, 72–86. <https://doi.org/10.1556/168.2017.18.1.9>

Erős, T., Bammer, V., György, Á. I., Pehlivanov, L., Schabuss, M., Zornig, H., ... & Szalóky, Z. (2017). Typology of a great river using fish assemblages: Implications for the bioassessment of the Danube River. *River Res. Appl.* 33, 37–49. <https://doi.org/10.1002/rra.3060>

Filinova, E. I., Malinina, Y. A., & Shlyakhtin, G. V. (2008). Bioinvasions in macrozoobenthos of the Volgograd Reservoir. *Russ. J. Ecol.* 39, 193 –197. <https://doi.org/10.1134/s1067413608030077>

Flotemersch, J. E., Cormier, S. M., & Autrey, B. C. (2001). Comparisons of boating and wading methods used to assess the status of flowing waters. US Environmental Protection Agency, National Exposure Research Laboratory.

Flotemersch, J. E., Blocksom, K., Hutchens, J. J., & Autrey, B. C. (2006). Development of a standardized large river bioassessment protocol (LR-BP) for macroinvertebrate assemblages. *River Res. Appl.* 22, 775–790. <https://doi.org/10.1002/rra.935>

Flotemersch, J. E., Stribling, J. B., Hughes, R. M., Reynolds, L., Paul, M. J., & Wolter, C. (2011). Site length for biological assessment of boatable rivers. *River Res. Appl.* 27, 520–535. <https://doi.org/10.1002/rra.1367>

Forcellini, M. (2012). First record of the Ponto-Caspian invasive crustacean *Chelicorophium sowinskyi* (Martinov, 1924)(Amphipoda, Corophiidae) in the French Rhône River. *Crustaceana* 85, 1781-1785. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003148>

Gallardo, B., & Aldridge, D. C. (2013). Priority setting for invasive species management: risk assessment of Ponto-Caspian invasive species into Great Britain. *Ecol. Appl.* 23, 352 –364. <https://doi.org/10.1890/12-1018.1>

Gallardo, B., & Aldridge, D. C. (2015). Is Great Britain heading for a Ponto–Caspian invasional meltdown?. *J. Appl. Ecol.* 52, 41 –49. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12348>

Glöer, P., Meier-Brook, C. (1998). Süßwassermollusken, 12 Aufl. Deutscher Jugendbund für Naturbeobachtung, Hamburg.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: Procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecol. Lett.* 4, 379–391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>

Grabowski, M., Jażdżewski, K., & Konopacka, A. (2007). Alien crustacea in Polish waters–Amphipoda. *Aquat. Invasions* 2, 25 –38. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.1.3>

Grabowski, M., Rewicz, T., Bacela-Spychalska, K., Konopacka, A., Mamos, T., & Jazdzewski, K. (2012). Cryptic invasion of Baltic lowlands by freshwater amphipod of Pontic origin. *Aquat. Invasions* 7, 337 –346. <https://doi.org/10.3391/ai.2012.7.3.005>

Graf, W., Csányi, B., Leitner, P., Paunovic, M., Chiriac, G., Stubauer, I., ... & Wagner, F. (2008). Macroinvertebrates. In I. Liška, F. Wagner, & J. Slobodník (Eds.), Joint Danube Survey 2. Final scientific report (pp. 41–53). Vienna, Austria: International Commission for the Protection of the Danube River.

Graf, W., Csányi, B., Leitner, P., Paunović, M., Huber, T., Szekeres, J., ... & Borza, P. (2015). Macroinvertebrates. In I. Liška, F. Wagner, M. Sengl, K. Deutsch, & J. Slobodnik (Eds.), Joint Danube Survey 3—A comprehensive analysis of Danube water quality, final scientific report (pp. 81–99). Vienna, Austria: International Commission for the Protection of the Danube River.

Grigorovich, I. A., MacIsaac, H. J., Shadrin, N. V., & Mills, E. L. (2002). Patterns and mechanisms of aquatic invertebrate introductions in the Ponto-Caspian region. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 59, 1189–1208. <https://doi.org/10.1139/f02-088>

Gutiérrez, J. L., & Iribarne, O. O. (1999). Role of Holocene beds of the stout razor clam *Tagelus plebeius* in structuring present benthic communities. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 185, 213–228. <https://doi.org/10.3354/meps185213>

Gutiérrez, J. L., Jones, C. G., Strayer, D. L., & Iribarne, O. O. (2003). Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* 101, 79–90. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12322.x>

Gutiérrez, J. L., & Jones, C. G. (2006). Physical ecosystem engineers as agents of biogeochemical heterogeneity. *BioScience* 56, 227–236. <https://doi.org/10.1641/0006-3568>

Hanselmann, A. J., (2010). *Katamysis warpachowskyi* Sars, 1877 (Crustacea, Mysida) invaded Lake Constance. *Aquat. Invasions* 5, S31–S34. <https://doi.org/10.3391/ai.2010.5.s1.008>

Hartigan, J. A., & Wong, M. A. (1979). A k-means clustering algorithm. *Appl. Stat.* 28, 100–108. <https://doi.org/10.2307/2346830>

Hering, D., Buffagni, A., Moog, O., Sandin, L., Sommerhäuser, M., Stubauer, I., ... & Zahrádková, S. (2003). The development of a system to assess the ecological quality of streams based on macroinvertebrates—Design of the sampling programme within the AQEM project. *Int. Rev. Hydrobiol.* 88, 345–361. <https://doi.org/10.1002/iroh.200390030>

Hering, D., Moog, O., Sandin, L., & Verdonchot, P. F. M. (2004). Overview and application of the AQEM assessment system. *Hydrobiologia* 516, 1–20. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000025255.70009.a5>

Hering, D., Borja, A., Carstensen, J., Carvalho, L., Elliott, M., Feld, C. K., ... & de Bund, W. (2010). The European Water Framework Directive at the age of 10: A critical review of the achievements with recommendations for the future. *Sci. Total Environ.* 408, 4007–4019. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2010.05.031>

Herkül, K., Kotta, J., Püss, T., & Kotta, I. (2009). Crustacean invasions in the Estonian coastal sea. *Estonian J. Ecol.* 58, 313–323. <https://doi.org/10.3176/eco.2009.4.06>

Holdich, D. M., & Pöckl, M. (2007). Invasive crustaceans in European inland waters. In: Gherardi, F. (eds) *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Invading Nature - Springer Series In Invasion Ecology*, vol 2. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6029-8_2

Hughes, R. M., Herlihy, A. T., Gerth, W. J., & Pan, Y. (2012). Estimating vertebrate, benthic macroinvertebrate, and diatom taxa richness in raftable Pacific Northwest rivers for bioassessment purposes. *Environ. Monit. Assess.* 184, 3185–3198. <https://doi.org/10.1007/s10661-011-2181-9>

Ilarri, M., Antunes, C., Guilhermino, L., & Sousa, R. (2011). Massive mortality of the Asian clam *Corbicula fluminea* in a highly invaded area. *Biol. Invasions* 13, 277–280. <https://doi.org/10.1007/s10530-010-9833-5>

Ilarri, M., Freitas, F., Costa-Dias, S., Antunes, C., Guilhermino, L., & Sousa, R. (2012). Associated macrozoobenthos with the invasive Asian clam *Corbicula fluminea*. *J. Sea Res.* 72, 113–120. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2011.10.002>

Ilarri, M. I., Souza, A. T., Antunes, C., Guilhermino, L., & Sousa, R. (2014). Influence of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Bivalvia: Corbiculidae) on estuarine epibenthic assemblages. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 143, 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.03.017>

International Commission for the Protection of the Danube River (2013). Joint Danube Survey 2013 (JDS3); Danube River Basin Water Quality Database data repository as part of

ICPDR Information System Danubis. Retrieved from <https://www.icpdr.org/wq-db/>. Accessable after account registration.

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69, 373–386. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4018-1_14

Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78, 1946–1957. <https://doi.org/10.2307/2265935>

Kaiser, I. (2005). *Proasellus coxalis* (Isopoda, Crustacea) – in Bayern gefunden. *Lauterbornia* 55: 81–82.

Karaman, S. L. (1953). Pontokaspische Amphipoden der jugoslawischen Fauna. *Acta Mus. Maced. Sci. Nat.* 1: 21–60. (in Serbian with German summary)

Karatayev, A.Y., Burlakova, L.E., & Padilla, D.K. (2002). Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: Leppakoski, E., Gollach, S., Olenin, S. (Eds.), *Invasive Aquatic Species of Europe: Distribution, Impacts and Management*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_43

Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Padilla, D. K., Mastitsky, S. E., & Olenin, S. (2009). Invaders are not a random selection of species. *Biol. Invasions* 11, 2009 –2019. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9498-0>

Kolarević, S., Knežević-Vukčević, J., Paunović, M., Tomović, J., Gačić, Z., & Vuković-Gačić, B. (2011). The anthropogenic impact on water quality of the river Danube in Serbia: microbiological analysis and genotoxicity monitoring. *Arch. Biol. Sci.* 63, 1209 –1217. <https://doi.org/10.2298/ABS1104209K>

Kolkwitz, R., & Marson, M. (1908). Ökologie der pflanzliche Saprobien. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 26: 505–519.

Kolkwitz, R., & Marson, M. (1909) Ökologie der tierischen Saprobien. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* 2, 126–152.

Kothé, P. (1968). *Hypania invalida* (Polychaeta Sedentaria) und *Jaëra sarsi* (Isopoda) erstmals in der deutschen Donau. Ein Beitrag zur Verbreitungsgeschichte des pontokaspischen Faunenelements im Donaubecken. Arch. Hydrobiol. Suppl. 34: 88–114.

Labat, F., Piscart, C., & Fontan, B. (2011). First records, pathways and distributions of four new Ponto-Caspian amphipods in France. Limnologica 41, 290 –295.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2010.12.004>

Legendre, P., & Legendre, L. (1998). Numerical Ecology (p. 853). Amsterdam: Elsevier

Leuven, R. S., van der Velde, G., Baijens, I., Snijders, J., van der Zwart, C., Lenders, H. R., & bij de Vaate, A. (2009). The river Rhine: a global highway for dispersal of aquatic invasive species. Biol. Invasions, 11, 1989 –2008. <https://doi.org/10.1007/s10530-009-9491-7>

Liška, I., Wagner, F., & Slobodnik, J. (2008). Joint Danube Survey 2 - Final Scientific Report. International Commission for the Protection of the Danube River - ICPDR, Vienna, 242 pp.

Liška, I., Wagner, F., Sengl, M., Deutch, K., & Slobodnik, J. (2015). Joint Danube Survey 3. A Comprehensive Analysis of Danube Water Quality. International Commission for the Protection of the Danube River - ICPDR, Vienna, 369 pp

Literáthy, P., Koller-Kreimel, V., & Liška, I. (2002). Joint Danube Survey. Technical report of the International Commission for the Protection of the Danube River. Vienna: International Commission for the Protection of the Danube River

Lucić, A., Paunović, M., Tomović, J., Kovačević, S., Zorić, K., Simić, V., Atanacković, A., Marković, V., Kračun-Kolarević, M., Hudina, S., Lajtner, J., Gottstein, S., Milošević, Đ., Andus, S., Žganec, K., Jaklič, M., Simčić, T., & Vilenica, M. (2015). Aquatic Macroinvertebrates of the Sava River. In: Milačič, R., Ščančar, J., & Paunović, M. (eds): The Sava River, The Handbook of Environmental Chemistry. Springer, Berlin/Heidelberg. 335–359.

Lyashenko, A. V., Zorina-Sakharova, Y. Y., Makovskiy, V. V., & Sanzhak, Y. O. (2012). Modern state of the Ponto-Caspian complex of the macrofauna of invertebrates in the Lower Reaches of the Danube River within the territory of Ukraine. Hydrobiol. J. 48, 18 –37.
<https://doi.org/10.1615/hydrobj.v48.i4.20>

Jażdżewski, K. (1980). Range extensions of some gammaridean species in European inland waters caused by human activity. *Crustaceana*. Supplement, 84 –107.

Marchese, M. R., Wantzen, K. M., & de Drago, I. E. (2005). Benthic invertebrate assemblages and species diversity patterns of the Upper Paraguay River. *River Res. Appl.* 21, 485–499. <https://doi.org/10.1002/rra.814>

Mayer, C. M., Rudstam, L. G., Mills, E. L., Cardiff, S. G., & Bloom, C. A. (2001). Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*), habitat alteration, and yellow perch (*Perca flavescens*) foraging: system-wide effects and behavioural mechanisms. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58, 2459–2467. <https://doi.org/10.1139/f01-176>

Moog, O. (2002). *Fauna Aquatica Austriaca*, 2002 ed. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Vienna.

Moog, O., Sommerhäuser, M., Robert, S., Battisti, T., Birk, S., Hering, D., ... & Vogel, B. (2006). Typology of the Danube River based on „top-down “and „bottom-up “approaches. In *Proceedings of the Proceedings 36th International Conference of IAD. Austrian Committee Danube Research/IAD*, Vienna, Austria (pp. 4 –8).

Moog, O., Sommerhäuser, M., Robert, S., Battisti, T., Birk, S., Hering, D., ... & Vogel, B. (2008). Typology of Danube River segments based on environmental characteristics and benthic invertebrate assemblages. *Large Rivers* 18, 127–144. <https://doi.org/10.1127/lr/18/2008/127>

Mykrä, H., Heino, J., & T Muotka, T. (2008). Concordance of stream macroinvertebrate assemblage classifications: How general are patterns from single-year surveys? *Biol. Conserv.* 141, 1218–1223. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.02.017>

Nesemann, H., Pöckl, M., & Wittmann, K. J. (1995). Distribution of epigeal Malacostraca in the middle and upper Danube (Hungary, Austria, Germany). *Misc. Zool. Hung.* 10, 49 –68.

Nesemann, H. (1997). *Egel und Krebssegel Österreichs*. Sonderheft der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft, Rankweil.

Nosek, J. N., & Oertel, N. (1980). Zoologische Untersuchungen an Aufwüchsen in der Donau zwischen Rajka und Budapest. Ann. Univ. Sci. Budap. Rolando Eotvos Nom. Sect. Biol. 22–23: 187–204.

Nosek, J. N. (2002). Macroinvertebrate studies at the Hungarian Danube section. 4. The colonization dynamics of macroinvertebrates of different substrates. Limnological Reports [Proceedings of the International Association for Danube Research], vol. 34. Editura Academia Romana, Bucharest, pp. 317–326.

Nosek, J., Oertel, N., Bódis, E., & Tóth, B. (2009). A bentikus szervesanyag és a makrogerinctelen társulások tér- és időbeli változása a Duna Kismaros (1688 fkm) és Göd (1668 fkm) közötti szakaszán (Spatial and temporal changes of benthic organic matter and macroinvertebrate communities in the Kismaros (1688 rkm) –Göd (1668 rkm) section of the River Danube). Acta Biol. Debrecina Suppl. Oecol. Hung. 20, 165–179.

Oertel, N. (2002). Macroinvertebrate studies at the Hungarian Danube section. 3. Artificial substrate as a tool to study macroinvertebrate colonization. Limnological Reports [Proceedings of the International Association for Danube Research], vol. 34. Editura Academia Romana, Bucharest, pp. 327–336.

Oertel, N., Nosek, J. N. (2006). Sampling of macroinvertebrates by artificial substrates in the River Danube Hungary. Verh. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. 29, 1762–1766. <https://doi.org/10.1080/03680770.2006.11902990>

Ojaveer, H., Leppäkoski, E., Olenin, S., Ricciardi, A. (2002). Ecological Impact of Ponto-Caspian Invaders in the Baltic Sea, European Inland Waters and the Great Lakes: An Inter-Ecosystem Comparison. In: Leppäkoski, E., Gollasch, S., Olenin, S. (eds) Invasive Aquatic Species of Europe. Distribution, Impacts and Management. Springer, Dordrecht., 412–425. https://doi.org/10.1007/978-94-015-9956-6_41

Oksanen, J., Blanchet F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., & Helene Wagner, H. (2017). Vegan: community ecology package. R Package Version 2.4-4. Retrieved from <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>

Palacios, R., Armstrong, D. A., & Orensanz, J. (2000). Fate and legacy of an invasion: extinct and extant populations of the soft-shell clam (*Mya arenaria*) in Grays Harbor

(Washington). *Aquat. Conserv.* 10, 279–303. [https://doi.org/10.1002/1099-0755\(200007/08\)10:4%3C279::aid-aqc412%3E3.3.co;2-9](https://doi.org/10.1002/1099-0755(200007/08)10:4%3C279::aid-aqc412%3E3.3.co;2-9)

Palomo, M. G., People, J., Underwood, A. J., & Chapman, M. G. (2007). Separating the effects of physical and biological aspects of mussel-beds on their associated assemblages. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 344, 131–142. <https://doi.org/10.3354/meps07002>

Paunović, M., Jakovcev-Todorović, D., Simić, V., Stojanović, B., & Cakić, P. (2007). Macroinvertebrates along the Serbian segment of the Danube River (stream km 1429–925). *Biologia* 62, 214–221. <https://doi.org/10.2478/s11756-007-0032-5>

Paunović, M., Csányi, B., Simonović, P., Zorić, K. (2015). Invasive Alien Species in the Danube. In: Liska, I. (eds) *The Danube River Basin. The Handbook of Environmental Chemistry*, vol 39. Springer, Berlin, Heidelberg, 389 –409. https://doi.org/10.1007/698_2015_376

Pease, A. A., Taylor, J. M., Winemiller, K. O., & King, R. S. (2011). Multiscale environmental influences on fish assemblage structure in Central Texas streams. *T. Am. Fish. Soc.* 401, 1409–1427. <https://doi.org/10.1080/00028487.2011.623994>

Peres-Neto, P. R., & Jackson, D. A. (2001). How well do multivariate data sets match? Evaluating the association of multivariate biological data sets: Comparing the robustness of Mantel test and a Procrustean superimposition approach. *Oecologia* 129, 169–178. <https://doi.org/10.1007/s004420100720>

Petrescu, I. (2009). New mentions of amphipods (Crustacea: Amphipoda) from Romanian waters of the Danube. *Travaux Du Museum d'Histoire Naturelle “Grigore Antipa* 52, 73 –86.

Ponyi, E. (1958). Neuere systematische Untersuchungen an den ungarischen Dikerogammarus-Arten. *Arch. Hydrobiol.* 54, 488–496.

Popescu-Marinescu, V. (1970). Composition and structure of the biocenosis of the Danube. Benthic biocenosis of the littoral and deep zone. In: *Monografia Zonei Porților de Fier*. Editura Academiei Române, București, pp. 85–110. (in Romanian)

Popescu-Marinescu, V., Năstăsescu, M., Marinescu, C., Cutaș, F., & Neagu, E. (2001). Amphipoda (Gammaridae and Corophiidae) from Romanian stretch of Danube before and after the construction of the Iron Gates I damlake. Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa 43, 347–366.

Popescu-Marinescu, V., & Năstăsescu, M. (2005). Amphipods (Gammaridae and Corophiidae) from iron gates I and II Dam lakes–Danube (Romania), concerning especially 2002 situation. Năstăsescu Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa 48, 501–521.

Pothoven, S. A., Grigorovich, I. A., Fahnenstiel, G. L., & Balcer, M. D. (2007). Introduction of the Ponto-Caspian bloody-red mysid *Hemimysis anomala* into the Lake Michigan basin. J. Great Lakes Res. 33, 285–292. [https://doi.org/10.3394/0380-1330\(2007\)33\[285:iotpbm\]2.0.co;2](https://doi.org/10.3394/0380-1330(2007)33[285:iotpbm]2.0.co;2)

Prunescu-Arion, E., & Elian, L. (1965). Beitrag zum Studium der Fauna und der Ökologie der Gammariden im rumänischen Abschnitt der Donau. Veröffentlichungen der Arbeitsgemeinschaft Donauforschung, 65–79.

R Development Core team (2007). A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <http://www.R-project.org>

R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. Retrieved from URL <http://www.R-project.org/>

Rachalewski, M., Konopacka, A., Grabowski, M., & Bącela-Spychalska, K. (2013a). *Echinogammarus trichiatus* (Martynov, 1932)—A new Ponto-Caspian amphipod invader in Poland with remarks on other alien amphipods from the Oder river. Crustaceana 86, 1224–1233. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003228>

Rachalewski, M., Banha, F., Grabowski, M., & Anastácio, P. M. (2013b). Ectozoochory as a possible vector enhancing the spread of an alien amphipod *Crangonyx pseudogracilis*. Hydrobiologia 717, 109–117. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1577-7>

Rempel, L. L., Richardson, J. S., & Healey, M. C. (2000). Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshw. Biol.* 45, 57–73. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00617.x>

Rewicz, T., Grabowski, M., MacNeil, C., & Bącela-Spychalska, K. (2014). The profile of a ‘perfect’ invader—the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. *Aquat. Invasions* 9, 267–288. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.3.04>

Ricciardi, A., & MacIsaac, H. J. (2000). Recent mass invasion of the north American Great Lakes by Ponto–Caspian species. *Trends Ecol. Evol.* 15, 62–65. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01745-0](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01745-0)

Ricciardi, A., & Rasmussen, J. B. (1998). Predicting the identity and impact of future biological invaders: a priority for aquatic resource management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55, 1759–1765. <https://doi.org/10.1139/f98-066>

Rico, A., Van den Brink, P. J., Leitner, P., Graf, W., & Focks, A. (2016). Relative influence of chemical and non-chemical stressors on invertebrate communities: A case study in the Danube River. *Sci. Total Environ.* 571, 1370–1382. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.07.087>

Russev, B. (1966). Das Zoobenthos der Donau zwischen dem 845. und 375. Flusskilometer. I: Zusammensetzung, Verteilung, und Ökologie. *Izv. Zool. Inst. Muz. Bulg. Akad. Nauk.* 20, 55–131. (in Bulgarian with German summary)

Schiemer, F., Guti, G., Keckeis, H., & Staras, M. (2004). Ecological status and problems of the Danube River and its fish fauna: A review. Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries sustaining livelihoods and biodiversity. In: Welcomme RL, Petr T (eds) FAO/MRC: Bangkok (Thailand)

Stanković, S. (1962). *Ekologija životinja* [animal ecology]. Srbije, Beograd: Univerzitet u Beogradu i Zavod za izdavanje udžbenika.

Szalóky, Z., György, Á. I., Tóth, B., Sevcsik, A., Csányi, B., Specziár, A., & Erős, T. (2014). Application of an electrified benthic framed net (EBFN) for sampling fish in a very large European river (the River Danube)—Is offshore monitoring necessary? *Fish. Res.* 151, 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.12.004>

Sládeček, V. (1973). System of water quality from the biological point of view. Arch. Hydrobiol. (Ergebnisse der Limnologie), 7, 1 –218.

Szekeres, J., Borza, P., Csányi, B., Graf, W., Huber, T., Leitner, P., ... & Erős, T. (2019). Comparison of littoral and deep water sampling methods for assessing macroinvertebrate assemblages along the longitudinal profile of a very large river (the Danube River, Europe). River Res. Appl. 35, 989 –998. <https://doi.org/10.1002/rra.3486>

Szekeres, J., Beermann, A., Neubauer, T., Ocadlik, M., Paunović, M., Raković, M., ... & Fehér, Z. (2022). Rapid spread of a new alien and potentially invasive species, *Clathrocaspia knipowitschii* (Makarov, 1938) (Gastropoda: Hydrobiidae), in the Danube River. Archives of Biological Sciences, 74(1), 81 –89. <https://doi.org/10.2298/abs220211006s>

Tittizer, T., Schöll, F., Banning, M., Haybach, A., & Schleuter, M. (2000). Aquatische Neozoen im Makrozoobenthos der Binnenwasserstraßen Deutschland (pp. 1 –72). Mauch. <https://doi.org/10.1002/9783527678488.hbal2015004>

Tomović, J., Paunović, M., Atanacković, A., Marković, V., Gačić, Z., Csanyi, B., & Simić, V. (2014). Biotic typology of the Danube River based on distribution of mollusc fauna as revealed by the Second Joint Danube Survey (2007). Acta Zool. Bulg. 66, 527–537.

Tubić, B. P., Simić, V. M., Zorić, K. S., Gačić, Z. M., Atanacković, A. D., Csányi, B. J., & Paunović, M. (2013). Stream segment types of the Danube River in Serbia according to the distribution of macroinvertebrates. Biologia 68, 294–302. <https://doi.org/10.2478/s11756-013-0152-z>

Unger, E. (1918). Occurrence of *Corophium devium* in the Danube. Állattani Közlemények 17: 148–149.

Usseglio-Polatera, P., & Beisel, J. N. (2002). Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River: Anthropogenic effects versus natural change. River Res. Appl. 18, 197–211. <https://doi.org/10.1002/rra.651>

Van der Velde, G., Rajagopal, S., Kelleher, B., Musko, I. B., & de Vaate, A. B. (2000). Ecological impact of crustacean invaders: general considerations and examples from the Rhine River. Crustac. Issues 12, 3 –34.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37, 130–137. <https://doi.org/10.1139/f80-017>

Watts, M. J., & Worner, S. P. (2009). Estimating the risk of insect species invasion: Kohonen self-organising maps versus k-means clustering. *Ecol. Modell.* 220, 821–829. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2008.12.016>

Weinzierl, A., Seitz, G., & Thannemann, R. (1997). *Echinogammarus trichiatus* (Amphipoda) und *Atyaephyra desmaresti* (Decapoda) in der bayerischen Donau. *Lauterbornia* 31, 31–32.

Witt, J. D., Hebert, P. D., & Morton, W. B. (1997). *Echinogammarus ischnus*: another crustacean invader in the Laurentian Great Lakes basin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54, 264–268. <https://doi.org/10.1139/f96-292>

Wittmann, K. J., Theiss, J., & Banning, M. (1999). Die Drift von Mysidacea und Decapoda und ihre Bedeutung für die Ausbreitung von Neozoen im Main-Donau-System. *Lauterbornia* 35, 53–66.

Wittmann, K. J. (2002). Weiteres Vordringen pontokaspischer Mysidacea (Crustacea) in die mittlere und obere Donau: Erstnachweise von *Katamysis warpachowskyi* für Ungarn, die Slowakei und Österreich. mit Notizen zur Biologie und zum ökologischen Gefährdungspotential. *Lauterbornia* 44, 49–63.

Wittmann, K. J. (2007). Continued massive invasion of Mysidae in the Rhine and Danube river systems, with first records of the order Mysidacea (Crustacea: Malacostraca: Peracarida) for Switzerland. *Rev. Suisse Zool.* 114, 65–86. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80389>

Wittmann, K. J. (2008). Weitere Ausbreitung der pontokaspischen Schwebgarnele (Crustacea: Mysida: Mysidae) *Katamysis warpachowskyi* in der oberen Donau: Erstnachweis für Deutschland. *Lauterbornia* 63, 83–86.

Wittmann, K. J., & Ariani, A. P. (2009). Reappraisal and range extension of non-indigenous Mysidae (Crustacea, Mysida) in continental and coastal waters of eastern France. *Biol. Invasions* 11, 401–407. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9257-7>

WoRMS, 2014: Peracarida. Accessed through: World Register of Marine Species at <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1090> on 2014-12-05.

Žganec, K., Gottstein, S., & Hudina, S. (2009). Ponto-Caspian amphipods in Croatian large rivers. *Aquat. Invasions* 4, 327–335. <https://doi.org/10.3391/ai.2009.4.2.4>

10. Függelék

F–1. táblázat A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció mintavételi helyszínei a Dunán és a mellékfolyók torkolati szakaszán. Az országok ISO-kódjai: DE - Németország, AT - Ausztria, SK - Szlovákia, HU - Magyarország, HR - Horvátország, RS - Szerbia, RO - Románia, BG - Bulgária, MD - Moldova, UA – Ukrajna

JDS3 kód	Ország	Víztér	Helyszín	folyamkilométer
JDS1	DE	Duna	Böfinger Halde	2581
JDS2	DE	Duna	Kelheim	2415
JDS3	DE	Duna	Geisling	2355
JDS4	DE	Duna	Deggendorf	2285
JDS5	DE	Duna	Mühlau	2258
JDS6	DE, AT	Duna	Jochenstein	2204
JDS7	AT	Duna	Abwinden-Asten	2120
JDS8	AT	Duna	Oberloiben	2008
JDS9	AT	Duna	Klosterneuburg	1942
JDS10	AT	Duna	Wildungsmauer	1895
JDS11	AT	Duna	Hainburg	1881
JDS12	AT, SK	Morva		1880
JDS13	SK	Duna	Pozsony	1869
JDS14	SK, HU	Duna	Bős	1852
JDS15	SK, HU	Duna	Medve	1806
JDS16	HU	Mosoni-Duna		1794
JDS17	SK, HU	Duna	Kolozsnéma	1790
JDS18	SK	Vág		1766
JDS19	SK, HU	Duna	Izsa/Szőny	1761
JDS20	HU	Duna	Szob	1707
JDS21	HU	Duna	Budapest felett	1660
JDS22	HU	Duna	Budapest alatt	1632
JDS23	HU	Ráckevei-Duna		1586
JDS24	HU	Duna	Dunaföldvár	1560
JDS25	HU	Duna	Paks	1533
JDS26	HU	Duna	Baja	1481
JDS27	HU	Duna	Hercegszántó	1434
JDS28	HR, RS	Duna	Dráva felett	1384
JDS29	HR	Dráva		1379
JDS30	HR, RS	Duna	Erdőd	1367
JDS31	HR, RS	Duna	Bácskapalánka	1300
JDS32	RS	Duna	Újvidék felett	1262
JDS33	RS	Duna	Újvidék alatt	1252
JDS34	RS	Duna	Zalánkemén (Tisza felett)	1216

JDS3 kód	Ország	Víztér	Helyszín	folyamkilométer
JDS35	RS	Tisza		1215
JDS36	RS	Duna	Száva felett (Belegis)	1200
JDS37	RS	Száva		1170
JDS38	RS	Duna	Pancsova felett	1159
JDS39	RS	Duna	Pancsova alatt	1151
JDS40	RS	Duna	Upstream Velika Morava	1107
JDS41	RS	Nagy-Morava		1103
JDS42	RS	Duna	Nagy-Morava alatt	1097
JDS43	RS, RO	Duna	Palánk/Báziás	1072
JDS44	RS, RO	Duna	Vaskapu tározó (Galambóc)	1040
JDS45	RS, RO	Duna	Vaskapu tározó (Orsova)	954
JDS46	RS, RO	Duna	Egyházaskér/Érsemjén	926
JDS47	RS, RO	Duna	Timok felett (Radujevac/Gruia)	849
JDS48	RS, BG	Timok		845
JDS49	RO, BG	Duna	Pristol/Novo Selo	834
JDS50	BG, RO	Duna	Kosloduj	685
JDS51	BG	Iszker		637
JDS52	RO, BG	Duna	Olt alatt	602
JDS53	RO, BG	Duna	Zimnicea alatt	550
JDS54	BG	Jantra		537
JDS55	RO, BG	Duna	Jantra alatt	532
JDS56	BG	Ruszenszki Lom		498
JDS57	BG, RO	Duna	Rusze alatt	488
JDS58	RO	Arges		432
JDS59	RO, BG	Duna	Oltenita	429
JDS60	RO, BG	Duna	Silistra	378
JDS61	RO	Duna	Giurgeni	235
JDS62	RO	Duna	Braila	167
JDS63	RO	Szeret		154
JDS64	RO, MD	Prut		135
JDS65	RO, UA	Duna	Reni	130
JDS66	RO, UA	Duna	Vilkovo - Kili-ág	18
JDS67	RO	Duna	Sulina, Szulina-ág	26
JDS68	RO	Duna	Szent György-ág	107

F–2. táblázat A Harmadik Nemzetközi Duna-expedíció során különböző mintavételi módszerekkel gyűjtött taxonok listája. MHS: multi-habitat mintavétel; KS: kick and sweep mintavétel; DWS: mélyvízi mintavétel

Taxa	MHS	KS	DWS	Taxa	MHS	KS	DWS
SPONGILLIDAE				ODONATA			
<i>Ephydatia fluviatilis</i>				<i>Aeshna cf. mixta</i>			
<i>Spongilla lacustris</i>				<i>Calopteryx splendens</i>			
NEMATODA				<i>Coenagrion pulchellum</i>			
Nematoda				<i>Coenagrionidae</i>			
PLATYHELMINTHES				<i>Gomphus flavipes</i>			
<i>Dendrocoelum romanodanubiale</i>				<i>Gomphus vulgatissimus</i>			
<i>Dugesia lugubris</i>				<i>Ischnura elegans</i>			
GASTROPODA				Libellulidae			
<i>Ancylus fluviatilis</i>				<i>Onychogomphus forcipatus</i>			
<i>Bithynia tentaculata</i>				<i>Orthetrum cancellatum</i>			
<i>Borysthenia naticina</i>				<i>Orthetrum sp.</i>			
<i>Fagotia acicularis</i>				<i>Platycnemis pennipes</i>			
<i>Fagotia esperi</i>				<i>Pyrrhosoma nymphula</i>			
<i>Ferrissia sp.</i>				PLECOPTERA			
<i>Gyraulus sp.</i>				<i>Leuctra sp.</i>			
<i>Holandriana holandrii</i>				HETEROPTERA			
<i>Lithoglyphus naticoides</i>				<i>Aphelocheirus aestivalis</i>			
<i>Physella acuta</i>				<i>Aquarius najas</i>			
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>				Corixidae			
<i>Radix auricularia</i>				<i>Ilyocoris cimicoides</i>			
<i>Radix balthica</i>				<i>Mesovelia sp.</i>			
<i>Theodoxus danubialis</i>				<i>Micronecta sp.</i>			
<i>Theodoxus fluviatilis</i>				<i>Microvelia sp.</i>			
<i>Theodoxus transversalis</i>				<i>Plea minutissima</i>			
<i>Valvata sp.</i>				<i>Ranatra linearis</i>			
<i>Viviparus acerosus</i>				<i>Sigara dorsalis</i>			
<i>Viviparus viviparus</i>				<i>Velia sp.</i>			
BIVALVIA				COLEOPTERA			
<i>Anodonta anatina</i>				<i>Elmis sp.</i>			
<i>Corbicula sp.</i>				<i>Elodes marginata</i>			
<i>Dreissena sp.</i>				<i>Esolus sp.</i>			
<i>Pisidium sp.</i>				<i>Halipus sp.</i>			
<i>Pseudanodonta complanata</i>				<i>Hydraena sp.</i>			
<i>Sinanodonta woodiana</i>				Hydrophilidae			
<i>Sphaerium sp.</i>				<i>Orectochilus villosus</i>			
<i>Unio crassus</i>				<i>Oreodytes sp. Ad.</i>			
<i>Unio pictorum</i>				<i>Oulimnius sp. Lv</i>			
<i>Unio tumidus</i>				<i>Potamophilus acuminatus Lv.</i>			
HIRUDINEA				<i>Riolus sp.</i>			

Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Dina punctata</i>			
<i>Erpobdella octoculata</i>			
<i>Erpobdella vilnensis</i>			
Erpobdellidae			
<i>Glossiphonia complanata</i>			
<i>Haemopsis sanguisuga</i>			
<i>Helobdella stagnalis</i>			
<i>Italobdella</i> sp.			
<i>Piscicola geometra</i>			
Piscicolidae			
POLYCHAETA			
<i>Hypania invalida</i>			
<i>Manayunkia caspica</i>			
OLIGOCHAETA			
<i>Aulodrilus japonicus</i>			
<i>Bothrioneurum vej dovskyanum</i>			
<i>Branchyura sowerbyi</i>			
<i>Bythonomus lemani</i>			
<i>Criodrilus lacuum</i>			
<i>Dero digitata</i>			
<i>Dero obtusa</i>			
<i>Eiseniella tetraedra</i>			
<i>Embolocephalus velutinus</i>			
Enchytraeidae			
<i>Enchytraeus</i> sp.			
<i>Haber speciosus</i>			
<i>Haplotaxis gordioides</i>			
<i>Henlea ventriculosa</i>			
<i>Isochaetides michaelseni</i>			
<i>Limnius</i> sp.			
<i>Limnius volckmari</i>			
<i>Limnodrilus claparedeanus</i>			
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>			
<i>Limnodrilus profundicola</i>			
<i>Limnodrilus</i> sp.			
<i>Limnodrilus udekemianus</i>			
<i>Lumbriculus variegatus</i>			
<i>Nais alpina</i>			
<i>Nais barbata</i>			
<i>Nais bretscheri</i>			
<i>Nais christinae</i>			
<i>Nais communis</i>			
<i>Nais elinguis</i>			

Taxa	MHS	KS	DWS
TRICHOPTERA			
<i>Agraylea sexmaculata</i>			
<i>Athripsodes</i> sp. juv.			
<i>Brachycentrus subnubilus</i>			
<i>Cheumatopsyche lepida</i>			
<i>Cyrnus trimaculatus</i>			
<i>Ecnomus tenellus</i>			
<i>Halesus digitatus</i>			
<i>Holocentropus</i> sp.			
<i>Holocentropus picicornis</i>			
<i>Holocentropus stagnalis</i>			
<i>Hydropsyche angustipennis</i>			
<i>Hydropsyche bulgaromanorum</i>			
<i>Hydropsyche contubernalis</i>			
<i>Hydropsyche exocellata</i>			
<i>Hydropsyche incognita</i>			
<i>Hydropsyche modesta</i>			
<i>Hydropsyche pellucidula</i>			
<i>Hydropsyche</i> sp.			
<i>Hydroptila</i> sp.			
<i>Hydroptila tineoides</i>			
<i>Lepidostoma hirtum</i>			
Leptoceridae			
<i>Lype phaeopa</i>			
<i>Micrasema</i> sp.			
<i>Mystacides azurea</i>			
<i>Mystacides longicornis</i>			
<i>Neureclipsis bimaculata</i>			
<i>Oecetis notata</i>			
<i>Oecetis ochracea</i>			
<i>Oecetis</i> sp. juv.			
<i>Orthotrichia</i> sp. Pu.			
<i>Potamophylax cyngulatus</i>			
<i>Psychomyia pusilla</i>			
<i>Sericostoma</i> sp.			
<i>Setodes punctatus</i>			
<i>Stenophylax permistus</i>			
<i>Tinodes waeneri</i>			
DIPTERA			
<i>Ablabesmyia</i> sp.			
<i>Beckidia</i> sp.			
<i>Brillia</i> sp.			
<i>Cardiocladius</i> sp.			

Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Nais pardalis</i>			
<i>Nais</i> sp.			
<i>Ophiodonais serpentina</i>			
<i>Ophiogomphus cecilia</i>			
<i>Paranais frici</i>			
<i>Piguetiella blanci</i>			
<i>Potamothenix bavaricus</i>			
<i>Potamothenix danubialis</i>			
<i>Potamothenix hammoniensis</i>			
<i>Potamothenix moldaviensis</i>			
<i>Potamothenix</i> sp.			
<i>Potamothenix vejdoskyi</i>			
<i>Pristina aequiseta</i>			
<i>Pristina longiseta</i>			
<i>Pristina rosea</i>			
<i>Propappus volki</i>			
<i>Psammoryctides albicola</i>			
<i>Psammoryctides barbatus</i>			
<i>Psammoryctides moravicus</i>			
<i>Rhynchelmis limosella</i>			
<i>Specaria josinae</i>			
<i>Stylaria lacustris</i>			
<i>Stylodrilus brachystylus</i>			
<i>Stylodrilus heringianus</i>			
<i>Stylodrilus</i> sp.			
Tubificidae			
Turbellaria			
<i>Uncinaxis uncinata</i>			
CRUSTACEA			
<i>Asellus aquaticus</i>			
<i>Astacus leptodactylus</i>			
<i>Chelicorophium curvispinum</i>			
<i>Chelicorophium robustum</i>			
<i>Chelicorophium sowinskyi</i>			
<i>Dikerogammarus bispinosus</i>			
<i>Dikerogammarus haemobaphes</i>			
<i>Dikerogammarus villosus</i>			
<i>Echinogammarus ischnus</i>			
<i>Echinogammarus trichiatus</i>			
<i>Echinogammarus warpachowskyi</i>			
<i>Gammarus roeselii</i>			
<i>Jaera istri</i>			
<i>Katamysis warpachowskyi</i>			

Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Chernovskiiia</i> sp.			
<i>Chironomus</i> sp.			
<i>Cladopelma</i> sp.			
<i>Cladotanytarsus</i> sp.			
<i>Conchapelopia</i> sp.			
<i>Corynoneura</i> sp.			
<i>Isocladius</i> sp.			
<i>Cricotopus</i> sp.			
<i>Cryptochironomus</i> sp.			
<i>Cryptotendipes</i> sp.			
<i>Irmakia</i> sp.			
<i>Demicryptochironomus</i> sp.			
<i>Dicrotendipes</i> sp.			
<i>Einfeldia</i> sp.			
<i>Endochironomus</i> sp.			
<i>Eukiefferiella</i> sp.			
<i>Glyptotendipes</i> sp.			
<i>Harnischia</i> sp.			
<i>Kiefferulus</i> sp.			
<i>Kloosia</i> sp.			
<i>Limnophyes</i> sp.			
<i>Lipiniella</i> sp.			
<i>Macropelopia</i> sp.			
<i>Microchironomus</i> sp.			
<i>Micropsectra</i> sp.			
<i>Microtendipes</i> sp.			
<i>Monodiamesa</i> sp.			
<i>Monopelopia</i> sp.			
<i>Nanocladius</i> sp.			
<i>Neozavrelia</i> sp.			
<i>Nilothauma</i> sp.			
<i>Orthoclaadiinae</i>			
<i>Euorthoclaadius</i> sp.			
<i>Orthoclaadius</i> sp.			
<i>Parachironomus</i> sp.			
<i>Paracladius</i> sp.			
<i>Paracladopelma</i> sp.			
<i>Paralauterborniella</i> sp.			
<i>Parametriocnemus</i> sp.			
<i>Paratanytarsus</i> sp.			
<i>Paratendipes</i> sp.			
<i>Paratrichoclaadius</i> sp.			
Pentaneurini			

Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Limnomysis benedeni</i>			
<i>Niphargoides spinicaudatus</i>			
<i>Niphargus hrabei</i>			
<i>Obesogammarus crassus</i>			
<i>Obesogammarus obesus</i>			
<i>Orconectes limosus</i>			
<i>Pacifastacus leniusculus</i>			
<i>Paramysis baukensis</i>			
<i>Paramysis intermedia</i>			
<i>Paramysis lacustris</i>			
<i>Paramysis sp.</i>			
<i>Paramysis ullskyi</i>			
Pontogammaridae			
<i>Pontogammarus robustoides</i>			
<i>Pontogammarus sarsi</i>			
<i>Schizorhamphus scabriusculus</i>			
ACARI			
Hydrachnidia			
EPHEMEROPTERA			
<i>Ametropus fragilis</i>			
<i>Baetis alpinus</i>			
<i>Baetis calceratus/tricolor</i>			
<i>Baetis fuscatus</i>			
<i>Baetis lutheri</i>			
<i>Baetis sp.</i>			
<i>Baetis vernus</i>			
<i>Caenis luctuosa/macrura</i>			
<i>Caenis pseudorivulorum</i>			
<i>Caenis robusta</i>			
<i>Caenis sp.</i>			
<i>Centroptilum luteolum</i>			
<i>Cloeon dipterum</i>			
<i>Ecdyonurus helveticus</i>			
<i>Ecdyonurus insignis</i>			
<i>Ecdyonurus sp.</i>			
<i>Ecdyonurus venosus</i>			
<i>Electrogena affinis</i>			
<i>Ephemera danica</i>			
<i>Ephemera lineata</i>			
<i>Ephemerella ignita</i>			
<i>Ephoron virgo</i>			
<i>Heptagenia flava</i>			
<i>Heptagenia longicauda</i>			

Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Phaenopsectra sp.</i>			
<i>Polypedilum sp.</i>			
<i>Tripodura sp.</i>			
<i>Uresipedium sp.</i>			
<i>Polypedilum sp.</i>			
<i>Potthastia sp.</i>			
<i>Procladius sp.</i>			
<i>Procladius sp.</i>			
<i>Prodiamesa sp.</i>			
<i>Psectrotanytus sp.</i>			
<i>Rheocricotopus sp.</i>			
<i>Rheocricotopus sp.</i>			
<i>Rheopelopia sp.</i>			
<i>Rheotanytarsus sp.</i>			
<i>Robackia sp.</i>			
<i>Stempellina sp.</i>			
<i>Stempellinella sp.</i>			
<i>Stenochironomus sp.</i>			
<i>Stictochironomus sp.</i>			
<i>Synorthocladius sp.</i>			
<i>Tanytus sp.</i>			
<i>Tanytarsini</i>			
<i>Tanytarsus sp.</i>			
<i>Telopelopia sp.</i>			
<i>Thienemanniella sp.</i>			
<i>Thienemannimyia sp.</i>			
<i>Tvetenia sp.</i>			
<i>Virgatanytarsus sp.</i>			
<i>Xenochironomus sp.</i>			
<i>Antocha sp.</i>			
<i>Brachycera sp.</i>			
Ceratopogonidae			
<i>Cheilotrichia sp.</i>			
Empididae			
Ephydriidae			
<i>Forcipomya sp.</i>			
<i>Hemerodromia sp.</i>			
<i>Hexatoma sp.</i>			
Limoniidae			
Muscidae			
Psychodidae			
<i>Sisyra sp.</i>			
<i>Stratiomys longicornis</i>			

Taxa	MHS	KS	DWS	Taxa	MHS	KS	DWS
<i>Heptagenia sulphurea</i>				<i>Tabanus sp.</i>			
<i>Paraleptophlebia submarginata</i>				<i>Tetanocera sp.</i>			
<i>Potamanthus luteus</i>				Sum of taxa	252	217	140
<i>Rhithrogena sp.</i>							

F–3. táblázat Az indikátorfaj-elemzés során a mintavételi módszerrel erősebb kapcsolatot mutató taxonok. MHS, multi-habitat mintavétel; KS, kick and sweep mintavétel; DWS, mélyvízi mintavétel (forrás: Szekeres és mtsai., 2019).

Mintavételi módszer	Indikátor taxon	Nagyobb rendszertani csoport	stat.	p-érték
DWS	<i>Theodoxus transversalis</i>	Gastropoda	0.29	0.045
	<i>Dina punctata</i>	Hirudinea	0.31	0.005
	<i>Heptagenia sulphurea</i>	Ephemeroptera	0.33	0.04
	<i>Hydropsyche bulgaromanorum</i>	Trichoptera	0.61	0.005
	<i>Hydropsyche contubernalis</i>	Trichoptera	0.53	0.005
	<i>Hydropsyche incognita</i>	Trichoptera	0.29	0.025
	<i>Rheocricotopus sp.</i>	Diptera	0.36	0.015
KS	<i>Dendrocoelum romanodanubiale</i>	Turbellaria	0.35	0.025
	<i>Borysthenia naticina</i>	Gastropoda	0.31	0.025
	<i>Theodoxus danubialis</i>	Gastropoda	0.45	0.05
	<i>Anodonta anatina</i>	Bivalvia	0.49	0.01
	<i>Sinanodonta woodiana</i>	Bivalvia	0.59	0.005
	<i>Unio pictorum</i>	Bivalvia	0.6	0.005
	<i>Unio tumidus</i>	Bivalvia	0.52	0.005
	<i>Manayunkia caspica</i>	Polychaeta	0.28	0.04
	<i>Dero obtusa</i>	Oligochaeta	0.44	0.005
	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Oligochaeta	0.69	0.005
	<i>Limnomysis benedeni</i>	Oligochaeta	0.62	0.005
	<i>Nais bretscheri</i>	Oligochaeta	0.62	0.005
	<i>Nais communis</i>	Oligochaeta	0.28	0.04
	<i>Nais sp.</i>	Oligochaeta	0.4	0.005
	<i>Potamothenia hammoniensis</i>	Oligochaeta	0.49	0.005
	<i>Potamothenia vejovskyi</i>	Oligochaeta	0.43	0.05
	<i>Psammoryctides albicola</i>	Oligochaeta	0.29	0.05
	<i>Coenagrion pulchellum</i>	Odonata	0.37	0.01
	<i>Gomphus vulgatissimus</i>	Odonata	0.46	0.005
	<i>Harnischia sp.</i>	Diptera	0.54	0.005
	<i>Polypedilum sp.</i>	Diptera	0.57	0.005
	<i>Procladius sp.</i>	Diptera	0.59	0.005
	<i>Tabanus sp.</i>	Diptera	0.31	0.025
	<i>Tanytarsus sp.</i>	Diptera	0.61	0.005
MHS	Nematoda	Nematoda	0.47	0.005
	Turbellaria	Turbellaria	0.39	0.005
	<i>Gyraulus sp.</i>	Gastropoda	0.34	0.015
	<i>Radix balthica</i>	Gastropoda	0.36	0.01
	<i>Corbicula sp.</i>	Bivalvia	0.6	0.01

Mintavételi módszer	Indikátor taxon	Nagyobb rendszertani csoport	stat.	p-érték
	Erpobdellidae	Hirudinea	0.39	0.005
	<i>Hypania invalida</i>	Polychaeta	0.61	0.005
	<i>Aulodrilus japonicus</i>	Oligochaeta	0.37	0.005
	<i>Criodrilus lacuum</i>	Oligochaeta	0.37	0.005
	<i>Einfeldia</i> sp.	Oligochaeta	0.28	0.035
	<i>Eiseniella tetraedra</i>	Oligochaeta	0.35	0.025
	<i>Limnodrilus claparedeanus</i>	Oligochaeta	0.51	0.015
	<i>Limnodrilus</i> sp.	Oligochaeta	0.42	0.005
	<i>Nais christinae</i>	Oligochaeta	0.54	0.005
	<i>Nais pardalis</i>	Oligochaeta	0.42	0.005
	<i>Potamothrix danubialis</i>	Oligochaeta	0.57	0.005
	<i>Potamothrix moldaviensis</i>	Oligochaeta	0.73	0.005
	<i>Psammoryctides barbatus</i>	Oligochaeta	0.49	0.005
	<i>Specaria josinae</i>	Oligochaeta	0.41	0.005
	<i>Stylaria lacustris</i>	Oligochaeta	0.45	0.01
	<i>Stylodrilus heringianus</i>	Oligochaeta	0.47	0.005
	Tubificidae	Oligochaeta	0.79	0.005
	<i>Chelicorophium curvispinum</i>	Crustacea	0.59	0.04
	<i>Echinogammarus ischnus</i>	Crustacea	0.59	0.02
	<i>Echinogammarus trichiatus</i>	Crustacea	0.37	0.015
	Pontogammaridae	Crustacea	0.46	0.005
	<i>Baetis calceratus tricolor</i>	Ephemeroptera	0.31	0.02
	<i>Caenis robusta</i>	Ephemeroptera	0.37	0.005
	<i>Cloeon dipterum</i>	Ephemeroptera	0.38	0.005
	Coenagrionidae	Odonata	0.46	0.005
	<i>Gomphus flavipes</i>	Odonata	0.52	0.005
	Corixidae	Heteroptera	0.31	0.02
	<i>Micronecta</i> sp.	Heteroptera	0.28	0.05
	<i>Esolus</i> sp.	Coleoptera	0.28	0.045
	<i>Hydroptila</i> sp.	Trichoptera	0.42	0.005
	<i>Psychomyia pusilla</i>	Trichoptera	0.29	0.035
	<i>Ablabesmyia</i> sp.	Diptera	0.36	0.025
	Brachycera	Diptera	0.34	0.005
	Ceratopogonidae	Diptera	0.43	0.035
	<i>Chernovskii</i> sp.	Diptera	0.28	0.03
	<i>Chironomus</i> sp.	Diptera	0.61	0.005
	<i>Cladotanytarsus</i> sp.	Diptera	0.53	0.015
	<i>Isocladius</i> sp.	Diptera	0.68	0.005
	<i>Cricotopus</i> sp.	Diptera	0.55	0.005
	<i>Cryptochironomus</i> sp.	Diptera	0.61	0.005
	<i>Dicrotendipes</i> sp.	Diptera	0.55	0.015
	Empididae	Diptera	0.31	0.005
	<i>Endochironomus</i> sp.	Diptera	0.37	0.01
	<i>Monodiamesa</i> sp.	Diptera	0.32	0.025
	<i>Nanocladius</i> sp.	Diptera	0.38	0.035
	<i>Neozavrelia</i> sp.	Diptera	0.28	0.035
	Orthocladiinae	Diptera	0.72	0.005

Mintavételi módszer	Indikátor taxon	Nagyobb rendszertani csoport	stat.	p-érték
	<i>Orthocladius</i> sp.	Diptera	0.35	0.02
	<i>Paratanytarsus</i> sp.	Diptera	0.42	0.005
	<i>Paratendipes</i> sp.	Diptera	0.38	0.005
	<i>Paratrichocladius</i> sp.	Diptera	0.42	0.005
	<i>Tripodura</i> sp.	Diptera	0.65	0.005
	<i>Uresipedilum</i> sp.	Diptera	0.52	0.005
	<i>Potthastia</i> sp.	Diptera	0.32	0.045
	<i>Holotanypus</i> sp.	Diptera	0.69	0.005
	<i>Psilocricotopus</i> sp.	Diptera	0.55	0.005
	<i>Stenochironomus</i> sp.	Diptera	0.28	0.035
	Tanytarsini	Diptera	0.81	0.005
	<i>Virgatanytarsus</i> sp.	Diptera	0.57	0.005

Összefoglalás

Dolgozatomban három témán keresztül mutatom be a Duna makroszkopikus gerinctelen faunájával kapcsolatos kutatásaim eredményeit.

1) Az expedíció során nagy térléptékű és komplex mintavételi metodikát igénylő, nagy taxonómiai felbontású vízi makroszkopikus gerinctelen mintavételezést hajtottunk végre a Duna teljes hossza mentén. A ripális zónát kétféle módszerrel [(multi-habitat sampling MHS és ún. „kick and sweep” (KS)], a mélyvízi mediális tájékat kotróhálósával [deep water sampling (DWS)] mintáztuk. Bebizonyítottuk, hogy a módszerek együttes alkalmazása mutatja a leginkább realisztikus képet a vízi dunai gerinctelen fauna összetételéről. Igazoltuk, hogy mindhárom mintavételi módszerhez köthetők kifejezetten a mintavételezett régióhoz kapcsolódó szervezetek. Az MHS módszerrel főként az árvaszúnyogok, a KS mintavétellel a folyami kagylók, a mélyvízi kotrással DWS pedig a tegzes fajok voltak a módszerhez kötődő csoportok. Eredményeink alapján kimutatható volt, hogy a gerinctelen makrofauna állomány összetétele a Duna hossz-szelvénye mentén nagy léptékben fokozatosan változik, de nagy variabilitás mellett.

2) Az expedíciós adatok alapján bemutattuk a Dunában előforduló Peracarida fauna összetételét és elterjedési mintázatait a Duna hossz-szelvénye mentén. Az *Echinogammarus trichiatus*-t első alkalommal mutattuk ki a Duna szerbiai szakaszán, valamint a *Paramysis lacustris* addigi legészakibb elterjedési pontját azonosítottuk a Duna-Tisza összefolyásánál.

3) Kísérletes tanulmányunkban a kagylók ökoszisztéma-mérnök hatását mutattuk be egy jellegzetes dunai élőhelyen *in situ* vizsgálat alapján, mely során közösség szerkezeti mutatók segítségével hasonlítottuk össze a különböző *Bivalvia* fajokhoz tartozó kagylóteknőkből mesterségesen létrehozott élőhelyeket kolonizáló vízi makroszkopikus gerinctelenek fajegyütteseit. Kimutattuk, hogy a natív és az invazív kagylóteknők jelenléte a finomszemcsés mederanyaggal jellemezhető élőhelyen megváltoztatja a gerinctelen makrofauna funkcionális csoportok szerinti összetételét, azáltal, hogy csökken a gyűjtőgetők aránya, miközben nő az aprítók és a ragadozók előfordulása. Bizonyítottuk, hogy a vizsgálatba vont kagylófajok közül a nagyobb héjmérettel rendelkezők esetében diverzebb és nagyobb egyedszámmal jellemezhető vízi makroszkopikus gerinctelen közösség telepedik meg, mint a vegyes, vagy kisebb héjmérettel rendelkezők esetében.

Summary

In my thesis, I present the results of my research on the macroinvertebrate fauna of the Danube through three topics.

1) During the expedition, aquatic macroinvertebrate sampling was carried out along the entire length of the Danube, requiring a comprehensive and complex sampling methodology with high taxonomic resolution. The riparian zone was sampled using two methods [(multi-habitat sampling MHS and so-called "kick and sweep" (KS)], the deep water habitat was sampled using dredge net [deep water sampling (DWS)]. We demonstrated that the combination of these methods provides the most accurate representation of the aquatic macroinvertebrate composition in the Danube. We have confirmed that all three sampling methods can be associated with organisms specifically related to the sampled region. The MHS sampling method was mainly associated with Chironomids, the KS sampling method with Unionidae and DWS with caddisflies. Although we found significant congruency in the spatial variability of assemblages among the sampling methods, these relationships were only moderately strong.

2) Based on the expedition data, the composition and distribution patterns of the Peracarida fauna in the Danube were characterised along the longitudinal section of the Danube. *Echinogammarus trichiatus* was recorded for the first time in the Serbian section of the Danube, and the most upstream distribution point of *Paramysis lacustris* was identified at the confluence of the Danube and the Tisa.

3) In our experimental study, we demonstrated the ecosystem engineering effect of mussels in a typical Danube habitat by a comparative in situ study of species assemblages of aquatic macroinvertebrates colonising artificially created habitats of mussel shells of different bivalve species using community structure indicators. Our findings showed that the presence of native and invasive bivalve shells in habitats characterised by fine-grained sediments alters the composition of the macroinvertebrate fauna by functional groups, reducing the proportion of grazers while increasing the abundance of shredders and predators. We revealed that among the bivalve species studied, those with larger shell sizes are associated with a more diverse and abundant aquatic macroinvertebrate community than those with mixed or smaller shell sizes.