

MTA Doktori Pályázat
Doktori értekezés

Halközösségek sokfélesége, szerveződése és védelme
a Kárpát-medence vízfolyásaiban

Erős Tibor

Tihany, 2017

TARTALOM

ELŐSZÓ	1
AZ ÉRTEKEZÉS FELÉPÍTÉSE	2
I. HALKÖZÖSSÉGEK SOKFÉLESÉGE A KÁRPÁT-MEDENCE VÍZFOLYÁSAIBAN.....	5
BEVEZETÉS	5
ANYAG ÉS MÓDSZER	7
EREDMÉNYEK	9
KÖVETKEZTETÉSEK	15
II. HALKÖZÖSSÉGEK MONITOROZÁSA MÓDSZERTANI FEJLESZTÉSEK.....	– 17
BEVEZETÉS	17
ANYAG ÉS MÓDSZER	20
A térbeli illetve időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre	20
A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére.....	21
A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban.....	21
EREDMÉNYEK	24
A térbeli vs időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre	24
A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére.....	25
A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban.....	30
KÖVETKEZTETÉSEK	36
A térbeli vs időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre	36
A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére.....	38
A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban.....	39
III. HAL METAKÖZÖSSÉGEK SZERVEZŐDÉSE VÍZFOLYÁSOKBAN	40
BEVEZETÉS	40
ANYAG ÉS MÓDSZER	46
1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban.....	46
2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban.....	48
EREDMÉNYEK	51
1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban.....	51
2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban.....	56

KÖVETKEZTETÉSEK	62
1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban	62
2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban	64
IV. HALAK REKOLONIZÁCIÓS DINAMIKÁJA KÉMIAI SZENNYEZÉST KÖVETŐEN	68
BEVEZETÉS	68
ANYAG ÉS MÓDSZER	70
EREDMÉNYEK	73
KÖVETKEZTETÉSEK	79
V. GRÁFOK ALKALMAZÁSA VÍZFOLYÁSHÁLÓZATOK KONNEKTIVITÁSÁNAK JELLEMZÉSÉRE	82
BEVEZETÉS	82
Gráfok alkalmazása a strukturális és funkcionális konnektivitás jellemzésére vízfolyásokban	84
ANYAG ÉS MÓDSZER	89
EREDMÉNYEK	92
KÖVETKEZTETÉSEK	96
VI. TERMÉSZETVÉDELMI TERÜLETHÁLÓZAT TERVEZÉS	99
BEVEZETÉS	99
ANYAG ÉS MÓDSZER	100
EREDMÉNYEK	102
KÖVETKEZTETÉSEK	106
ÖSSZEGZÉS ÉS KITEKINTÉS	109
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	112
IRODALOMJEGYZÉK	113

ELŐSZÓ

Az édesvizek a Föld területének mintegy 1%-t, a hidroszféra vízkészletének pedig alig 0,01%-t adják. Mégis, ez a kicsike hányad nélkülözhetetlen a bioszféra működése és az emberiség fennmaradása szempontjából. A biológiai sokféleséget tekintve az édesvizekben él a világ ismert fajainak közel 10%-a. Például az egyik leginkább feltárt taxonómiai csoport, a gerincesek egynegyede édesvizekben él. Közülük a halak több mint 10000 édesvízi fajt számlálnak, ami kb. 40%-a globális fajsza-muknak. Az édesvizek biológiai sokfélesége azonban drasztikus mértékben hanyatlik. A fajok eltűnésének sebessége magasán meghaladja a szárazföldi területekre becsült értékeket (Dudgeon et al., 2006). E hanyatlás elsődleges oka az ember természet átalakító tevékenységének tulajdonítható, amelyek némelyike már megfordíthatatlan változást idézett elő nagy tavak és vízfolyásrendszerek élővilágának sokféleségében és az alapvető ökoszisztéma funkcióban, pl. táplálékhálózatuk szerkezetében és működésében (Carpenter et al., 2011; Kopf et al., 2015). Az édesvizek biológiai sokféleségét leginkább veszélyeztető tényezők, a természetes élőhelyek nagyfokú átalakítása, a kémiai szennyezések, az idegen-honos inváziós fajok terjedése, a klímaváltozás, nagyban megegyeznek a szárazföldi biotópokban is jegyzett veszélyforrásokkal, a túlzott mértékű halászat kivételével.

Az édesvizek közül a vízfolyások különösen érzékenyek az emberi hatásokra (Malmqvist és Rundle, 2002). Lineáris szerkezetük miatt erősen függnek a környező szárazföldi élőhelyek állapotától. A lineáris szerkezetből fakadóan a vízfolyásokban gyakorlatilag nincsenek alternatív útvonalak az élőlények vándorlása, az anyag és energia élőhelyek közötti áramlása szempontjából (Erős és Grant, 2015). A vízfolyások hidromorfológiáját alapvetően meghatározó, az élőhelyet jelentős mértékben átalakító gátak, még ha méretük el is törpül a vízfolyás méretéhez képest, alapvetően befolyásolhatják a vízfolyások ökológiai folyamatait (Crook et al., 2015). Emellett a víz áramlása révén a kémiai szennyezések nem csupán lokálisan, hanem a vízfolyás hosszanti szelvénye mentén hosszan kifejtetik hatásukat (Malmqvist és Rundle, 2002). A vízfolyások védelme ezért nehezebb a szárazföldi területek védelménél és veszélyeztetettségük ellenére messze elmarad a szárazföldekre alkalmazott eljárások megalapozottságától és hatékonyságától (Abell et al., 2007). Igazán hatékony védelmük csakis vízgyűjtő léptékű területvédelemmel lehetséges, ez azonban az emberiség létszámának növekedésével (urbanizáció, mezőgazdasági területhasználat) számos problémába ütközik.

A klímaváltozás erősödésével az édesvíz értéke várhatóan tovább növekszik az emberiség számára. A víz tárolása (tározók létesítése) és elvezetése (csatornák, vízgyűjtők közötti összeköttetések létesítése) pedig együtt jár a vízi élőhelyek és élőviláguk további bolygatásával. Jelenleg az édesvízi ökorégiók közel 50%-ában találhatók nagy és/vagy közepes méretű gátak (víztározók, vízierőművek) a vízfolyásokon (Liermann et al., 2012). Egy 2012-ben megjelent tanulmány szerint Dél-Amerikában 2215 vízerőmű projekt terve van napirenden, ami 673 korábban teljes mértékben szabályozatlan folyóra tervez duzzasztást (Kareiva, 2012). Az ilyen mértékű beavatkozások alapvetően befolyásolhatják a vízi élővilág és különösképpen az ívó, élelemszerzési és telelőhelyek között aktívan vándorló életmódú halpopulációk hosszú távú fennmaradását. Nem véletlen, hogy az

emberiség vízellátása, a gazdasági termelékenység fokozása sok esetben együtt jár a vízi ökoszisztéma és a biológiai sokféleség nagyfokú és kellően nem is ismert mértékű károsításával (Vörösmarty et al., 2010).

A biológiai sokféleség drasztikus mértékű csökkenését mérsékelni próbáló természetvédelem szélmalomharcához, a kezelési projektek megalapozásához nélkülözhetetlen, hogy részletes ismeretekkel rendelkezünk a sokféleség térbeli megoszlásáról, az élőlényközösségek szerveződéséről, az élőhely átalakítások hatásairól. Számos példa támasztja alá az ökológiai kutatások fontosságát a természetvédelmi programok sikeres végrehajtásához (Crook et al., 2015). A tiszta víz, a (közel) természetes állapotban fenntartott vízi élőhelyek és élőlényközösségeik azonban nem csupán természetvédelmi szempontból fontosak. Az édesvizek jelentős mértékű természetes erőforrást, esztétikai és rekreációs élvezetet, és közvetlenül mérhető gazdasági hasznot nyújtanak az emberiség számára (Martin-Ortega et al., 2015). Hazai példát említve történeti források is bizonyítják a vízi ökoszisztéma szolgáltatások (az idézett mű keletkezésekor még ismeretlen fogalom) fontosságát elődeink számára is. Az idézet Bél Mátyástól származik, 1730-1740 között íródott és így szól (Deák, 1984): „Semmi sem gyönyörködteti jobban a szemet, mint az ide-oda cikázó halak látványa; semmi sem frissíti fel jobban a nyári bőség által elcsigázott testet, mint a vizekben való járkálás; semmi sem üdíti jobban az elmét, mint az ott szembetűnő halak annyi sok fájának leírása. A halászóknak sokasága, a hálóknak változatossága, a halak különfélesége a gondoktól gyötört lelket minden más örömnél inkább csábítja. Egyébként is, mi jólesőbb és mi kellemesebb, mint étkezéseinket változatosabbá tennünk csukákkal, pontyokkal, pisztrángokkal, lazacokkal, kecsegékkel és más nemes halfajokkal?”. Vizeink biológiai sokféleségének megőrzése tehát számos ökoszisztéma szolgáltatás fenntartása szempontjából is kiemelt érdek. Természetvédelmi és az ökoszisztéma szolgáltatások fenntartásában betöltött jelentősége ellenére azonban ismereteink még a leginkább feltárt területeken (Európa, Észak-Amerika) is hiányosnak mondhatók a biológiai sokféleség tér és időbeli megoszlásáról és e mintázatot befolyásoló tényezők szerepéről vízfolyásokban (Kopf et al., 2015).

AZ ÉRTEKEZÉS FELÉPÍTÉSE

Az értekezés célja, hogy összefoglalja a Kárpát-medence vízfolyásait benépesítő halközösségek sokféleségének és szerveződésének megismerése, illetve védelmi lehetőségei terén eddig kifejtett munkásságom főbb elemeit.

Az értekezés 1. részében bemutatom a Pannon biogeográfiai régió halközösségeinek sokféleségét és vízfolyástípusok közötti hasonlóságát/különbözőségét. A halközösségek sokféleségének számba vétele alapvetően fontos a természetvédelem számára a kezelési tervek megalapozásához. Ez a fejezet a következő publikáción alapul:

- Erős, T. (2007): Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400-1415.

Az értekezés 2. részében azokat a főbb módszertani eredményeket mutatom be, amelyek segítették a halközösségek mintavételi eljárásának kialakítását. A sokféleség tér és időbeli változásának, az élőlényközösségek szerveződésének megismeréséhez nélkülözhetetlen a mintavétel hibájának, illetve reprezentativitásának ismerete. Számos

feltáró vizsgálat szükséges ahhoz, hogy kellően részletes képet kapjunk a gyűjtött minta reprezentativitásáról a vizsgált közösséget jellemző változók tekintetében. Ezek az ismeretek ugyanakkor kritikus fontosságúak megalapozott és mértéktartó következtetések levonásához, gyakorlati szempontból pedig a monitorozó programok fejlesztéséhez. Az értekezésben nem mutatom be azokat az eredményeinket, amelyeket PhD hallgatóimmal együtt végeztünk. Ilyen vizsgálat volt pl. a sík és dombvidéki kisvízfolyások halközösségeinek reprezentatív mintavételi eljárásának meghatározását célzó kutatásunk (Sály et al., 2009) vagy pl. a Duna bentikus, parttól távoli élőhelyein előforduló halak állományainak monitorozásához kifejlesztett mintavételi eljárásunk (Szalóky et al., 2014). Bemutatom ugyanakkor azokat a kutatásokat, amelyek olyan általános mintavételi kérdésekre keresték a választ, mint a térbeli és időbeli mintavétel relatív jelentősége, a gyűjtő személyének és az alkalmazott mintavételi eszköznek a jelentősége a közösség összetételét leíró változókra, valamint a napszak jelentősége folyami halközösségek monitorozásánál. A Pannon biogeográfiai régió halközösségeinek mintavételére vonatkozó kutatásaink fontos következtetéseket tartalmaznak más öko és biogeográfiai régiók halközösségeit kutatók számára is. Ez a fejezet a következő publikációkon alapul:

- Erős, T., Schmera, D. (2010): Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species-time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55: 2391-2400.
- Specziár, A., Takács, P., Czeglédi, I., Erős, T. (2012): The role of the electrofishing equipment type and the operator in assessing fish assemblages in a non-wadeable lowland river. *Fisheries Research* 125-126: 99-107.
- Erős, T.; Tóth, B., Sevcik, A., Schmera, D. (2008): Comparison of fish assemblage diversity in natural and artificial rip-rap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* 93: 88-105.

Az értekezés 3. részében hal metaközösségek szerveződését vizsgálom. Bemutatom, hogy milyen metaközösség szerkezet jellemző vízfolyásainkban és hogy melyek a vízfolyások halközösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét leginkább meghatározó környezeti tényezők. A metaközösségek szerveződésének kutatása segíti a lokális és a regionális folyamatok hatásainak megismerését, a környezeti tényezők és a diszperziós folyamatok jelentőségének meghatározását. Ez a fejezet a következő publikációkon alapul:

- Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Schmera, D., Sály, P., (2016): Effect of landscape context on fish metacomunity structuring in stream networks. *Freshwater Biology* 62: 215-228.
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P. (2012): Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacomunity organization – stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928.
- Erős, T., Sály P., Takács P., Higgins C.M., Schmera D., Bíró P. (2014): Quantifying temporal variability in the metacomunity structure of stream

fishes: the influence of non-native species and environmental drivers. *Hydrobiologia* 722: 31-43.

Az értekezés 4. részében a halak rekolonizációs dinamikáját jellemzem a súlyos kémiai szennyezést szenvedett Marcal folyóban. A folyó benépesüléséről nyert eredmények hozzájárulhatnak a halközösségek szerveződési szabályainak jobb megértéséhez. Ez a fejezet a következő publikáción alapul:

- Erős T., Takács P., Czeglédi I., Sály P., Specziár A. (2015): Taxonomic and trait based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large scale human induced disturbance: the red mud disaster in Hungary. *Hydrobiologia* 758: 31-45.

Az értekezés 5. részében gráfok alkalmazási lehetőségeit mutatom be vízfolyáshálózatok strukturális és funkcionális konnektivitásának jellemzésére. A javasolt gráf alapú modellezési eljárás nagyban hozzájárul a vízfolyáshálózatok szerkezetének hatékonyabb jellemzéséhez és a fragmentáció jelentőségének megállapításához. Hozzájárul továbbá az élőhelyek közötti konnektivitási kapcsolatokat hatékonyabban figyelembe vevő természetvédelmi tervek kialakításához; ami különösen az egész életüket vízben töltő, ám sokszor nagy távolságokat megtevő halpopulációk számára lehet kulcsfontosságú. Ez a fejezet a következő publikációkon alapul:

- Erős, T., Schmera, D., Schick, R.S. (2011): Network thinking in riverscape conservation – a graph-based approach. *Biological Conservation* 144: 184-192.
- Erős, T., Olden, J.D., Schick, R.S., Schmera, D., Fortin, M-J. (2012): Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* 27: 303-317.
- Erős T., Grant E.H. (2015): Unifying research on the fragmentation of terrestrial and aquatic habitats: patches, connectivity and the matrix in riverscapes. *Freshwater Biology* 60: 1487-1501.

Végül, az értekezés 6. részében a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszereinek segítségével teszek javaslatot a Pannon biogeográfiai régió halközösségeinek védelmére. A fejezet a következő publikáción alapul:

- Dolezsai A., Sály P. Takács P., Hermoso V., Erős T. (2015): Restricted by borders: trade-offs in transboundary conservation planning for large river systems. *Biodiversity & Conservation* 24: 1403-1421.

I. HALKÖZÖSSÉGEK SOKFÉLESÉGE A KÁRPÁT-MEDENCE VÍZFOLYÁSAIBAN

BEVEZETÉS

A Kárpát-medence vízfolyásai teljes mértékben a Duna vízgyűjtőjéhez tartoznak. A 817000 km² területű vízgyűjtő (Tőry, 1952) a legújabb besorolás alapján két ökorégióra tagolható: a Felső-Duna és a Dnyeszter és Alsó-Duna ökorégióra (Abell et al., 2008). A Dnyeszter és Alsó-Duna ökorégió, amelyhez Magyarország vízfolyásai is tartoznak, a legfajgazdagabb ökorégió Európában (Banarescu, 1990; Abell et al., 2008). A viszonylag nagy fajgazdagság oka, hogy a jégkorszakban zajló kihalások kisebb mértékben érintették a régiót Nyugat és Észak-Európával szemben (Banarescu, 1990) és emellett a vízgyűjtő nagyobb kiterjedésű és változatosabb élőhelyeket tartalmaz, mint a jégkorszak által szintén kevésbé érintett, de csupán kisebb folyókat tartalmazó Mediterráneumhoz tartozó ökorégiók. Az ökorégióban az őshonos édesvízi halfajok becsült száma száma 120-150 között van (Kottelat és Freyhof, 2007). A magyarországi halfauna tagjaként jelenleg 86 fajt tartanak számon a kutatók, beleértve az idegen-honos fajokat is (Halasi-Kovács és Harka, 2012).

A halfauna sokfélesége azonban a Kárpát-medencében, Magyarországon is veszélyben van. A veszélyeztető tényezők megegyeznek az Előszóban is említett, a vízfolyások biológiai sokféleségét leginkább fenyegető tényezőkkel. Például a Dunának van az egyik leginkább fragmentálódott és leginkább módosított vízgyűjtője a világon (Sommerwerk et al., 2010; Liermann et al., 2012). A Közép-Duna vízgyűjtőjén a XIX. században megkezdett nagymérvű folyószabályozások alapvetően változtatták meg a folyami élőhelyek arculatát, természetes hidrológiai folyamatait és geomorfológiáját (Guti, 2002). Az árvízvédelmi, gátlétesítési és mederszabályozási munkálatok eredményeként számos nagyobb folyónk hossza a töredékére csökkent azzal, hogy főágukat elvágták mellékágaiktól, helyenként pedig kiegyenesítették medrüket. Magyarország becsült ártéri területeinek nagysága 93%al (!) csökkent a folyószabályozások során, hozzávetőlegesen 22000 km²-ről 1800 km²-re (IUCN, 1995). Az ártéri területek kritikus fontosságúak a folyami halak számos fajának nevelkedéséhez. A beavatkozási munkálatok eredményeként ezért töredékére csökkent nagy síkvidéki folyóink halállományának mennyisége; a tiszai halászok fogásában pl. 99 %-os csökkenés volt tapasztalható (Répássy, 1994). Olyan ártéri halfajok, mint pl. a lápi póc (*Umbra krameri*) amelyet korábban disznókkal ettek fel hatalmas mennyisége miatt (Herman, 1887) súlyosan veszélyeztetetté váltak a XX. század második felére. Mára a lápi póc is fokozottan védett Vörös könyves halfaj. Emellett azonban a főágban élő számos halfaj populációja szintén kritikus méretűvé zsugorodott, sőt néhány fajuk gyakorlatilag kihaltak tekinthető Magyarországról. Jó példája a túlzott mértékű halászat és a vándorlást akadályozó gátak hatásaira a tokfélék (Acipenseridae) rendkívüli mértékű megfogyatkozása a Közép-Dunán (pl. Guti, 2006). Bár a nehézipar és az intenzív mezőgazdaság (műtrágyahasználat) összeomlásával a vizek minősége általánosan javult, nagy léptékű, súlyos kémiai szennyezések továbbra is előfordulnak Magyarországon, melynek egyik legismertebb példája a Tisza cianid szennyezése (Györe

és mtsai, 2001). Emellett az idegen-honos inváziós halfajok is ismeretlen mértékű veszélyt jelenthetnek számos őshonos faj állományára (Bíró, 1997; Specziár és Erős, 2015).

A biológiai sokféleség számba vételéhez és megőrzéséhez alapvető fontosságú megismerni, hogy jelenleg mi létezik és mi veszett el. A természetvédelmi intézkedések legnagyobb hányada azonban fajok és populációk megőrzésére irányul édesvizekben (Angermeier és Schlosser, 1995). A közösségeken belüli és közötti sokféleségről hiányosak ismereteink, pedig a közösségek sokféleségének megismerése és védelme ugyanolyan nélkülözhetetlen feladat a természetvédelmi intézkedések alapozásához (Angermeier és Winston, 1999). Noha a védelmi stratégiák meghatározása a biológiai sokféleség minden szintjét (pl. genetikai, faji, közösségi szintű) kell érintse, a közösségi szintű védelem sok esetben összességében hatékonyabb lehet a faji szintű védelemnél, mert hangsúlyt helyez a védendő fajjal egy közösségben élő fajok és élőhelyük védelmére is (Carrol et al., 1996). A közösségek sokféleségének tipizálása nagyon gyakran a fő, táji léptékű élőhely-típusok alapján történik (Hawkins et al., 2000; Higgins, 2004). Kevésbé ismert azonban, hogy akár durva léptékű élőhely kategorizálási rendszert alkalmazva is miként oszlik meg a közösségek sokfélesége az egyes élőhely-típusokban és hogy a táji léptékű élőhely-típusok mennyire tükrözik a közösségek sokféleségét, azok hasonlóságát és különbözőségét (Araújo et al., 2001; Oliver et al., 2004; Heino és Mykrä, 2006).

Az egyik leginkább meghatározó értékelési eljárást a sokféleség eloszlásának élőhelyek, illetve térbeli és időbeli léptékek közötti számszerűsítésére a sokféleség felosztásának módszere jelenti (Veech et al., 2002; Gering et al., 2003; Tylianakis et al., 2005; Beever et al., 2006; Jost, 2007). A módszer lehetővé teszi a teljes (gamma) sokféleség felosztását lokális (alpha) és élőhelyek/közösségek közötti (beta) komponensekre, tetszőleges hierarchikus szinteken. A lokális (alpha) sokféleség meghatározása mellett a beta diverzitás meghatározása különösen nagy figyelmet kapott az elmúlt közel két évtizedben, a modern számítógépek megjelenésével és az elemzési eljárások tökéletesítésével (Tuomisto, 2010; Anderson et al., 2010). A közösségek beta diverzitás mintázatának megismerése különösen fontos lehet módosított (zavart, bolygatott) élőhelyeken ahol az élőhely módosítása és az inváziós fajok jelenléte az eredeti közösségek homogenizációjához vagy éppen differenciációjához vezethet (Marchetti et al., 2006; Olden et al., 2006). Magyarországon a halfauna jelentős hányadát képezik a behurcolt idegen-honos fajok (Harka és Sallai, 2004). Szerepük azonban nem (volt) ismert az eredeti (őshonos) fajokból álló közösségek hasonlósági mintázatában.

Célunk volt ezért, hogy meghatározzuk a fő vízfolyástípusok hozzájárulását a Kárpát-medence regionális léptékű halközösségének (halfaunájának) sokféleségéhez. Kérdéseink a következők voltak. 1) Miként reprezentálják az abiotikus jellegeikben eltérő vízfolyástípusok a halközösségek sokféleségét? 2) Hogyan oszlik meg a faji sokféleség és a kompozíciós diverzitás vízfolyástípusokon belül és között a teljes közösség szintjén (őshonos és idegen-honos fajok) és az őshonos fajok szintjén? 3) Ezen eredmények fényében, melyek a legértékesebb vízfolyástípusok a halközösségek sokféleségének megőrzése szempontjából a Pannon biogeográfiai régióban?

Természetesen a Kárpát-medence földrajzilag lehatárolható területe és a Pannon biogeográfiai régió is túlnyúlik némiképp Magyarország határain. A Pannon biogeográfiai régió területének 80-85 %-a azonban Magyarország területére esik (Varga, 2006), ezért az

ország területére szorítkozó vizsgálataink reprezentatívnak tekinthetők a régió halközösségeinek sokféleségére is.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A hazai vízfolyástípusok megkülönböztetésére megfelelő alapot nyújt a Víz-Keretirányelv (VKI) tipizálási rendszere, amely a vízfolyásokat a tengerszint feletti magasság, az alapkőzet/mederanyag típusa, a vízgyűjtő mérete, az aljzat szemcseméret szerint összetétele és a vízfolyás esése alapján kategorizálja. E változók alapján eredetileg 25 vízfolyástípust különítettek el a vízgyűjtő gazdálkodási tervek első elkészítésekor. Az egyszerűség kedvéért azonban célszerű volt típusokat összevonni (vagy elhagyni), mert némely típusban nagyon kevés víztest volt besorolható, hogy értékelhető eredményhez juthassunk és előzetes osztályozási eljárások (Cluster elemzés) nem mutattak nagyobb mértékű elkülönülést a típusok között, mint típuson belül. Ezért egy könnyen áttekinthető és értelmezhető rendszer létrehozásához a következő típusokat különböztettük meg: 1) hegyvidéki patakok, 2) dombvidéki patakok, 3) síkvidéki patakok, 4) dombvidéki folyók, 5) síkvidéki folyók, 6) Duna folyam. A viszonylag kevés típuson alapuló élőhely osztályozási rendszer gyakorlati használhatóságát más elemzések is megerősítették (Halasi-Kovács et al., 2009; Schmera és Baur, 2011).

Az elemzésekhez az adatok az EcoSurv projekt gyűjtéseiből származtak. A projekt célja egy országos léptékű, több élőlénycsoport (alga, makrofita, makroszkópikus gerinctelenek, halak) együttes felmérésén alapuló adatgyűjtés volt a VKI által előírt feladatok teljesítése érdekében. Összesen 194 helyszínen végeztünk halállományfelmérést, amelyhez a mintavételi helyek hozzávetőlegesen a vízfolyás típusok aránya és országos lefedettsége alapján választottuk ki, ezen belül pedig a víztesteket véletlenszerű (random) random mintavétel szerint. Az elemzésekből kizártuk a 30 egyednél kevesebb halat tartalmazó helyszíneket és a dunai mellékágakra vonatkozó adatokat. Így összesen 158 helyszín adatát használtuk fel (62 halfaj, 62435 egyed), melyek eloszlása a fő vízfolyástípusok között a következő volt: 10 hegyvidéki patak (SMS), 45 dombvidéki patak (HLS), 42 síkvidéki patak (LLS), 15 dombvidéki folyó (HLR), 38 síkvidéki folyó (LLR) és 8 dunai helyszín.

A halak gyűjtése a nemzetközi protokollokkal kompatibilis gyűjtésen alapult (Oberdorff et al., 2001; Pont et al., 2006). A patakok felméréséhez akkumulátoros, hátán hordozható elektromos halászgépet használtunk (Hans-Grassl IG 200/2B, PDC max. 10 KW). A mintavételi helyszínt a vízfolyásban lassan felfelé haladva, gázolva mértük fel, teljes szélességben 150 m-es szakaszon. A nem gázolható folyók és a Duna felmérése csónakból történt nagy teljesítményű aggregátoros halászgéppel (Hans-Grassl EL64 IIGI, DC max. 7 KW), lassan lefelé sodródva a vízen, a partközeli zónában (<2 m vízmélységű területeken). A folyók esetében a mintavételi hossz változott a vízfolyás méretétől függően és 500, 1000 és 5x500 m volt a nagy folyók (pl. Kapos, Zagyva), nagyon nagy folyók (pl. Dráva, Tisza) és a Duna esetében. A mintavételi szakasz hosszának ily módon történő felosztása szükséges volt a mintavételi erőfeszítés és a halállomány szerkezetre vonatkozó minél reprezentatívabb adatok gyűjtése közötti optimalizálás érdekében (Flotemersch et al., 2011). A gyűjtés végeztével a halakat visszabocsájtottuk a mintavételi szakaszon.

A fajok detektálása és a pontos fajszám meghatározása nem egyszerű feladat (Mao és Colwell, 2005; O'Hara, 2005), különösen nagy folyókban. A közvetlen terepi felmérések mellett ezért az ESTIMATES 7.5 (Colwell, 2005) fajszámbecslő programot is használtuk, hogy ez által megbízhatóbb képet kaphassunk a fajok számáról a vízfolyás típusokon belüli és közötti összevetésekhez. A típusokra jellemző potenciális fajkészletet meghatározásához szakértői becslést is alkalmaztunk (ld Hortal et al., 2006) felhasználva a régió halfaunáját taglaló faunisztikai adatokat (pl. Harka és Sallai, 2004). A sok és változatos elemzés miatt az eredmények három komponensét mutatjuk be az értekezésben: 1) Bemutatjuk a fajok becsült számát a vízfolyás típusok szintjén a legmagasabb mintaszámnál, az összes alkalmazott becslési módszerre. 2) Bemutatjuk, hogy miként változik a becsült fajszám a mintavételi erőfeszítés függvényében a Chao 1 algoritmus alkalmazása esetén (Chao, 1984, 2005). A Chao 1 nem parametrikus fajszámbecslő módszer az egyik leginkább alkalmazott (pl. Irz et al., 2004) és általánosan a legjobban teljesítő becslési módszer (Cam et al., 2002; Walther és Moore, 2005), de az alkalmazott egyéb becslő programok is konzisztens eredményt adtak. Végül, 3) egybevetjük a Chao 1 becslésen alapuló fajszám értékeket a megfigyelt (terepi) értékekkel. Ezek a fajta összevetések általában hiányoznak a sokféleség felosztásának módszerét alkalmazó tanulmányokból, pedig a lokális (alpha) diverzitás pontos becslése kritikus fontosságú, ha következtetéseket szeretnénk tenni az alpha és a beta komponensek jelentőségéről (Crist és Veech, 2006; Erős és Schmera, 2010).

A diverzitás felosztásának módszerét alkalmaztuk a faji sokféleség (itt fajszám) vízfolyás típusokon belüli és közötti eloszlásának számszerűsítésére (Loreau, 2000; Wagner et al., 2000; Veech et al., 2002; Gering et al., 2003; Jost, 2007). A fajok számának eloszlását a következő szinteken vizsgáltuk: 1) vízfolyás szakasz egy adott típuson belül (fajok átlagos száma, alpha diverzitás), 2) szakaszok között egy adott típuson belül (β_1 diverzitás), 3) vízfolyás típusok között (β_2 diverzitás) és végül 4) a biogeográfiai régió szintje (gamma diverzitás), amelyhez a kisebb szintek sokfélesége volt viszonyítható.

A főkoordináták kanonikus elemzésének módszerét (canonical analysis of principal coordinates, CAP) használtuk a közösségek típusok közötti hasonlóságának/különbözőségének összehasonlítására (Anderson és Robinson, 2003; Anderson és Willis, 2003). A fajkompozíció adatokra Jaccard, míg az abundancia adatokra Hellinger távolságot alkalmaztunk (Legendre és Gallagher, 2001). A nagyon ritka fajokat töröltük az elemzésből (relatív abundancia a teljes adathalmazban $<0,05\%$). A CAP elemzés eredménye után típusonként minden minta adatát átlagoltuk a tengelyértékeik szerint a jobb áttekinthetőség kedvéért. Ahol a CAP elemzés szignifikáns típusok közötti különbséget mutatott Tukey-Kramer post hoc teszttel teszteltük a típusok tengelyértékeinek különbségét. A CAP elemzésekhez a CAP programot (Anderson, 2004a), míg a post hoc tesztekhez a Statistica programot használtuk. Végül a CAP elemzést indikátorfaj elemzéssel (IndVal, Dufrene és Legendre, 1997) is kiegészítettük, hogy meghatározhassuk a típusra jellemző indikátor halfajokat. Monte Carlo permutációs teszttel vizsgáltuk a fajok indikátor értékének szignifikanciáját a PC-Ord program segítségével (McCune és Mefford, 1997).

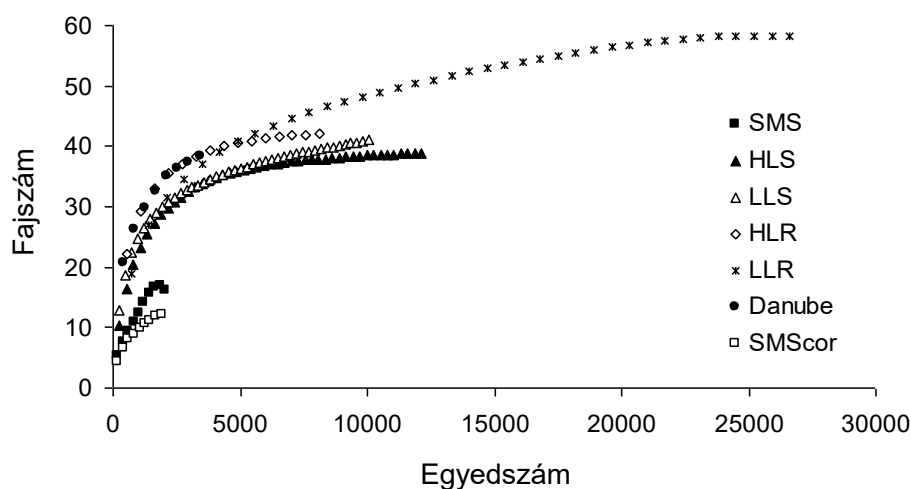
A CAP elemzés teszteli a halközösségek összetételének különbségét a típusok között. Nem mutatja azonban meg, hogy van-e különbség a típusok között a típuson belüli közösség összetétel variabilitásában (kompozicionális beta diverzitás). Ennek tesztelésére

Anderson et al. (2006) módszerét alkalmaztuk, ami a beta diverzitást a minták csoport centroidtól való átlagos eltérése alapján számszerűsíti. Az eltéréseket a CAP elemzéshez hasonlóan a Jaccard (fajkompozíció) és a Hellinger (abundancia) távolság indexek alapján számoltuk a PERMDISP program segítségével (Anderson, 2004b).

Minden elemzést (sokféleség felosztás, CAP, kompozicionális beta diverzitás) a teljes közösség szintjén (őshonos és idegen-honos fajok) és az őshonos fajok szintjén is elvégeztünk, hogy megvizsgáljuk mi a jelentősége az idegen-honos fajoknak a közösségek sokféleségének és összetételének mintázatában.

EREDMÉNYEK

A fajok száma 12 és 54 között változott az egyes típusokban (ez az egyes típusokra vonatkozó gamma diverzitás), míg a teljes (gamma) fajszám 62 volt. A különbségek a megfigyelt és a becsült fajszám értékek között kicsik voltak és döntő mértékben megegyező mintázatot mutattak a típusok között (1. táblázat). A megfigyelt és a becsült fajszám értékek kis eltérést mutattak a szakértői fajkészlet becslésen alapuló értékektől, két típus kivételével. A hegyvidéki patakokra 25%-al alacsonyabb, míg a Dunára 71 %-al magasabb értékeket becsültünk a korábbi halfaunisztikai adatok áttekintése alapján. A hegyvidéki patakok esetében a magasabb fajszám feltételezhetően egy víztest hibás tipológiai besorolása miatt volt, míg a Duna esetében minden bizonnyal az alacsony mintavételi ráfordítás miatt (ld Halközösségek monitorozása – módszertani fejlesztések fejezet). A kilógó (valójában dombvidéki) víztest törlésével a fajszám görbe a hegyvidéki patakok esetében is közel telítődést mutatott (1. ábra). Összességében a Duna kivételével így minden fajszám görbe közel telítődött. Ezt az eredményt erősítették meg a víztestekre becsült fajszám értékek is. A Chao 1 becslés alapján átlagosan a fajok 88,4%-t ($\pm 0,6$ SE) sikerült kimutatni a mintavételi helyszíneken. Az adatokat tehát nagy megbízhatósággal lehetett használni a sokféleség felosztásának vizsgálatához, a Duna kivételével (lásd Következtetések).



1. ábra. A fajok számának változása a gyűjtött egyedek számának függvényében az egyes vízfolyás típusokban, a Chao 1 fajszámbecslő függvény alapján. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR:

síkvidéki folyók; Danube: Duna folyam; SMScorr: korrigált becslés a hegyvidéki kisvízfolyás típusra egy víztest hibás tipológiai besorolása miatt.

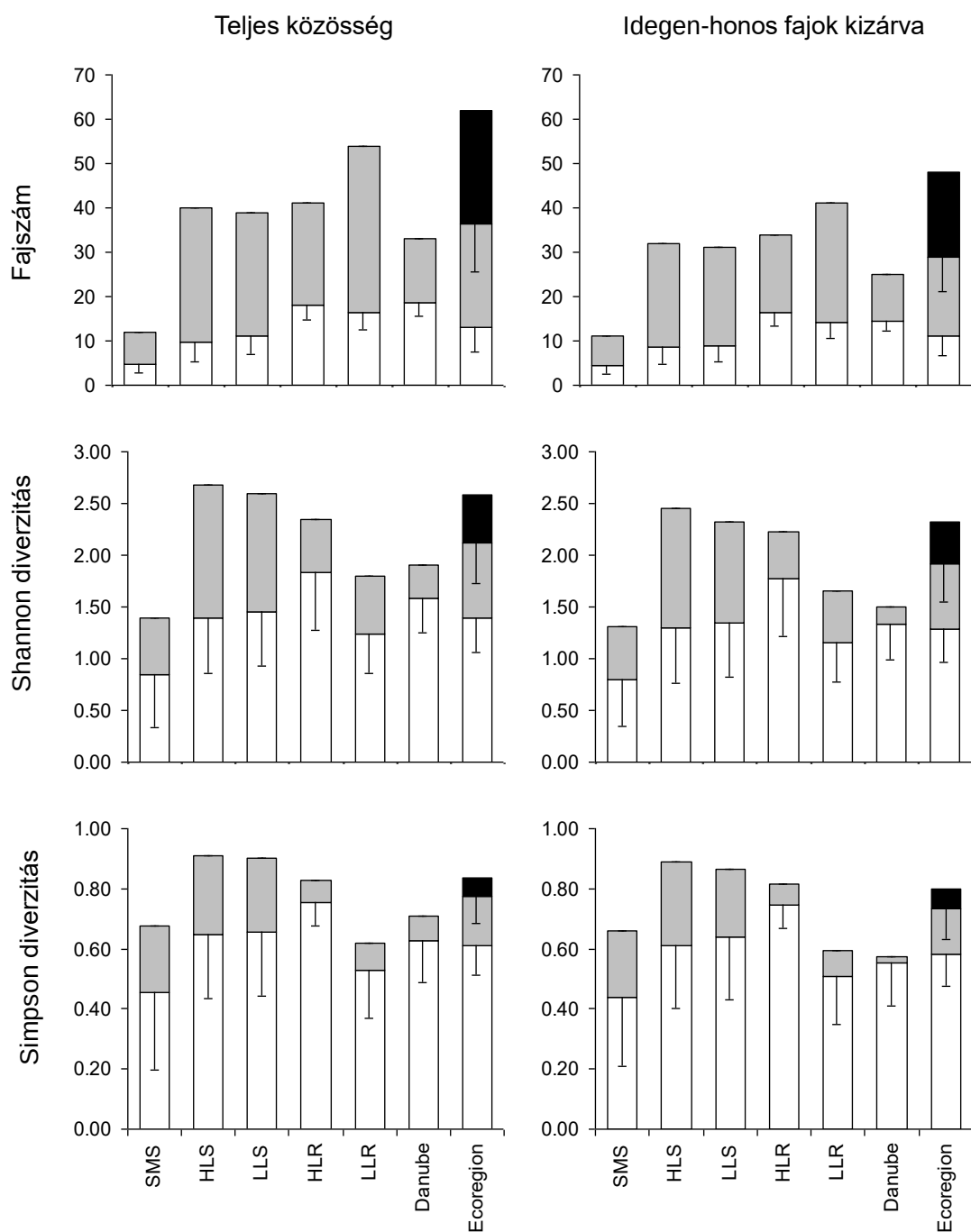
A patakok fajszáma az egyes típusokban (alpha diverzitás) általánosan kisebb volt, mint a folyókra becsült fajszám és fokozatosan csökkent a tengerszint feletti magassággal (az LLS-től a HLS-ig, 2. ábra). A típuson belüli beta diverzitás inkonzisztens mintázatot mutatott és a Duna kivételével az értékek magasabbak voltak, mint az alpha diverzitás értékek. Összességében, a halközösségek fajszámának táji szintű sokféleségét leginkább a vízfolyás típusok közti beta diverzitás (β_2) határozta meg (41,2%), ezt szorosan követte a típuson belüli diverzitás (β_1 : 37,7%), végül a mintavételi szakaszra vonatkozó diverzitás (α_1 : 21,1%). Az idegen-honos fajok kizárásával a fajok száma 22,6%-al csökkent (62-ről 48-ra). Az egyes típusokat különböző mértékben érintette az idegen-honos fajok kizárása (2. ábra). A legnagyobb fajszám csökkenés a síkvidéki folyókban (24,1%) és a Dunában (24,2%) mutatkozott, míg a legkisebb a hegyvidéki patakok esetében volt (8,2%). A változások azonban összességében nem változtatták meg a fajok számának típusok közötti mintázatát az egyes szintek között.

1. táblázat. A megfigyelt (Sobs) és a becsült fajszám értékek az egyes vízfolyás típusokban az EstimateS programban található fajszámbecslő függvények alapján (definícióért lásd Colwell 2005). N: mintaszám., MMMean a kilenc fajszámbecslővel kapott átlagos fajszámértéket mutatja. Guestim szakértői becslésen és irodalmi adatok szintéziséen alapuló fajszám becslés. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók.

Vízfolyás típus	N	Sobs	ACE	ICE	Chao 1	Chao 2	Jackknife 1	Jackknife 2
SMS	10	12	16,22	17,63	15,00	16,50	16,50	19,79
HLS	45	37	38,91	39,46	38,49	39,39	41,17	40,91
LLS	42	39	41,07	44,14	42,00	44,13	45,83	49,71
HLR	15	41	41,98	42,95	41,25	41,80	44,73	43,37
LLR	38	54	58,15	58,39	57,33	56,27	60,82	60,07
Duna	8	33	38,44	38,24	38,00	37,08	40,00	42,79

a táblázat folytatása

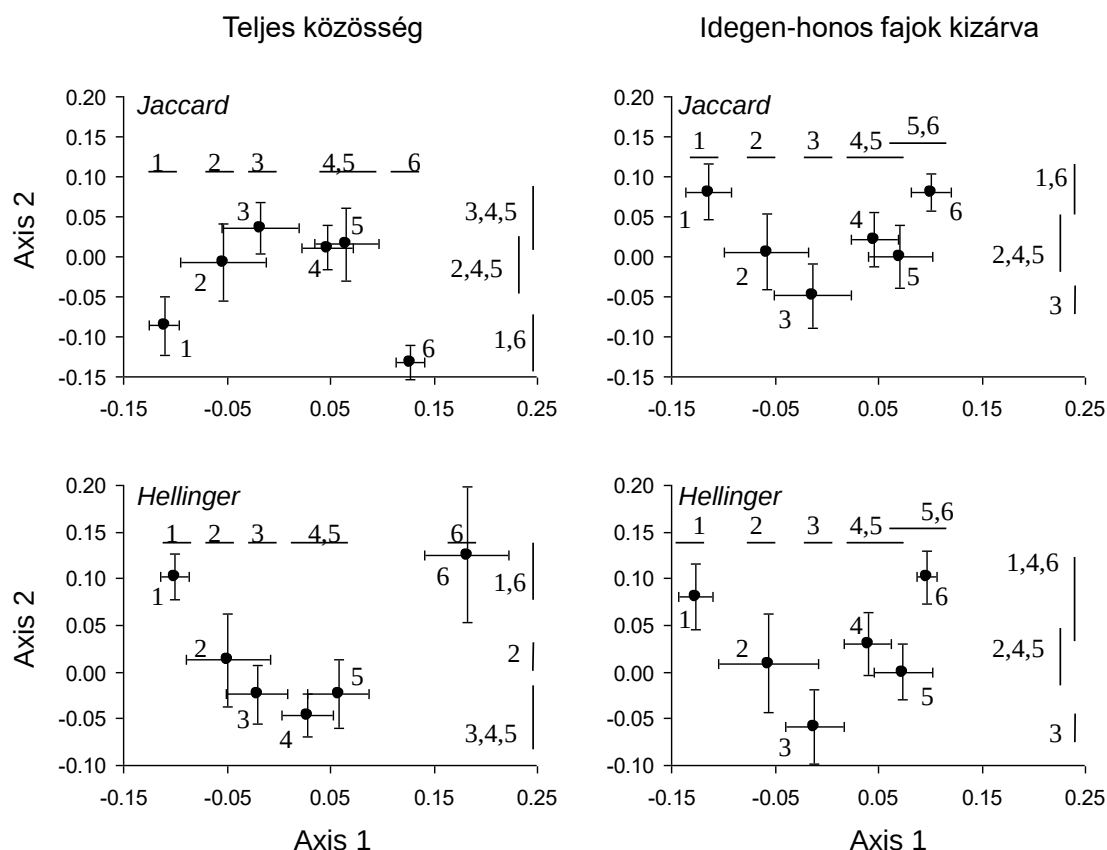
Vízfolyás típus	Bootstrap	MMRuns	MMMeans	Átlag	Guestim
SMS	13,86	15,65	13,90	16,12	12
HLS	39,83	41,06	40,16	39,93	40
LLS	42,11	40,67	40,51	43,35	41
HLR	43,27	45,44	45,19	43,33	49
LLR	57,70	56,14	55,92	57,87	59
Duna	36,28	36,38	35,95	38,13	65



2. ábra. A sokfésőség additív felosztása a fajszámra és a Shannon és a Simpson diverzitási változókra, a teljes közösség szintjén és az idegen-honos fajok kizárása után. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók; Danube: Duna folyam; Ecoregion: az összes vízfolyás típust magába foglaló „ökorégió” szint. Fehér oszlop: alpha diverzitás; szürke oszlop: típuson belüli beta diverzitás (beta1); fekete oszlop: típusok közötti beta diverzitás (beta2).

A halközösségek összetétele szignifikánsan különbözött a vízfolyás típusok között (3. ábra, 2. táblázat), függetlenül a távolság indextől (Jaccard vs Hellinger) vagy a közösségi szinttől (teljes közösség vagy kizárólag őshonos fajok). A halközösségek összetételének gradiens szerű változása volt megfigyelhető a tengerszint feletti magassággal patakokban (SMS, HLS, LLS) és fokozatos változások mutatkoztak a dombvidéki és síkvidéki folyók,

illetve a Duna esetében is. Azonban a domb és síkvidéki folyók halközösségei nem különböztek szignifikánsan egymástól, míg a Duna halállományának összetétele jelentősen különbözött mindkét folyó típustól. Az idegen-honos fajok kizárásával kis mértékben változott a típusok hasonlósági mintázata. Ez a Duna esetében volt a leginkább szembetűnő, amely típus halközössége már nem különbözött szignifikánsan a síkvidéki folyók halközösségétől az idegen-honos fajok kizárása után.



3. ábra. A főkoordináta tengelyek kanonikus elemzésének (CAP) eredménye a hat vízfolyástípus halközösségeinek összetételéről a Jaccard (jelenlét/hiány adatok) és a Hellinger (abundancia adatok) távolságindexek alapján kétféle közösségi szinten (teljes közösség, idegen-honos fajok kizárva). 1: hegyvidéki kisvízfolyások; 2: dombvidéki kisvízfolyások; 3: síkvidéki kisvízfolyások; 4: dombvidéki folyók; 5: síkvidéki folyók; 6: Duna folyam. Az adatpontok az átlagos tengelyértéket és az átlag szórását mutatják (SE). Az ugyanazzal a számmal jelölt vonalak a szignifikánsan nem megkülönböztethető típusokat jelzik az egyes tengelyekre külön-külön (post hoc összevetések $P < 0,05$).

A halközösségek apriori besorolása és megfeleltethetősége a vízfolyás típusokkal mérsékeltnak mutatkozott; a besorolás értékek 61,4% és 68,6% között változtak (2. táblázat). Az idegen-honos fajok kizárása kis mértékben javította az apriori besorolás (osztályozás) megbízhatóságát. A besorolások bizonytalansága (100-félreosztályozási hiba) jelentősen különbözött az egyes típusok között és viszonylag kicsi volt a gradiens két végét elfoglaló hegyvidéki patakok (10%) és a Duna (0-12,5%) esetében, míg a dombvidéki folyóknál igen nagy volt (55,8-51,1%). Az indikátorfaj elemzések megerősítették a CAP elemzés eredményeit. Több erősen szimmetrikus indikátorfajt jelöltek ki a hegyvidéki

patakokra és a Dunára, míg az élőhelyi grádiens középső részén elhelyezkedő típusokra inkább aszimmetrikus indikátorfajokat (3. táblázat). Számos idegen-honos faj volt indikátora némely típusnak, ami alól kivételt jelentettek a dombvidéki folyók, ahol inkább védett és országos szinten ritkának tekinthető fajok voltak a fő indikátor halfajok.

2. táblázat. A CAP (Canonical analysis of principal coordinates) elemzések eredményeinek összefoglaló táblázata. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók; Duna folyam. “m” a program által kiválasztott főkoordináta tengelyek száma. “SST aránya” “Proportion of SST” a pontok közötti távolságok eltérés négyzet összege és az m számú főkoordináta tengely által magyarázott teljes variancia hányadosa (%). “ δ_1^2 ” és “ δ_2^2 ” kanonikus korreláció értékek az első és a második tengellyel. További részletekért lásd Anderson és Willis (2003).

Közösség szint	Index	m	SS _T aránya	δ_1^2	δ_2^2	P	Helyes besorolás aránya (%)
Teljes	Jaccard	17	0,895	0,769	0,531	0,001	61,4
Teljes	Hellinger	15	0,900	0,794	0,561	0,001	65,2
Idegen-honos fajok kizárva	Jaccard	19	0,973	0,769	0,473	0,001	61,5
Idegen-honos fajok kizárva	Hellinger	22	0,976	0,780	0,555	0,001	68,6

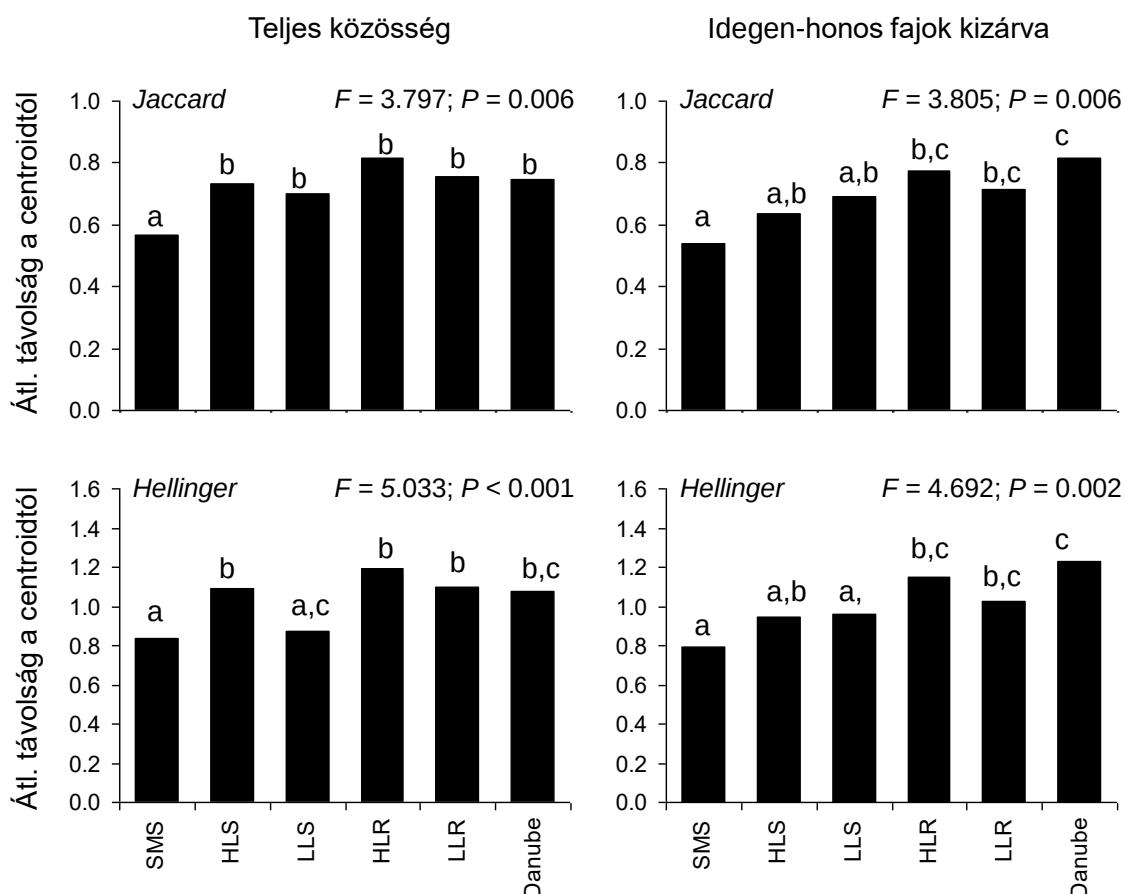
a táblázat folytatása

Helyes besorolás aránya típusonként (%)					
SMS	HLS	LLS	HLR	LLR	Duna
90,0	44,4	71,4	73,3	50,0	100,0
90,0	48,9	66,7	73,3	68,4	87,5
90,0	44,2	69,0	80,0	52,6	87,5
90,0	46,5	69,0	80,0	76,3	100,0

3. táblázat. A vízfolyás típusok indikátor halfajai. A fekete cella egy adott faj maximális indikátor értékét jelzi. A státusz a faj őshonos (na) vagy idegen-honos (nn) státuszát mutatja. SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók.

	Indikátor érték					Duna	P	Státusz
	SMS	HLS	LLS	HLR	LLR			
<i>Salmo trutta m. fario</i> (L.)	36	1					<0,001	nn*
<i>Barbatula barbatula</i> (L.)	80	10					<0,001	na
<i>Phoxinus phoxinus</i> (L.)	29	5					0,003	na
<i>Barbus petenyi</i> komplex (Heckel)	29	4		4			0,008	na
<i>Gobio gobio</i> (L.)	21	36	4	5			0,003	na
<i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas)	1	10	27	15	9		0,041	na
<i>Cobitis elongatoides</i> komplex (Bacescu & Maier)		6	37	5	1		0,006	na
<i>Carassius gibelio</i> (Bloch)		20	39	2	3	1	0,012	nn
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)		5	24	1	2	1	0,033	na
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.)		12		29	1	1	0,026	na
<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch)		5		59	5		<0,001	na
<i>Gobio kessleri</i> (Dybowski)				28	2		0,006	na
<i>Sabanejewia aurata</i> (Filippi)				25	4		0,013	na
<i>Vimba vimba</i> (L.)				23	3		0,011	na
<i>Zingel streber</i> (Siebold)				25			0,004	na
<i>Barbus barbus</i> (L.)				58	6	12	<0,001	na
<i>Gobio albipinnatus</i> Lukash		1	1	33	17	10	0,012	na
<i>Chondrostoma nasus</i> (L.)		2		32	4	28	0,010	na
<i>Esox lucius</i> (L.)		1	13	11	35	11	0,022	na
<i>Alburnus alburnus</i> (L.)		2	5	21	34	33	<0,001	na
<i>Leuciscus idus</i> (L.)			10		24	21	0,046	na
<i>Abramis ballerus</i> (L.)					24		0,008	na
<i>Silurus glanis</i> (L.)			2	4	19		0,047	na
<i>Proterorhinus marmoratus</i> (Pallas)		1	7		11	27	0,018	nn
<i>Sander lucioperca</i> (L.)			4	4	13	27	0,015	na
<i>Aspius aspius</i> (L.)			1	3	12	75	<0,001	na
<i>Lota lota</i> (L.)		1		3	1	45	<0,001	na
<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas)		1		2	9	25	0,013	nn
<i>Neogobius kessleri</i> (Günther)						99	<0,001	nn
<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas)						98	<0,001	nn

A kompozicionális beta diverzitás jelentősen különbözött a vízfolyás típusok között, függetlenül a vizsgált indextől vagy közösségi szinttől (4. ábra). Ezt a fajta beta diverzitást erősebben befolyásolta az idegen-honos fajok kizárása az elemzésekből (azaz a közösségi szint), mint az, hogy faji összetételen vagy pedig relatív abundancia adatokon alapult az elemzés.



4. ábra. Az adatpontok átlagos távolsága a csoportcentroidtól a többváltozós térben az egyes vízfolyás típusokban a Jaccard (jelenlét/hiány adatok) és a Hellinger (abundancia adatok) távolságindexek alapján, kétféle közösségi szinten (teljes közösség, idegen-honos fajok kizárva). SMS: hegyvidéki kisvízfolyások; HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók; Danube: Duna folyam. Az ugyanazzal a számmal jelölt típusok nem különböznek egymástól szignifikánsan post hoc összevetések alapján ($P < 0,05$).

KÖVETKEZTETÉSEK

A vízfolyás típusokban statisztikailag elkülöníthető halközösségek fordultak elő. A halközösségek egy jól meghatározható vízfolyás gradiens mentén mutattak elkülönülést, a hegyvidéki patakoktól a nagy folyókig és a Duna folyamig. Az eredmények megerősítették a halökológiában jól ismert mintázatot, a fajok számának növekedését a tengerszint feletti magasság csökkenésével, a hegyvidéki patakoktól a nagy folyókig (Schlosser, 1991; Matthews, 1998). Azonban rámutattak arra is, hogy sík és dombvidéki kisvízfolyások, illetve sík és dombvidéki folyók halközösségeinek fajsza ma nem mutat egymástól egyértelmű különbséget, mert típuson belül jelentős mértékű különbségek találhatók az egyes víztestek között. A sokféleség felosztásával kapott eredmények szerint a lokális (alpha) diverzitás csupán kis hányadát adta a fajgazdagságnak, míg a beta diverzitásnak volt inkább jelentős szerepe a halközösségek fajgazdagságának regionális mintázatában. Az eredmények tehát felhívják a figyelmet a vízfolyás szakaszok és a vízfolyás típusok közötti nagy variabilitásra, azaz a beta diverzitás jelentőségére a halközösségek szerveződésében.

Eredményeink szerint az élőhely típusok sokfélesége jelentős mértékben tükrözi a halközösségek sokféleségét. A legkézenfekvőbb természetvédelmi eljárás a halközösségek sokféleségének védelme érdekében ezért, ha azokat a területeket (tájegységeket) jelöljük ki védelemre, amelyeknél viszonylag kis területen változatos vízfolyás típusok fordulnak elő. Ez biztosíthatja azt, hogy a halközösségek sokféleségnek egy jelentős hányadát megőrizhessük a Pannon biogeográfiai régióban. Szerencsére több nemzeti parkunk alapításakor is figyelembe vették a táji sokféleség változatosságát (pl. Duna-Ipoly Nemzeti Park), még ha az alapításkor nem is volt igazán hangsúly az egyes vízfolyások védelmén. A védett területek hálózatába így változatos vízfolyás típusok (és ezért halközösségek) kerültek be. Nincs azonban Magyarországon a forrástól a torkolatáig védettnek nyilvánított vízfolyás. A természetvédelem számára rendelkezésre álló források mindig igen szűkösek, de felmerül a kérdés, hogy mégis milyen típusú vízfolyás lehet leginkább érdemes a teljes körű védelemre amennyiben erre lehetőség adódna? Könnyen belátható, hogy nagy folyóink, de különösen a Duna folyam és nagy mellékfolyóinak hatékony védelme nehezen megvalósítható feladat. Az idegen-honos fajokat kizárva a dombvidéki folyóknak volt a legmagasabb alpha diverzitása. Emellett a dombvidéki folyók típusban fordult elő a legtöbb reophil halfaj, amelyek közül több faj volt a természetvédelem számára is megkülönböztetett, védett faj (pl. sujtásos küsz *Alburnoides bipunctatus*, homoki küllő *Gobio kessleri*, kőfűrő csík *Sabanejewia spp*, német bucó *Zingel streber*, 3. táblázat). Ezért egy jól kiválasztott dombvidéki folyó hosszú szakaszának és a hozzá tartozó kisvízfolyások védelmével már biztosítani lehetne a halközösségek sokféleségének jelentős hányadának megőrzését hazánkban (lásd még VI. fejezet. Természetvédelmi területhálózat tervezés).

Az idegen-honos fajok kizárása az elemzésekből nem befolyásolta jelentős mértékben a halközösségek sokféleségének típuson belüli és közötti mintázatát. Mindez azt mutatja, hogy a típusokban közel azonos arányban fordulnak elő az idegen-honos fajok és/vagy a különbségek a faji sokféleségben elég nagyok voltak bizonyos típusok között ahhoz, hogy az idegen-honos fajok kizárása érdemi változást okozzon a sokféleség eloszlásában. A faji sokféleségre vonatkozó eredményekkel összevetve azonban az idegen-honos fajok kizárása az elemzésekből jelentős változásokat okozott a kompozicionális sokféleségben. A legnagyobb mértékű változások a folyók esetében és különösen a relatív abundancia adatokon nyugvó elemzésekben voltak megfigyelhetők. Például, az idegen-honos fajok kizárásával a Duna halközössége nem volt megkülönböztethető a síkvidéki nagy folyók halközösségétől. Emellett az idegen-honos fajok kizárása kis mértékben növelte a típusok elválását és javította az osztályozás erősségét is. Ez utóbbi eredmények azt igazolják, hogy az idegen-honos fajok némiképp homogenizálják a halközösségek kompozicionális sokféleségét a Pannon biogeográfiai régióban.

Az idegen-honos, sokszor inváziós fajokról jól ismert, hogy régiótól és térbeli léptéktől függően homogenizálhatják vagy akár differenciálhatják is a halközösségek kompozicionális sokféleségét (Marchetti et al., 2006, Olden et al., 2006a). A Pannon biogeográfiai régió halközösségére vonatkozó eredmények jól példázzák, hogy a homogenizáció és a differenciáció egy régió belül is megfigyelhető a vizsgált vízfolyás típusától függően. Olyan inváziós asszimetrikus indikátor fajok, mint pl. az ezüstkárász (*Carassius gibelio*) jelentősen hozzájárultak a domb és a síkvidéki patakok halközösségének homogenizációjához. A Dunában inváziós gébfajok, mint pl. a Kessler

géb (*Neogobius kessleri*) és a kerekfejű géb (*Neogobius melanostomus*) pedig erősen megkülönböztették (differenciálták) a Dunát a síkvidéki folyók halközösségeitől.

A fajok számára vonatkozó elemzésekből kiderült, hogy a dunai halközösségek lokális (alpha) diverzitására vonatkozó adatokat fenntartással kell kezelni. Ennek legvalószínűbb oka, hogy a mintavételi ráfordítás nem volt megfelelő egy ekkora folyam halközösségeinek reprezentatív felméréséhez. A reprezentatív mintavétel különösen a fajok számának pontos meghatározásához, a ritka fajok kimutatásához fontos, míg a halállomány relatív abundancia adatokon alapuló összetétele könnyebben, kisebb erőfeszítéssel becsülhető (Angermeier és Smogor, 1995), legalábbis egy adott halászati gyűjtőeszközt használva. Ezért a biológiai sokféleséget monitorozó programok számára is különösen fontos (volt) annak megismerése, hogy miként változik a fajok kimutathatósága a mintavételi erőfeszítés függvényében a Dunában, amit később egy külön kutatási projekt keretében vizsgáltunk (ld. II. fejezet. Halközösségek monitorozása – módszertani fejlesztések).

II. HALKÖZÖSSÉGEK MONITOROZÁSA – MÓDSZERTANI FEJLESZTÉSEK

BEVEZETÉS

A mintavétel az ökológiai kutatások legsarkalatosabb pontja, ami alapvetően meghatározza becslésünket a mért változó(k)ról és következtetéseinket a vizsgált rendszer állapotáról (Podani, 1997; Cao et al., 2002). A közösség szerkezetét leíró változók (pl. fajszám, abundancia) értékeinek pontos becslése alapvető fontosságú alkalmazott kutatásoknál is, pl. a biológiai sokféleség tér és időbeli változásainak monitorozásához (Yoccoz et al., 2001) vagy környezetminősítési rendszerek megbízható működtetéséhez (Cao et al., 2003). A mintavételre fordítható erőforrások azonban erősen korlátozottak (idő, logisztikai megvalósíthatóság, eszköz és anyagi ráfordítás). A mintavétel ezért egy optimalizálási problémát jelent a kutatóknak, ami során próbálják a minta reprezentativitását maximalizálni, az ezzel járó költségeket pedig minimalizálni (Hughes és Peck, 2008).

A halközösségek mintavételéhez számos gyűjtőeszköz és gyűjtési módszer alkalmazható (Murphy és Willis, 1996). Jól ismert, hogy a mintavétel hatékonysága változhat a gyűjtőeszköz fajtájától (pl. változatos haláshálók, varsák, elektromos halászgépek). Az eszköz megválasztását pedig erősen befolyásolhatja, hogy milyen élőhelyen, milyen körülmények között kell mintát venni (pl. Penczak et al., 1998; Erős et al., 2009). A módszertan megválasztása, a mintavétel optimalizálásának kérdésköre ezért egy igen intenzíven tanulmányozott terület a halközösségek reprezentatív felmérésének érdekében, illetve a monitorozó programok hatékonyságának fejlesztéséhez.

Az elektromos halászgép a halállományok mintavételének leginkább alkalmazott gyűjtőeszköze vízfolyásokban (Cowx és Lamarque, 1990; Reynolds, 1996). Számos tanulmány foglalkozott az elektromos halászaton alapuló mintavétel hatékonyságának és optimalizálásának kérdéseivel, amelyek rámutattak pl. a lerekesztett patakszakasz ismételt halászatának hatékonyságára vagy az optimális mintavételi szakasz hossz megválasztására

patakokban és folyókban egyaránt (pl. Kennard et al., 2006; Hughes és Herlihy, 2007; Sály et al., 2009). Esettanulmányok igazolják, hogy különböző mértékű mintavételi ráfordítás szükséges az egyes közösség szerkezeti változók pontos becsléséhez (Angermeier és Smogor, 1995; Kanno et al., 2009) és hogy azonos mintavételi ráfordítás esetén a minta reprezentativitását erősen befolyásolja a vizsgált közösség vagy az élőhely szerkezete (Meador, 2005; Holtrop et al., 2010). Számos kérdés maradt azonban még megválaszolatlan vagy kevéssé feltárt. Ezek közül néhányat a Pannon biogeográfiai régió halközösségeit monitorozó rendszer (biodiverzitás monitorozás, környezetminősítés) kialakításához igyekeztünk megválaszolni. Az értekezésben egy-egy esettanulmányt mutatok be, amelyek a halközösségek reprezentatív mintavételének kérdéskörével foglalkoznak egy kisvízfolyásban, egy folyóban és a Duna folyamban. A három esettanulmány a következő kérdésekkel foglalkozik:

1) A vízfolyások közül a gázolható vízfolyások (<1000 km² vízgyűjtőjű vízfolyások) halközösségének szerkezete tanulmányozható a leghatékonyabban. Kevésbé ismert azonban, hogy mi a jelentősége a mintavételi terület nagyságának (összterület), illetve az időbeni ismétléseknek a mintavétel hatékonyságára, pl. egy adott vízfolyásból kimutatható fajok számára. A fajszám a biológiai sokféleség és a közösség szerkezet jellemzésének legalapvetőbb változója. A fajok számának változása (pontosabban növekedése) a mintavételi terület növelésével az ökológia egyik legáltalánosabb törvénye (Rosenzweig, 1995; Lawton, 1999). Kevésbé ismert azonban az összefüggés időbeli analógja, azaz a fajok kumulatív számának növekedése a mintavétel időbeli intenzitásának növelésével (Adler és Lauenroth, 2003; White, 2004; Adler et al., 2005; Ulrich, 2006; White et al., 2006; Carey et al., 2007; McGlinn és Palmer, 2009). Könnyen belátható, hogy e két, erősen skálafüggő összefüggés egymással kapcsolatba hozható: az idő hatása függ a mintavételi terület méretétől, míg a terület méretének hatása függhet a kutatás időbeli léptékétől (Adler és Lauenroth, 2003; Adler et al., 2005; McGlinn és Palmer, 2009). A faji sokféleség tér és időbeli változásainak mélyrehatóbb megismeréséhez ezért érdemes a két összefüggést együtt vizsgálni. Az így megszerezhető ismeretek fontosak pl. a diverzitás komponenseinek (alpha, beta, gamma diverzitás) tér-időbeli függésének megismeréséhez is vagy pl. területek fajkészletének meghatározásához. Mi hegyvidéki patakokban (Bernecei- és Kemence-patak, Börzsöny) tanulmányoztuk a fajok számának terület és idő összefüggéseit, terepi adatokon alapuló szimulációs vizsgálatok segítségével. Kutatásunk célja annak megismerése volt, hogy miként változik a patakból kimutatható fajok száma a mintavételi terület és a felmérések időbeli intenzitásának (együttes) növelésével és hogy miként határozzák meg vándorlási folyamatok a fajszám időbeli változásait.

2) A nem gázolható folyók (>1000 km² vízgyűjtőjű vízfolyások) halállományának felmérése általában csónakból történik, generátorral működő, nagy teljesítményű elektromos halászgéppel. A vízfolyás szélességének és mélységének növekedésével a mintavételi erőfeszítés (halászott terület nagysága) jelentős növelése szükséges a közösségszerkezeti változók megbízhatóbb becsléséhez (Meador, 2005; Flotemersch et al., 2010). Kevésbé ismert azonban, hogy miképp határozza meg a gyűjtő személye és/vagy az elektromos halászgép

típusa a mintavétel eredményét. Azt feltételezhetjük, hogy azonos mintavételi körülmények és már tapasztalt felmérő személyzet esetén a mintavevő személye nem befolyásolja jelentős mértékben a mintavétel eredményét. Ha alapvető közösségszerkezeti változókat vizsgálunk, mint pl. a fajszám vagy a relatív abundancia, akkor legfeljebb a halászott szakasz hossza a meghatározó a különböző teljesítményű halászgépek között. E kérdések tisztázása azonban fontos nagy léptékű monitorozási programok megbízhatóságának tervezése szempontjából, ahol sokszor nincs lehetőség arra, hogy egyetlen felmérő csapat gyűjtésein alapuljanak és akár teljes mértékben azonos típusú halászgépekkel történjenek a felmérések. Kérdés, hogy a változó élőhelyi heterogenitású folyókban számíthat-e a mintavevő személye és a gép típusa a halközösségek szerkezetének jellemzésénél. Kis teljesítményű, könnyen kezelhető gépek alkalmazása különösen természetvédelmi területen lehet hasznos, ahol pl. az aggregátoros halászgép zavarja a madarak költését. Kisebb gépek (kisebb méret és tömeg) alkalmazása emellett hasznos lehet kisebb folyókban is, ahol nem biztos, hogy indokolt a nagy teljesítményű, de konvencionálisan alkalmazott halászgép. Kutatásunk célja ezért annak megismerése volt, hogy miként határozza meg a halászgép típusa (akkumulátorról üzemelő, kis halászgép vs aggregátoros halászgép) és a mintavevő személye a halközösségek szerkezetére vonatkozó ismereteinket egy közepes méretű, azaz csónakkal teljes szélességében és mélységében halászható folyóban.

3) Kisvízfolyások és a sekély (max 1-2 m mély) és teljes szélességükben halászható folyók halállományának szerkezete viszonylag pontosan becsülhető. Azonban a nagy folyók és folyamok halállományáról igen nehéz reprezentatív mintát gyűjteni ($>10000 \text{ km}^2$ vízgyűjtőjű vízfolyások). Még igen intenzív mintavételi ráfordítás esetén is csupán rendkívül kis hányadát mérhetjük fel a víztestnek és akkor is legtöbb esetben csupán a partközeli (littorális) zóna halait gyűjthetjük a hagyományos, csónakból történő elektromos halászaton alapuló felmérésekkel (Jurajda et al., 2001; Hirzinger et al., 2003). Ez alól kivétel, ha egyéb kiegészítő eszközöket és külön mintavételi eljárást alkalmazunk a meder halállományának felmérésére (pl. Szalóky et al., 2014), ami azonban halmozottan több erőfeszítést igényel. Ezért is különösen fontos részletesen megismerni a mintavételi erőfeszítés hatását a közösségszerkezeti változók értékeire, ha a monitorozás kizárólag a parti zóna (parttól max 10-20 m távolságban és max 1,5-2 m mély) halállományának felmérésén alapul. Felmerülő kérdés pl., hogy mennyiben különbözik a halközösség szerkezetéről nyert kép, ha nappal vagy pedig éjszaka végzik felméréseiket a kutatók? Számos halfaj mutathat éjszakai aktivitást és húzódhat partközelbe (Wolter és Freyhof, 2004). E fajok kimutatását segíthetik az éjszakai felmérések. Nem (volt) ismert azonban az sem, hogy mennyiben különbözik a fajok kimutatása és a halközösségek szerkezetéről nyerhető kép fő élőhely típusok között az éjszakai és nappali minták között. Ha az éjszakai és a nappali felmérések alapján nyert halállomány szerkezet különbözik, az jelentősen befolyásolhatja következtetéseinket a vizsgált rendszerről (pl. fajok mennyiségi arányai táplálékhálózat szerveződésében) és a környezetminősítési és természetvédelmi célú értékeléseket. Különösen igazak ezen állítások olyan

nagyméretű vízfolyásokra, mint pl. a Duna, amely folyam halközösségeinek szerveződéséről hiányos ismeretekkel rendelkezünk. Kutatásunk célja ezért a nappali és éjszakai felmérésekkel nyert közösségszerkezeti adatok összehasonlítása volt; megkülönböztetve és összehasonlítva emellett a természetes és mesterséges (kövezett) partszakaszok halközösségeit is.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A térbeli illetve időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre

A fajszám területméret és idő összefüggéseit a Börzsönyben folyó Bernecei-patakban tanulmányoztuk. A Bernecei-patak és befogadó vízfolyása a Kemence-patak erdőben futó, közel természetes vízfolyások, melyek részletes jellemzése Erős és mtsai (2003), Schmera és Erős (2004), illetve Erős és Grossman (2005a, b) munkáiban található. Mindkét patak viszonylag sekély, gázolható, jól elkülöníthető hidromorfológiai egységekkel, ahol az átlagos vízmélység a gázlókon ~10 cm, míg a medence élőhelyeken ~50 cm. A Bernecei-patak átlagos szélessége ~3 m, míg a Kemence-pataké ~5 m, ami igen hatékony mintavételt tesz lehetővé. A fajszám változásait két szimulációs kísérletben tanulmányoztuk. Az első vizsgálatban a patak kétszáz méteres szakaszát mértük fel elektromos halászgéppel, oly módon hogy, hálókkaal lezártuk a hidromorfológiai egységeket (gázló, medence), majd pedig elektromos halászgéppel, többször egymás után lehalászva az egységet, kigyűjtöttük a halakat az egységekből. Összesen 13 mintavételi egységet különítettünk el a tanulmányozott szakaszon. A halakat meghatározásuk és testhosszmérés után visszaengedtük ugyanabba az egységbe ahonnan gyűjtöttük őket. Az egységeket évente négy alkalommal mértük föl három éven át 1999 ősze és 2002 ősze között, ami összesen 12 évszakos mintát eredményezett (Erős és Grossman 2005b). A második vizsgálatban a Bernecei- és a Kemence-patakra vonatkozó hosszú távú adatsorunk adatait használtuk fel. Az adatsor 10 év, évi két felmérési alkalmon alapuló gyűjtési adatait tartalmazza (2000-2009). Ez a patakonként összesen 20 mintának a fentihez hasonlóan gázolósos, elektromos halászgéppel történő gyűjtésen alapult, de itt nem különítettük el az egységet, azaz nem voltunk kíváncsiak a mintavételi terület hatására, pusztán arra, hogy milyen különbségek tapasztalhatók a két patak fajszám idő összefüggésében. Feltételeztük ui., hogy a vízfolyásrendszer felső szakaszán található, azaz elzártabb Bernecei-patakban az összefüggés nem lesz olyan meredek, mint a fajgazdagabb nagyobb folyókhoz közelebb fekvő Kemence-patakban. Az első szimulációs vizsgálatban 1, 2, 3...13 egységet választottunk ki random módon (visszatevés nélkül). Majd minden egyes ilyen egység vagy egységsorozat adatait vettük alapul ahhoz, hogy random kezdéssel $n=1, 2, 3 \dots 12$ alkalmon alapuló adatsort kiválasszunk, és ezekre kiszámoljuk az adott tér és időtartamra vonatkozó teljes fajszámot. A teljes eljárást 1000-szer ismételtük minden egyes méretre (egységek száma) és időtartamra, majd ezt átlagoltuk, hogy megkapjuk a becsült átlagos teljes fajszámot minden egyes tér és időbeli kombinációra. A második vizsgálatban ún teljesen egymásba ágyazott fajszám idő összefüggés (complete nested STR, lásd Carey et al., 2007) alapján tanulmányoztuk a kumulatív fajszám változását az idő függvényében a 10 éves adatsor alapján a Bernecei- és a Kemence-patakban. Az adatokat egy éven belül összegyűjtöttük, hogy egy adott évre minél pontosabb fajkészlet adattal rendelkezünk. A

teljesen egymásba ágyazott eljáráshoz $n=1, 2, 3 \dots 10$ évet felölelő (egymással összefüggő) időtartamra vonatkozó adatokat választottunk ki random 1000-szer, majd ezek teljes fajsám adatát átlagoltuk. Összefoglalva, míg az első vizsgálat a mintavételi terület és az idő hatásának finomabb skálájú összefüggéseit tárta fel a Bernecei-patakban, a második vizsgálat az idő szerepének nagyobb léptékű hatására fókuszált a Bernecei-patakban és befogadó-patakjában a Kemence-patakban.

A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére

A mintavevő személyének és a gép típusának hatását a halközösségek szerkezetét jellemző változók értékeire a Marcal folyóban tanulmányoztuk 2011-ben, évszakos mintavétel során (tavasz, nyár, ősz). Összesen 5 mintavételi szakaszt jelöltünk ki a folyó nem gázolható szakaszán. Minden szakaszon 4 db 200 m hosszúságú egységet jelöltünk ki random választva a gyűjtő személyét (2 fő közül, O1 és O2) és a gép típusát (2 típus közül, LP, HP), minden lehetőségre egy szakaszt. A kis teljesítményű halászgép (LP) egy Hans-Grassl 2B típusú, akkumulátorról üzemelő gép volt (max 10 kW PDC), míg a nagy teljesítményű gép (HP) egy Hans-Grassl EL64 típusú, aggregátorral működtetett gép (max 7KW DC). A gép anódja (40 cm átmérőjű szák 6 mm-es hálóval) és katódja (5 m-es réz szalag) azonos volt a két típusnál. A halászatot csónakból végeztük lassan sodródva lefelé a folyóval, egy személy (O1 vagy O2) gyűjtötte a halakat. A halakat a halászat során egy 100 l-es ládában tartottuk majd minden egyes egység után lemértük testhosszukat (SL, mm) és visszaengedtük a vízbe a gyűjtési területen. Egyedszám alapú fajtelítődési görbéket (rarefaction elemzés, 10000-es permutáció) alkalmaztunk a fajok számának összehasonlítására a módszertani konfigurációk között (EcoSim 7.72, Gotelli és Entsminger, 2011). Mantel tesztet (10000-es permutáció) használtunk a közösségek összehasonlítására a 4 konfiguráció között, a fajkompozíció (Jaccard index) és relatív abundancia (Bray-Curtis index) adatok alapján. Variancia analízist használtunk a fajgazdagság és a fajok illetve a teljes közösség abundanciájában (200 m hosszra jutó egyedszám, CPUE) mutatózó különbségek tesztelésére a 4 konfiguráció között. Sokváltozós variancia analízissel (MANOVA) teszteltük a mintavételi hely, évszak, géptípus és a mintavevő személyének hatását a közösség abundancia alapú szerkezetére. Az elemzések előtt az adatokat transzformáltuk $\log_{10}(x+1)$. Variancia komponens elemzést használtunk, hogy meghatározzuk az egyes prediktor változók és másodrangú interakciójuk milyen mértékben járulnak hozzá a minta variabilitásához (Searle et al., 1992). Végül, Kolmogorov-Smirnov tesztet vizsgáltuk van-e különbség a halak testhosszeloszlásában és Mann-Whitney U tesztet, hogy van-e különbség testhosszuk medián értékei között.

A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban

A Duna Európa második legnagyobb folyama. Hossza 2847 km, vízgyűjtője 817000 km². Magyarországon a folyam 417 km-t fut, átlagos vízhozama 2000 km³ sec⁻¹, átlagos szélessége 300-600 m között változik. Ekkora hatalmas víztömegben a legintenzívebbnek gondolt mintavétel sem biztos, hogy elegendő a halállomány reprezentatív felméréséhez. Korábban azonban egyáltalán nem voltak ismereteink arról, hogy miként változnak pl.

közösségszerkezeti változók értékei a mintavételi erőfeszítés növelésével akár csak a folyam parti zónájában; ami viszonylag könnyen felmérhető csónakból végzett, elektromos halászgéppel történő gyűjtésekkel.

A halállomány-szerkezetnek az éjszakai és a nappali felmérések közötti különbségének feltárása érdekében Gönyütől Bajáig 5 mintavételi szakaszon, összesen 43 db 500 m hosszúságú mintavételi egység halállományát mértük fel a Duna főágának parti zónájában, két mintavételi periódusban, 2004 tavaszán és nyarán (részletesen lásd Erős et al., 2005; 2008). Minden egyes 500 m-es egységet további 100 m-es alegységekre osztottunk, amelyekben nappal felmértük az élőhely szerkezetét. Az élőhely-szerkezetet a következő változók átlag értékeivel jellemeztük: parttávolság (m), vízsebesség (cm s^{-1}), vízmélység (cm), aljzat összetétel (%), makrovegetáció borítása (%). Az egységek halállományát csónakból, kis teljesítményű halászgéppel vizsgáltuk, lefelé sodródva a parttal párhuzamosan (Wolter és Bischoff, 2001; Wolter és Freyhof, 2004). Minden egyes 100 m-es alegység halászata után azonosítottuk és számoltuk a gyűjtött halakat és lemértük standard testhosszukat (cm), majd a mintavételi egység közepén elengedtük őket.

Az alapvető halközösség-szerkezeti változók mellett (fajszám, fajkompozíció, relatív abundancia) vizsgáltuk a közösség biológiai (trait) jellemvonásainak változásait is a mintavételi erőfeszítés növelésnek függvényében, összehasonlítva az éjszakai és a nappali mintákat. A halfajok trait jellemvonásait korábban készített adatbázisunk és irodalmi adatok alapján határoztuk meg (pl. www.fishbase.org; Poff és Allan, 1995; Lamouroux et al., 2002; Santoul et al., 2005; Erős, 2005; Erős et al., 2009a,b). A trait változókat hierarchikus módon osztályoztuk. Három fő trait csoportot különítettünk el, amelyek talán a legfontosabb információval szolgálnak a közösség funkcionális szerkezetéről és niche viszonyairól: (1) életmenet változók, (2) trofikus változók, (3) élőhelypreferenciát leíró változók (Poff és Allan, 1995; Goldstein és Meador, 2004; 2005; Santoul et al., 2005). Az életmenetet leíró változók (pl. faj maximális testhossza, átlagos termékenység, ikra mérete stb) értékeinek döntő hányadát arányskálán (Erős, 2005), a trofikus és élőhelypreferenciát fuzzy kódolással jellemeztük (Chevenet et al., 1994; Bady et al., 2005). A fuzzy kódolás előnye, hogy részletesebb és pontosabb információt nyújt az 1/0 kódolásnál, ugyanakkor széles értékben mozgó változó esetén nem szükséges egyetlen átlag értéket alkalmazni. Például a halak többsége igen plasztikus táplálkozású, a fajokat nehéz egyetlen nominális változóba beszusakolni (pl. planktivór). A fuzzy rendszerben az egyes trait változókhoz rendelt számok mutatják a faj hozzávetőleges affinitását az adott traithez, ahol 0 jelzi, hogy a faj nem hasznosítja az adott forrást, míg a magasabb érték (pl. 3) intenzívebb hasznosításra utal. Ezzel a kódolással részletesebben jellemezhető a traiteken alapuló funkcionális szerkezet, a durvább 1/0 kódolással szemben (Chevenet et al., 1994; Bady et al., 2005; Schmera et al., 2015).

A 43 db 500 m-es egységből 25 volt viszonylag természetes kavicsos-homokos aljzatú partszakasz, míg 12 db volt tipikus mesterséges, kőszórással megerősített partszakasz az abiotikus változókon alapuló előzetes főkomponens elemzés szerint (Erős et al., 2005; 2008). A fennmaradó hat, átmeneti jellegű partszakasz egységet töröltük a további elemzésekből, hogy a tipikus, egymástól jól megkülönböztethető, természetes és mesterséges partszakaszok halállományainak szerkezetét hasonlíthassuk össze. Fajtelitődési diverzitás elemzést alkalmaztunk (Gotelli és Colwell, 2001; Ugland et al.,

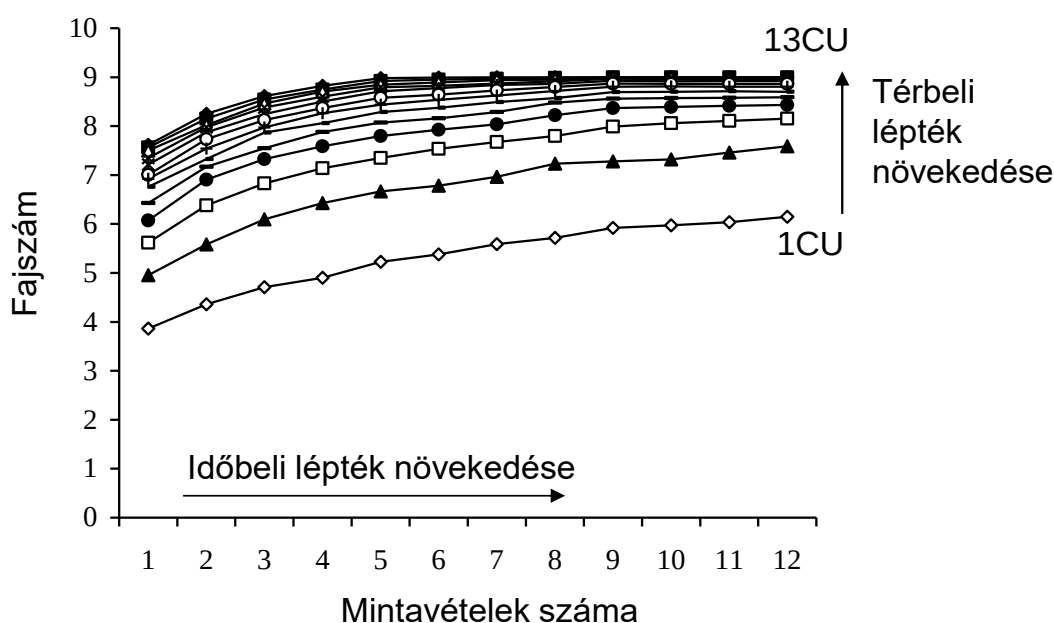
2003), hogy a mintavételi erőfeszítés függvényében, standardizált módon hasonlíthassuk össze a két partszakasz típusról, két mintavételi alkalommal gyűjtött éjszakai és nappali felmérések fajszám adatait. A halállomány fajkompozíció és relatív abundancia adatokon alapuló reprezentativitását a Cao et al (2002, 2003) által kifejlesztett autoszimilitás mérésének módszerével vizsgáltuk. A módszer random kiválasztott egységek közösséghasonlóságát méri hasonlósági indexek segítségével. A feltételezés szerint annál reprezentatívabb a minta az eredeti közösségre nézve minél inkább hasonlít két random vett minta egymáshoz. A mintavételi terület növelésével várható, hogy egyre jobban reprezentálja a gyűjtött minta a tényleges közösséget, ezért feltételezhető, hogy a nagyobb területekről gyűjtött minták hasonlósága is nagyobb mértékű, egy azonos méretű területről gyűjtött mintához, mint a kisebb területről származó minták esetében. Ha az autoszimilitás értéket a mintavételi terület növelésének függvényében ábrázoljuk, meghatározhatjuk, mi az a mintanagyság, ahol hiába növeljük tovább a mintavételi területet, már nem tudunk reprezentatívabb mintát gyűjteni a fajok és egyedeik foltos eloszlása miatt. Az elemzés egyben arra is felhasználható, hogy jellemezzük a beta diverzitás skálafüggését a mintavételi terület nagyságától különböző élőhelyek esetén. Minél kisebb egy adott mintavételi területnél a közösségek hasonlósága, annál heterogénebb térben a közösségek összetétele. Az autoszimilitás mértékét a Jaccard (fajkompozíció) és a Bray-Curtis (relatív abundancia) indexekkel számszerűsítettük. Kanonikus diszkriminancia elemzést használtunk annak tesztelésére, hogy megismerjük a kétféle élőhelytípus és a napszak szerepét a halközösségek elkülönülésében (négyzetgyök arcsin transzformált relatív abundancia adatok). Az egyszerűség kedvéért a két alkalommal gyűjtött mintákat összevontuk az elemzéshez. Indikátorfaj elemzést alkalmaztunk, hogy meghatározzuk az egyes napszakokhoz és vagy élőhelytípusokhoz szignifikánsan kötődő fajokat (Dufrene és Legendre, 1997). A halközösségek trait diverzitását Rao (1982) kvadratikusan entrópia indexével számszerűsítettük a Bray-Curtis index segítségével (Botta-Dukát, 2005). Randomizációs program segítségével vizsgáltuk, hogy miként változik a trait diverzitás értéke az egyes élőhelytípusokban és napszakokban a mintavételi erőfeszítés függvényében (Bady et al., 2005).

2004-ben kis teljesítményű halászgéppel állt módunkban felmérni a Duna parti zónájának halállományát. Azonban kíváncsiak voltunk, hogy egy nagy teljesítményű halászgéppel végzett felmérés hatékonyabb-e és ezért más eredményt nyújt, mint a kis teljesítményű géppel végzett gyűjtések. 2007 nyarán összesen 71 db 500 m hosszúságú mintavételi egység halállományát mértük fel azonos módszerrel, éjszaka végzett felmérések keretében, de nagy teljesítményű halászgéppel (Hans-Grassl II GI; 7,5 KW DC). Ez a felmérés jó alkalmat nyújtott, hogy összehasonlítsuk 2004 nyarának éjszakai felméréseivel. Hasonlóan a 2004-es adatokhoz itt is fajtelítődési diverzitás elemzéssel becsültük a fajszám változását a mintavételi erőfeszítés (mintavételi egységek száma) függvényében és hasonlítottuk össze a 2004 és 2007 nyári időszak éjszakai gyűjtéseit. A fajtelítődési diverzitás vizsgálata igen informatív elemzési forma, mert a közösség relatív abundancia eloszlásáról és a fajszámáról is tájékoztat a mintavételi erőfeszítés függvényében (Olszewski, 2004).

EREDMÉNYEK

A térbeli vs időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre

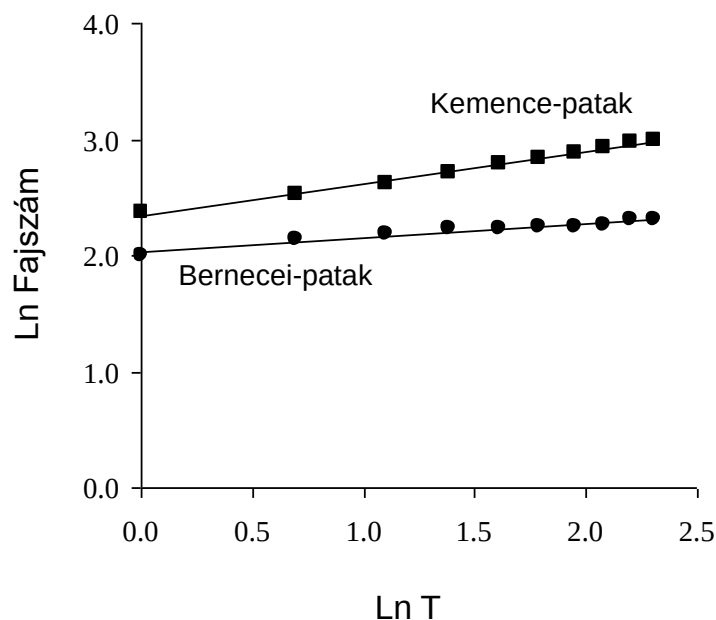
A becsült átlagos fajszám 3,9 és 9 között változott a Bernecei-patakban a mintavételi terület (hidromorfológiai egységek száma) és/vagy a mintavételi alkalmak számától függően (5. ábra). A fajok száma gyorsan növekedett a mintavételi terület növelésével; pl. 7 mintavételi egység (~ 100 m hosszú patakszakasz) halászata egyetlen alkalommal ~ 7 (6,9) halfajt eredményezett, ami közel van az összes fajszámhoz. A mintavételi alkalmak száma azonban kevésbé befolyásolta a patakból kimutatható fajok számát. A három éves (12 alkalmon alapuló) felméréssorozat alatt átlagosan 1,4 fajjal lehetett többet gyűjteni, mint egyetlen olyan felmérés során, amikor a teljes mintavételi területet (~200) halásztuk. A szimulációs elemzéseink eredményeként a fajok becsült száma minden térbeli és időbeli kombinációban megtekinthető. Ez által összehasonlítható a mintavételi terület és az idő jelentősége a fajok kimutathatóságában. Látható pl., hogy 5 hidromorfológiai egység egyetlen alkalmon alapuló halászata ugyanannyi faj kimutatását eredményezi, mint két hidromorfológiai egység 5 alkalmon alapuló halászata.



5. ábra. Kapcsolat a fajok kummulatív száma és a mintavételi alkalmak száma között a térbeli lépték növekedésével ($n = 1 \dots 13$ gázló-medence hidromorfológiai egység [CU]) a Bernecei-patakban.

A fajszám idő összefüggés hatékonyan modellezhető volt hatvány és a logaritmikus függvények szerint is a Bernecei- és a Kemence-patakokokban. Mivel a hatvány függvény valamivel jobb illeszkedést mutatott (magasabb r^2 értékek), az eredményeket log-log kapcsolat alapján és lineáris regressziót alkalmazva mutatjuk be (6. ábra; lásd White et al., 2006). A 10 éves felméréssorozat eredménye szerint az időnek nagyon kis jelentősége volt a Bernecei-patakból kimutatható fajok számára: $\ln(S)=0,12\ln(T) + 2,03$ (adj $r^2=0,95$). Átlagosan négyévente sikerült eggyel több fajt kimutatni a patakból. A Kemence-patakra ezzel szemben meredekebb összefüggést kaptunk: $\ln(S)=0,28\ln(T) + 2,3$ (adj $r^2=0,99$).

Átlagosan évente bukkant fel új faj a patakban. A fajok előfordulási gyakorisága és relatív abundancia adatai alapján a Bernecei-patak halfajai teljes részhalmozát képezték a befogadó Kemence-patak halfaunájának. A Bernecei legközönségesebb halfajai a Kemence-patakban is a leggyakoribb fajok voltak. A Berneceiben ritka fajok közepesen gyakoriak voltak a Kemence-patakban. Végül, a Kemencei-patakban élő ritka fajok nem fordultak elő a Bernecei-patakban.

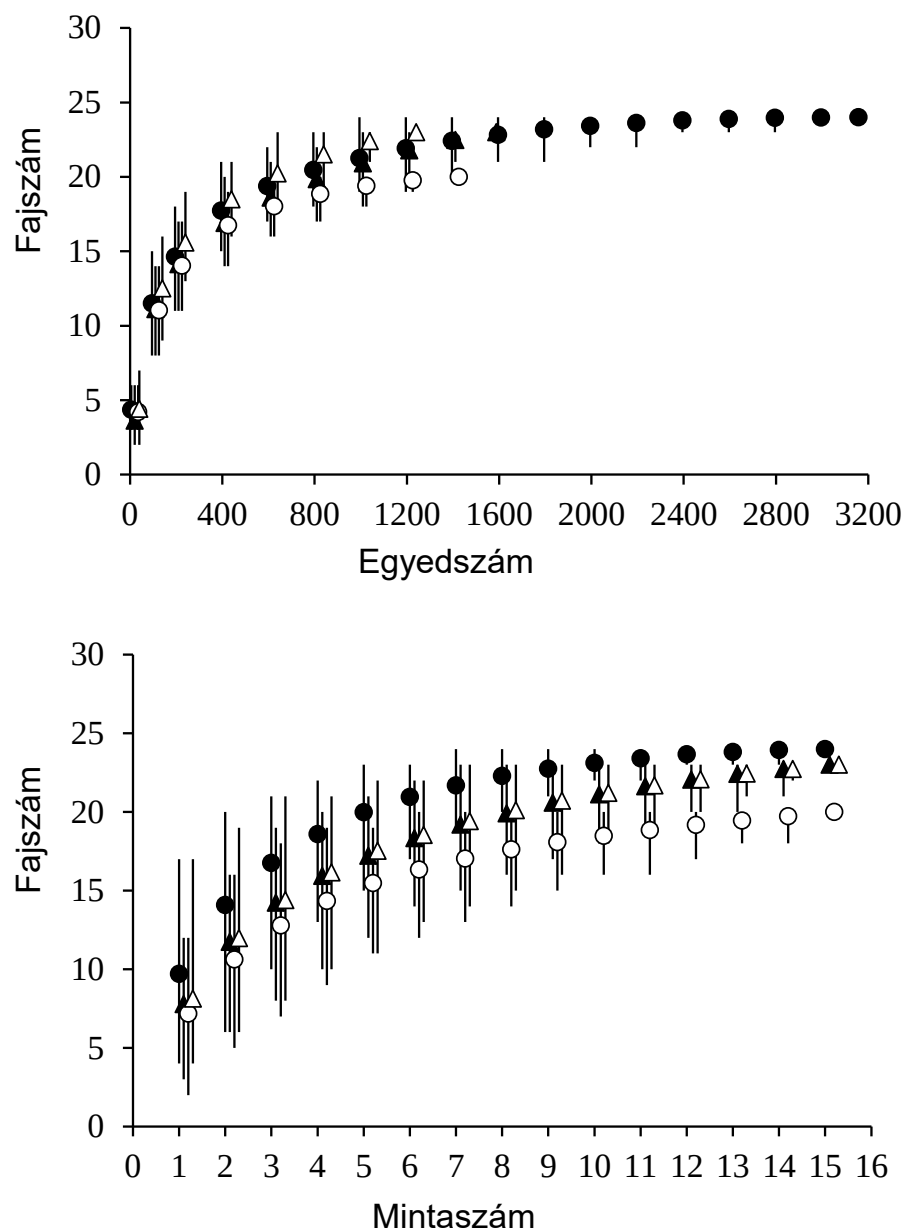


6. ábra. Fajszám – idő ($T=\text{év}$) összefüggések a másodrendű Bernecei- és a harmadrendű Kemence-patakokban.

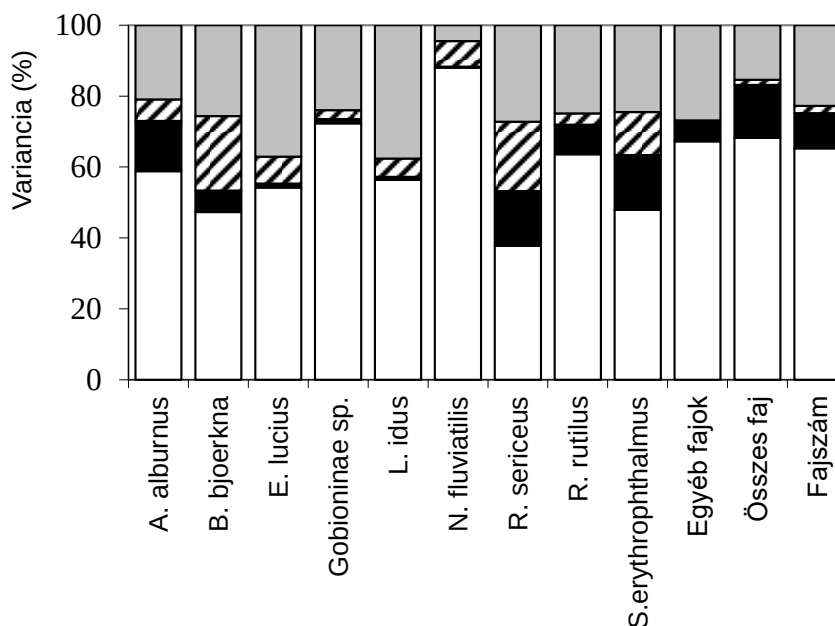
A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére

Összesen 29 halfaj 7351 egyedét gyűjtöttük a Marcal folyóban. A minta és az egyedszám alapú fajtelítődési görbék nem jeleztek szignifikáns különbséget a gép típusa (LP és HP) és a mintavevő személyek (O1 és O2) alapján meghatározott fajszám görbék között (7. ábra). A teljes fajszám is csupán kis mértékben, 20 és 24 között változott a 4-féle módszertani konfiguráció között. Az ANOVA elemzések szerint az átlagos fajszám szignifikánsan különbözött az évszakok között és a géptípusok között (4. táblázat). Az évszak és mintavételi hely és a géptípus és a mintavevő közötti interakció szintén szignifikánsnak bizonyult. Az átlagos fajszám kis mértékben magasabb volt a nagy teljesítményű géppel végzett gyűjtéseknél (HP, $8,7 \pm 3,6$), mint a kis teljesítményűnél végzettekénél (LP, $7,7 \pm 3,3$) (Tukey HDS post hoc teszt $p < 0,05$). A variancia komponens elemzés szerint az összvariancia 65,2%-a magyarázható volt a térbeli és időbeli tényezők (mintavételi hely, évszak és interakciójuk) szerepével, míg a tisztán módszertani tényezők (gép típusa, mintavevő személye) csupán a variancia 10%-t magyarázták (8. ábra). A MANOVA elemzések szerint minden vizsgált tényező (évszak, hely, géptípus, mintavevő) és némely esetben interakciójuk is szignifikáns hatással volt a közösség abundancia alapú összetételére (4. táblázat). Az ANOVA elemzések szerint a teljes abundancia és a legtöbb faj abundanciája is szignifikánsan különbözött az évszakok és a mintavételi helyek között

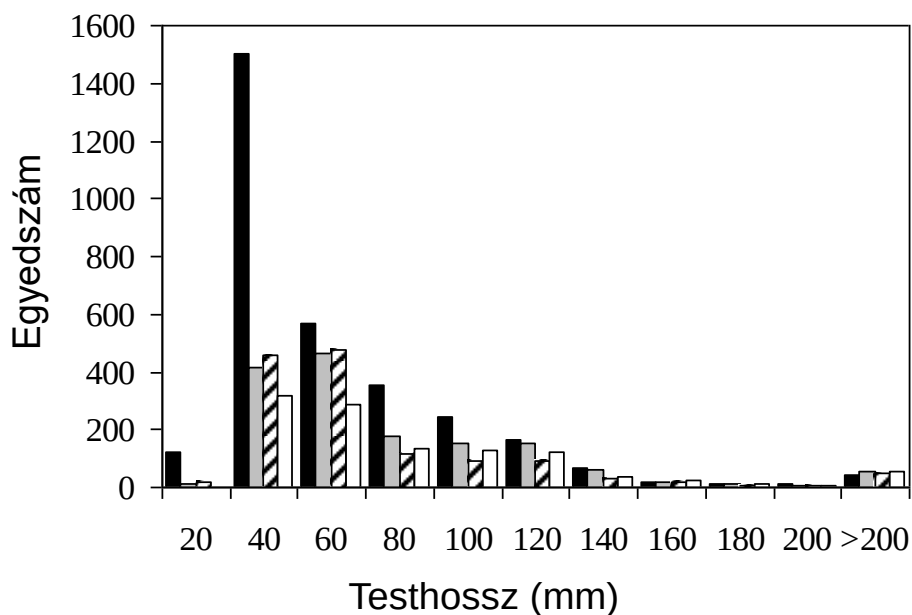
(4. táblázat). Annak ellenére, hogy a gép típusa és a mintavevő személye csupán kevés faj becsült abundancia értékét befolyásolta, a módszerek közti különbség jelentős variabilitást okozott a teljes (közösségi szintű) abundanciában. A nagy teljesítményű halászgéppel (HP) szignifikánsan több egyedet lehetett gyűjteni számos faj esetében (Tukey HDS post hoc teszt $p < 0,05$). Némely faj (kűsz *Alburnus alburnus*, szivárványos ökle *Rhodeus sericeus*) becsült abundanciája különbözött a mintavevő személyek gyűjtései között is (O1-nél több egyed mint O2-nél; Tukey HDS post hoc teszt $p < 0,05$). Összességében azonban a variancia legnagyobb hányadát a mintavétel tér és időbeli különbségei (évszak, hely) határozták meg az abundancia adatok esetében is, míg a módszertani tényezőknek (gép típusa, mintavevő személy) jóval kisebb volt a jelentősége (8. ábra). Szignifikáns különbségeket (5. táblázat) találtunk a halközösség testhosszeloszlásában Kolmogorov-Smirnov teszt, $p < 0,025-0,001$) és a testhossz medián értékei között (Mann-Whitney U teszt, $Z=2,6-15,6$; $p < 0,01-0,001$) minden páronkénti összevetésben. A legjelentősebb különbséget az adta, hogy O1 sokkal több kis testméretű egyedet fogott a nagy teljesítményű géppel, összevetve a többi konfigurációval (9. ábra).



7. ábra. A fajok becsült száma ($\pm 95\%$ CI) a gyűjtött egyedek és a mintaszám függvényében. HP x O1 (fekete körlapok); HP x O2 (fekete háromszögek); LP x O1 (fehér körlapok); LP x O2 (fehér háromszögek). HP: nagy teljesítményű halászgép; LP: kis teljesítményű halászgép; O1: mintavevő 1; O2: mintavevő 2.



8. ábra. A varianciahányad felosztása tér-időbeli varianciára (fehér oszlopok), módszertani varianciára (fekete oszlopok), közös (csíkozott oszlop, tér-időbeli dinamika és módszertani nem szétválasztható) és nem magyarázható (szürke oszlop) komponensekre az abundancia és a fajszám adatok alapján. Az x tengelyen a leggyakoribb fajok, az egyéb halfajok, az összes faj együtt és a fajszám változók szerepelnek.



9. ábra. A halközösség testhosszeloszlása (standard hossz, mm) az egyes módszertani konfigurációknál. HP x O1 (fekete oszlop); HP x O2 (szürke oszlop); LP x O1 (csíkozott oszlop); LP x O2 (fehér oszlop). HP: nagy teljesítményű halászgép; LP: kis teljesítményű halászgép; O1: mintavevő 1; O2: mintavevő 2.

4. táblázat. A közösségi szintű MANOVA és a fajoként külön végzett ANOVA elemzések eredményei a $\log_{10}(x+1)$ transzformált egyedszám adatokra (CPUE catch-per-unit-effort adatok) és a fajszámra

Hatások	MANOVA				ANOVAK												
	Teljes közösség				d.f.	A.a.	B.b.	E.l.	G.sp.	L.i.	N.f.	R.s.	R.r.	S.e.	Oth.	All.f.	Spe.r.
	F	d.f. _{eff.}	d.f. _{err.}	p		p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p	p
Intercept	192,9	10	21	<0,001	1	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00
Évszak	19,2	20	42	<0,001	2	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	0,614	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00	<0,00
Hely	6,8	40	81	<0,001	4	<0,00	0,083	0,001	<0,00	0,029	<0,00	<0,00	0,090	<0,00	0,829	<0,00	0,054
Halászgép	3,7	10	21	0,006	1	<0,00	0,225	0,332	0,220	0,745	0,437	0,267	0,260	<0,00	0,030	<0,00	0,045
Mintavevő	2,7	10	21	0,028	1	0,036	0,108	0,396	0,805	0,477	0,076	<0,00	0,050	0,426	0,156	0,001	0,367
Évszak x hely	4,0	80	142	<0,001	8	<0,00	<0,00	0,151	<0,00	<0,00	<0,00	0,004	<0,00	0,428	0,137	<0,00	0,001
Évszak x halászgép	1,4	20	42	0,167	2	0,103	0,909	0,109	0,662	0,794	0,002	0,321	0,120	0,395	0,701	0,657	0,899
Hely x halászgép	1,7	40	81	0,024	4	0,143	0,005	0,734	0,655	0,150	0,056	0,131	0,749	0,010	0,604	0,210	0,993
Évszak x mintavevő	1,1	20	42	0,401	2	0,430	0,066	0,209	0,150	0,466	0,839	0,223	0,552	0,518	0,444	0,683	0,493
Hely x mintavevő	1,0	40	81	0,546	4	0,669	0,866	0,920	0,751	0,652	0,002	0,011	0,865	0,428	0,518	0,564	0,220
Halászgép x mintavevő	1,8	10	21	0,123	1	0,651	0,041	0,943	0,329	0,505	0,180	0,029	0,020	0,079	0,201	0,038	0,010
Hiba					30												
Összes					59												

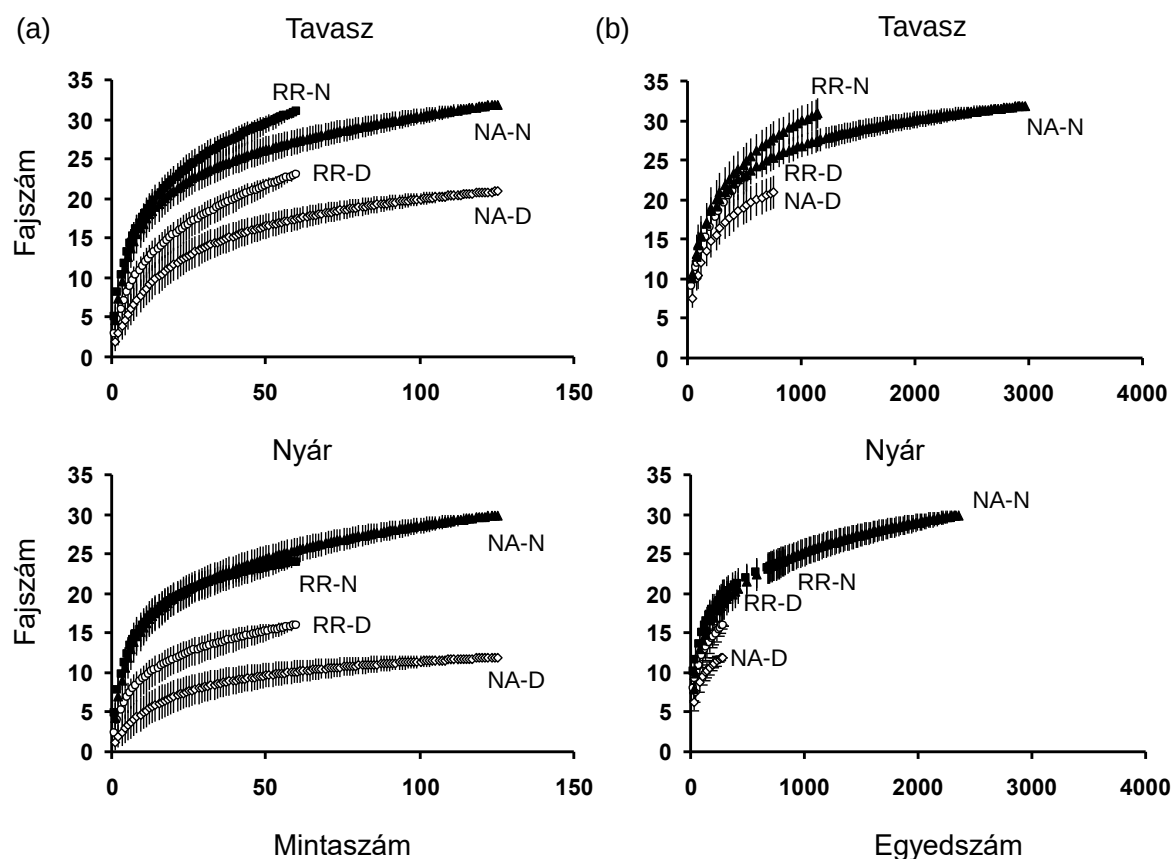
A.a.: Alburnus alburnus; B.b.: Blicca bjoerkna; E.l.: Esox lucius; G.sp.: Gobioninae sp.; L.i.: Leuciscus idus; N.f.: Neogobius fluviatilis; R.s.: Rhodeus sericeus; R.r.: Rutilus rutilus; S.e.: Scardinius erythrophthalmus; Oth.: egyéb fajok együtt; All.f.: összes faj együtt; Spe.n.: fajszám.

5. táblázat. A halközösség testméreteloszlásának (Kolmogorov-Smirnov teszt) és median teszhosszának (Mann-Whitney U-teszt) összevetése az egyes módszertani konfigurációk között. HP: nagy teljesítményű halászgép; LP: kis teljesítményű halászgép; O1: mintavevő 1; O2: mintavevő 2.

Módszertani konfiguráció	Méreteloszlás	Medián halméret	
	p	Z	p
(HP x O1) - (LP x O1)	<0,001	-13,4	<0,001
(HP x O1) - (HP x O2)	<0,001	-8,8	<0,001
(HP x O1) - (LP x O2)	<0,001	-15,6	<0,001
(LP x O1) - (HP x O2)	<0,001	5,9	<0,001
(LP x O1) - (LP x O2)	0,025	-2,6	0,009
(HP x O2) - (LP x O2)	<0,001	-7,8	<0,001

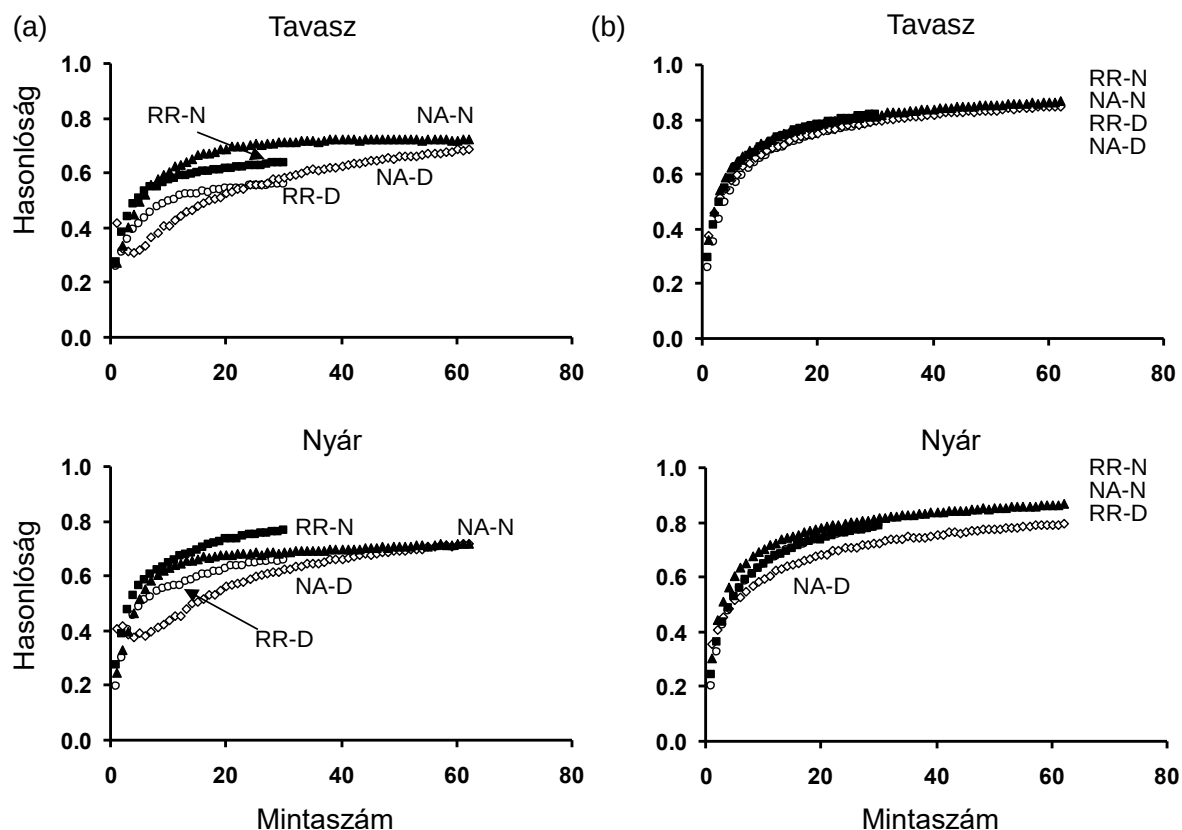
A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban

Összesen 41 halfajt és egy hibridet mutattunk ki a Duna parti zónájában végzett felméréseink során. A mintavételi egységre vonatkoztatott fajtelitődési görbék hasonló mintázatot mutattak a két mintavétel időszakban (10. ábra). Mindkét időszakban az éjszakai gyűjtéseken alapuló fajtelitődési görbék jóval meredekebben emelkedtek a mintavételi erőfeszítés (mintavételi egységek számának) függvényében az élőhely típusától függetlenül; azaz azonos mintavételi erőfeszítéssel több halfajt lehetett kimutatni éjszaka a Duna parti zónájában, mint nappal. Az élőhelyek közti különbségek nappal voltak kontrasztosabbak, amikor is egységnyi mintaszámra vonatkoztatva több halfajt lehetett igazolni a mesterséges, kövezett partszakaszokon, mint a természetes partszakaszokon.



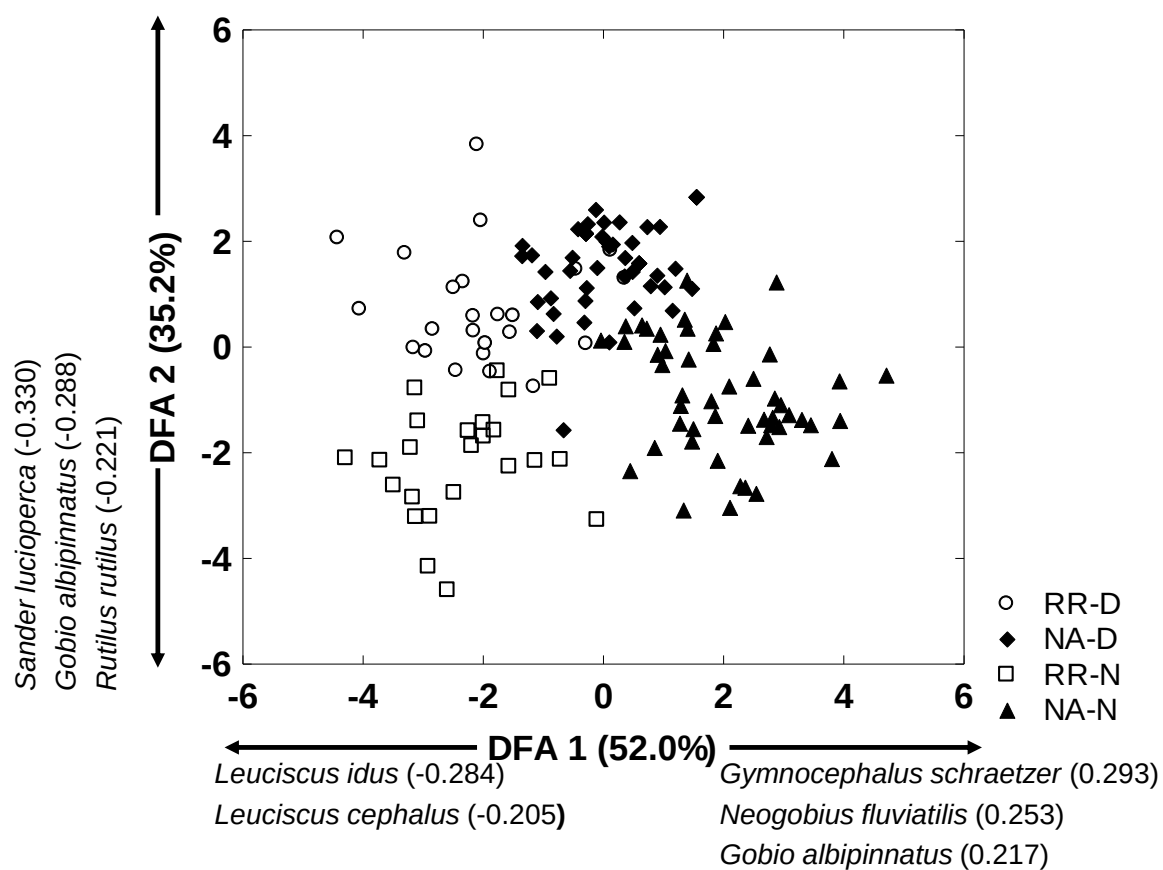
10. ábra. A fajok számának változása a mintaszám (a) és a gyűjtött egyedek számának függvényében (b) természetes (NA) és mesterséges (kövezett; RR) partszakaszokon nappal (D) és éjszaka (N).

A fajkompozícióon alapuló autoszimilitás értékek (Jaccard index) magasabbak voltak az éjszakai minták esetében azonos mintavételi egységre vonatkoztatva, mint a nappaliaknál, jelezvén a kisebb beta diverzitást (a fajösszetétel térben homogénebb eloszlását) és magasabb mintavételi reprezentativitást (11. ábra). A relatív abundancia adatokon alapuló autoszimilitás értékek (Bray-Curtis index) magasabbak voltak a fajkompozíció adatoknál megfigyelhető értékekhez képest. Emellett a relatív abundancia adatokon alapuló autoszimilitás görbék teljes mértékben egymáson futottak, jelezvén az azonos mintavételi reprezentativitást az élőhely típusok és a napszakok között e változó (relatív abundancia) esetében.



11. ábra. A közösség kompozicionális (Jaccard) (a) és relatív abundancia (Bray-Curtis) (b) adatokon nyugvó hasonlóságának változása a mintaszám függvényében természetes (NA) és mesterséges (kövezett; RR) partszakaszokon nappal (D) és éjszaka (N).

A természetes és mesterséges partszakaszok és a nappali és éjszakai minták halállományai is jól elkülöníthetők voltak egymástól (12. ábra). A diszkriminancia elemzés első tengelyén (sajátérték=2,974; Wilk's lambda=0,046; $\chi^2=378,894$; $P<0,001$) az élőhely típusa szerint, míg a második tengely mentén a napszak szerint (sajátérték=2,018; Wilk's lambda=0,192; $\chi^2=206,412$; $P<0,001$) különültek el a mintavételi egységek. A 42 hal taxonból 18 volt erősen szignifikáns ($P<0,01$) indikátora vagy a napszaknak vagy az élőhelynek vagy egy bizonyos napszak/élőhely konfigurációnak (6. táblázat). A nappali mintákhoz nem volt szignifikánsan kötődő indikátorfaj, azonban az éjszakai mintáknak számos indikátorfaja volt, pl. a halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkyovi*), a bodorka (*Rutilus rutilus*), a süllő (*Sander sander*). A mesterséges partszakaszoknak több szignifikáns indikátorfaja volt, mint a természetes partszakaszoknak. A mesterséges partszakaszokat elsősorban az idegen-honos inváziós fajok jellemezték, mint pl. az ezüstkárász (*Carassius aurata*), a kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), a Kessler géb (*Neogobius kessleri*), míg a természetes partszakaszoknak védett halfajok voltak fontos indikátorfajai, mint pl. a selymes durbincs (*Gymnocephalus schraetzer*) és a halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkyovi*). Közöséges nagyobb testű pontyfélék (pl. az ezüstkárász, a karikakeszeg, a jász, a domolykó) és a süllő voltak a kövezések legfontosabb éjszakai indikátor halfajai.

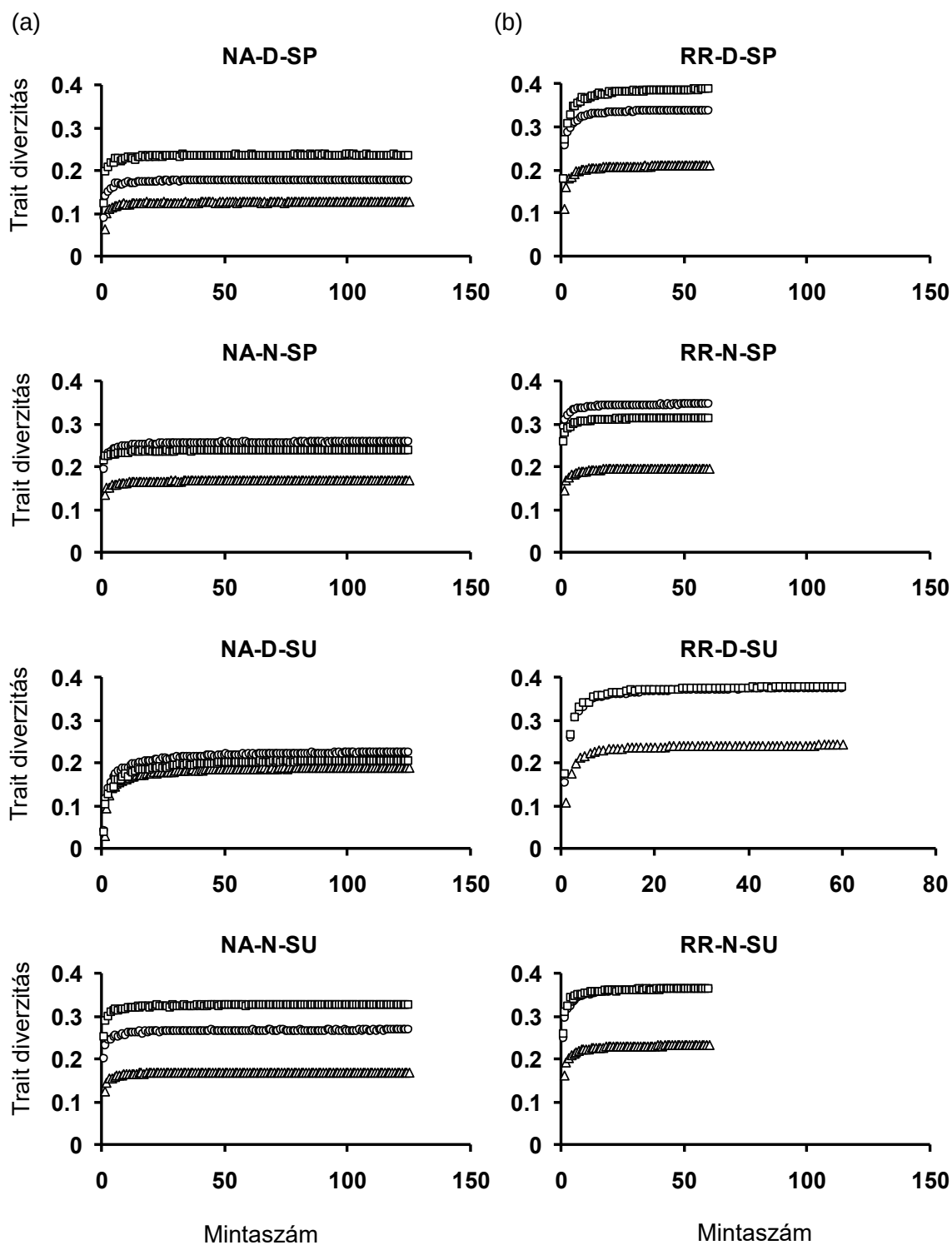


12. ábra. A halközösségek elkülönülése élőhely és napszak szerint a Dunában diszkrimancia elemzés alapján. NA: természetes partszakasz; RR: kövezett, mesterséges partszakasz; D: nappal; N: éjszaka.

6. táblázat. A fajok indikátor értékei napszak (D: nappal; N: éjszaka) élőhely (NA: természetes; RR: mesterséges) és napszak és élőhely szerint.

	Napszak			Élőhely			Napszak és élőhely		
<i>Abramis sapo</i>	N	13,5	P<0,001						
<i>Alburnus alburnus</i>				NA	62,6	P<0,001	DNA	33,7	P<0,001
<i>Barbus barbus</i>				RR	32,8	P<0,001			
<i>Blicca bjoerkna</i>	N	35,7	P<0,001				NRR	36,3	P<0,001
<i>Carassius gibelio</i>	N	19,4	P<0,01	RR	19,9	P<0,01	NRR	22,3	P<0,01
<i>Gobio albipinnatus</i>	N	48,6	P<0,001				NNA	36,3	P<0,001
<i>Gymnocephalus schraetser</i>	N	32,0	P<0,001	NA	24,9	P<0,001	NNA	43,5	P<0,001
<i>Lepomis gibbosus</i>				RR	8,3	P<0,001			
<i>Leuciscus cephalus</i>				RR	39,1	P<0,01	NRR	24,3	P<0,01
<i>Leuciscus idus</i>				RR	60,5	P<0,001	NRR	34,4	P<0,001
<i>Lota lota</i>				RR	20,1	P<0,001			
<i>Neogobius fluviatilis</i>	N	37,0	P<0,001	NA	48,1	P<0,001	NNA	42,3	P<0,001
<i>Neogobius kessleri</i>	N	42,3	P<0,01	RR	44,1	P<0,01			
<i>Pseudorasbora parva</i>				RR	16,0	P<0,01	DRR	16,2	P<0,01
<i>Rutilus rutilus</i>	N	41,1	P<0,001						
<i>Sander lucioperca</i>	N	37,8	P<0,001				NRR	23,4	P<0,01
<i>Silurus glanis</i>				RR	18,8	P<0,001			
<i>Vimba vimba</i>	N	18,0	P<0,01				NNA	22,8	P<0,01

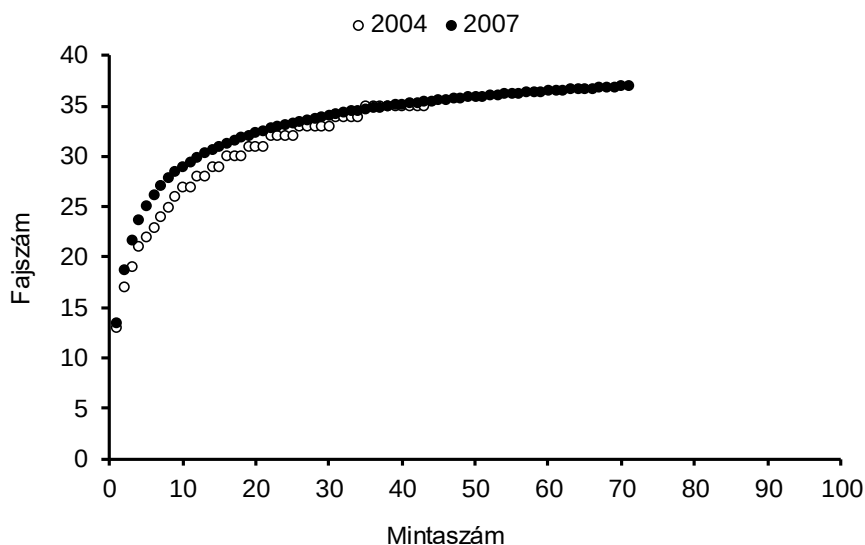
A trait jellemvonások sokfélesége már viszonylag kis mintavételi erőfeszítés után maximum értéket ért el (13. ábra). Minden trait csoport (életmenet, trofikus, élőhely preferencia) kvadratikus diverzitása magasabb értékű volt a mesterséges (kövezett), mint a természetes partszakaszokon.



13. ábra. A trait diverzitás változása a mintaszám függvényében természetes (NA) (a) és mesterséges (kövezett; RR) (b) partszakaszokon nappal (D) és éjszaka (N), tavasszal (SP) és nyáron (SU). A háromszögek az életmenet, a körlapok az élőhelyi, míg a négyzetek a táplálkozási guildek sokféleségének változását mutatják.

A 2004-es és a 2007-es felmérések fajtelitődési diverzitási görbéi teljes mértékben azonos mintázatot mutattak (14. ábra). Nem tapasztaltunk tehát különbséget a fajok kimutatásában a

kis és a nagy teljesítményű halászgép között a Duna parti zónájában a két mintavételi alkalom alapján.



14. ábra. A fajszám változása a mintaszám függvényében a Dunában kis teljesítményű (2004) és nagy teljesítményű (2007) halászgép alkalmazásakor éjszaka végzett mintavételnél (500 m hosszúságú mintavételi egységek). A szórás értékeket nem ábrázoltuk az áttekinthetőség érdekében.

KÖVETKEZTETÉSEK

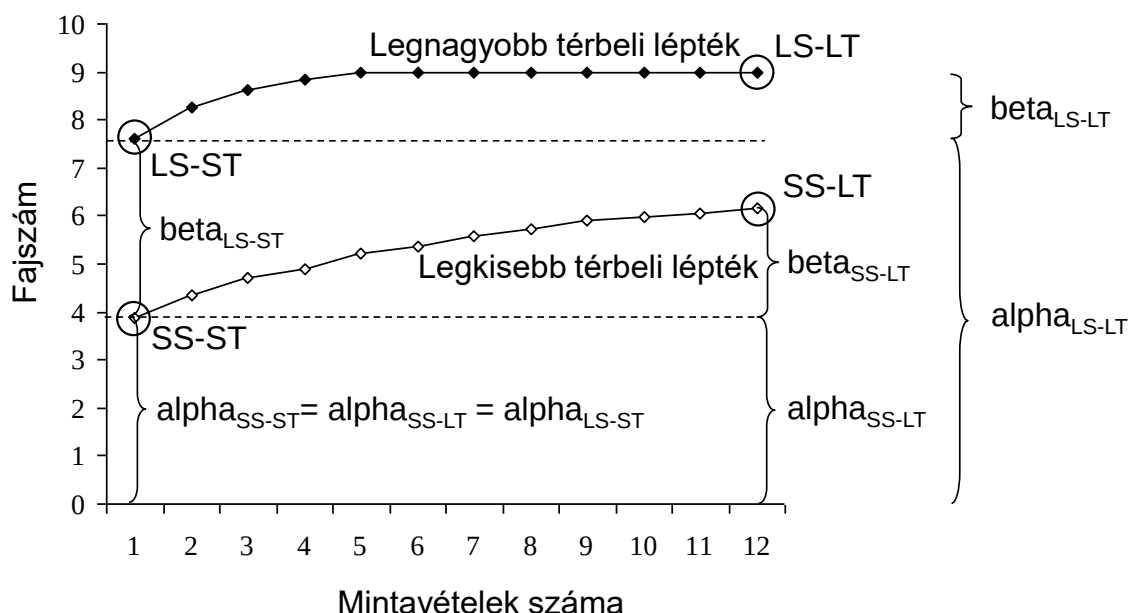
A mintavétel reprezentativitásáról informáló kutatásaink rávilágítottak arra, hogy számos tényező befolyásolhatja a halközösségek szerkezetéről nyerhető képet vízfolyásokban, amit célszerű figyelembe venni a halállományok monitorozása során.

A térbeli vs időbeli mintavétel jelentősége a sokféleségre

A Bernecei-patakban végzett felméréseink szerint a fajkészlet döntő hányada igazolható térben intenzív mintavételt alkalmazva, míg a mintavételi alkalomnak viszonylag kis szerepe van a fajok detektálhatóságában. Annak ellenére, hogy számos tanulmány foglalkozott már halközösségek szerkezetét leíró változók értékeinek változásával a mintavételi terület növelésének függvényében (pl. Kennard et al., 2006; Sály et al., 2009), tudomásunk szerint kutatásunk az első olyan vizsgálat, amely együttesen értékelte a térbeli és időbeli skálák egymáshoz viszonyított jelentőségét a fajok detektálhatóságára egy vízfolyásban.

A skálázásnak kiemelt szerepe van a biológiai sokféleség feltárásában és értelmezésében. Például a teljes (gamma) sokféleség értéke jelentősen függ a mintavétel terület kiterjedésétől, de a mintavételi elrendezés (pl. mintavételi egység területe, egységek térbeli kiterjedése) alapvetően befolyásolhatja a lokális (alpha) és az egységek közötti (beta) diverzitás értékeit is (Crist és Veech, 2006; Schmera és Erős 2008). A sokféleség felosztásának módszerét alkalmazó kutatások rávilágítottak a térbeli (Gering et al., 2003) és az időbeli (Summerville és Crist, 2005) skálák jelentőségére a sokféleség eloszlásának értékelésében. Azonban nem voltak olyan vizsgálatok, amelyek e két skála szerepét együttesen értelmezték volna. A permutációs eljárásunk lehetővé tette, hogy egyidejűleg vizsgálhassuk a diverzitás komponensek értékét

bármely tér és időbeli kombinációban, természetesen a kutatás térbeli és időbeli kiterjedésének mértékéig. E gondolatot folytatva könnyen belátható, hogy az alpha, beta és gamma diverzitás komponensek értékét is meghatározza egy térbeli és egy időbeli rész (15. ábra). A fajszám-terület-idő összefüggés tanulmányozásának ezért kiemelt szerepe kellene legyen a diverzitás komponensek értékének meghatározásában, a sokféleség mintázat értelmezésében.



15. ábra. A fajszám felosztása alpha (hidromorfológiai egység szint), beta (egységek közti szint) és gamma (teljes = alpha és beta) komponensekre a legkisebb és a legnagyobb térbeli és/vagy időbeli léptékeknél a Bernecei-pataokban. SS-ST: legkisebb térbeli és legkisebb időbeli lépték, ahol csak alpha diverzitás számítható. SS-LT: legkisebb térbeli és legnagyobb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható: $\alpha_{SS-LT} + \beta_{SS-LT}$. LS-ST: Legnagyobb térbeli és legkisebb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható: $\alpha_{LS-ST} + \beta_{LS-ST}$. Ez az érték a térbeli gamma diverzitásnak feleltethető meg a vizsgált térbeli léptéknél. LS-LT: legnagyobb térbeli és legnagyobb időbeli lépték, ahol a fajszám a következőképpen számítható: $\alpha_{LS-LT} + \beta_{LS-LT}$ (megj.: α_{LS-LT} szintén kifejezhető így módon is: $\alpha_{LS-ST} + \beta_{LS-ST}$). Ez az érték a vizsgált tér és időbeli kiterjedésének gamma diverzitása. A diverzitási felosztások e tér és idő skálán belül bármely tér és időegység kombinációra elvégezhetők.

A fajszám-idő összefüggés görbéje meredekebb volt a Kemence-pataokban, mint a Berneceiben, ami mutatja, hogy a mintavételi alkalmak számának növelésével párhuzamosan több halfaj megjelenése várható a Kemence-pataokban, mint a vízfolyásrendszer felsőbb pontján található Berneceiben. Átlagosan 10,8 halfaj volt kimutatható a Kemence-pataokban egy alkalommal és a vizsgálat 10 éve alatt összesen 20 halfajt lehetett kimutatni a patakból. Azok a fajok, amelyek a mintavétel időbeli intenzitásának növelése miatt voltak kimutathatók rendkívül ritka (sattelite) fajok voltak, melyeknek az Ipoly folyóban vannak népesebb állományai (Erős, 2004). E nagyon ritka fajok azonban sosem voltak kimutathatók a Berneceiben. Kutatásaink igazolják, hogy a diszperziós folyamatoknak kiemelt szerepe van vízfolyások fajösszetételének kialakulásában és kisvízfolyásokban ennek nagyobb szerepe van a vízfolyások alsóbb szakaszán, mint az elzártabb felső szakaszokon (lásd még Czeglédi et al.,

2016). Vízfolyásokra vonatkozó kutatásai eredményeink felhívják a figyelmet a térbeli és időbeli skálák jelentőségének együttes figyelembe vételére a biológiai sokféleség feltárásában.

A mintavevő személyének és a halászgép típusának hatása a halközösségek szerkezetének becslésére

Minél nagyobb térbeli és időbeli skálát ölel fel a monitorozás, annál nagyobb az esélye annak, hogy módszertani különbségek lesznek a felmérések között, elsősorban a mintavevő csapatok összetételében vagy akár az alkalmazott halászgép típusában. Fontos ezért megismerni, hogy az ilyen technikai változások milyen mértékben befolyásolják a halközösségek szerkezetéről nyerhető képet. Kutatásaink szerint a halállomány „természetes” térbeli és időbeli variabilitása jóval nagyobb mértékű, mint amit a mintavételben rejlő különbségek okoznak (itt eltérő gyűjtők és halászgépek). Azonban a közösségszerkezeti változók különbözőképpen voltak érzékenyek a módszertani különbségekre. A legalapvetőbb változókat (fajszám, közösség hasonlóság fajkompozíció és relatív abundancia adatok alapján) csupán nagyon kis mértékben befolyásolták a tesztelt módszertani különbségek, míg specifikusabb és kevésbé használt közösségszerkezeti változók (CPUE és testhossz eloszlás) érzékenyebbnak bizonyultak a módszertani különbségekre.

A két halászgép teljesítménye alapvetően különbözött egymástól. Általánosságban a fogási hatékonyság pozitívan korrelál a gép teljesítményével, különösen magas vezetőképességű vizekben (Heidinger et al., 1983; Zalewski és Cowx, 1990); ezért várhatóak voltak különbségek a halállomány szerkezet becslésében is. A monitorozó program megbízhatóságának, hatékonyságának és fejlesztésének érdekében fontos azonban részletesen feltárni, hogy mely közösségszerkezeti változóknál. A két gép között nem mutatkozott különbség a standardizált fajszám (rarefaction), a fajkompozíción és relatív abundancián alapuló közösség hasonlóság változóknál és emellett számos faj egységnyi mintavételi hosszra standardizált abundancia (CPUE) értékeiben. A közepes méretű Marcal folyóra vonatkozó eredményeink ezért összhangban vannak azzal a tavakra vonatkozó tanulmánnyal, amelyben egy kis teljesítményű (350W) halászgépet hasonlóan megfelelőnek találtak a halállomány felmérésére, mint a nagy teljesítményű (5 KW) aggregátoros gépet (Vaux et al., 2000). Azonban a nagy teljesítményű gép valamelyest hatékonyabbnak bizonyult a hely szintű fajszám becslésében és némely halfaj egyedeinek gyűjtésében, azaz némely faj és a teljes abundancia (CPUE) becslésében. A kűsz (*Alburnus alburnus*) és a vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) gyűjtése különösen hatékony volt a nagy teljesítményű géppel. Mindkét faj felszíni életmódú, ezért jóval érzékenyebbek lehetnek a közeledő csónak észlelésére; rajaik hamarabb elmenekülhetnek az elektromos erőtér elől, mint a bentikus és nem rajokban élő fajok egyedei (Janac és Jurajda, 2005, 2010). A nagyobb teljesítményű halászgép nagyobb hatótávolságból gyűjti hatékonyabban a halakat és könnyebben megfoghatja ezért a rajban úszó menekülő egyedeket (Lamarque, 1990). Összességében tehát a nagy teljesítményű gép valamelyest hatékonyabb a halak megfogásában, azonban vizsgálataink szerint ez nem olyan mértékű, hogy jelentősen befolyásolná a legalapvetőbb közösségszerkezeti változók értékeit. A kis teljesítményű akkumulátorról működő halászgép ezért megfelelő gyűjtőeszköz lehet nem-gázolható közepes méretű vízfolyásokon is olyan speciális körülmények között, amikor a nagy teljesítményű, aggregátorról működő halászgép nem alkalmazható (pl. védett területeken ha

zavarja az élővilágot vagy pl nehezen megközelíthető területek, ahol a ~ 50-80 kg-os aggregátoros gépek és az ehhez szükséges nagyobb méretű csónak vízpartra vitele nehezen megoldható).

Az elektromos halászat egy aktív mintavételi módszer, ezért a hatékonysága függhet a gyűjtők képzettségétől, hatékonyságától is, különösen a kézben tartott anóddal végzett mintavételnél (Zalewski és Cowx, 1990; Hardin és Connor, 1992). Vizsgálatunkban általánosságban nem találtunk különbséget a standardizált mintavételt alkalmazó gyűjtők között a halközösség szerkezetét jellemző legfontosabb változóban. Kisebb különbségek azonban adódtak. Például az egyik gyűjtő nagyobb mennyiségben gyűjtötte a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) és a küsz (*Alburnus alburnus*) ivadékot, ami befolyásolta a halállomány testhosszeloszlásáról nyert képet és az abundancia (CPUE) adatokat. Mindkét faj ivadéka a partközeli vegetációval dúsan benőtt élőhelyen fordult elő nagyobb mennyiségben, ezért elképzelhető, hogy az egyik gyűjtő a partközeli területeket nagyobb arányban vagy adott időegység alatt gyakrabban halászta, mint a másik gyűjtő. Eredményeink felhívják a figyelmet a minél egységesebb mintavétel alkalmazására annak ellenére, hogy számos apróbb, a gyűjtéshez köthető tényezőt csak bizonyos mértékig lehet standardizálni.

Összefoglalva, eredményeink azt igazolják, hogy a mintavevő személye és a gép típusa kis mértékben befolyásolhatja a halközösségek szerkezetének becslését. A legalapvetőbb közösségszerkezeti változókat (fajszám, relatív abundancia) nem befolyásolták a vizsgált mintavételi különbségek, azonban az abundancia adatok (CPUE) érzékenyebbek voltak a halászgép teljesítményére és a gyűjtő személyére. A monitorozási eredmények értékelésekor célszerű ezeket a mintavételi kisebb különbségeire is érzékeny változókat kihagyni az értékelésből vagy legalábbis figyelembe kell venni a módszertani különbségek hatását az eredményekre.

A napszak jelentősége a halközösségek szerkezetére a Duna folyamban

A fajok kimutathatósága jelentősen különbözött nappal és éjszaka a Duna parti zónájában. Éjjel ugyanakkora erőfeszítéssel több halfajt lehetett kimutatni, mint nappal. Éjszaka a halállomány eloszlása is homogénebb volt a természetes és mesterséges élőhelyek között, mint nappal. Nappal a kövezéses élőhelyeken egységnyi mintavételi ráfordításra több halfajt lehetett kimutatni, míg éjjel nem tapasztaltunk különbséget a természetes és mesterséges partszakaszok halállományának fajgazdagságában. A halállomány szerkezetében és elsősorban a fajgazdagságban tapasztalható napszakos különbségek számos tényezőnek betudhatók. Számos faj mutat éjszakai aktivitást és húzódik a parti zóna sekély területeire éjszaka (Copp és Jurajda, 1993; Wolter és Freyhof, 2004). Ez a viselkedés előnyös lehet a nappali ragadozók (pl. madarak) elkerülése szempontjából (Copp és Jurajda, 1999). Nappal ugyanakkor a felmérést végzőket is könnyebben észlelhetik a halak és menekülnek el a búvóhelyet nem nyújtó élőhelyekről. A természetes kavicsos-homokos partszakaszokon jóval kevesebb búvóhely található, mint a sziklakkal, nagy kövekkel borított mesterséges (kövezéses) partszakaszokon. A búvóhelyek hiánya is az oka lehet annak, hogy a természetes partszakaszokon egységnyi mintavételi ráfordításra kevesebb halfajt tudtunk kimutatni nappal, mint a kövezéses partszakaszokról.

Éjszakai felméréseket alkalmazva is igen nagy mintavételi ráfordítás szükséges azonban a fajok kimutatásához a Dunában. Véletlenszerűen kiválasztott egy km-es szakasz halászatával átlagosan 18-20 halfajt lehet kimutatni a folyamból és megközelítőleg 5 km-es szakasz csónakos halászata szükséges ahhoz, hogy 30 halfajt lehessen igazolni. Ez után azonban az egyes fajok kimutatása már rendkívül nagy mintavételi erőfeszítést igényel (45 halfaj kimutatásához hozzávetőlegesen 60 km-nyi szakasz halászata szükséges!).

Alapvető különbségeket találtunk a halállomány relatív abundancia adatokon alapuló szerkezetében a természetes és mesterséges partszakaszokon. Érdekes módon a kövezéses partszakaszok halállományának trait alapú sokfélesége is nagyobb volt, mint a természetes partszakaszoké különösen nappal, éjszaka azonban a különbség kicsi volt. Felméréseink igazolják, a mesterséges partszakaszok lokálisan megváltoztatják a Duna parti zónájának sokféleségét és szerkezetét.

Összefoglalva, kutatási eredményeink szerint a halállomány mintavétele hatékonyabb éjszaka végzett felmérésekkel a Duna parti zónájában. A gépek teljesítményének nincs jelentős hatása a fajgazdagságra, ha a felméréseket éjszaka végezzük, amikor a halállomány eloszlása is viszonylag homogén, ezért a part típusától függetlenül is hatékonyabban igazolhatjuk a fajok előfordulását. Eredményeink alapján a Duna halállományának monitorozása jelenleg éjszakai gyűjtéseken alapul az országos léptékű (NBmR, Natura 2000, Víz-Keretirányelv) monitorozó programok keretében. Kutatási eredményeink is hozzájárultak ahhoz, hogy nemzetközi ajánlásokban is szorgalmazták az éjszaka végzett mintavételt a halállományok monitorozására nagy folyók parti zónájában (Flotemersch et al., 2011).

III. HAL METAKÖZÖSSÉGEK SZERVEZŐDÉSE VÍZFOLYÁSOKBAN BEVEZETÉS

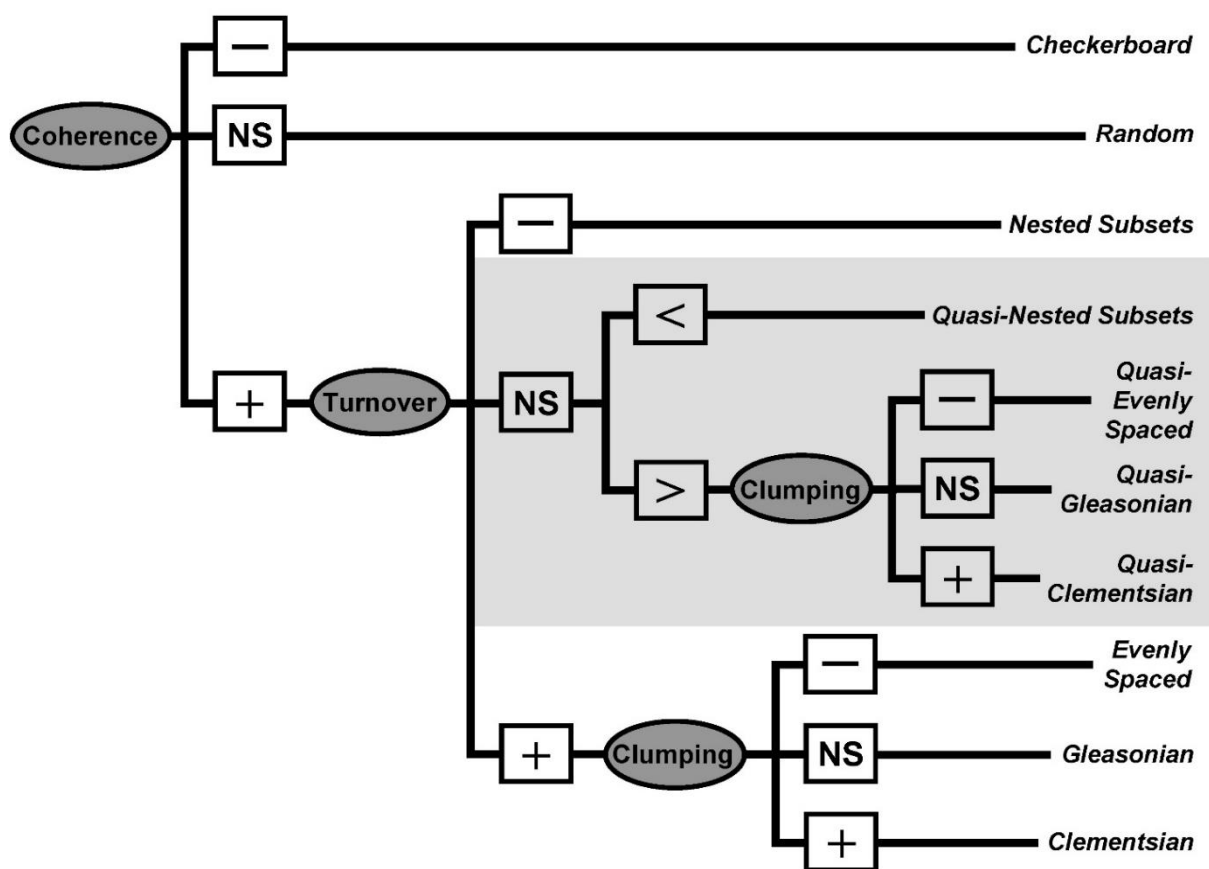
Az előző fejezetek rávilágítottak a fő vízfolyástípusok hozzájárulására a Kárpát-medence halközösségeinek sokféleségében és a mintavétel jelentőségére a halközösségeket jellemző változók értékeinek becslésében. A közösségökológiai kutatások fontos célja azonban a sokféleség tér és időbeli eloszlásának számszerűsítésén túl, hogy megismerjük mely tényezők befolyásolhatják leginkább a közösségek kialakulását. E tekintetben a közösségökológiai kutatások egyik igazi nagy áttörése (szemléletváltása) a metaközösség ökológiai kutatások berobbanása volt az ezredforduló tájékán (Wilson, 1992; Leibold et al., 2004). Tradicionálisan a közösségökológiai kutatások középpontjában évtizedeken keresztül a biotikus kapcsolatok és az adott élőhelyen (habitat foltban) a közösséget közvetlenül befolyásoló, ún. lokális tényezők szerepének feltárása állt (Ricklefs, 2004). Hosszú évek, évtizedek szisztematikus kutatómunkájára volt szükség annak felismeréséhez, hogy a közösségek szerveződését számos tér és időskálán ható tényező befolyásolja egyidejűleg (Levin, 1992). Például egy adott élőhelyen megfigyelt közösség kialakulásához a közösséget alkotó fajoknak számos környezeti szűrőn (klimatikus kényszerek, történeti hatások, kolonizációs lehetőségek, helyi abiotikus környezeti változók, biotikus interakciók) kellett kiszekelgészniük, hogy az élőhelyen megtalálhatók legyenek (Heino et al., 2007). A lokális közösségek összetételét és időbeli dinamikáját azonban erősen befolyásolhatják a környező élőhelyek jellemvonásai (pl. méretük, szerkezetük, élőlényközösségeik) is és a kolonizációs lehetőségek, akár a szomszédos, akár távolabbi élőhelyekről (Driscoll et al., 2013). A közösségek szerveződésének jobb

megértéséhez ezért a lokális és a regionális hatások együttes vizsgálata szükséges. A metaközösség ökológia a lokális közösségek szerveződését a más élőlényközösségekkel való kapcsolataik, a térbeli kényszerek (pl. vándorlási folyamatok, neutrális dinamika), a lokális és regionális hatások feltárásával próbálja megismerni (Leibold et al., 2004). A (lokális) közösségek együttes vizsgálatával pedig táji/regionális léptékben tárja fel a környezeti tényezők és térbeli kényszerek jelentőségét a (meta)közösségek szerveződésében. A közösségökológiai kutatásokat egységes keretbe foglaló tanulmány szerint a közösségökológia, mint tudományterület fő célja - a populációgenetikából vett analógiából kiindulva - a fajképződési folyamatok, a környezeti szelekció (niche alapú közösségszerveződés), a diszperzió és a drift (sztochasztikus változások a fajok abundancia viszonyaiban) mechanizmusok részletes feltárása kell legyen (Vellend, 2010). Ez a cél egybevág a metaközösség ökológia fő kutatási irányvonalával is.

A metaközösségek táji léptékű szerveződésének megismerését számos kutatási megközelítésmód segíti (Logue et al., 2011). A táji léptékű kísérletes megközelítések logisztikai korlátai miatt leginkább a mintázatléíró módszerek kerülnek előtérbe a metaközösségek szerveződésének kutatásában (Currie, 2007; Logue et al., 2011). A közösségszerveződés megismerésének fontos elemei a metaközösségek szerkezetének meghatározása (Leibold és Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010) és a környezeti és térbeli kényszerek hatásainak minél alaposabb feltárása és számszerűsítése (Borcard et al., 1992; Cottenie, 2005).

A metaközösségek szerkezetének jellemzését Leibold és Mikkelsen (2002) módszere forradalmasította, amit Presley és munkatársai (2010) fejlesztettek tovább. Módszerük szerint a metaközösségek szerkezetének fontos elemei a közösségek koherenciája (coherence), a fajkicserélődés mértéke a lokális közösségek között (species turnover) és a határvonalak egységessége a fajok eloszlásának mintázataiban (boundary clumping). Ezen szerkezeti elemek egy elemzéssorozatban történő vizsgálatával jellegzetes metaközösség struktúrák írhatók le (16. ábra), ami segíti a szerveződési mechanizmusok megismerését is. Például míg a fajok random eloszlása a metaközösségben a neutrális mechanizmusok (drift) indikátora lehet (Vellend et al., 2014), addig az erős fajkicserélődés a környezeti szelekciós mechanizmusokra (Presley et al., 2010) vagy biogeográfiai léptékben a fajképződési mechanizmusok jelentőségére utal (Presley és Willig, 2010). A növényökológiában jól ismert clements-i eloszlást akkor kapunk, amikor a fajok többsége hasonló választ ad a környezeti grádiensekre. Ez a válaszreakció jól meghatározható, viszonylag jól elkülöníthető közösség típusok létrejöttét eredményezi (Clements, 1916). Ezzel szemben a gleasoni eloszlás esetében a fajok egyedi válaszreakciót mutatnak a környezeti heterogenitásra, amikor is nem tapasztalható a sok fajra együttesen jellemző éles határvonalak kialakulása az elterjedési mintázatban (Gleason, 1926). Az egyenletes eloszlású (evenly spaced) grádiens kialakulása erős kompetíciós mechanizmusok jelenlétének indikátora lehet (Tilman, 1982). Intenzív kompetíció azonban a sakktábla mintázat kialakulásához is vezethet (Diamond, 1975). Az egymásba ágyazott (nested) közösségekre a megjósolható fajvesztés jellemző, azaz a fajszegény közösségek részhalmazát képezik a fajgazdagabb közösségeknek; aminek kialakulását a fajok diszperziója, élőhely-specializáció vagy a környezeti feltételek beszűkülése is okozhatja (Patterson és Atmar, 1986; Ulrich et al., 2012). A korábbi közösség-mintázatot leíró módszerek általában egyetlen eloszlási mintázatot teszteltek (pl. sakktábla eloszlás, egymásba ágyazott szerkezet). A metaközösség struktúra

elemeit vizsgáló módszerrel azonban számos ideális eloszlási mintázat közül határozhatjuk meg a metaközösségre leginkább jellemző mintázatot vagy azok kevésbé karakterisztikus, ún kvázi megfelelőjét (Leibold és Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010).



16. ábra. A metaközösségszerkezet elemei (“elements of metacommunity structure” EMS) és idealizált metaközösség mintázatok és kvázi megfelelőjük Willig et al. (2011) ábrája alapján, Leibold és Mikkelsen (2002) és Presley et al. (2010) elemzésrendszere szerint. Részletes magyarázat a szövegben. Coherence: koherencia; turnover: fajkicserélődés; clumping: fajcsoportosulások határvonalának egységessége.

A metaközösség szerkezet elemeit vizsgáló módszer hasznos a karakterisztikus mintázat leírására, segítségével azonban csupán közvetve nyerünk információt pl. a niche alapú közösségszerveződésről (mely környezeti tényezők alakíthatják a közösség szerkezetét) vagy pl. a térbeli kényszerek jelentőségéről (Meynard et al., 2013; Heino et al., 2015a). Ezért egyéb elemzések is szükségesek a közösség szerveződés mélyrehatóbb megismerése érdekében. Ilyen módszer lehet pl. a direkt grádiens elemzés, ami a potenciálisan ható abiotikus változók megismerésére lehet alkalmas, vagy pl. a közösség-összetétel hasonlóságának tesztelése a térbeli távolság függvényében, ami pedig a térbeli kényszerek indikálására használható (distance decay of similarity; Nekola és White, 1999; Soininen et al., 2007; Canedo-Argüelles et al., 2015).

A metaközösségek szerveződését meghatározó környezeti és térbeli tényezők jelentősége azonban a táj számos tényezőjétől függhet (Willig et al., 2011), így pl. az élőhelyfoltok típusától és elrendezésétől (Gustafson, 1998). Ez idáig azonban viszonylag kevés tanulmány foglalkozott a metaközösségek szerkezetének leírásával és a karakterisztikus szerkezetet meghatározó

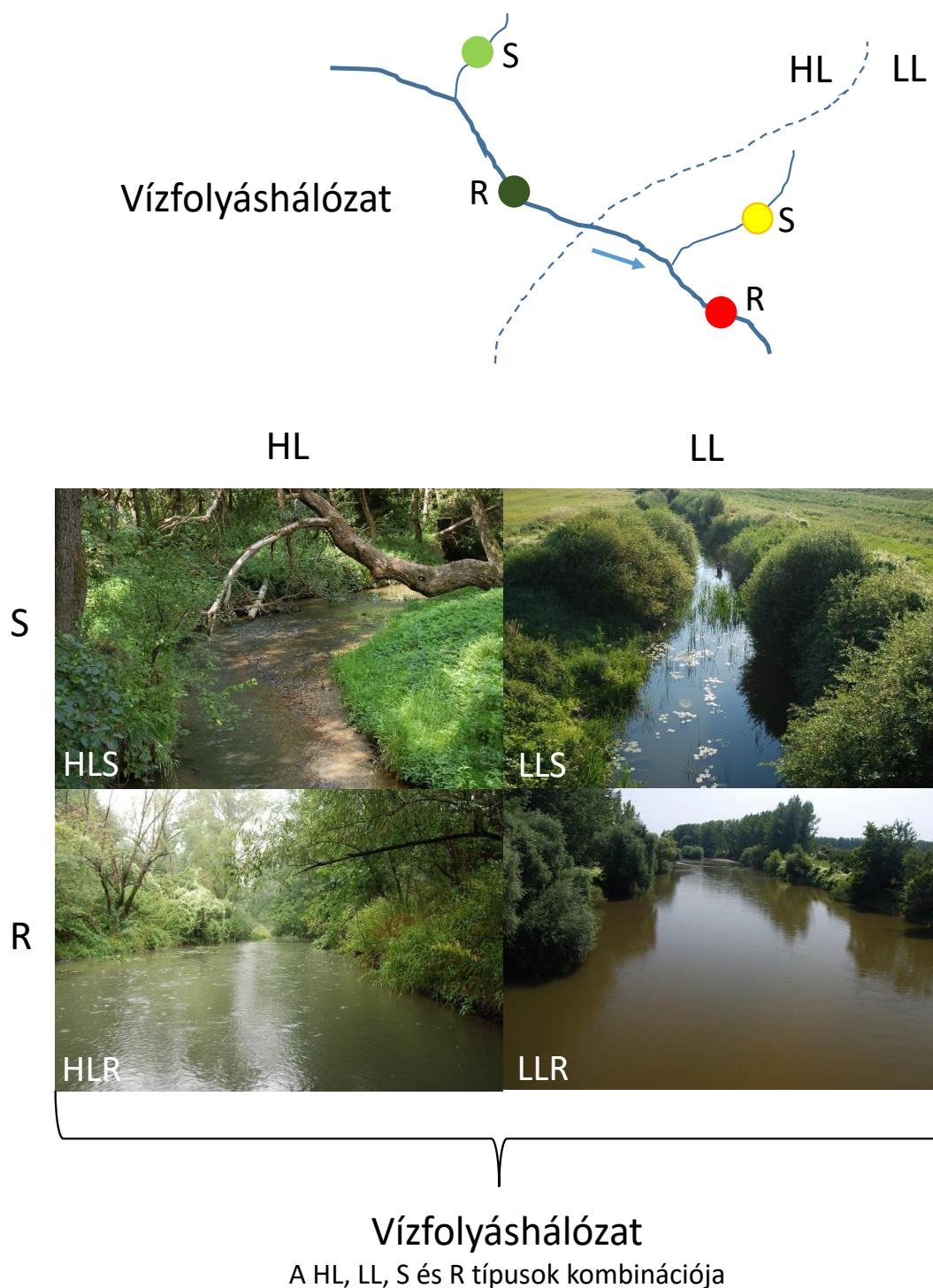
tényezők számszerűsítésével (Meynard et al., 2013; Heino et al., 2015a). A térbeli szerveződést meghatározó tényezők mellett a karakterisztikus metaközösség szerkezet időben is változhat, különösen olyan élőlénycsoportoknál, melyek számos faja vándorlásra hajlamos. Kevés ismerettel rendelkezünk azonban arról, hogy milyen mértékben változik a metaközösségek szerkezete és a szerkezetet meghatározó tényezők jelentősége időben vízfolyásokban. Összességében ismereteink igen hiányosak a vízfolyások metaközösségeinek szerveződéséről különböző táji kontextusban és változatos tér és időbeli léptékeknél (Göthe et al., 2013).

A vízfolyások dendritikus és lineáris szerkezete igen egyedi élőhelyet jelent a közösségek szerveződése és a fajok diszperziója szempontjából (Grant et al., 2007), ahol az élőhely típusa mellett a térbeli pozíció is alapvetően meghatározhatja a közösségszerveződést (Altermatt, 2013; Tonkin et al., 2015). A vízi makroszkópikus gerinctelenekre vonatkozó kutatások szerint a niche alapú közösségszerveződés különösen a vízfolyásrendszerek felső szakaszán, a vízfolyáshálózatban „zsákutcának” tekinthető patakokban jelentős, míg a vándorlás szempontjából sokkal inkább központi szerepet betöltő, „útkereszteződésnek” számító középső és alsó szakaszokon nagyobb jelentőségűek a diszperziós folyamatok (Brown és Swan, 2010; Göthe et al., 2013). A makroszkópikus gerinctelenek számos csoportja azonban nem csupán a vízfolyáshálózatban vándorol, mert imágóik a szárazföldi (matrix) élőhelyeken keresztül is eljuthatnak a hálózat számos pontjára (Erős és Grant, 2015). Érdekes lehet ezért olyan csoportokat is választanunk a vízi metaközösségek szerveződésének jobb megértéséhez, amelyeknek vándorlása kizárólag a vízi élőhelyen belül történik. E tekintetben kiváló modellszervezetek a halak, amelyek számos faja aktívan vándorol. A hal metaközösségek szerkezetéről és közösség-szerveződésüket meghatározó tényezők jelentőségéről azonban hiányos ismeretekkel rendelkezünk az egyes vízfolyástípusokban.

Kutatásaink egyik fontos eleme a hal metaközösségek szerveződését meghatározó tényezők szerepének megismerése különböző tér és időbeli léptékeknél. E fejezetben két különböző térbeli léptékű vizsgálat sor eredményei láthatók, amik hozzájárultak a hazai halfajok eloszlását meghatározó tényezők és a halközösségek szerveződésének jobb megismeréséhez a Kárpát-medence vízfolyásaiban. Az első vizsgálat a metaközösségek szerkezetét és az ezt potenciálisan meghatározó tényezők jelentőségét ismerteti vízfolyástípusok hierarchikus rendszerében, országos léptékben (17. ábra). Hasonlóan a szárazföldi élőhelyekhez, ahol a táj elemei jól elkülöníthető típusokra osztályozhatók a domináns növényzeti típusok alapján (pl. erdők, rétek), a vízfolyásoknál is jellegzetes típusok különíthetők el (pl. síkvidéki folyók, dombvidéki patakok), amelyek hozzájárulását a halközösségek regionális léptékű sokféleségéhez egy fenti fejezet taglalta. Jól ismert, hogy az élőlényközösségek különböző válaszreakciókat mutathatnak a környezeti gradiensekre az egyes vízfolyás típusokban (pl. Johnson és Hering, 2009). Ezért a közösségek szerveződésének kutatása e vízfolyás típusok hierarchikus rendszerében segíthet megérteni a vízfolyásokban élő hal metaközösségek szerveződését is.

Munkánk célja ezért a karakterisztikus metaközösség szerkezet jellemzése volt a Kárpát-medencére leginkább jellemző négy fő vízfolyástípusban, 1) dombvidéki patakokban (HLS), 2) síkvidéki patakokban (LLS), 3) dombvidéki folyókban (HLR) 4) síkvidéki folyókban (LLR) és hierarchikus kombinációikban (17. ábra). E célból jellemeztük a hal metaközösségek szerkezetét a vízfolyáshálózat szintjén, amikor minden típust bevontunk az elemzésbe. Vizsgáltuk a jellegzetes mintázatokat azokban az esetekben, amikor dombvidéki és síkvidéki

típusok szerint és azokat az eseteket is, amikor patakok és folyók szerint különítjük el a típusokat. Végül vizsgáltuk a közösségek szerkezetét a négy fő vízfolyástípus szintjén. A karakterisztikus szerkezet jellemzése mellett kíváncsiak voltunk arra, hogy mely környezeti grádiensek határozzák meg leginkább a közösség mintázatát és mekkora jelentősége lehet a térbeli kényszereknek (distance decay) a közösségek összetételében és relatív abundancia viszonyaiban.



17. ábra. A hierarchikus elemzések sematikus ábrája, amely összefoglalja a metaközösségszerkezet elemzések szintjeit: 1) teljes vízfolyáshálózat szintje, amikor minden vízfolyástípus adatát egy

elemzésben értékeltük (HL, LL, S és R típusok kombinációja); 2) domvidéki/síkvidéki (HL/LL) és patak/folyó (S/R) szerinti elkülönítés; 3) vízfolyástípusok szerinti elkülönítés (HLS, HLR, LLS, LLR).

A vízfolyáshálózat szintjén erős fajkicserélődést vártunk a típusok között akár egyedi (gleasoni) akár csoportosuló jellegű (clementsi) eloszlásmintázattal, feltételezve a halfajok választását a viszonylag hosszú környezeti gradiensekre. E mintázatok a niche alapú fajselekciónak a jelentőségét mutatják a környezeti gradiensek mentén (Presley et al., 2010; Welsh és Hodgson, 2011). A köztes hierarchikus szinteken (vízfolyások szerint vagy táji-domborzati elemek szerinti összevonásánál), a környezeti gradiensek rövidülésével, kevésbé erős válaszreakciókat és ezért a kvázi struktúrák megjelenését vártuk (Erős et al., 2014; Heino et al., 2015a,b). Végül a kvázi struktúrát vagy random közösségszerveződési mintázatot vártunk a vízfolyás típusok (HLS, LLS, HLR, LLR) szintjén. Feltételeztük, hogy adott típuson belül a környezeti gradiensek már túl rövidek ahhoz, hogy jelentős mértékben vagy prediktálhatóan befolyásolhassák a közösségszerkezetet. Végül feltételeztük, hogy a térbeli kényszereknek kimutatható hatása lesz a közösségek hasonlósági mintázatára minden vízfolyás típusban (szignifikáns distance decay; Maloney és Munguia, 2011). A közösségek hasonlósága és a mintahelyek térbeli távolsága közötti negatív összefüggés kialakulhat a fajok eltérő diszperziós képessége miatt, a neutrális (drift) mechanizmusok miatt és akár természetes barrierek jelenléte miatt is, amely tényezők jelentősége kiemelten fontos lehet táji/regionális léptékben (Thompson és Townsend, 2006; Maloney és Munguia, 2011; Lowe és McPeck, 2014; Vellend et al., 2014).

A hal metaközösségek szerveződését célzó vizsgálatok másik eleme a metaközösségek időbeli dinamikájának jobb megismerése volt vízgyűjtő szinten. Annak ellenére, hogy részletes ismeretekkel rendelkezünk a vízfolyások élőlényközösségeinek megoszlásáról nagy folyók hosszanti profilja mentén (Aarts és Nienhuis, 2003; Ibarra et al., 2005; Statzner és Higler, 2006), kevésbé ismerjük a hal metaközösségek mintázatát kisebb vízfolyásokban és rövidebb környezeti gradiensek hatására. Különösen hiányos ismeretekkel rendelkezünk a közösségek időbeli dinamikájáról kisvízfolyásokban, pedig a patakok térben és időben rendkívül változatos élőhelyi feltételeket nyújtanak az élővilág számára, ami minden bizonnyal időbeli változásokat is generál a közösségek összetételében (Resh et al., 1988; Lake, 2000; Grossman et al., 2010). Az időbeli változásokat tekintve a halközösségek összetétele igen dinamikusán változhat a szakasz szinten kisebb vízgyűjtőkben és különösen évszakos léptékben, mert számos halfaj vándorol a megfelelőnek tekintett táplálkozási, szaporodási és telelőterületek között (Schlosser, 1991). A metaközösségek szerkezete és a lokális és regionális folyamatok jelentősége ezért időben is változhat a vízfolyáshálózatokban; e mintázatokról és az ezeket meghatározó mechanizmusokról azonban hiányos ismeretekkel rendelkezünk.

Kutatásunk célja ezért az volt, hogy jellemezzük a karakterisztikus metaközösség szerkezetét és ennek időbeli változásait egy vízgyűjtőn belül (Balaton vízgyűjtő) és meghatározzuk, hogy mely környezeti változókkal hozható leginkább összefüggésbe a megfigyelt metaközösség szerkezete. A taxonómiai összetétel változásai mellett kiemelt figyelmet fordítottunk a közösség funkcionális összetételében tapasztalt változások jellemzésére is.

ANYAG ÉS MÓDSZER

1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban

A metaközösségek vízfolyástípusok szerinti jellemzéséhez 51 mintavételi helyszínt jelöltünk ki természetközeli (viszonylag érintetlen) vízfolyásszakaszokon, országos léptékben. A mintavételi helyek száma közel azonos volt az egyes típusokban (HLS=15, LLS=12, HLR=12, LLR=12). A mintavételi helyek átlagos páronkénti távolsága szintén nagymértékben egyezett az egyes típusok között (HLS=860,0 ± 427,6 fkm, LLS=753,4 ± 465,8 fkm, HLR=884,3 ± 463,8 fkm, LLR=569,5 ± 400,3 fkm). A térbeli gradiens hossza, amely mentén a közösségek hasonlóságát vizsgáltuk, 5-1500 km között változott. Ez a térbeli lépték megfelelő arra, hogy a közösségben szereplő összes halfaj vándorlási távolságát figyelembe véve jellemezzük a közösségszerkezet változásait a térbeli távolság függvényében.

A patakok (n = 27) átlagos szélessége $2,8 \pm 0,8$ m, mélysége pedig $34,5 \pm 19,1$ cm volt, vízgyűjtőjük pedig <1000 km². A folyók (n = 24) átlagos szélessége $29,7 \pm 32,2$ m, mélysége $84,6 \pm 54,3$ cm volt, vízgyűjtőjük pedig >1000 km². A dombvidéki és a síkvidéki szakaszok főképp az aljzat összetételében és a víz áramlási sebességben (HL: $36,7 \pm 26,4$ cm s⁻¹, LL: $17,3 \pm 18,1$ cm s⁻¹), illetve a makrofita növényzet borításában különböztek egymástól.

A mintavételi szakaszok halállományait a korábban ismertetett, elektromos halászáton alapuló módszerrel mértük fel 2013 augusztusában. A patakok felméréséhez kis teljesítményű, akkumulátoros halászgépet használtunk (Hans-Grassl IG 200/2B, PDC) és 150 m hosszúságú szakaszokat halásztunk le, a vízfolyásban gázolva. A folyók halállományait csónakból mértük fel generátorról üzemelő nagy teljesítményű halászgéppel (Hans-Grassl EL64 II, max 7000 W, DC), lassan sodródva a vízzel és 500 m hosszúságú szakaszokat halászva (a mintavételi módszerről részletesen lásd Erős, 2007; Sály et al., 2009). Az egyedek faji azonosítása és leszámolása után a halakat visszaengedtük a vízbe a gyűjtések helyszínén.

Az élőhely abiotikus változókon alapuló szerkezetének jellemzéséhez transzektek mentén mértük a fizikai változók értékét (részletes módszertan lásd pl. Erős et al., 2013; Sály et al. 2011). A folyók átlagos szélesség adatainak meghatározásához a Google Earth felvételeit használtuk, míg a sebesség, vízmélység és aljzat adatokat közvetlen a halászott szakaszokon felvett adatok alapján számítottuk.

A vízhőmérséklet, vezetőképesség oldott oxigén, pH adatokat OAKTON PCD 650 készülékkel, közvetlenül a helyszínen mértük. A nitrogén és foszfor formák meghatározását szintén a helyszínen végeztük, terepi kitekkel (Visicolor ECO, Macherey-Nagel GmbH és Co. KG., Germany). A vízfolyásszegély növényzetének meghatározásához 10 m széles sávban becsültük a lágyszárú és a fás-szárú formák arányát a mintavételi szakaszon. A tengerszint feletti magasságot GPS készülékkel mértük (Garmin Montana 650). Ezek, a tájhasználatról és a vízfolyás fizikai és kémiai állapotáról tájékoztató változók meghatározó jelentőségűek lehetnek a közösségszerveződés szempontjából (Wang et al., 2003; Hoeinghaus et al., 2007; Erős et al., 2012).

A metaközösség szerkezetének jellemzését Leibold és Mikkelsen (2002) és Presley et al. (2010) módszere alapján végeztük; a karakterisztikus szerkezet meghatározásához szükséges koherencia, fajkicserélődés és a fajeloszlás határvonalainak mértéke alapján (16. ábra). A meghatározás első lépése a mintavételi helyek és a fajok jelenlét/hiány adatain alapuló korrespondencia analízis. A korrespondencia elemzés első tengelye mentén a helyek a

fajösszetelbeli hasonlóságuk alapján rendeződnek sorba. Az így átrendezett adatmátrixban számolhatók a hiány adatok a fajok eloszlásában, amit nullmodellel összevetve meghatározható, hogy a koherencia mértéke negatív, pozitív vagy random. A pozitív koherencia azt mutatja, hogy fajok közel azonos mértékben reagálnak a korrespondencia elemzés első tengelye által jelzett látens környezeti gradiensre (Leibold és Mikkelsen, 2002). A pozitívan koherens közösségeknél a fajkicserélődés mértéke és előjele alapján jellegzetes közösség mintázatok azonosíthatók. A szignifikánsan kicsi (negatív) fajkicserélődés az egymásba ágyazott (nested) közösség indikátora, míg a szignifikánsan nagy (pozitív) fajkicserélődés gleasoni, clementsai és egyenletes eloszlási mintázatot jelezhet, amely mintázatok ezután a fajok eloszlásának határvonalai alapján (boundary clumping) különíthetők el Morisita (1971) aggregációs indexe segítségével (Leibold és Mikkelsen, 2002). Ha az index értéke szignifikánsan nagyobb, mint 1 az éles határvonalat mutat a fajok közös előfordulási eloszlásában, azaz clementsai eloszlást indikál. Ha az érték szignifikánsan kisebb, mint 1 az egyenletes fajeloszlást jelez. Míg ha az érték nem különbözik szignifikánsan 1-től az random fajelőfordulási határvonalakat, azaz gleasoni eloszlást indikál. Végül azok a közösségek, amelyek pozitív koherenciával és nem szignifikáns fajkicserélődéssel jellemezhetők, kvázi struktúra szerkezetet mutatnak (Presley et al., 2010). Minden egyes karakterisztikus szerkezetnek (pl. clementsai, gleasoni) található kvázi struktúra párja (16. ábra), amelyek a közösségek gyengébb válaszreakcióját mutatják a környezeti gradiensekre szemben a karakterisztikus mintázatokkal, ahol a fajkicserélődés szignifikáns (Presley et al., 2010). A metaközösség szerkezet tesztelését minden egyes hierarchikus vízfolyás típusra elvégeztük (17. ábra) A ritka fajokat (azokat, amelyek relatív abundanciája $<0,1\%$ és/vagy csak egyetlen szakaszon fordultak elő) töröltük az elemzésekből (Legendre és Legendre, 1998). Összesen 34 halfaj 15746 egyedével végeztük elemzéseinket.

A közösségösszetétel és a környezeti változók közötti kapcsolatok leírására redundancia elemzést (RDA) alkalmaztunk (Legendre és Legendre, 1998) korrigált R^2 értékekkel (Peres-Neto et al. 2006). A direkt gradiens elemzés alapvető információval szolgál a niche alapú közösségszerveződés megismeréséhez. Az egyes vízfolyástípusok megkülönböztetésével megfigyelhetjük azt is, hogy mely környezeti változók határozzák meg az egyes vízfolyástípusok közösségeinek összetételét és milyen mértékben térnek el a közösségek egymástól a leginkább meghatározó környezeti gradiensek mentén. Az elemzés előtt a változókat korreláltattuk és csak a kevésbé korreláló változókat tartottuk meg az elemzésekhez. A nem normal eloszlású környezeti változókat a típusuknak megfelelően transzformáltuk és forward szelekcióval szűrtük (Monte Carlo randomizáció teszt 4999 futtatás), hogy redukált számú változót használjunk a végső modellhez ($P < 0.05$). A hal abundancia adatokat pedig Hellinger transzformáltuk az elemzések előtt.

A mintavételi szakaszok térbeli távolságmátrixát a vízfolyásmenti távolságok alapján készítettük el. A mintavételi szakaszok közösségeinek hasonlóságát a Jaccard (faji kompozíció) és a Bray Curtis (relatív abundancia) indexekkel számszerűsítettük. Emellett a mintavételi szakaszok környezeti hasonlóságát is egybevetettük, amihez Brown és Swan (2010) módszerét alkalmaztuk. Ennek első lépéseként a mintavételi helyeket a környezeti változók korrelációs mátrixa alapján főkomponens elemzésben hasonlítottuk össze. Az egynél nagyobb értékű főkomponenseket megtartottuk, majd a mintavételi helyek euklideszi távolságát számítottuk a főkomponens értékeiből. A helyek hasonlóságát az 1-euklideszi távolság összefüggésből

számítottuk. A páronkénti térbeli távolságok és a páronkénti közösségi és környezeti hasonlóságok közötti kapcsolatok erősségét az összefüggések közötti lineáris regresszió determinációs koefficiensével (R^2) számszerűsítettük, majd Monte Carlo permutációval teszteltük, hogy a kapcsolat szignifikáns-e ($\alpha=0,05$). A tesztre azért volt szükség, mert a páronkénti távolság értékek nem függetlenek egymástól és ezért a regressziós meredekség szórása torzít ebben az esetben. A randomizációs eljáráshoz a Pierre Legendre által írt R kódot használtuk (lásd: <http://adn.biol.umontreal.ca/~numeralecology/Rcode/>). Az elemzéseknél, ha mind a közösség-hasonlóság mind az élőhelyi hasonlóság csökken a térbeli távolsággal, az térbeli autokorrelációra utal, azaz ebben az esetben feltételezhető, hogy az élőhelyi viszonyok (niche alapú szerveződés) határozzák meg a közösségösszetételt. Ezzel szemben, ha a közösség-hasonlóság szignifikánsan csökken a térbeli távolsággal, de a környezeti hasonlóság nem változik, az a környezettől valamelyest független tényezők (diszperzió limitáltság, neutrális folyamatok) jelentőségét jelzi a metaközösség szerveződésében. Az elemzésekhez a R program metacom (Dallas, 2013) és vegan csomagjait használtuk (Oksanen et al., 2010).

2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban

A metaközösségek vízgyűjtő szintű időbeli dinamikájának megismeréséhez összesen 40 mintavételi szakaszt jelöltünk ki a Balaton vízgyűjtőjének (5775 km²) 22 patakján. A mintavételi helyek részletes leírása Sály et al. (2011) munkájában található. A vízgyűjtő igen változatos tájhasználatú jellemezhető. A vízgyűjtőn a mezőgazdasági művelésbe bevont területek dominálnak (40%), emellett viszonylag magas az erdők (28%) és a legelők és rétek aránya (12%). Az állóvizek és vizes területek aránya 14%, míg a lakott területeké 6%. A vízgyűjtő dombvidéki és síkvidéki kisvízfolyásai igen változatos élőhelyi feltételeket nyújtanak a halak számára, a jól leárnyékolt erdőben futó patakoktól a nyíltabb, makrofitonban gazdagon benőtt patakokig. A patakok általában kisebb, mint 5 m szélességűek, medrüket döntően homokos-iszap és kavics borítja. A vízgyűjtőn található völgyzárógátas halastavak számos idegen-honos faj otthonául szolgálnak, melyek állományai a patakokban is megtalálhatók.

A 40 mintavételi hely halállományát és környezeti viszonyait évente három alkalommal (tavasszal, nyáron és ősszel) mértük fel, standardizált mintavételi protokollunk alapján (Sály et al., 2011; Erős et al., 2012; 2014), ami összesen 360 mintát eredményezett (40 hely x 3 évszak x 3 év). A felmérésekhez alapvetően az előző vizsgálatnál már ismertetett halászati (150 m-hosszú szakaszok halászata elektromos halászgéppel) és élőhely-felvételezési (transzektek mentén felvett fizikai változók, vízkémiai változók, parti tájhasználati változók) eljárást alkalmaztuk. Az időbeli változások jellemzéséhez azonban számítottuk a mintavételi helyeken a mélység, sebesség és szélesség adatok variációs koefficiensét is, hogy durva léptékben becsülhessük a mintavételi szakaszok hidrológiai variabilitását. Emellett részletes tájhasználati adatokat is bevontunk a vizsgált környezeti változók sorába és mértük a mintavételi szakasz feletti vízgyűjtőegységben a CORINE 2000 tájhasználati változók arányát (CLC2000; European Environmental Agency, <http://www.eea.europa.eu>). A gyűjtött halakat határozásuk és egyedszámuk megállapítása után visszaengedtük a vízbe a gyűjtések helyszínén.

A metaközösségek szerkezetét az előző vizsgálatnál említett módon határoztuk meg Leibold és Mikkelsen (2002) és Presley et al. (2010) módszerét követve; a karakterisztikus szerkezet meghatározásához szükséges koherencia, fajkicserélődés és a fajeloszlás

határvonalainak mértéke alapján (16. ábra). E vizsgálatnál azonban minden egyes mintavételi alkalomra, azaz összesen 9 felmérésre kellett meghatározni a karakterisztikus metaközösség szerkezetét. A ritka fajokat (azokat, amelyek relatív abundanciája $< 0,1\%$ és/vagy csak egyetlen szakaszon fordultak elő) e vizsgálatban is töröltük az elemzésekből (Legendre és Legendre, 1998; Presley et al., 2009; Keith et al., 2011).

A metaközösség szerkezetét potenciálisan meghatározó legfontosabb környezeti tényezők meghatározásához többszörös lineáris regresszió elemzést alkalmaztunk, ahol a függő változók a mért abiotikus változók, míg a független változó a mintavételi helyeknek a korrespondencia elemzés első tengelyére vetített értékei voltak (lásd pl., Presley és Willig, 2010; Keith et al., 2011; Willig et al., 2011). Az elemzéseket minden mintavételi alkalomra elvégeztük. Hasonlóan az előző vizsgálatokhoz itt is változószelekciót végeztünk a fent említett módon (részletesen lásd Erős et al., 2014).

A metaközösség funkcionális variabilitásának meghatározásához három fontos funkcionális jellegcsoportot vettünk figyelembe (Olden et al., 2006; Hoeinghaus et al., 2007; Hitt és Roberts, 2012): 1) életmenet stratégia, 2) vertikális élőhelyhasználat és (3) táplálkozási csoport összetétel (1. melléklet). Az életmenet stratégiát Winemiller és Rose (1992) és Winemiller (1992) rendszerét követve határoztuk meg. E rendszerben periodikus stratégiájúak azok a nagy testméretű és nagy termékenységű fajok amelyek fiatalkori túlélése kicsi és a szülők nem gondoskodnak az ivadékról. Az opportunista stratégiájú fajok kis testűek, korai ivarérettségűek, kis termékenységűek és az ivadékok túlélési esélye is kicsi. Az ekvilibrium stratégiájú fajok kis-közepes testméretűek, ivarérettségük közepes életkorban történik, kis termékenységűek, az ivadékok túlélési esélye nagy és ivadékgondozásuk fejlett. Vertikális élőhely használat szerint két csoportba soroltuk a fajokat: bentikus vagy vízoszlopban élő. Ez a jelleg erősen meghatározza a táplálkozási stratégiát és a testmérettel együtt döntően meghatározhatja a közösség szerveződését. A halfajokat a következő robusztus csoportokba soroltuk a táplálkozásuk szerint (növényevő, mindenevő, invertív és hálévő), hasonlóan más rendszerekhez (Frimpong és Angermeier, 2010; Heino et al., 2013). A három jellegcsoport segítségével közelítő képet kaphatunk az egyes fajok funkcionális szerepéről. Emellett megkülönböztettük a fajok őshonos vs idegen-honos státuszát is, mert a környezeti tényezők hatása jelentősen különbözhet az őshonosakkal közel hasonló funkciójú, de idegen-honos fajok esetében (Olden et al., 2006). A fenti séma alapján az elemzésbe vont 39 halfajt az összesen 22 egyedi trait kombináció (sensu Erős et al., 2009b) alapján 22 funkcionális fajba tudtuk sorolni.

A funkcionális szerveződést meghatározó tényezők jelentőségének megállapításához a környezeti tényezők hatása mellett térbeli változókat is figyelembe vettünk. A mintavételi helyek térbeli elrendeződésének pontos leírásához a Moran féle sajátérték térképeket használtuk (MEM; lásd Dray et al., 2006). Ehhez először elkészítettük a mintavételi helyek páronkénti, a vízrajzi távolság szerint számított távolságmátrixát. Majd egy konnektivitási mátrixot is készítettünk, ami pontosította a mintavételi helyek szomszédsági viszonyait. Két mintavételi helyet közvetlen szomszédnak tekintettünk és 1-essel kódoltuk a kapcsolatot a mátrixban, ha közöttük nem volt más mintavételi hely és ugyanazon a vízfolyáson voltak. A többi mintavételi helyet 0-val kódoltuk. Erre a mátrixra azért volt szükség, hogy megkülönböztessük az azonos vízfolyáson található mintavételi helyeket. Emellett egy súlyozott mátrixot is készítettünk, hogy jobban kifejezzük az egyes helyek közötti térbeli kapcsolatokat. A következő súlyozást alkalmaztuk:

$$S_{ij} = 1 - (D_{ij} / \max(D_{ij})),$$

ahol S_{ij} az i és j helyek közötti kapcsolat súlya, D_{ij} a az i és j helyek közötti közötti vízfolyásmenti távolság, míg $\max(D_{ij})$ a vízfolyásmátrix maximális értéke. Végül a konnektivitási és a súlyozott mátrixot elemenként összeszoroztuk (Hadamard szorzat), ami egy olyan, térben súlyozott mátrixot eredményezett, ami pontosan leírta a mintavételi helyek konnektivitási és távolsági viszonyait, egyetlen mátrixba sűrítve az információt. Ennek a mátrixnak a pozitív sajátértékeit használtuk fel térbeli változókként (MEM változók) a további statisztikai elemzésekhez (részletesen lásd Dray et al., 2006).

Parciális triád elemzést (PTA) alkalmaztunk, hogy feltárjuk a halközösségek általános funkcionális összetételét és meghatározzuk ennek időbeli konzisztenciáját vagy változásait (Thioulouse és Chessel 1987; Thioulouse et al., 2004). E viszonylag kevésbé ismert módszer igen alkalmas arra, hogy 3-as adattáblákat (ún. adatkockákat) kezeljen. Jelen esetben a funkcionális fajok abundancia hely mátrixát és annak időbeli változásait. A PTA két egymást követő lépésből áll, az interstruktúra és a kompromisszum elemzésekből. Az interstruktúra elemzés az egyes (időbeli) adattáblák jelentőségéről informál. Azt mutatja meg, hogy ezek milyen mértékben befolyásolják az általános (referencia vagy konszenzus) mintázatot. A kompromisszum elemzésben az átlagos referencia mátrix (kompromisszum tábla) számolódik, ami az egyes táblák közös mintázatát foglalja össze súlyozott átlag formájában. Ebben az esetben a súlyok a korábbi interstruktúra elemzésből számolódnak, mégpedig úgy, hogy az átlagos kovariancia az (időbeli) adattáblák között maximalizálva legyen (Pavoine et al., 2007). A kompromisszum táblát használtuk ezután főkomponens elemzéshez, ami jól feltárja így a minden táblában leginkább közös mintázatot. A funkcionális fajok abundancia adatait Hellinger transzformáltuk (Legendre és Gallagher, 2001). A ritka fajokat (azokat, amelyek relatív abundanciája $<0,1\%$ és/vagy csak egyetlen szakaszon fordultak elő) ebben az esetben is töröltük az elemzésekből (Legendre és Legendre 1998; Sharma et al., 2011). A PTA elemzés eredményét három index segítségével lehet értelmezni. Ezek, az RV koefficiens, a tábla súlyok (α_k) és a $\cos^2$ értékek. Az RV koefficiens és a tábla súlyok az interstruktúra elemzés közben számolódnak. Az RV koefficiens az egyedi adattáblák páronkénti vector korrelációi és ezért a hasonlóságot mutatják a különböző időpontok között (Robert és Escoufier, 1976). A tábla súly (α_k) az adott tábla (k) hozzájárulását mutatja a kompromisszum táblához. A táblasúlyok négyzetes összege 1. A $\cos^2$ értékek olyan vektorok, amik azt mutatják, hogy egy adott tábla mekkora részét öleli fel a kompromisszum tábla.

A halközösségek funkcionális szerkezetét meghatározó környezeti és térbeli tényezők jelentőségének számszerűsítéséhez redundancia analízist alkalmaztunk, amit a variancia felosztás módszerével egészítettünk ki (Legendre és Legendre, 1998; Peres-Neto et al., 2006). Az elemzéseket a fent ismertetett adatelőkészítő lépések (transzformálás, változók szelekciója) után végeztük el. A funkcionális struktúrában rejlő teljes varianciát felosztottuk a) tisztán környezeti komponensre (amit kizárólag a környezeti változók határoznak meg), b) térben struktúrált környezeti komponensre (amit a térbeli és környezeti változók együttesen határoznak meg), c) tisztán térbeni komponensre (amit a kizárólag a térbeli változók magyaráztak) és d) megmagyarázatlan (reziduális) komponensre (Peres-Neto et al., 2006). Külön redundancia elemzéseket és variancia felosztást végeztünk minden egyes alkalomra (9), hogy megnézzük, miként változik, azaz mennyire állandó a térbeli és környezeti komponensek jelentősége a metaközösség szerveződésében. Készítettünk emellett egy általános összefoglaló

vagy konszenzus variancia felosztást is, amihez a PTA elemzés kompromisszum tábláját használtuk fel. A térinformatikai elemzéseket a Quantum GIS program (Quantum GIS Development Team, 2010), míg a statisztikai elemzéseket az R program segítségével végeztük (R Development Core team, 2011) a spacemakeR (Dray, 2010), ade4 (Dray és Dufour, 2007) és vegan (Oksanen et al., 2010) programokat használva.

EREDMÉNYEK

1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban

A metaközösségek szerkezetét feltáró elemzéssel négy karakterisztikus metaközösség szerkezetet tudtunk megkülönböztetni, a vízfolyások típusától függően (7. táblázat). A vízfolyáshálózat szintjén a metaközösség clementsai eloszlás mintázatot mutatott, amit a pozitív koherencia, a szignifikáns fajkicserélődés és a viszonylag éles határvonalak jeleztek a fajok eloszlás mintázatában. A patakokra a kvázi-clementsai (pozitív koherencia, nem szignifikáns fajkicserélődés és a viszonylag éles határvonalak a fajeloszlásban), míg a folyókra gleasoni mintázat (pozitív koherencia és éles határvonalak nélküli fajkicserélődés) volt a leginkább jellemző. A dombvidéki és a síkvidéki vízfolyásokban is kvázi-clementsai mintázat volt megfigyelhető. Végül kvázi clementsai eloszlás mintázatot találtunk a síkvidéki folyókban és dombvidéki patakokban, míg random eloszlást a síkvidéki patakokban és dombvidéki folyókban.

7. Táblázat. Metaközösségszerkezet és domináns mintázatok az egyes vízfolyástípusokban. A hierarchikus elemzések a következő szinteken történtek: 1) teljes vízfolyáshálózat szintje, amikor minden vízfolyástípus adatát egy elemzésben értékeltük (HL, LL, S és R típusok kombinációja); 2) domvidéki/síkvidéki (HL/LL) és patak/folyó (S/R) szerinti elkülönítés; 3) vízfolyástípusok szerinti elkülönítés (HLS, HLR, LLS, LLR). Abs: A beágyazott abszenciák száma az ordinált (korrespondancia analízis első tengelye szerint) mátrixban. M: Morisita index értéke. Az átlag és az SD értékek a nullmátrix 1000-szeres iterációjából születtek. Részletesen lásd a módszerekben.

	Koherencia				Fajkicserélődés				Határvonal csoportosulás		Koherencia	Fajkicserélődés	Csoportosulás	EMS szerkezet
	Abs	P	Átlag	SD	Re	P	Átlag	SD	M	P				
Összes	593	<0,001	864,097	33,663	23830	<0,001	9402,465	3219,895	2,722	<0,001	Pozitív	Pozitív	Pozitív	Clements
HL	223	<0,001	357,540	24,738	4841	0,840	4532,232	1533,393	3,969	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	Kvázi-Clements
LL	203	<0,001	290,900	20,209	2611	0,740	2939,217	989,049	2,409	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	Kvázi-Clements
S	194	<0,001	331,873	22,193	6232	0,226	4490,704	1436,682	2,598	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	Kvázi-Clements
R	203	<0,001	311,137	17,917	9190	<0,001	2218,352	721,245	1,134	0,226	Pozitív	Pozitív	NS	Gleasonian
HLS	48	<0,001	122,719	12,697	1006	0,374	1408,34	455,698	3,826	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	Kvázi-Clements
HLR	74	0,249	84,188	8,835	860	0,170	617,969	176,481	1,515	0,071	NS	NS+	Pozitív	Random
LLS	85	0,173	98,557	9,955	795	0,553	972,833	299,867	1,766	0,019	NS	NS+	Pozitív	Random
LLR	76	0,018	98,076	9,369	776	0,878	742,201	220,581	2,736	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	Kvázi-Clements

8. táblázat. A közösséghasonlóság csökkenése (distance decay) a térbeli távolsággal az egyes vízfolyástípusokban jelenlét/hiány (Jaccard) és abundancia (Bray-Curtis) adatok alapján. b: a regressziós koefficiens meredeksége. A hierarchikus elemzések a következő szinteken történtek: 1) teljes vízfolyáshálózat szintje, amikor minden vízfolyástípus adatát egy elemzésben értékeltük (HL, LL, S és R típusok kombinációja); 2) dombvidéki/síkvidéki (HL/LL) és patak/folyó (S/R) szerinti elkülönítés; 3) vízfolyástípusok szerinti elkülönítés (HLS, HLR, LLS, LLR).

	Jaccard			Bray-Curtis		
	b	adj R ²	P	b	adj R ²	P
Összes	< -0,001	0,016	<0,001	< -0,001	0,011	<0,0001
HL	< -0,001	0,016	0,005	< -0,001	0,003	0,158
LL	< -0,001	0,012	0,046	< -0,001	0,001	0,379
S	< -0,001	0,009	0,030	< -0,001	0,015	0,014
R	< -0,001	0,023	0,008	< -0,001	0,009	0,066
HLS	< -0,001	0,045	0,020	< -0,001	0,042	0,022
HLR	< -0,001	0,168	<0,001	< -0,001	0,002	0,307
LLS	< -0,001	0,007	0,241	< -0,001	0,014	0,167
LLR	< -0,001	0,009	0,205	< -0,001	0,010	0,207

9. táblázat. A környezeti hasonlóság csökkenése (distance decay) a térbeli távolsággal az egyes vízfolyástípusokban. b: a regressziós koefficiens meredeksége. A hierarchikus elemzések a következő szinteken történtek: 1) teljes vízfolyáshálózat szintje, amikor minden vízfolyástípus adatát egy elemzésben értékeltük (HL, LL, S és R típusok kombinációja); 2) dombvidéki/síkvidéki (HL/LL) és patak/folyó (S/R) szerinti elkülönítés; 3) vízfolyástípusok szerinti elkülönítés (HLS, HLR, LLS, LLR).

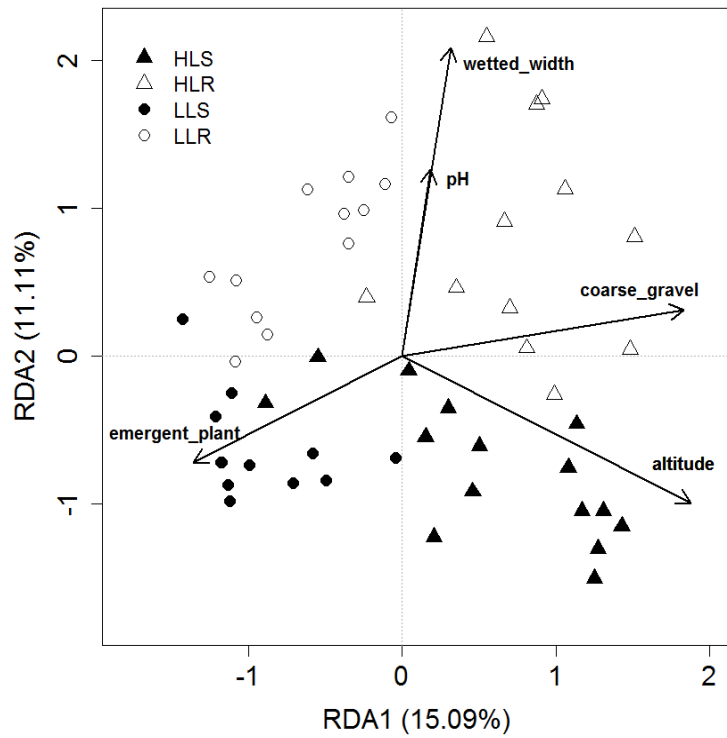
	Környezeti hasonlóság		
	b	adj R ²	P
Összes	< -0,001	0,003	0,032
HL	< -0,001	0,001	0,508
LL	< -0,001	0,015	0,025
S	< -0,001	0,008	0,047
R	< -0,001	0,001	0,252
HLS	< -0,001	0,009	0,160
HLR	< -0,001	0,016	0,951
LLS	< -0,001	0,014	0,770
LLR	< -0,001	0,017	0,147

A vízfolyáshálózat szintjén végzett redundancia elemzés (RDA) a halközösség összetételében rejlő variancia 32,6%-t magyarázta (18. ábra). Az egyes vízfolyás típusok halközösségei viszonylag jól elkülöníthetőek voltak egymástól, ami alátámasztja a clementszi metaközösség szerkezet létét. Az RDA első tengelye a teljes variancia 15,1%-t, míg a teljes magyarázott variancia 46,2%-t ölelte fel. A halközösség változásaival összefüggésbe hozható, az első tengelyen érvényre jutó környezeti gradienst leginkább a tengerszint feletti magasság, az aljzatösszetétel változásai és az emergens növények borítása határozta meg. Ez a tengely tehát elsősorban a dombvidéki és a síkvidéki vízfolyások halközösségeit különítette el egymástól. Az RDA második tengelye a teljes variancia 11,1%-t, míg a teljes magyarázott variancia 34,0%-t foglalta magába. Ez a tengely a halközösségek változásait leginkább a vízfolyás szélesség és kisebb mértékben a pH gradienssel magyarázta, azaz e tengely mentén döntően a patakok és a folyók halközösségei különültek el. A legkisebb hierarchikus szinten, a

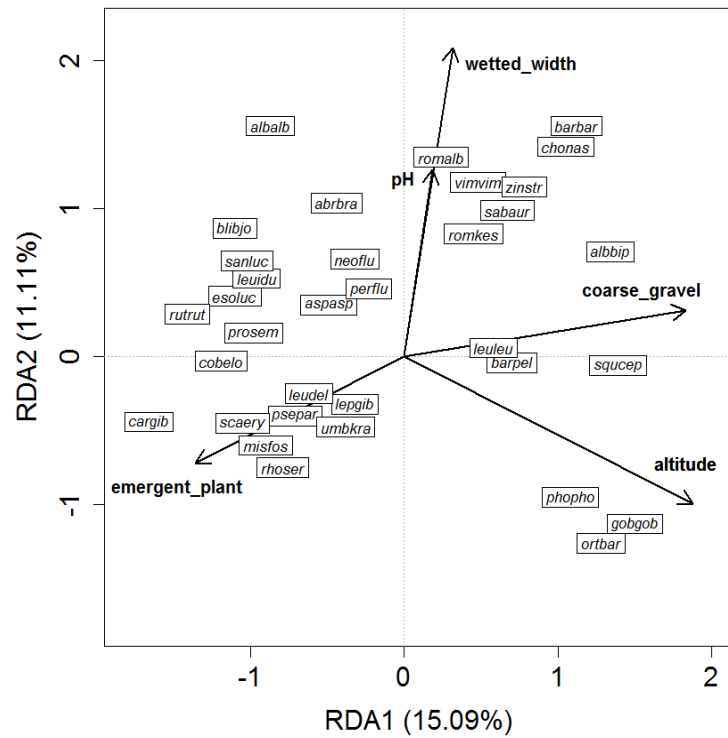
vízfolyás típusokon belül (HLS, LLS, HLR, LLR) a közösségek már rövid gradiens mentén változtak, de típuson belül viszonylag nagy variabilitást mutattak.

Az egyes vízfolyástípusokban előforduló fajok és relatív abundanciájukkal leginkább korreláló környezeti tényezők a 18. ábrán láthatók. A dombvidéki patakokat leginkább jellemző fajok a kövi csík (*Barbatula barbatula*), a fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*), a fenékjáró küllő (*Gobio ubtusirostris*) és a domolykó (*Squalius cephalus*) voltak. A síkvidéki patakra jellemző fajok a vörösszárnýú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), a réti csík (*Misgurnus fossilis*), a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) és az idegen-honos ezüstkárász (*Carassius gibelio*) voltak. A dombvidéki folyók tipikus fajai a márna (*Barbus barbus*), a paduc (*Chondrostoma nasus*), a szilvaorrú keszeg (*Vimba vimba*) és a német bucó (*Zingel streber*) voltak. A síkvidéki folyókra leginkább jellemző fajok pedig a kűsz (*Alburnus alburnus*), a dévérkeszeg (*Abramis brama*), a karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) és a süllő (*Sander lucioperca*) voltak. Ezek az eredmények az egyes vízfolyástípusokat jellemző halfajokról nagymértékben megegyeznek korábbi felmérési eredményeinkkel (3. táblázat).

(a)



(b)



18. ábra. A környezeti tényezők és a mintavételi helyek/vízfolyástípusok (a), illetve a környezeti tényezők és a halfajok összetételének (b) kapcsolatát mutató redundancia elemzés. A varianciarány a teljes közösség variáciájából a környezeti tényezők által magyarázott hányadot mutatja. A fajok kódjának rövidítése az 1. mellékletben található. HLS: dombvidéki kisvízfolyások; LLS: síkvidéki kisvízfolyások; HLR: dombvidéki folyók; LLR: síkvidéki folyók.

A halközösségek hasonlósága 3 esetben szignifikánsan csökkent a mintavételi helyek távolságával a prezencia/abszencia (Jaccard index) és 7 esetben a relatív abundancia (Bray-Curtis) adatoknál, az összesen 9 összefüggésből (8. táblázat). A kapcsolat erőssége (a magyarázott variancia) azonban rendkívül kicsi volt (szignifikáns R^2 értékek 0,012 és 0,045 között változtak, a dombvidéki folyók kivételével, ahol az R^2 érték 0,168 volt). A mintavételi helyek környezeti változókon alapuló páronként távolsága 3 esetben változott szignifikánsan a térbeli távolsággal (9. táblázat). Azonban a magyarázott variancia (R^2 érték) ezekben az esetekben is nagyon kicsi volt.

2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban

Összesen 39 halfaj 71291 egyedét gyűjtöttük a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban a három éves felméréssorozat alatt. A 39 fajból 15 volt nagyon ritka előfordulású; ezeket a fajokat kihagytuk az elemzésekből. A metaközösség szerkezete viszonylag állandó volt időben. A közösség kvázi-clementszi struktúrával volt jellemezhető a kilencből nyolc alkalommal, egyedül 2008 tavaszán mutatott gleasoni eloszlást (10. táblázat). A többszörös regresszió elemzések szerint a halközösség összetételében mutatkozó gradiens (CoA1 tengely mentén) jól prediktálható volt az elemzésbe vont környezeti változókkal (11. táblázat). A korrigált R^2 -értékek 0,479 és 0,774 között változtak (11. táblázat). A magyarázó környezeti változók nem minden alkalommal voltak ugyanazok. A legfontosabb és viszonylag állandó változók a tengerszint feletti magasság, a víztározók és halastavak területe és az oxigén koncentráció voltak.

10. Táblázat. Metaközösségszerkezet és domináns mintázatok az egyes mintavételi alkalmakkor a Balaton vízgyűjtőjén. Sp: tavasz; Su: nyár; Au: ősz. Abs: A beágyazott abszenciák száma az ordinált (korrespondencia analízis első tengelye szerint) mátrixban. M: Morisita index értéke. Az átlag és az SD értékek a nullmátrix 1000-szeres iterációjából születtek. Részletesen lásd a módszerekben.

Dátum	Koherencia				Fajkicserélődés				Határvonal csoportosulás		Koherencia	Fajkicserélődés	Határvonal csoportosulás	Best fit Structure
	Abs	P	Átlag	SD	Re	P	Átlag	SD	M	P				
Sp-2008	333	<0,001	418,5	24,5	13320	0,013	8069,2	2121,6	0,98	0,504	Pozitív	Positive	NS	Gleasonian
Su-2008	292	0,002	385,8	30,4	9215	0,826	8774,7	1997,0	1,85	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Au-2008	243	<0,001	381,5	31,8	11180	0,261	9118,1	1833,9	1,60	0,006	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Sp-2009	267	<0,001	416,7	26,3	13609	0,169	1069,7	2115,9	2,39	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Su-2009	271	<0,001	403,3	32,7	14541	0,110	10738,1	2379,2	1,59	0,008	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Au-2009	344	0,0387	403,4	28,7	10109	0,286	7983,9	1991,8	1,52	0,013	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Sp-2010	287	<0,001	424,1	36,9	14155	0,386	12090,2	2382,4	1,77	0,003	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Su-2010	280	<0,001	415,9	33,9	17707	0,182	13937,4	2827,1	2,06	<0,001	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements
Au-2010	290	0,0029	396,4	35,7	12230	0,100	9104	1897,6	1,65	0,002	Pozitív	NS+	Pozitív	K vázi-Clements

11. táblázat. A halközösségi grádiens (korrespondencia analízis első tengelye, függő változó) és a környezeti változók (magyarázó változók) közötti többszörös lineáris regressziók egyenletei az egyes mintavételi alkalmakkor. tszfm: tengerszint feletti magasság.

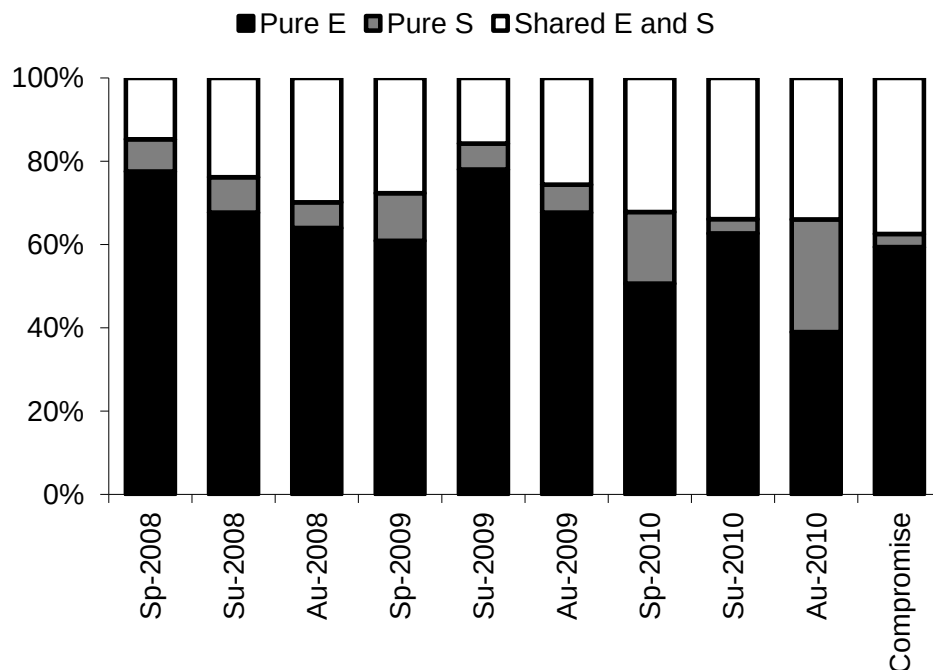
Dátum	Regresszió egyenlete	F	P	R ² adj
Sp-2008	$y = 0,569 (\text{tszfm}) - 0,396 (\text{tó terület}) + 0,223 (\text{oldott oxigén koncentráció})$	45,41	<0,001	0,774
Su-2008	$y = -0,581 (\text{tszfm}) + 0,397 (\text{tó terület})$	40,40	<0,001	0,669
Au-2008	$y = -0,702 (\text{tszfm})$	36,89	<0,001	0,479
Sp-2009	$y = -0,518 (\text{tszfm}) + 0,471 (\text{tó terület})$	41,41	<0,001	0,675
Su-2009	$y = -0,516 (\text{tszfm}) + 0,325 (\text{tó terület}) - 0,296 (\text{oldott oxigén koncentráció})$	25,80	<0,001	0,656
Au-2009	$y = -0,764 (\text{tszfm})$	53,33	<0,001	0,573
Sp-2010	$y = -0,492 (\text{tszfm}) + 0,442 (\text{tó terület})$	29,97	<0,001	0,598
Su-2010	$y = -0,557 (\text{tszfm}) + 0,322 (\text{tó terület}) - 0,288 (\text{oldott oxigén koncentráció})$	32,51	<0,001	0,708
Au-2010	$y = 0,489 (\text{tszfm}) - 0,179 (\text{CV mélység}) + 0,366 (\text{iszap}) - 0,279 (\% \text{ vizes élőhely})$	16,64	<0,001	0,616

táblázat), amikor a viszonylag magas vízállás befolyásolhatta a mintavétel hatékonyságát vagy némiképp a halközösség funkcionális összetételét.

12. táblázat. Az egyedi adattáblák páronkénti vektor korrelációs koefficiensei (RV), tábla súlyuk (α_k) és $\cos^2$ értékeik. SP, tavasz; SU, nyár; AU, ősz. Az RV koefficiensek és a tábla súlyok az interstruktúra elemzés közben számolódnak. Az RV koefficiensek az egyedi adattáblák páronkénti vektor korrelációi és ezért a hasonlóságot mutatják a különböző időpontok között (Robert és Escoufier, 1976). A tábla súly (α_k) az adott tábla (k) hozzájárulását mutatja a kompromisszum táblához. A táblasúlyok négyzetes összege 1. A $\cos^2$ értékek olyan vektorok, amik azt mutatják, hogy egy adott tábla mekkora részét öleli fel a kompromisszum tábla.

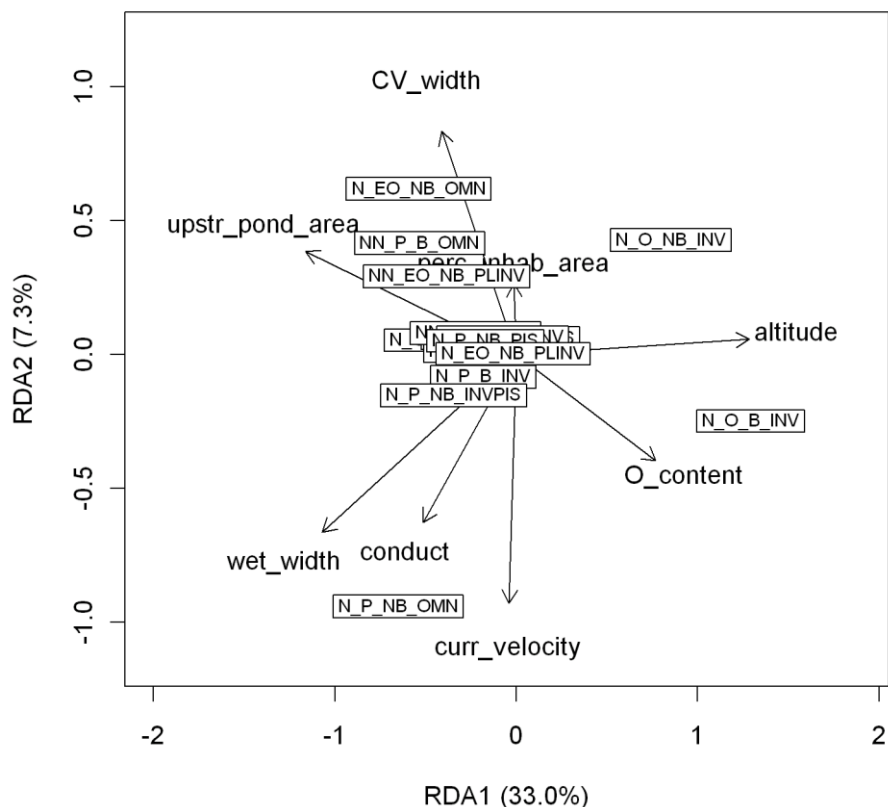
	RV coefficients									Table weight (α_k)	$\cos^2$
	2008SP	2008SU	2008AU	2009SP	2009SU	2009AU	2010SP	2010SU	2010AU		
2008SP	1									0.35	0.87
2008SU	0.75	1								0.35	0.87
2008AU	0.7	0.74	1							0.33	0.83
2009SP	0.73	0.69	0.6	1						0.34	0.83
2009SU	0.68	0.76	0.68	0.74	1					0.35	0.88
2009AU	0.64	0.71	0.67	0.62	0.77	1				0.34	0.84
2010SP	0.72	0.61	0.59	0.62	0.62	0.59	1			0.32	0.78
2010SU	0.67	0.67	0.64	0.61	0.72	0.66	0.57	1		0.33	0.82
2010AU	0.6	0.5	0.51	0.55	0.53	0.52	0.52	0.59	1	0.28	0.7

A mintavételi helyek térbeli konfigurációja a tájban és a környezeti változók egyaránt befolyásolták a halközösség funkcionális szerkezetét. A teljes magyarázott variancia viszonylag alacsony volt, 33,2% és 47,0% között változott az egyes mintavételi alkalmak között. A tisztán környezeti változók részesedése a magyarázott varianciából 39,0% (2010 ősze) és 78,0% (2009 nyara) változott (20. ábra). A táji szintű és a vízfolyáson belüli (lokális) változóknak egyaránt szerepe volt a funkcionális szerkezet alakulásában, amelyek közül a legfontosabbak a következők voltak: tengerszint feletti magasság, a vízfolyás átlagos szélessége és a szélesség időbeli variabilitása, a vízáramlás sebessége, a víztározók és halastavak területe és az oxigén koncentráció. A tisztán térbeli változók magyarázó ereje nagymértékben változott időben, 3,4% (2010 nyara) és 27,0% (2010 ősze) között. Végül a közös (i.e. azaz a környezeti és térbeli változók által egyaránt magyarázott, egymástól el nem választható hatás) variancia frakció aránya is viszonylag jelentős mértékben 14,7% (2008 tavasza) és 34,0% (2010 ősze) között változott.



20. ábra. A tisztán környezeti (Pure E), tisztán térbeli (pure S) és a szét nem választható ún közös (shared E és S) varianciarányad részesedése a teljes varianciából (%) az egyes mintavételi alkalmakra és a kompromisszum (compromise) tábla adathalmaza alapján. Sp: tavasz; Su: nyár; Au: ősz.

A kompromisszum adattáblán nyugvó variancia felosztás adta a legnagyobb magyarázott variancia értéket (52,7%). A tisztán környezeti változók és a környezeti és térbeli változók által együttesen magyarázott (azaz a szét nem választható) variancia az összes magyarázott variancia 59,4% és 37,5%-t képezte, míg a tisztán térbeli komponens értéke mindössze 3,1% volt. A legfontosabb környezeti változók ugyanazok voltak, mint az egyedi (évszakos) adattáblák elemzésénél is jelentősnek bizonyult változók. Ezek közül is a tengerszint feletti magasság korrelált leginkább az őshonos, opportunistá stratégiájú, invertívó funkciójú fajok mennyiségével (21. ábra). Az őshonos, periódikus stratégiájú, omnivór táplálkozású, vízoszlopban élő fajok mennyisége növekedett a növekvő víz szélességgel, vízáramlási sebességgel és konduktivitással. Végül a víztározók és halastavak területe és a vízszélesség variabilitása határozta meg leginkább az idegen-honos, változatos funkciójú fajok mennyiségét és az őshonos, ekvilibrium-opportunistá életmenet stratégiájú, vízközt élő omnivór fajok mennyiségét.



21. ábra. A környezeti változók és a funkcionális fajok (csoportok) közötti kapcsolatot ábrázoló parciális redundancia analízis (RDA) eredménye. A fajok kódjai a következők (lásd még x. melléklet). Státusz: N, őshonos, NN, idegen-honos. Életmenet-stratégia: E, ekvilibrum; O, opportunist, P, periódikus és átmeneti stratégiák (pl. EO). Vízoszlop szerinti élőhelyhasználat: B, bentikus; NB, vízoszlopban élő. Táplálkozás: (HERB) herbivór, (INV) invertívór, (OMN) omnivór, (PIS) piscivór, (PLA) planktivór és átmeneti táplálkozási stratégia (pl. INV PIS). A környezeti változók kódjai a következők: CV width: a vízmélység variációs koefficiense, upstr_pond_area: a mintavételi szakasz feletti tavak összterülete a vízfolyáson; altitude: tengerszint feletti magasság; O_content: oxigén koncentráció; curr_velocity: áramlási sebesség; conduct: konduktivitás; wet_width: vízszélesség.

KÖVETKEZTETÉSEK

1. vizsgálat: Hal metaközösségek szerveződése vízfolyás típusokban

Ebben a fejezetben egymást hatékonyan kiegészítő adatelemző módszereket használtunk arra a célra, hogy feltárjuk hal metaközösségek szerkezetét és szerveződésüket meghatározó tényezők jelentőségét vízfolyásokban. A metaközösségek szerkezetét feltáró elemzés (Leibold és Mikkelsen, 2002; Presley et al., 2010) egy újfajta lehetőséget kínált arra, hogy meghatározhassuk a domináns metaközösség mintázatokat hierarchikusan felépülő vízfolyás típusokban. A teljes vízfolyáshálózat szintjén clementsai struktúrát azonosítottunk, ami a fajok eloszlásában mutatkozó csoportosulásra és niche alapú közösségszerveződés jelentőségére utal a hosszú környezeti gradiensek mentén (Heino et al., 2015c). Az alacsonyabb hierarchikus szinteken kvázi-clementsai struktúra volt domináns, ami kevésbé erős fajeloszlási mintázatra

utal, összhangban az egyes vízfolyás típusokban mutatkozó rövidebb környezeti gradienssel (Presley et al., 2010; Erős et al., 2014). A redundancia elemzés segítségével azonosíthatóak voltak azok a környezeti változók, amelyek döntő szerepet játszhatnak a közösségszerkezet kialakításában. Az elemzés egyben igazolta a vízfolyás típusok halközösségeinek elválását a domináns környezeti gradiensek mentén és ez által támogatta a clements-i mintázateloszlásra vonatkozó eredményt a vízfolyáshálózat szintjén. A teljes magyarázott variancia hasonló mértékű, sőt kis mértékben magasabb is volt, mint a más ökorégiókban mért értékek (Göthe et al., 2013; Grönroos et al., 2013; Henriques-Silva et al., 2013; Heino et al., 2015a, c). A domináns fajok eloszlására vonatkozó eredmények megerősítették korábbi vizsgálataink eredményeit a halközösségek összetételéről vízfolyásokban (Erős, 2007), ami összhangban van egyéb ökorégiókban tapasztalt eredményekkel (Lasne et al., 2007; Penczak et al. 2012).

Hiányos ismeretekkel rendelkezünk a halközösségek összetételének változásáról a térbeli távolság függvényében (DDR). Maloney és Munguia (2011) vizsgálatai rámutattak, hogy mind a kutatási terület térbeli kiterjedése (extent) mind pedig az élőhelyi heterogenitás befolyásolhatja a DDR-t vízfolyások hal és makroszkópikus gerinctelen közösségeinél. A kutatók azonban nem vizsgálták a niche alapú folyamatok jelentőségét és nem vették figyelembe a mintavételi helyek térbeli pozícióját sem a vízgyűjtőn (periférikus kisvízfolyás vs csomópontként szolgáló folyó) az eredményeik értelmezésénél. Az általunk vizsgált vízfolyástípusok többségében szignifikánsan negatív kapcsolat mutatkozott a halközösségek hasonlósága és a térbeli távolság között, a várakozásunknak megfelelően. Azonban a magyarázott variancia értéke nagyon kicsi volt minden esetben. Az eredmények szerint tehát a diszperziós folyamatok (vándorlás a helyek között, neutrális dinamika vagy tömeghatás folyamatok) nem befolyásolták biológiailag jelentős módon a halközösségek szerveződését. A mintavételi helyek környezeti hasonlósága nem vagy szintén csak értelmezhetetlenül kis mértékben változott a mintahelyek térbeli távolságával (9. táblázat), ami igazolja, hogy a mért környezeti változókkal való térbeli autokorreláció nem befolyásolhatta érdemben a halközösségek DDR összefüggéseit.

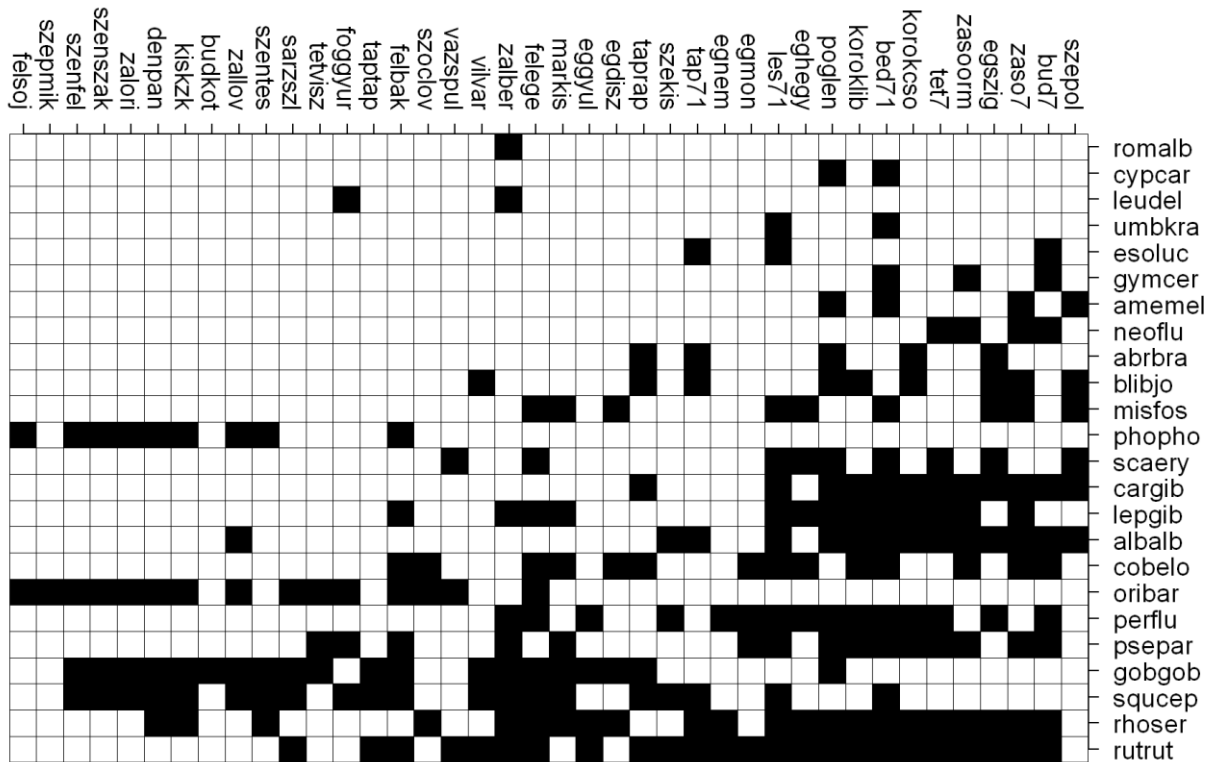
Az ökológiában kiemelt jelentősége van a skálázásnak; az eredmények minden esetben csak egy adott tér és időléptéken belül általánosíthatók (Dungan et al., 2002). Különösen igaz ez a DDR vizsgálatánál, ahol egy adott térbeli gradiens mentén vizsgáljuk a közösségek hasonlóságát. Mi egy ökorégióon belül és 5-1500 km hosszú térbeli gradiens mentén tanulmányoztuk a halközösség hasonlóságát. Hosszabb térbeli gradiens mentén, ahol már a fajkészletben is változások lennének vélhetően erősebb DDR-t találtunk volna. Ebben az esetben a fajkeletkezési mechanizmusoknak nagyobb jelentősége van mint akár a niche szerveződési, akár a lokális vándorlási folyamatoknak a közösségek hasonlósági mintázatának alakításában (Maloney és Munguia, 2011; Heino és Alahuhta, 2015). Az élőhelyek fragmentációja szintén nagymértékben befolyásolhatja a vándorlási folyamatokat az ember által erősen módosított tájban; a vízfolyásokban élő halak pedig különösen sérülékenyek a fragmentációra (Fagan, 2002; Perkin és Gido, 2012; Erős és Grant, 2015). Ennek ellenére, eredményeink szerint a mintavételi helyek fragmentációja nem korlátozta jelentős mértékben a halközösségek szerkezetét ebben az ökorégióban, sem a patakokban sem a folyókban. Annak ellenére tehát, hogy számos barrier korlátozhatja a halak vándorlását a Kárpát-medence vízfolyásaiban (tározók, mederlépcsők stb) ezek a fragmentációs hatások még nem befolyásolták alapjaiban a metaközösségek ökorégió léptékű szerveződését.

A DDR-ban mutatkozó mintázatok függhetnek az alkalmazott hasonlósági/távolsági indextől is, ezt azonban még más dolgozatokban nem vizsgálták (pl. Soininen et al., 2007). Eredményeink szerint mind a Jaccard mind a Bray-Curtis indexeknél nagyon kis mértékű csökkenést tapasztaltunk a halközösségek hasonlóságában a térbeli távolsággal, bár a szignifikancia szintek nagymértékben változtak az indextől vagy a vízfolyástípustól függően. A DDR hét esetben volt szignifikáns a kilencből a Jaccard indexnél és három esetben a Bray-Curtis indexnél. Az eredmények igazolják, hogy a DDRe vonatkozó következtetések függhetnek attól, hogy presencia/absencia vagy relatív abundancia adatokkal végezzük el az elemzéseket; amit a jövőben érdemes jobban figyelembe venni, különösen az erősebb kapcsolatot mutató összefüggéseknél. A mi vizsgálatunkban a fajösszetételben mutatkozó kis különbségek a részvízgyűjtők között is eredményezhették a gyenge DDRt több vízfolyástípusban is, szemben a relatív abundancia adatokkal, amelyek nagy mértékű variabilitást mutathatnak a térbeli távolságtól függetlenül. Ezek a kicsi fajösszetételbeli különbségek (egy-egy faj hiányzása egy vízgyűjtőn) jelezhet emberi hatásokat vagy múltbeli diszperziós akadályokat. Azonban, ismételten, a magyarázott variancia oly kis mértékű, hogy vándorlási folyamatok (és itt a térbeli távolság) látszólag nem befolyásolták jelentős mértékben a vízfolyástípusok közösségeinek szerkezetét az ökorégió szintjén. Összefoglalásul, eredményeink azt igazolják, hogy a környezeti tényezőknek, azaz a niche alapú közösségszerveződésnek jóval nagyobb szerepe van a halközösségek szerveződésében patakokban és folyókban egyaránt, mint a vándorlási folyamatoknak (diszperzió limitáltság, tömeghatás, neutrális hatások).

2. vizsgálat: Hal metaközösségek időbeli dinamikája a Balaton vízgyűjtő patakjaiban

A hal metaközösség szerkezete viszonylag állandónak mutatkozott időben a Balaton vízgyűjtő patakjaiban. Kvázi-clementsai szerkezet volt a domináns mintázat 8 alkalommal, míg Gleasoni eloszlást egyetlen alkalommal tapasztaltunk. A Balaton vízgyűjtőjén, azaz egy kisebb térbeli skálán észlelt eredményeink megerősítik az országos léptékben végzett felméréseink eredményét, amely szintén azt mutatta, hogy kisvízfolyások domináns metaközösség mintázata a kvázi-clementsai szerkezet.

A kvázi-Clementsai szerkezetet a pozitív koherencia, a nem szignifikáns fajkicserélődés (turnover) és a pozitív határvonalalkialakulás a fajok eloszlási mintázatában (boundary clumping) jellemzi. A vízgyűjtő kisvízfolyásaiban számos gyakori faj szinte minden víztestben előfordult, míg néhány faj a csupán a CoA 1 tengely által leírt grádiens egyik vagy másik végén fordult elő. Például a kövi csík (*Barbatula barbatula*) és a fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*) a dombvidéki patakok jellegzetes karakterfajai voltak, ezzel szemben a réti csík (*Misgurnus fossilis*), a sügér (*Perca fluviatilis*) és számos ritkább előfordulású halfaj a síkvidéki patakokban voltak viszonylag gyakori előfordulásúak, mely vizek sokkal változatosabb halállomány összetétellel voltak jellemezhetők (22. ábra). Emellett több faj, mint pl. a domolykó (*Squalius cephalus*), a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*), a fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) és a bodorka (*Rutilus rutilus*) a teljes grádiens mentén előfordultak. Ez a fajeloszlási mintázat is jelzi, hogy a fajkicserélődés nem határozott a szerveződést meghatározó környezeti grádiens mentén, azonban néhány faj azonos módon válaszol a környezeti háttérgrádiensre.



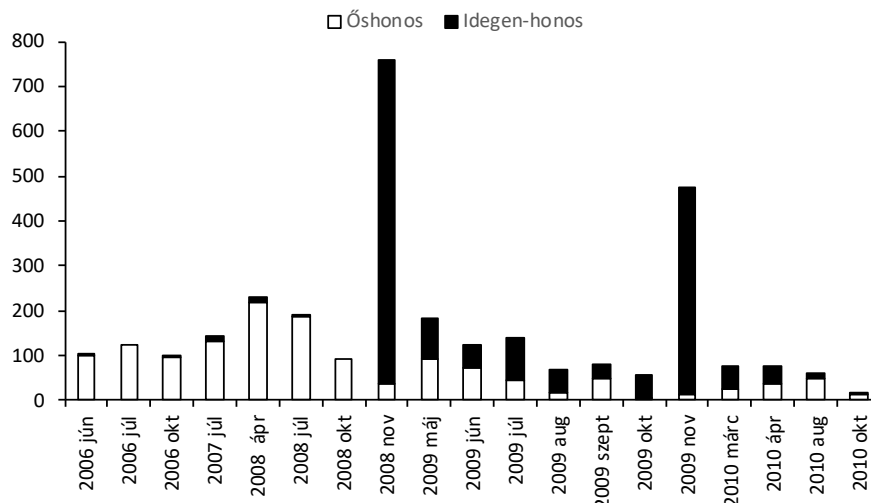
22. ábra. Példa a leggyakoribb metaközösség szerkezetre: A fajok előfordulási mintázata kvázi-Clements szerkezet esetén (2009 tavaszán végzett gyűjtés alapján). A helyek sorrendje a korrespondencia analízis első tengelye szerinti sorrendet követi. A fajok kódja az 1. mellékletben található.

A halállomány összetételével korreláló legfontosabb abiotikus változók a mintavételi hely tengerszint feletti magassága, a tavak területe és a víz oxigéntartalma voltak. A vízfolyásokon létesített ún völgyzárógátas halastavak leginkább a síkvidéki területeken találhatók (Sály et al., 2011; Erős et al., 2012), míg a tengerszint feletti magasság és az oxigéntartalom változása a dombvidéki-síkvidéki élőhelyi grádiens jelentőségét mutatja a halközösségek szerveződésében. A kvázi-metaközösség szerkezetet kialakító legfontosabb környezeti gradiens tehát táji léptékben érvényesült és a dombvidéki és síkvidéki kisvízfolyások közötti élőhelyi különbségekkel volt leginkább indokolható.

A halállomány funkcionális összetételének tér és időbeli változásainak jellemzésére használt ordinációs elemzések megerősítették a metaközösség taxonómiai szerkezetének jellemzésére alkalmazott módszerekkel nyert eredményeket. A parciális triád elemzés feltárta, hogy a közösség funkcionális összetétele viszonylag állandó volt a mintavételi helyek közötti összehasonlításban. A patakok halállományában az ekvilíbrio-opportunista életmenet stratégiájú, omnivór, vízközt élő halfajok voltak dominánsak. Ez a funkcionális stratégia a síkvidéki kis és közepes méretű mérsékelt övi vízfolyások halainak jellegzetessége az északi féltekén (Matthews, 1998; Heino et al., 2013). Az ekvilíbrio-opportunista életmenet és az omnivór táplálkozásmód (növényi és állati eredetű táplálék fogyasztása) előnyös lehet a módosított síkvidéki vízfolyásokban, ahol az abiotikus (hidrológiai viszonyok) és biotikus élőhelyi feltételek (pl. a különböző táplálékforrások elérhetősége) nagymértékű évszakos és éves változásokat mutathatnak ((Winemiller és Rose, 1992; Erős, 2005; Olden et al., 2006,

Pusey et al., 2010). Emellett a peirodikus életmenet stratégiájú fajok (mint pl. a domolykó és a bodorka) is igen plasztikus életmenet taktikával jellemezhetők (Blanck és Lamouroux, 2007; Lappalainen et al., 2008) és rövidebb élettartamot és kisebb testméretet érnek el a kisvízfolyásokban, mint a nagyobb víztestekben (e.g. tavakban, folyókban) (Tedesco et al., 2009; Szalóky, 2003). Egy-egy stratégia (funkcionális faj) dominanciája ellenére a mintavételi szakaszok halállományának funkcionális összetétele gradiens mentén változott, ahol a gradiens egyik végén az opportunista életmenet stratégiájú, invertív fajok, míg a másik végén a változatos életmenet és táplálkozási stratégiájú fajokból álló halközösségek helyezkedtek el. A parciális RDA rámutatott, hogy a mintázatot alakító legfontosabb környezeti tényezők a tengerszint feletti magasság és néhány általános fizikai változó (szélesség, vízáramlás sebesség) voltak. A kisvízfolyások halközösségei tehát olyan funkcionális változásokat mutattak a viszonylag kismértékű élőhelyi gradiens mentén is (kis változások a tengerszint feletti magasságban, szélességben stb), amely nagyban egyezik a nagy folyók hosszanti szelvénye mentén tapasztalt funkcionális változásokkal (Goldstein és Meador, 2004; Erős, 2005, 2007; Heino et al., 2013).

A változatos funkcióval jellemezhető idegen-honos halfajok a leginkább síkvidéki vízfolyásokban fordultak elő és nagyban hozzájárultak a mintavételi helyek közötti különbségekhez a halállomány összetételében. A (halas)tavak területe a mintavételi szakasz felett volt a legfontosabb élőhelyi változó, ami szignifikánsan pozitív korrelációt mutatott az idegen-honos fajok relatív abundanciájával hétből kilenc alkalommal és a kompromisszum táblán nyugvó elemzéseknél is. Az eredmények tehát megerősítették a más biogeográfiai régiókból származó korábbi szakirodalmi adatokat, hogy a vízfolyásokon létesített tározók, halastavak és egyéb funkciójú állóvizek jelentős propagulumforrásai az idegen-honos fajoknak vízfolyásokban (Moyle és Marchetti, 2006; Johnson et al., 2008). A mintavételi szakasz szélességének időbeli variabilitása és az urban (emberlakta) területek aránya szintén meghatározója volt az idegen-honos fajok relatív mennyiségi viszonyainak, igaz kisebb mértékben. A halastavak az urban területek közelében helyezkednek el, így nem meglepő, hogy a tájhasználati változó összefüggésbe hozható az idegen-honos fajok mennyiségével. A mintavételi szakasz szélességének időbeli variabilitása pedig a tavak vízháztartásának szabályozása miatt változhat jelentős mértékben. A tározók a nyári aszályos periódusban vizet tartanak vissza, esőzések idején pedig sokszor elengedik a vizet a zsilipeken, hogy megakadályozzák a gátak átszakadását és hogy viszonylag állandó vizet tarthassanak meg a tározókban. Ez jelentős mértékű vízszint és vízhozam variabilitást eredményez az alvizen (a tározó alatti szakaszon), amit a víz szélességének variabilitása is jól indikál. A kiszabaduló leggyakoribb fajok a kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), a naphal (*Lepomis gibbosus*), az ezüstkárász (*Carassius gibelio*), és a fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*). E tavak és az alattuk elhelyezkedő vízfolyásszakaszok sok esetben forrás-nyelő (source-sink) élőhelynek számítanak az inváziós fajok dinamikája szempontjából (23. ábra).



23. ábra. Az őshonos és az idegen-honos fajok egyedszámának (ind/150 m) változása 2006 és 2010 között a Marótvölgyi vízfolyásban, Kisvidnél.

A diszperziós folyamatok jelentősége egyre inkább felértékelődik a közösségökológiában (Cottenie, 2005; Soininen, McDonald és Hillebrand, 2007; Shurin et al., 2009). A környezeti és térbeli változók egymáshoz viszonyított jelentősége azonban kevésbé ismert vízfolyások metaközösségeinél, hasonlóan a szárazföldi élőhelyekhez. Számos tényező befolyásolhatja a környezeti és térbeli tényezők jelentőségét, melyek közül a legfontosabbak a következők: az élőhely típusa (pl. tavak vagy vízfolyások), topológiai jellemvonásai (pl. tavak mérete és egymáshoz viszonyított távolsága), a vizsgált élőlénycsoport (pl. algák vagy halak), az élőlénycsoport diszperziós képességei (pl. aktív vagy passzív diszperzióval terjed) és nem utolsósorban a kutatás térbeli kiterjedése (pl. Beisner et al., 2006; Thompson és Townsend, 2006; Mykrä et al. 2007; Soininen et al., 2007; Shurin et al., 2009; Heino et al., 2007, 2010, 2012). A metaközösségek szerkezetét és dinamikáját befolyásoló folyamatok jelentősége azonos rendszeren és élőlénycsoporton belül is változhat, pl. a közösséget alkotó fajok tömegességi viszonyaitól (Siqueira et al., 2012) vagy élőhelyhasználatától függően (Pandit et al., 2009). Kutatásaink emellett az időbeli variabilitás jelentőségét hangsúlyozzák a hal metaközösségek szerveződését meghatározó tényezőcsoportok jelentőségének meghatározásában, hasonlóan már élőlénycsoportokhoz (Angeler et al., 2010; Vanschoenwinkel et al., 2010).

A környezeti és térbeli tényezők által magyarázott variancia viszonylag kicsi volt, azonban ezek az értékek hasonlóak vagy sok esetben nagyobbak, mint más tanulmányoknál találtak (pl. Magalhães et al., 2002; Beisner et al., 2006; Hoeinghaus et al., 2007; Mykrä, et al., 2007; Heino et al., 2007, 2012). A kis varianciarányad több tényezőnek is betudható. Mi a halközösségek szerveződését az ember által jelentősen módosított tájban tanulmányoztuk, ahol mind a történeti (pl. múltbeli élőhelymódosító hatások), mind pedig a sztochasztikus perturbációknak (illegális vízelvezetés, idegen halfajok nem prediktálható kiszabadulása a halastavakból) jelentős lehet a „zajnövelő” szerepe. Ezek a hatások jelentős mértékben befolyásolhatják a közösségszerveződést (Harding et al., 1998), de hatásukat nehéz figyelembe venni a vizsgált, viszonylag nagy térbeli léptéknél (~5000 km²; Sály et al., 2011). Emellett a vizsgált környezeti gradiens viszonylag rövid volt a tanulmányozott rendszerben. A

halközösségek ebben az ökorégióban viszonylag nagy mértékű variabilitást mutatnak a sík és dombvidéki patakokban és a rövid gradiens mentén nem könnyű prediktálni a variabilis közösség szerkezetét (lásd pl. Erős, 2007). Ennek ellenére a környezeti tényezők hatása mindig szignifikáns volt. A kompromisszum tábla alapján készített RDA modellek által magyarázott variancia jelentősen nagyobb volt mint az egyedi alkalmak elemzésekor mutatván, hogy hatékonyabb predikciók tehetők az “átlagos” abiotikus és biotikus adatok használatával, mint az egyedi alkalmakat tükröző adatok alapján.

A kolonizációs folyamatoknak kiemelt jelentősége van a vízfolyások halközösségeinek szerveződésében (Taylor és Warren, 2001; Peres-Neto és Cummins, 2010; Hitt és Roberts, 2012; Czeglédi et al., 2016). Eredményeink, miszerint a környezeti és térbeli tényezők (diszperzió limitáltság) együttesen határozzák meg a hal metaközösség szerveződését rávilágítanak a metaközösség ökológia alkalmazott vonatkozásaira. A környezetminősítésben alkalmazott predikciós modellek válogatott abiotikus változók alapján prediktálják az élőlényközösségek összetételét. A diszperzió limitáltság hatékonyabb figyelembe vételével azonban minden bizonnyal megbízhatóbb minősítési eljárások lennének kifejleszthetők. A diszperzió limitáltság felhívja a figyelmet a halak vándorlását esetlegesen akadályozó barrierek jelenlétére is. A környezeti és térbeli tényezők jelentőségének időbeli variabilitása jelzi emellett az egy alkalmon alapuló felmérések korlátozottságát az élőlényközösségek szerkezetét prediktáló modellek létrehozásakor. Természetesen hatékonyabb modellek kifejlesztése nem egyszerű feladat, az élőlényközösségek természetes variabilitása miatt sem. Kutatásaink során elsőként adtunk hírt a térbeli hatások jelentőségéről halközösségek funkcionális szerveződésében. E funkcionális változások nem csupán a vízfolyások hosszanti szelvénye mentén érvényesülnek, hanem, az RDA elemzések szerint, több térbeli skálát is felöleltek. A vízfolyásökológiai kutatások egyik nagy kihívása éppen annak feltárása lehet, hogy miként határozza meg a halközösségek funkcionális metaközösség dinamikája a metaökoszisztéma szintű folyamatokat a vízgyűjtők szintjén (Erős és Grant, 2015).

IV. HALAK REKOLONIZÁCIÓS DINAMIKÁJA KÉMIAI SZENNYEZÉST KÖVETŐEN

BEVEZETÉS

Az élőlényközösségek szerveződésére vonatkozó ismereteink nagy része a természetes vagy az emberi eredetű zavaró hatások részletes vizsgálatából származik (Nyström et al., 2000; Turner, 2010). Például a szukcesszionális szerveződésre vonatkozó tudásunkat jelentős mértékben előrelendítették a Mount St Helens vulkán 1980-ban történő kitörését (delMoral és Bliss, 1993) vagy a Yellowstone Nemzeti Parkban 1998-ban pusztító tűzvészt követő kutatások (Romme et al., 2011). E nagy léptékű és kiszámíthatatlan zavaró hatásoknak a növény és állattársulások kolonizációs dinamikájára vonatkozó kutatása jelentős eredményeket hozott a közösségszerveződési szabályok megismerésében.

Vízfolyásokban a természetes eredetű és nagy léptékű zavarások legjellegzetesebb példáját az áradások és aszályok nyújtják (Resh et al., 1988; Lake, 2000). Számos tanulmány számol be a folyóvízi élőlényközösségek nagyfokú rezilienciájáról a vízhozam változás hatásaira (Grimm és Fisher, 1989; Niemi et al., 1990; Stanley et al., 2010). A vízhozam

változásához kapcsolódó zavarások azonban ritkán olyan nagyfokúak, hogy a teljes fauna kipusztulását okoznák. Áradások és aszályok után a fauna mind a zavarás által érintett mind pedig a környező (zavarás által nem érintett) területekről egyaránt regenerálódhat. Kevésbé ismert azonban, hogy miként is történik és milyen mértékű az élőlényközösség regenerálódása nagy léptékű, súlyos kémiai szennyezések hatására. A kémiai szennyezések szélsőséges esetben akár a teljes élővilágot kipusztíthatják a szennyezés által érintett vízfolyás szakaszról. Ezekben az esetekben a regenerálódás primer szukcessziós folyamatnak is tekinthető, hasonlóan pl. a gleccserek visszahúzódásával létrejött vízfolyásokban kialakuló közösségek szerveződési dinamikájához (Milner et al., 2011). Annak ellenére, hogy néhány részletes esettanulmány létezik, amely a vízi élővilág kémiai szennyezéseket követő regenerálódásával foglalkozik, a tanulmányok többsége viszonylag kis léptékű és nem a katasztrófális mértékű szennyezések hatásairól szól (pl. Meade, 2004) vagy kizárólag a közösség taxonómiai összetételében bekövetkező változásokkal foglalkozik (pl. Kubach et al., 2011).

A közösségek regenerációjának jellemzésében, a folyamat megértésében különösen hasznos lehet, ha a közösségek szerkezetét a taxonómiai változók mellett funkcionális alapon is értékeljük. Az élőlények biológiai jellemvonásai, funkcionális szerepe alapvetően befolyásolhatják pl. a kolonizációs vagy a regeneráció képességüket (pl. Detenbeck et al., 1992; Vaughn, 2012). A biológiai jellemvonásokon alapuló értékelések emellett elősegítik az összevethetőséget más biogeográfiai régiók közösségeivel is. Igen fontos lenne azonban részletesen feltárni, hogy a taxonómiai (pl. fajkompozíció, abundancia) és a funkcionális alapú (pl. mobilitás, táplálkozási funkció) változók együttesen miként is határozzák meg a közösségek regenerációját katasztrófális mértékű zavarások hatására. Vízfolyások esetében pl. azt találták, hogy a halfauna kísérletes eltávolítása után mind az egyes fajok mennyiségi viszonyai, mind pedig különbségek a fajok mobilitási képességében alapvetően meghatározták a betelepülés folyamatát és a közösség regenerálódását (Albanese et al., 2009). E kísérletes megközelítések azonban, kivitelezhetőségük korlátai miatt, igen kis léptékű vizsgálatokra adnak lehetőséget (<500 m hosszúságú szakaszok kisebb vízfolyásokban). Ezek eredményei pedig nehezen általánosíthatók a teljes vízfolyásra, különösen nagyobb folyók közösségeinek regenerálódásának megismerésénél. E tekintetben a nagy léptékű (sajnálatosan bekövetkező) kémiai szennyezések egyedülálló lehetőséget nyújtanak a halállomány regenerálódási folyamatainak és közösségszerveződésének mélyrehatóbb megismeréséhez.

Egy tragikus ipari katasztrófa során 2010. október 4.-én átszakadt a MAL Magyar Alumínium Termelő és Kereskedelmi Zrt tulajdonában levő Ajkai Timfödgyár Kolontár és Ajka között létesített vörösiszap tározójának gátja. A kiömlő, nagyon erősen lúgos (pH~13) kémhatású ~ egymillió köbméternyi vörösiszap elöntötte a környező települések mélyebben fekvő részeit és a környéki területeket, mintegy 40 négyzetkilométernyi területen; felbecsülhetetlen károkat okozva a térségben. A zagy a Torna-patakon lezúdulva kipusztította a patak és szinte teljes mértékben a Marcal folyó Torna-patak torkolata alatti élővilágát (Vass et al. 2013). A halállomány valószínűleg teljes mértékben kipusztult, de halelhullás volt megfigyelhető a Rábában is és kis mértékben a Dunának a Rába torkolat alatti szakaszán. E rendkívül nagy léptékű, súlyos kémiai szennyezés, a tiszai cianid szennyezéshez hasonlóan, egyedülálló lehetőséget teremtett a halállomány regenerálódási folyamatainak részletesebb megismeréséhez. Szemben azonban a Tiszával, ami méreteiből adódóan nagyon nehezen

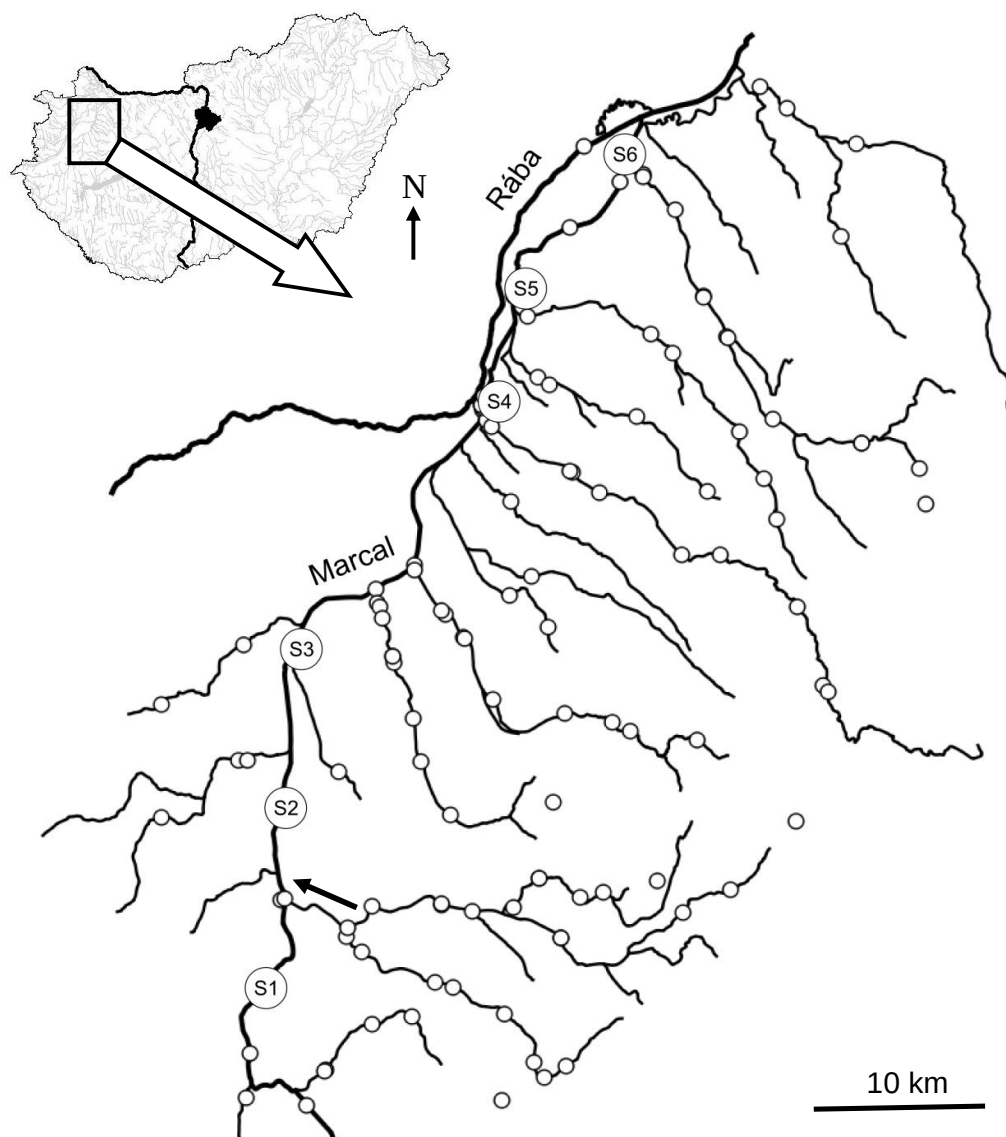
vizsgálható folyó, a Marcal még teljes keresztmetszetében halászható a hagyományos monitorozásnál is alkalmazott mintavételi eszközökkel.

Kutatásunk célja ezért az volt volt, hogy (1) jellemezzük a kolonizáció ütemét a Marcal folyóban a katasztrófát követő első három évben, és (2) meghatározzuk, hogy mely strukturális és funkcionális változóknak van leginkább szerepe a kolonizációban, a halközösség szukcesszionális dinamikájában. Az eddigi irodalmi adatok ismeretében (Detenbeck et al., 1992; Meade, 2004; Kubach et al., 2011) feltételeztük a folyó gyors rekolonizációját. Tekintettel azonban a rendkívül súlyos és nagy térléptékű kémiai szennyezésre, különösen kíváncsiak voltunk arra is, hogy miként függ a kolonizáció mértéke a mintavételi helyek térbeli pozíciójától a folyó hosszanti szelvényében.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A Marcal egy tipikus síkvidéki folyó, melynek hossza 100,4 km, átlagos esése 0,24 m km⁻¹, vízgyűjtője 3084 km². A vegetációs periódusban a folyó erősen benőtt mind emergens (*Phragmites australis*, *Typha spp.*) mind pedig szubmerz (*Nuphar lutea*, *Potamogeton spp.*) növényzettel. A folyó erősen szabályozott, egyenes lefutású.

A kutatás céljából hat mintavételi szakaszt jelöltünk ki a folyón (S1-S6, 24. ábra). Az S1 hely 7,5 km-re volt a Torna-patak torkolata fölött, így ezt a szakaszt nem érintette a szennyezés. Az S2, S3, S4, S5, S6 helyek 6,6; 19,0; 43,8; 52,5 és 67,0 km-re helyezkedtek el a torkolattól, ezek mindegyikét érintette a szennyezés. A monitorozott szakaszokon a vízfolyás szélessége 3,2 és 18 m között változott.



24. ábra. A Marcal folyón (S1-S6) és a befolyó patakokon végzett felmérések helyszínei (üres karikák). A Torna-patakból a Marcalba zúduló szennyezés helyét a fekete nyíl mutatja.

A felméréseket tavasszal (április-május), nyáron (július-augusztus) és ősszel (október) végeztük. Az első felmérés két héttel a szennyezés után 2010. október 19.-én történt, az utolsó pedig 2013 október 7.-én, így 10 alkalommal mértük fel a folyó halállományát. Az S1 helyet háton hordozható akkumulátoros halászgéppel, gázolva 200m-es mintavételi szakaszon, míg a többi helyet csónakból 400m-es szakaszon mértük fel, a felmérésekhez Hans-Grassl IG200/2B típusú halászgépet alkalmazva. A halakat az adott szakasz halászatáig 100L ürtartalmú vízzel telt ládákban tároltuk, majd azonosításuk, leszámlálásuk és a testhosszuk (mm) lemerése után visszaengedtük a vízbe.

Annak ellenére, hogy a Marcal folyót nem monitorozták a szennyezés előtt, egy részletes halfaunisztikai felmérés adatsora (Harka et al., 2009) rendelkezésre állt a halállomány változásainak értékeléséhez. E felmérés során 7 mintavételi szakaszon vizsgálták a folyó halállományát elektromos halászgéppel és kis méretű, keretes hálóval. Ezek közül 4 hely volt <3 km-re az általunk vizsgált helyszínektől és jellegében hasonló szakaszok voltak, ezért az

innen származó adatokat referenciaként használhattuk az S1, S2, S3 és S6 helyszínekhez. Az S1 szakasz nem tekinthető azonban referenciának a szennyezett szakaszokkal történő összevetésekhez, a szakasz eltérő abiotikus (sekély, gázolható szakasz) és topográfiai (felső szakasz) sajátosságai miatt. Azonban a szakaszról nyerhető adatok fontosak a potenciális kolonizáló fajkészlet megismeréséhez és a halállomány dinamikájának jobb megértéséhez a folyóban. Gyűjtési adataink és az ezekkel módszertanában összevethető halfaunisztikai adatokat (Harka és Szepesi, 2011) felhasználva emellett összeállítottuk a halfajok vízgyűjtő léptékű előfordulási és relatív abundancia adatait, amit a modellezéshez használtunk fel (lásd alább). Az adathalmaz 149 felmérés adatát tartalmazta 93 helyről, 42 fajról és 31259 egyedről.

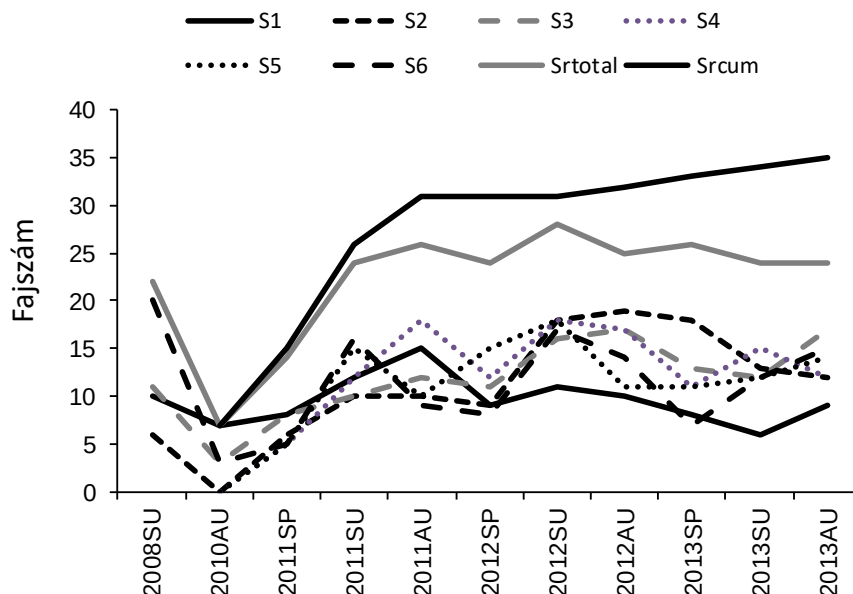
Három funkcionális jellegcsoportot vettünk figyelembe a kolonizációs folyamatok modellezésénél; amelyek bizonyítottan jelentős szerepet játszhatalnak a folyamatban (Detenbeck et al., 1992; Hitt és Roberts, 2012; Vaughn, 2012): 1) életmenet stratégia, 2) vertikális élőhelyhasználat és (3) táplálkozási csoport összetétel (1. melléklet). Az életmenet stratégiát Winemiller és Rose (1992) és Winemiller (1992) rendszerét követve határoztuk meg, korábbi munkáink alapján (Erős, 2005; Erős et al., 2012). E rendszerben periodikus stratégiájúak azok a nagy testméretű és nagy termékenységű fajok amelyek fiatalkori túlélése kicsi és a szülők nem gondoskodnak az ivadékról. A periodikus stratégiájú fajok tipikus előfordulása a periodikus (kiszámítható, évszakos zavarással jellemezhető) élőhelyek és nagy testméretüknél fogva általában közepes és hosszú távú vándorlásúak. Az opportunista stratégiájú fajok kis testűek, korai ivarérettségük kis termékenységűek és az ivadéuk túlélési esélye is kicsi. Ezek a fajok általában kiszámíthatatlan zavarású élőhelyeken élnek. Az ekvilibrium stratégiájú fajok kis-közepes testméretűek, ivarérettségük közepes életkorban történik, kis termékenységűek, az ivadéuk túlélési esélye nagy és ivadékgondozásuk fejlett. E fajok leginkább stabil, kiszámítható környezetben fordulnak elő. Vertikális élőhely használat szerint két csoportba soroltuk a fajokat: bentikus vagy vízoszlopban élő. Ez a jelleg erősen meghatározza a táplálkozási stratégiát és a testmérettel együtt döntően meghatározhatja a közösség szerveződését. Végül a táplálkozási csoportba tartozás szintén fontos meghatározója lehet a kolonizációnak és a zavarást követő niche szerveződésnek (Mackay, 1992; Czeglédi és Erős, 2013). Ezért, a halfajokat a következő robusztus csoportokba soroltuk (növényevő, mindenevő, invertívó és hlevő), hasonlóan más rendszerekhez (Frimpong és Angermeier, 2010; Heino et al., 2013).

A kolonizáció folyamatát a fajok számának és rang abundancia viszonyainak időbeli változásaival jellemeztük. A fajszám változásait az egyes mintavételi helyeken kimutatott fajszámmal, az egy mintavételi alkalommal kimutatott teljes fajszámmal és a felméréseként kimutatott, az új fajokkal folyamatosan bővülő ún. kumulált fajszámmal írtuk le. A rang abundancia görbék vizsgálata igen kedvelt a szukcesszió kutatásban, könnyű értelmezhetőségük miatt (Harpole és Tilman, 2006; Collins et al., 2008). A robusztus, jól megfogható változások értékeléséhez a rang abundancia görbéket évekre készítettük el (2011, 2012, 2013) összevonva az évszakos felmérések adatait. A közösség összetételének relatív abundancia adatokon nyugvó változásainak értékeléséhez főkomponens elemzést alkalmaztunk (Hellinger transzformált abundancia adatok, Legendre és Gallagher, 2001). A nagyon ritka fajokat (<1% relatív abundancia) töröltük az elemzésből. A trait alapú elemzésekhez a fajok trait abundancia mátrixát használtuk fel, amit a fajok kategóriális (1/0) trait táblája és a relatív abundancia táblája szorzatával nyertünk. Ebben az esetben is Hellinger transzformációt

alkalmaztunk az abundancia adatok transzformálásához. A kolonizáció folyamatát meghatározó strukturális és funkcionális alapú közösségszerkezeti változók jelentőségének megismeréséhez predikciós modellezést alkalmaztunk. A modellhez a fajok vízgyűjtő szintű előfordulási gyakoriságát és relatív abundancia adatait tekintettük strukturális változónak. Feltételeztük, hogy mindkét változó kiemelten fontos lehet a faj szintű kolonizáció ütemében, hiszen, legegyszerűbb esetben, azaz, ha más biológiai jellemzők nem számítanak, a gyakori előfordulású és/vagy nagy abundanciájú fajoknak lehet a legnagyobb esélye, hogy a leggyorsabban népesítsék be a folyót (Meffe és Sheldon, 1990; Adams és Warren, 2005; Albanese et al., 2009). A trait alapú (funkcionális) változók a faj életmenet stratégiája, a vertikális élőhely használata és a táplálkozási stratégiája voltak. A modellezéshez egyváltozós regressziós fa modellt alkalmaztunk, ami kiválóan alkalmas a komplex, nemlineáris kapcsolatok modellezésére (De'ath és Fabricius, 2000). Mindhárom évre külön modellt futattunk, hogy értékeljük az egyes változók jelentőségét a szukcesszionális folyamatban.

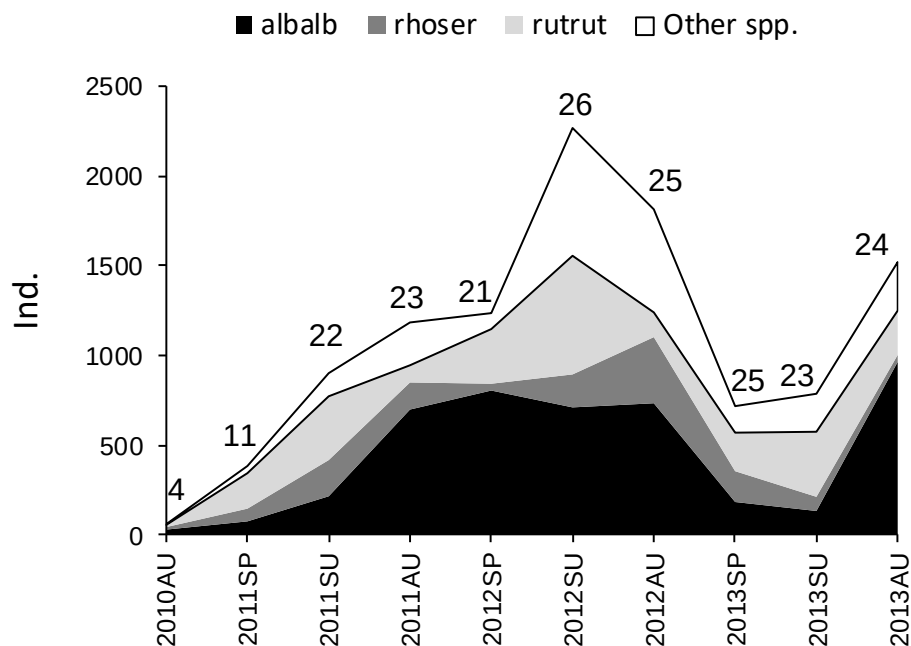
EREDMÉNYEK

Összesen 35 halfaj 13177 egyedét gyűjtöttük a Marcal folyóban a felmérés három éve alatt, míg a referenciának tekintett 2008-as, egy alkalommal történő felmérés során összesen 22 faj előfordulását igazolták a folyóból (25. ábra). Az első felmérés során, két héttel a szennyezés levonulása után, csupán 4 halfajt gyűjtöttünk a szennyezéssel érintett (S2-S6) szakaszcól, a kűszt (*Alburnus alburnus*), a bodorkát (*Rutilus rutilus*), a szivárványos öklét (*Rhodeus sericeus*) és az ezüstkárászt (*Carassius gibelio*). Azonban az új fajok megjelenése szempontjából a kolonizáció nagyon gyors mértékű volt. Egy évvel a szennyezés után, 2011 októberében, már összesen 31-nél járt a szennyezett szakaszcól kimutatott fajok száma. A következő két évben már csak 4 újabb faj jelenlétét igazoltuk. A felmérés befejezésekor összesen 35 faj került elő a szennyezett szakaszcól. Összességében a folyó teljes vízgyűjtőjéről kimutatott fajok 83,3%-a (35 faj a 42ből) megjelent a folyóban három évvel a szennyezés levonulása után. A nem igazolt fajok közül 3 igen ritka előfordulású a vízgyűjtő patakjaiban és csak egy-egy vízfolyásban él (kárász (*Carassius carassius*), tűskés pikó *Gasterosteus aculeatus*, fürge cselle *Phoxinus phoxinus*) vagy a Marcalt befogadó Rábában fordul elő (sujtásos kűsz *Alburnoides bipunctatus*, bagolykeszeg *Abramis sapa*, csupasztorkú géb *Neogobius gymnotracheus*, Kessler géb *Neogobius kessleri*).

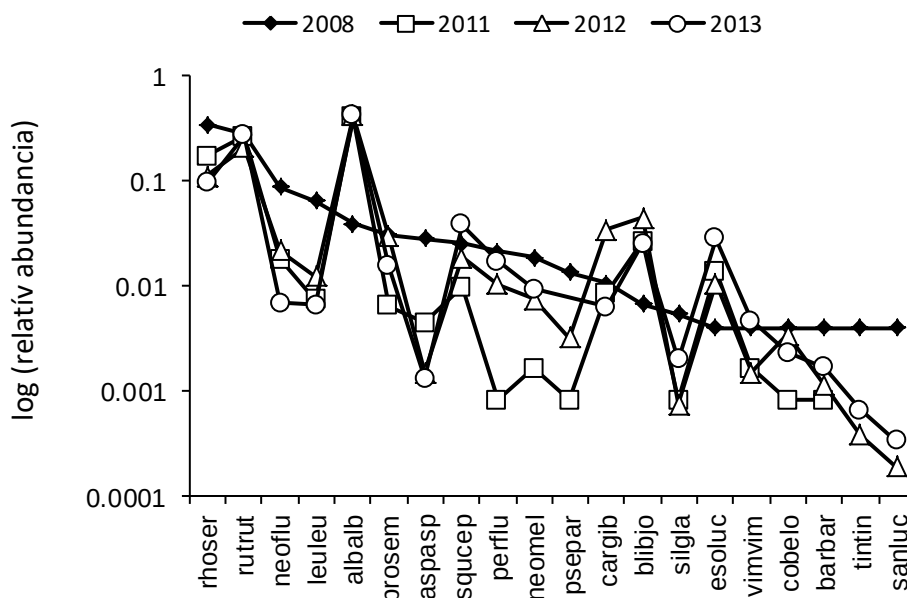


25. ábra. A fajok számának változása a mintavételi helyeken (S1-S6). Srtotal: az adott alkalommal összesen kimutatott fajok száma. Srcum: a mintavételi alkalmak fokozódásával a folyóból igazolt fajok száma (kummulatív fajszám). SP: tavasz, SU: nyár, AU: ősz.

A fajgazdagsághoz hasonlóan a fajok egyedszáma (CPUE adatok) is igen gyorsan növekedett a szennyezett szakaszon (26. ábra). Csupán 59 gyedet gyűjtöttünk 2010 októberében, azonban 2011 tavaszán már több mint hatszorosára növekedett a mintavételi szakaszhozra vonatkoztatott egyedszám. Érdekes azonban, hogy a közel két éven át tartó egyedszámnövekedést az elkövetkező évben már az egyedszám fluktuációja követte. Az egyedszám változásában 3 domináns halfaj, a küsz (*Alburnus alburnus*), a bodorka (*Rutilus rutilus*) és az ökle (*Rhodeus sericeus*) játszott lényegi szerepet, míg a többi faj szerepe kismértékű volt. A domináns fajok relatív abundanciája nem változott jelentős mértékben a referencia 2008-as évhez viszonyítva, kisebb változások azonban megfigyelhetők voltak. Például 2008-ban is a fenti 3 faj volt domináns (66%). A bodorka (*Rutilus rutilus*) az állomány 27,5%-t, az ökle az állomány 34,6%-t alkotta 2008-ban, azonban a küsz (*Alburnus alburnus*) csak az 5. leggyakoribb faj volt akkor és az állomány 3,9%-t alkotta. A folyami géb (*Neogobius fluviatilis* 8,8%) és a nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus* 6,4%) a harmadik és a negyedik leggyakoribb faj volt 2008-ban, részesedésük azonban igen kicsi volt a szennyezés utáni időszakban (0,7% mindkét fajnál). Néhány faj, mint pl. a domolykó (*Squalius cephalus*), a sügér (*Perca fluviatilis*), a kerekfejű géb (*Neogobius melanostomus*) és a csuka (*Esox lucius*) relatív egyedszáma fokozatosan növekedett a szennyezést követő három évben (27. ábra). Az idegenhonos inváziós fajok (kínai razbóra *Pseudorasbora parva*, fekete törpeharcsa *Ameiurus melas*, gébfajok) mennyisége viszonylag alacsony volt mindhárom évben.



26. ábra. Az egyedszám változása a szennyezett mintavételi helyeken (S2-S6 helyek, összevont CPUE adatok). A számok az aktuális fajszámot mutatják. A három leggyakoribb faj (albalb, rhoser, rutrut) és az egyéb fajok (other species) mennyisége külön színnel jelölt. SP: tavasz, SU: nyár, AU: ősz.



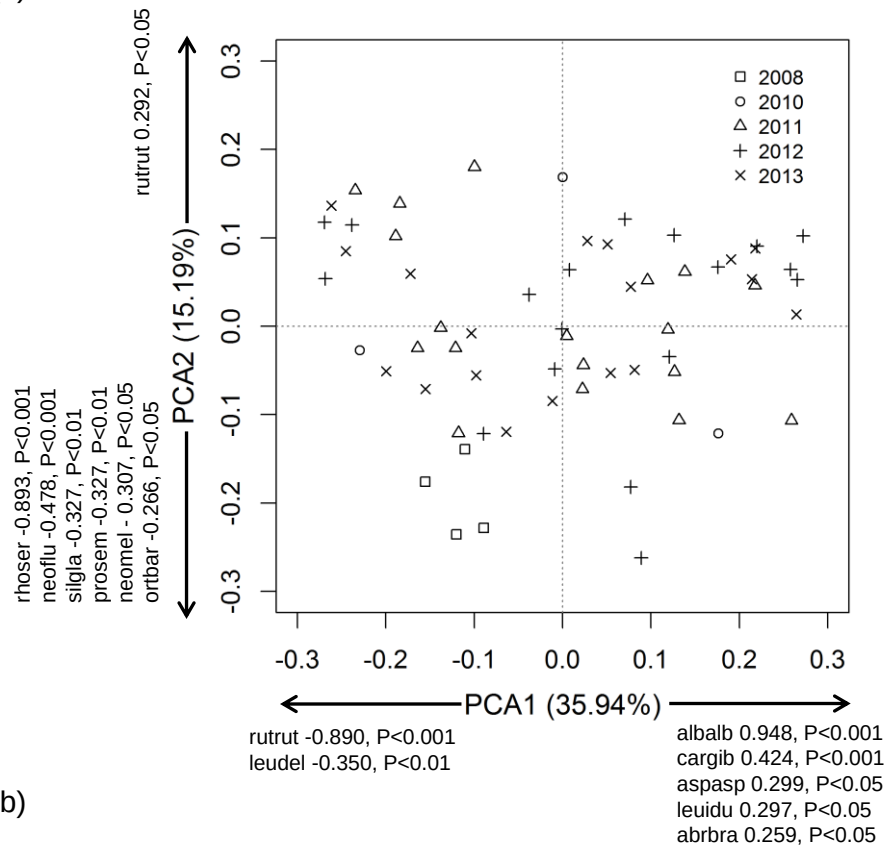
27. ábra. A fajok rang abundancia görbéi az egyes felmérési években. A fajok sorbarendezése a referenciának tekintett 2008. év adatai alapján történt.

A mintavételi helyek halállományának relatív abundancia alapú összetétele viszonylag nagymértékben változott térben és időben (28. ábra). A referencia, 2008-as minták halállománya némi elkülönülést mutatott a szennyezés utáni években felmért helyek halállományától a főkomponens elemzések alapján, összhangban a rang abundancia görbék eredményeivel. A szennyezett szakaszok halállományának összetétele nem különült el egymástól.

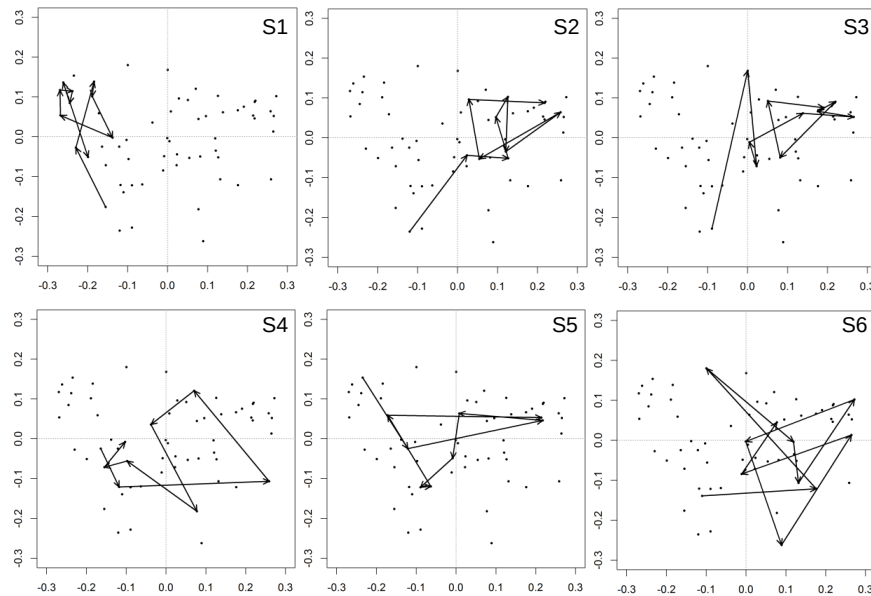
A trait alapú főkomponens elemzések szintén a mintavételi szakaszok nagyfokú tér és időbeli variabilitását mutatták (29. ábra). Az első mintavételi hely különült el leginkább a többi helytől, különösen az első komponens mentén, ahol a meghatározó traitek a periodikus életmenet stratégia és az omnivór táplálkozás voltak. Mindkét trait azonban egy fajhoz, a bodorkához köthető, amely faj a leggyakoribb faj volt az S1 szakaszon minden időpontban.

A regressziós modellek szerint a kolonizáció mérsékelt mértékben (47,9-52,5%) volt jósolható a fajok strukturális és trait alapú változói segítségével (13. táblázat). A legmeghatározóbb változók a fajok előfordulási gyakorisága és relatív abundanciája voltak, míg a trait változók jelentősége kisebb mértékűnek bizonyult. A modellek által magyarázott variancia értéke évről évre kis mértékben növekedett.

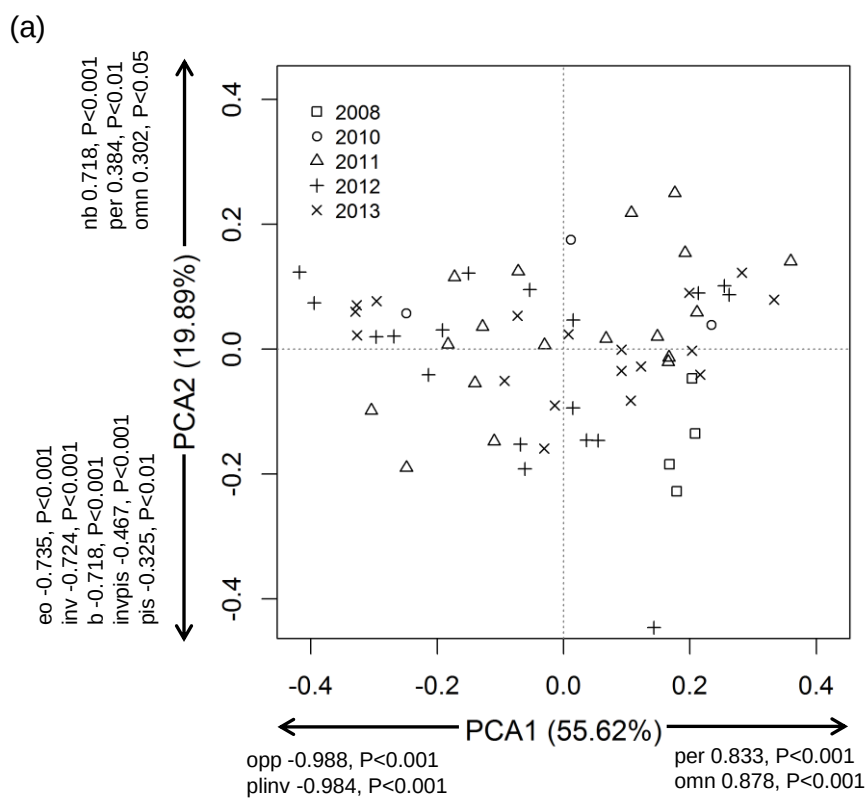
(a)



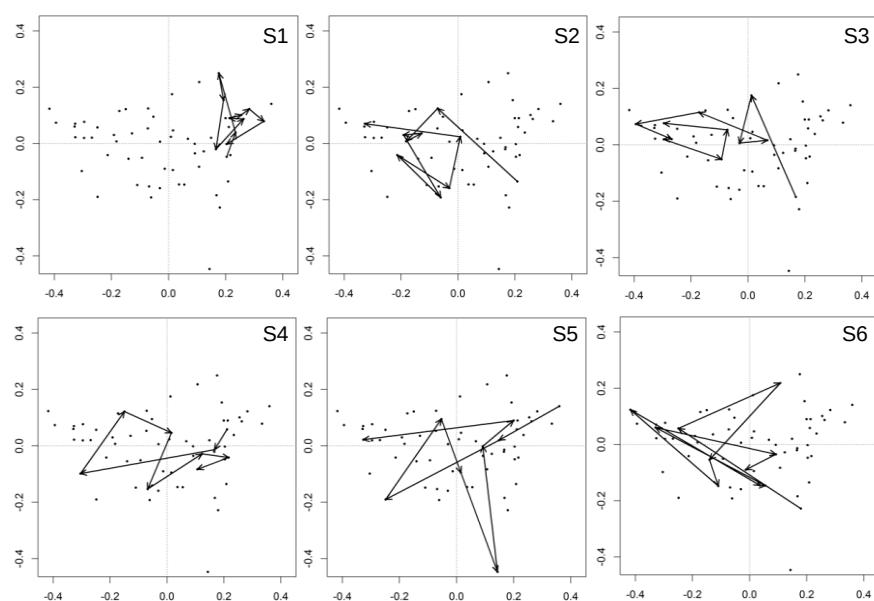
(b)



28. ábra. A halállományösszetétel főkomponens (PCA) elemzése relatív abundancia adatok alapján, ahol a szimbólumok az egyes gyűjtési éveket jelzik (a), illetve a halállomány összetétel változása az ordinációs síkon az egyes mintavételi helyeken (b). Az ordinációs tengelyekkel szignifikánsan ($P < 0,05$) korreláló (Spearman) fajok is megtekinthetők az ábrán.



(b)



29. ábra. A halállományösszetétel főkomponens (PCA) elemzése relatív trait abundancia adatok alapján, ahol a szimbólumok az egyes gyűjtési éveket jelzik (a), illetve a halállomány összetétel változása az ordinációs síkon az egyes mintavételi helyeken (b). Az ordinációs tengelyekkel szignifikánsan ($P < 0,05$) korreláló (Spearman) trait változók is megtekinthetők az ábrán.

13. táblázat. A regressziós fa elemzés összefoglaló táblázata. A válaszváltozók a fajok átlagos relatív abundancia adatai voltak (minden évre a tavaszi, nyári és őszi gyűjtés átlaga). MSE az átlagos hibanégyzet. Xerror (%) a keresztvalidációs hiba. R^2 teljes magyarázott variancia (%). FrO (%), fajok előfordulási gyakorisága (%); Rel. ab. (%), fajok relatív abundanciája (%).

Év	Fa mérete	MSE	Xhiba (%)	R^2 (%)	A prediktor változók fontossága				
					FrO (%)	Rel. ab. (%)	Táplálkozási	Élőhely	Életmenet
2011	2	0,0057	66,74	47,92	47,92	47,82	11,40	9,10	0,55
2012	2	0,0048	62,84	48,23	48,23	47,54	9,93	7,85	2,02
2013	2	0,0047	68,82	52,54	52,54	51,86	10,45	10,87	0,64

KÖVETKEZTETÉSEK

A Marcal halállományának visszatelepülésére vonatkozó eredmények az egyik legnagyobb mértékű és léptékű kémiai szennyezés hatásainak megértéséhez szolgáltatnak információt. Eredményeink szerint a fajgazdagság egy éven belül elérte a szennyezés előtti állapotra jellemző értéket. A halközösség mennyiségi összetétele az egyes szakaszokon azonban igen változékony volt és nem függött a mintavételi szakasz térbeli helyzetétől. A fajok előfordulási gyakorisága a vízgyűjtőn és relatív abundancia viszonyai voltak a leginkább meghatározó tényezők a betelepülésnek (~50%), míg a funkcionális jellemzők szerepe kisebb mértékű volt (<15%). Eredményeink igazolják a halállomány viszonylag gyors regenerálódását nagy léptékű kémiai szennyezések után egy közepes méretű folyóban (70 km-es folyó szakasz), abban az esetben, ha van lehetőség a forrásterületekről a betelepülésre.

A dendritikus folyóvízhálózat topológiai szerkezete alapvetően meghatározhatja a szennyezett szakaszok kolonizációját vízfolyásokban (Labonne et al., 2008; Erős et al., 2012). E tekintetben a Marcal vízgyűjtő igen ideális körülményeket nyújtott a halállomány gyors visszatelepüléséhez. A Marcal érintetlen felső szakasza és jobb oldali befolyóinak egyenletes elhelyezkedése a folyó teljes hosszán lehetővé tette, hogy a folyó benépesülése számos ponton, egy időben történhessen meg. A befolyóknak és a Marcal felső szakaszának igen hasonló a halállomány összetétele és a legtöbb befolyóban megegyeznek a domináns fajok a Marcal halállományában domináns fajokkal. Ezért is nehéz meghatározni a benépesülésben ténylegesen kiemelt szerepet betöltő forrásterületeket. A Marcalt egy kisebb duzzasztó zárja el a Rábától, amit azonban egy viszonylag rosszul funkcionáló hallépcső kerül meg. Ez a hallépcső korlátozott mértékben és vízállástól függően, de összeköttetést biztosít a két folyó között a halak vándorlásához, amit felmérési eredményeink is igazolnak. A befolyókban nem élő, de a Rábában viszonylag gyakori fajok állományai is megtalálhatók voltak a Marcalban a szennyezést követően. Ilyen fajok pl. a márna (*Barbus barbus*), a jász (*Leuciscus idus*), a szilvaorrú keszeg (*Vimba vimba*). Szerencsére, e jelentős mértékű akadályt kivéve, a Marcal teljes hosszában átjárható, csupán egy-két ponton található rajta kisebb, kőszórások, amik azonban nem korlátozzák jelentős mértékben a halállomány vándorlását.

A mérsékeltvízi halközösségek szennyezés utáni regenerációjáról született összefoglaló tanulmány szerint az esetek 70%-ában már egy éven belül regenerálódott a halállomány (Detenbeck et al., 1992). A dolgozatok többsége azonban kis léptékű szennyezésről született.

A Marcalhoz hasonló katasztrofális szennyezés hatásait és a regenerálódást dokumentáló munkák száma igen korlátozott. Talán a leginkább összevethető eset az irodalomból, amikor olajkiömlés miatt pusztult el a halállomány az egyesült államokbeli Reedy folyó 37 km-es szakaszán (Kubach et al., 2011). Itt 52 hónappal a szennyezés után figyelték meg a legnagyobb hasonlóságot a referenciának tekintett helyszín és a regenerálódó szakasz halállománya között, de a közösség még a következő években is igen erős variabilitást mutatott. A Marcalban a halállomány határozott szukcesszionális változásokat mutatott a felmérés első évében, azonban a felmérés elkövetkező két évében a közösség összetétel már jelentős mértékű variabilitással volt jellemezhető. A variabilitás mértékét a mintavételi helyek és évszakok között a relatív abundanciában megfigyelhető változások határozták meg, mert a fajszám lényegében alig változott a felmérés 2. és 3. évében. A Marcalra vonatkozó eredményeink ezért megerősítik azokat a kisebb léptékű vizsgálatokat, amelyek gyors rekolonizációról, majd az azt követő igen variabilis közösség dinamikáról számolnak be (Peterson és Bayley, 1993; Albanese et al., 2009).

Hiányos ismeretekkel rendelkezünk a kolonizáció dinamikáját és a halközösségek szerveződését leginkább meghatározó tényezőkről vízfolyásokban. Eredményeink szerint a fajok gyakorisága a vízgyűjtőn és relatív abundancia viszonyai voltak a leginkább meghatározói az újonnan kialakuló halközösségnek. Az elfoglalt élőhely foltok száma alapvetően meghatározhatja az új élőhelyek sikeres kolonizációját metapopulációknál (Gotelli és Taylor, 1999), míg a leginkább tömeges fajok nagy egyedszámmal járulhatnak hozzá a sikeres kolonizációhoz (Albanese et al., 2009). Az olyan kolonizációt azonban ahol a leggyakoribb és legtömegesebb fajok a legsikeresebb betelepülők neutrális folyamatként is értelmezhetjük. Alternatív magyarázat lehet a niche alapú szerveződésre, ha a fajok ritkasága erősen korrelál környezeti igényeikkel és akkor azon fajok betelepülését várhatjuk, melyek környezeti igényeit leginkább kielégíti az élőhely. Sajnos terepi felméréseink alapján nem lehet meghatározni a neutrális és a niche alapú társulás szerveződés jelentőségét, mert a Marcal halállománya a szennyezés előtti is nagyfokú hasonlóságot mutatott a befolyó patakok halállományával. Összességében elmondható, hogy a szennyezés előtti állapothoz hasonló halközösség alakult ki a szennyezés után és ez a halállomány összetétel nagyban hasonlít a befolyókban általánosan/együttesen tapasztalt halállomány összetételhez.

A funkcionális traiteken alapuló elemzések igen hasznosnak bizonyultak az emberi hatások igazolására vízfolyásokban (Olden et al., 2006; Doledec et al., 2011), de szerepük a nagy léptékű kolonizációs folyamatokban kevésbé ismert (Mackay et al., 1992). Elemzéseinkhez kulcsfontosságú trait csoportokat választottunk, melyek kiemelten fontosak lehetnek a kolonizációban. Az életmenet stratégia, ami információval szolgál a testméretről, a generációs időről, a termékenységéről és a fiatalok túléléséről igen fontos lehet a kolonizációs dinamikában. Például várható, hogy a periodikus stratégiájú fajok lehetnek az első sikeres kolonizálók, a nagy migrációs potenciáljuk miatt. Az opportunisták kis testméretük és kisebb vándorlási hajlamuk miatt kevésbé gyorsan juthatnak el az érintett (meghódítandó) területekre, de odaérkezésük után már igen hatékony megtelepedők lehetnek, mert a kezdeti zavart élőhelyeken korai ivarérettükkel, testméretükhöz képest nagy termékenységükkel igen hamar elterjedhetnek. Hasonló predikciók tehetők a táplálkozási stratégiát tekintve is. Például az omnivor fajok hatékonyabbak lehetnek a kolonizáció kezdeti fázisában, mint a gerinctelen állatokat fogyasztók. Az omnivoroknak ui. a változatos táplálék összetétel biztosabb forrást

jelenthet, míg a makrogerincteleneken táplálkozók erősen függnek a makrogerinctelen fauna kolonizációjától. E gondolatmenetet követve a halevő táplálkozású fajok biztos megtelepedése várható legkésőbb, mert populációik fennmaradásához a kistestű halfajok populációinak stabil megtelepedése szükséges.

Érdekes azonban, hogy a regressziós fa modellek alapján a trait változóknak jóval kisebb jelentősége volt a folyó kezdeti benépesülésében, mint a fajok gyakoriságának (előfordulás, relatív abundancia). Ennek oka minden bizonnyal a rendkívül gyors mértékű kolonizációban keresendő. Még a trait jellemvonásaik alapján látszólag lassú kolonizációs képességekkel rendelkező fajok is igen hamar benépesítették a folyót. Például a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*), egy kis testmértetű (max. 5-7 cm), kevésbé vándorló halfaj, a vízgyűjtő patakjaiban a második legdominánsabb faj volt. E faj már a szennyezést követő első tavaszon (2011 tavasza) tömeges előfordulású volt a Marcalban, feltehetően mert az őszi és tavaszi áradások miatt tömegével sodródott le ivadéka a folyó felső szakaszáról és a befolyókból. Ezért már a szennyezést követő első évben is egy viszonylag gazdag trait struktúrájú halállomány népesítette be a folyót és ez után már csak kisebb változások történtek a domináns fajok relatív abundancia viszonyaiban. Jó példa azonban a trait alapú változók jelentőségére a ragadozó csuka (*Esox lucius*) növekvő dominanciája a mintákban. A csuka tartós megtelepedéséhez lényeges a megfelelő mennyiségű préda populáció jelenléte a folyóban. A csuka számára ideális táplálékforrást jelentő ökle és bodorka gyors megtelepedése azonban lehetővé tette egy hamar megtelepedő és növekedésnek induló csuka populáció jelenlétét a folyóban.

Meg kell jegyezzük, hogy már két héttel a szennyezés után, azaz az első felmérés alkalmával is találtunk halakat a Marcalban. Azonban ezek minden bizonnyal a befolyókból lesodródó egyedek lehettek, mert annak esélye, hogy a halak túléltek ezt az igen súlyos kémiai szennyezést igen kicsi. Fontos eredménye kutatásunknak tehát az a megfigyelés, hogy a fajok döntően a vízgyűjtőn tapasztalt tömegességi viszonyaiknak megfelelően népesítették be a vízfolyást. Az idegen-honos inváziós fajok nem szaporodtak el tömegesen, pedig számos erősen inváziós és trait jellemvonásaik alapján sikeresnek tekinthető faj fordul elő a vízgyűjtő patakjaiban (kínai razbóra, ezüstkárász, törpeharcsa). Igaz azonban, hogy számos őshonos faj is hasonló trait jellemvonásokkal rendelkezik. Ezért az invázióbiológia gyakran emlegetett tétele, miszerint az inváziós fajok nagyarányú előretörése figyelhető meg a nagymértékben zavart élőhelyeken (Hobbs és Huenekke, 1992), nem igazán volt jellemző a Marcalban tapasztalt szukcesszionális dinamikára.

Összefoglalásul elmondható, hogy eredményeink egy folyó nagy léptékű és súlyos kémiai szennyezést követő benépesüléséről igen hasonlóak a kisebb léptéknél tapasztalt eredményekhez, amikor rövidebb szakaszok halállománya pusztult ki kémiai szennyezés hatására (Detenbeck et al., 1992; Kubach et al., 2011). Eredményeink felhívják a figyelmet a topológiai szerkezet és a vízfolyások átjárhatóságának jelentőségére a gyors kolonizációban és jó példával szolgálnak arra, hogy a nagy léptékű zavarások, (itt súlyos kémiai szennyezés) segíthetik a társulások szerveződésének megértését, különös tekintettel a taxonómiai és trait alapú közösségsszerveződésre.

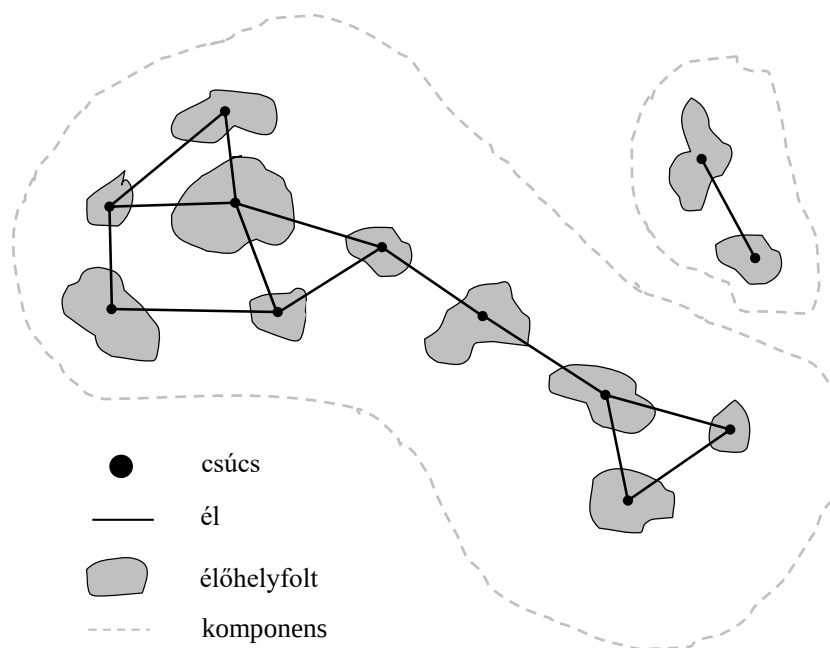
V. GRÁFOK ALKALMAZÁSA VÍZFOLYÁSHÁLÓZATOK KONNEKTIVITÁSÁNAK JELLEMZÉSÉRE

BEVEZETÉS

Az előző fejezetekben láthattuk, hogy az élőlényközösségek sokféleségét és szerveződését nem csupán az élőhelyek szerkezete és minősége, hanem az élőhelyfoltok közötti vándorlási mechanizmusok is nagymértékben befolyásolhatják. Az élőhelyfoltok közötti konnektivitás fenntartása fontos a génáramlás, az egyedek és a populációk vándorlása szempontjából, általánosabb értelemben pedig az anyag és energiaforgalom zavartalan biztosítása érdekében. A konnektivitás tehát kritikus fontosságú a biológiai sokféleség hosszú távú megőrzéséhez. Az élőhelyek közötti összeköttetéseket térben explicit módon vizsgáló módszerek ezért igen hasznosak a természetvédelmi területhálózatok tervezésének szempontjából is (Minor és Urban, 2007; Vasas et al., 2009).

A gráfok alkalmazásán alapuló hálózatelemzési módszerek bevezetése a táj és természetvédelmi biológiai kutatásokba megteremtette a lehetőséget arra, hogy viszonylag egyszerű módon, de rendkívül hatékonyan értékelhessük az élőhelyfoltok közötti konnektivitás jelentőségét pl. a metapopulációk szerveződésében vagy az anyag és energiaáramlás szempontjából (Keitt et al., 1997; Ricotta et al., 2000; Urban és Keitt, 2001; Jordán et al., 2003; Minor és Urban, 2008). A gráfok segítségével történő elemzések során a tájat élőhelyfoltok és a közöttük levő mátrix területek halmazaként modellezhetjük, ahol az élőhelyfoltokat (a modellezett populációkat) pontokkal (csúcsokkal), míg a közöttük levő kapcsolatokat élekkel ábrázoljuk (30. ábra). Ez a fajta ábrázolási mód különösen hatékynak bizonyult a szárazföldi ökológiában az élőhelyfoltok topológiai szerkezetének jellemzésére; többek között arra is, hogy feltárjuk az élőhelyfoltok térbeli kapcsolatrendszerét (strukturális konnektivitás) és modellezhessük, hogy ez a topológiai mintázat miként befolyásolhatja a génáramlást és az egyedek és a populációk vándorlását (potenciális funkcionális konnektivitás). A gráf alapú modellezés segítségével meghatározhatók és rangsorolhatók azok az élőhelyfoltok, amelyeknek kiemelt szerepe van a metapopulációk fennmaradása szempontjából, mert fontos szerepet töltenek be az élőhelyfoltok közötti vándorlásban (e.g. Bunn et al., 2000; Jordán et al., 2003; Estrada and Bodin, 2008; Minor and Urban, 2008; Pascual-Hortal and Saura, 2008). Az élőhelyfoltok topológiai fontosságának és a vándorlásban betöltött szerepük számszerűsítésére számos index alkalmazható (Rayfield et al., 2011). Az indexek csoportosíthatók aszerint, hogy súlyozott vagy súlyozatlan vagy éppen irányított vagy irányítatlan gráfról van szó. Egyes indexek az egyes élőhelyfoltok jelentőségét mérik, míg mások az élőhelyfoltok alkotta teljes hálózat topológiájáról informálnak (Jordán és Scheuring, 2004; Jordán et al., 2006; 2008, 2009). Az indexek jelentőségének és használhatóságának kutatása, illetve újabb és újabb indexek bevezetése igen aktív kutatási területté vált (Jordán et al., 2006; Pascual-Hortal and Saura, 2006; Saura and Pascual-Hortal, 2007a,b; Baranyi et al., 2011; Rayfield et al., 2011). Összességében, a hálózatelemzési módszerek segítségével viszonylag könnyen nyerhetünk fontos információt az ökológiai rendszerek szerkezetének és működésének megértéséhez (Urban és Keitt, 2001; Calabrese és Fagan, 2004; Minor és Urban, 2007; Zetterberg et al., 2010). Az élőhelyfoltok/populációk strukturális és/vagy funkcionális konnektivitására irányuló kutatások kis adatigényük, de ehhez képest nagy információtartalmuk miatt igen hatékony segítséget

nyújtanak a természetvédelmi szempontú tájtervezésben (Calabrese és Fagan, 2004; Anderson és Bodin, 2009; Vasas et al., 2009; Bodin és Saura, 2010; Minor és Lookingbill, 2010).



30. ábra. Élőhelyfoltok kapcsolatának modellezése gráfok segítségével. A gráf összefüggő, ha minden egyes pontja elérhető az élek egymáshoz csatlakozó sorozata révén (utak) a hálózat bármely más pontjából, míg a nem összefüggő gráf két vagy több komponensből állhat. Már az az alapvető információ, hogy hány komponensből áll egy gráf igen fontos lehet az élőhelyek fragmentációjának számszerűsítésében.

Annak ellenére, hogy a hálózatelemzési módszerek igen fontos eszközt nyújtanak az élőhelyek vagy a populációk közötti konnektivitás jelentőségének megismeréséhez szárazföldi ökológiában, vízi rendszerekre történő alkalmazásukra igen kevés példa akadt. Az édesvízi populációkat érintő kutatások döntő hányada tavi populációkra irányult. A kisebb tavak jól lehatárolható, foltos elhelyezkedése a szárazföldi tájban (mátrixban) ideális lehetőséget nyújt arra, hogy gráf modelleket hívjunk segítségül az egyes tavakban élő populációk közötti konnektivitás modellezésére (pl. Fortuna et al., 2006; Ribeiro et al., 2011). Újabban pedig tengeri populációkra is alkalmaztak gráf modelleket (Treml et al., 2008; Kininmonth et al., 2010; Jacobi és Jonsson, 2011), annak ellenére, hogy a populációk vagy (meso)élőhely típusok foltos eloszlása nem magától értetődő a tengeri ökoszisztémákban. A folyóvízi populációk funkcionális konnektivitásának jellemzésére azonban csupán egy-egy példa akad (Schick és Lindley, 2007), pedig lineáris szerkezetük miatt a vízfolyások tekinthetők a leginkább érzékeny rendszereknek az élőhelyek közötti konnektivitás megváltozására (Fagan, 2002; Erős és Grant 2015). Érdekes módon a hálózatelemzési módszerek alkalmazását egy review jellegű közlemény is hátráltathatta. Korábban Grant et al., (2007) vélekedett úgy, hogy a vízfolyáshálózatok nem igazán modellezhetők gráfként, mert dendritikus vízfolyáshálózatokban mind az ágak (vízfolyásszegmensek, szakaszok), mind pedig a torkolatok fontos élőhelyeket jelentenek, emellett pont az ágak azok, amelyek a fő élőhelyet jelentik az élővilág számára szemben a térben igen kis kiterjedésű torkolati részekkel. Érvelésük szerint, ha gráfként próbálnánk lerajzolni a vízfolyáshálózatok szerkezetét, akkor

kézenfekvőnek tűnik, hogy az ágakat tekintjük a gráf éleinek és a torkolati kapcsolódási pontokat pedig a gráf pontjainak (csúcsainak).

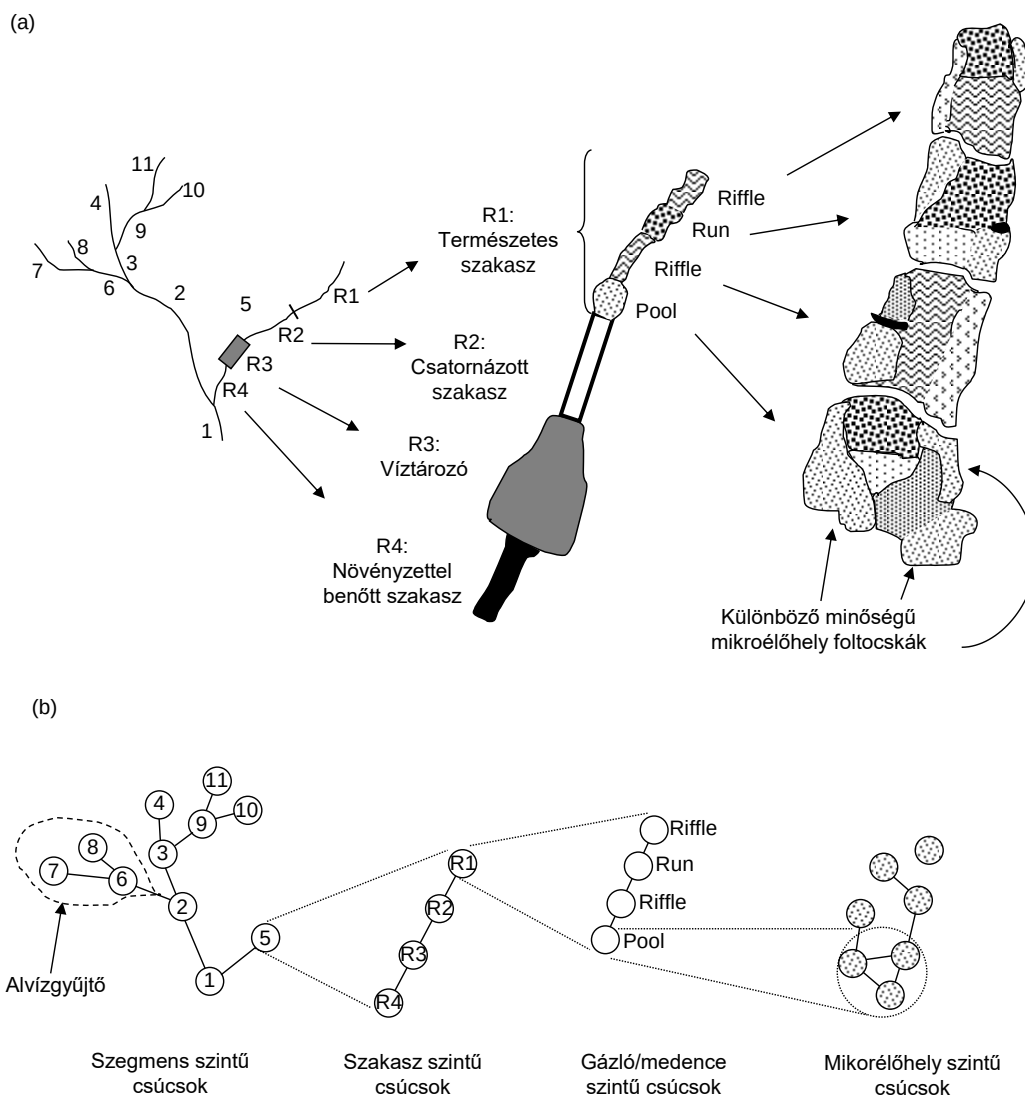
Az értekezés jelen fejezete áttekinti, hogy a szárazföldi tájökológiában már viszonylag széleskörűen alkalmazott gráf alapú modellezés hasznos lehet a vízfolyásökológiában is a strukturális és funkcionális konnektivitás jobb megismerésére. Azaz sok más, általánosan alkalmazott ökológiai módszertani megközelítéshez hasonlóan (Wiens, 2002) a gráf modellek is rendszertől függetlenül (értsd szárazföldi vs vízi) használhatók a tájökológiában. Célunk volt egy általános keretet adni és ezzel bemutatni, hogy miként használhatók a gráf modellek a strukturális konnektivitás jellemzésére vízfolyáshálózatokban. Ennek során esettanulmány formájában mutatjuk be a Zagyva-Tarna vízgyűjtő strukturális konnektivitását és gráf alapú topológiai szerkezetét. A strukturális konnektivitás megismerése alapvető fontosságú abban, hogy megtaláljuk a halpopulációk vízgyűjtő szintű vándorlása szempontjából kiemelt fontosságú szegmenseket. Végül a gráf modell segítségével megvizsgálható, hogy melyek lehetnek a halközösségek védelme szempontjából leginkább védendő szegmensek a vízgyűjtőn, figyelembe véve a szegmensek természetvédelmi értékét és jelentőségüket a szegmensek közötti vándorlás fenntartásában. A halak a leginkább alkalmazott élőlénycsoport az édesvízi természetvédelmi területek kijelölésére (pl. Filipe et al., 2003; Sowa et al., 2007; Hermoso et al., 2009). Azonban nem volt ismert olyan elemző, feltáró módszer a vízfolyásökológiában, amely figyelembe veszi mind az élőhely természeti értékét mind pedig konnektivitásban betöltött jelentőségét az élőhelyek természetvédelmi értékének rangsorolásában.

Gráfok alkalmazása a strukturális és funkcionális konnektivitás jellemzésére vízfolyásokban

Számos tanulmány taglalja a gráfok alkalmazásának lehetőségeit a biológiában és ezen belül is az ökológiában (Urban és Keitt, 2001; Proulx et al., 2005; Bodin, 2009; Urban et al., 2009). A gráfok a valós rendszerek modelljei; előnyük abban rejlik, hogy egyszerűsítve és a lényegét kiemelve láthatjuk a mintázatot és ez által hatékonyabban értelmezhetjük a folyamatokat is. A (táj)ökológiában is használt gráf modellek előnye, hogy rugalmasak, könnyen javíthatók a vizsgált rendszerre vonatkozó új információk beépítésével. Az első lépés a gráf modellek felépítéséhez az, hogy meghatározzuk azokat a változókat, amik a gráf pontjai és élei lesznek. A tájökológiai jellegű gráf modellezés során a gráfok pontjai az élőhelyeket és/vagy a populációkat jelképezik, míg az élek a pontok közötti funkcionális kapcsolatokat jellemzik (Urban and Keitt, 2001; Bodin, 2009; Urban et al., 2009). Skálázási kérdések kritikus fontosságúak a gráf modellek felépítésénél és különösen, hogy meghatározzuk 1) azt a hierarchikus térbeli szintet aminél az elemzéseket végezzük, 2) a gráfok felbontását (azaz a típusát és számát az élőhelyfoltoknak amit a gráfok szimbolizálnak), és a 3) környezet szemcsézettségét (grain) azaz, hogy a vizsgált populáció milyen felbontásnál érzékeli környezetét. Ezek meghatározása egyben korlátot is jelent, mert erősen meghatározhatja a rendszer viselkedésére vonatkozó következtetéseket.

A folyóvízi rendszerek gráf alapú strukturális konnektivitásának jellemzésére (31. ábra) jó alapot adhat a Frisell et al. (1986) féle hierarchikus élőhely osztályozási rendszer, amit széles körben alkalmaznak a vízfolyások tájökológiai irányú kutatásában (Wiens, 2002). Ezt alkalmazva a vizsgált rendszer gráfja felrajzolható a vízgyűjtő (10^3 m), a szegmens (10^2 m), a szakasz (10^1 m), a gázló-medence mezoélőhely (10^0 m) és a mikroélőhely (10^{-1} m) szinteknél.

Topológiai szempontból, minél nagyobb a felbontása a vízfolyáshálózatnak annál komplexebb gráffal írható le a vizsgált rendszer egy adott térbeli kiterjedésénél.

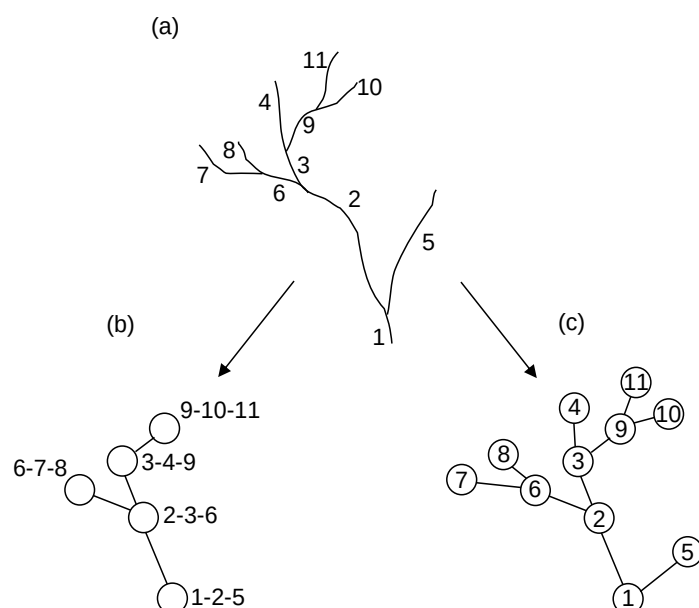


31. ábra. A vízfolyásrendszerek hierarchikus, folt alapú ábrázolása (a) és gráf alapú modellezése (b). A számok a vízfolyásszegmenseket különböztetik meg.

A legrészletesebb felbontású gráfot a mikroélelőhely szintű ábrázolási mód adja. Bomló növényi részek, levélkupacok foltos felhalmozódása vagy köves, kavicsos aljzatú élőhelyek foltos eloszlása homokos aljzatú sivár “tájban” (mátrixban) alapvetően befolyásolhatja a makroszkópikus gerinctelen szervezetek térbeli eloszlását és a populációk dinamikáját (Lancaster, 1999; Palmer et al., 2000; Olden et al., 2004) és jó alapot adhat a gráf alapú modellezéshez. Hasonlóan, a gázló-medence mezoélelőhely foltok eloszlása, abiotikus minősége döntően befolyásolja számos élőlénycsoport eloszlását és közösség-szerveződését és ezen foltok időbeli elérhetősége is nagymértékben változhat a hidrológiai viszonyoktól (áradás vs aszály) függően (Matthews és Marsh-Matthews, 2003; Magoulick és Kobza, 2003; Erős és Grossman 2005), aminek modellezésére szintén megfelelőek lehetnek a gráf alapú elemzések. A vízfolyáshálózatok szakasz és szegmens szintű felbontásával a klasszikus dendritikus hálózatokat írhatjuk le, ami jó alapul szolgál hidrológiai folyamatok (Rodriguez-Iturbe and

Rinaldo 2001; Paik and Kumar 2008), populációdinamikai történések (Fagan 2002; Labonne et al. 2008) vagy metaközösségi szintű folyamatok modellezéséhez (Auerbach and Poff 2011). Természetesen ezeknél a léptékeknél is szükséges lehet, hogy oldalirányú kapcsolatokat is figyelembe vegyünk a konnektivitás modellezésénél. Például alluviális nagy folyók, folyamok főága és ártéri rendszere igen komplex hidrológiai szerkezetű lehet. Ezek a rendszerek ma már alapvetően degradáltak, de restaurációs céllal igen változatos módon javítható hidrológiai összekötöttségük. Strukturális konnektivitásuk jellemzésére, alternatív és változatos hidrológiai összeköttetések keresésére szintén igen hasznosak lehetnek a gráf modellek, melyek segíthetik a legkedvezőbb restaurációs mód megtalálását (lásd Erős et al., 2012: 3. ábra). Végül a részvízgyűjtő szintű gráf modellek segíthetik a komplex és nagy kiterjedésű vízgyűjtők egyszerűbb ábrázolását, a topológiai szerkezet hatékonyabb áttekintését, ami segítheti az egyes részvízgyűjtők kijelölését természetvédelmi célból.

A fenti példákban a vízfolyás ágait vagy azok részegységeit tekinthettük a gráf pontjainak, míg a közöttük levő határvonalat (vagy az azonos típusú foltok közötti kapcsolatokat) az éleknek. Alternatív ábrázolási mód lehet azonban, ha a gráf pontjainak a vízfolyások (vagy szegmenseik) csatlakozási pontjait tekintjük (32. ábra). A vízfolyáshálózatok ilyen típusú ábrázolása igen hasznos lehet a hidrológiai folyamatok modellezéséhez. Például Poulter et al., (2008) alkalmazott gráf modelleket, hogy a víz áramlását hatékonyan jellemezhesse csatornahálózatokban. Rámutatott arra, hogy egyszerű hálózatelemzési (gráf) indexek (pl. a csúcsok és élek száma, komponensek száma, beágyazottsági indexek) igen hasznosak lehetnek a rendszer jellemzésére és a gráf alapú ábrázolás révén könnyen megtalálhatók azok a pontok, amik kritikus szerepet töltenek be a víz áramlása szempontjából a csatornahálózat egyes egységei felé. Hasonlóképpen, kínai kutatók komplex édesvízi rendszerek (vízfolyások, csatornák és víztározók) hálózatát jellemezték gráffal (Cui et al., 2009). Újabb pontok és/vagy élek hozzáadásával hatékonyabb rendszert tudtak tervezni, amely segítette a víz elvezetését különféle hidrológiai helyzetekben (áradás/aszály). Ezek a példák mutatják, hogy a hidrológusok is elkezdtek használni a gráf modelleket, azonban még intenzívebb alkalmazásukra nagy szükség lenne (Kent, 2009).

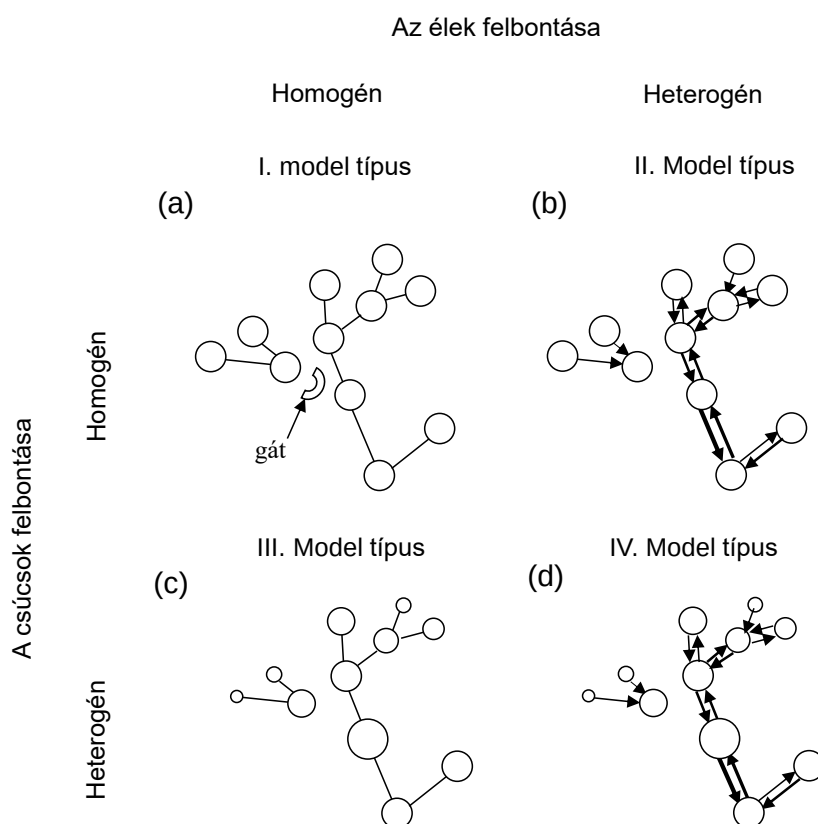


32. A vízfolyásrendszerek szegmens szintű ábrázolása gráfok segítségével (a). Az ábrázolás történhet úgy, hogy a torkolatokat (b), vagy éppen a vízfolyásszegmenseket (c) tekintjük a gráf csúcsainak. Az ábrázolás itt a legegyszerűbb, minimális feszítőfa szerinti ábrázolási mód szerint történt.

Nagyobb léptékű természetvédelmi célú alkalmazásokhoz a szegmens szintű modellek lehetnek a leghasznosabbak, mert 1) a szegmensek hatékonyan ábrázolhatók GIS térképeken, 2) egyetlen szegmens térbeli kiterjedése (10^2 - 10^3 m) is elég nagy lehet ahhoz, hogy megfelelő legyen természetvédelmi terület kijelölésére és érdemes legyen védelemre, 3) egy átlagos szegmens már jól elkülöníthető közösségnek vagy populációnak nyújt otthont, 4) a szegmens léptékű ábrázolás áll a legközelebb a hidrológiai célú modellezésekhez is ami még hatékonyabbá teheti a hidrológiai és az ökológiai célú kutatások és kezelések összefonódását.

Négy alapvető mód áll a folyóvízi gráfok felrajzolására, hasonlóan a biológia és ökológia egyéb területeihez (Proulx et al. 2005). Az első, legegyszerűbb ábrázolási forma, amikor a pontok és az élek súlyozatlanok. Ebben az esetben az élek jelenléte vagy hiánya egyszerűen csak van/nincs kapcsolatot jelez és az élőhelyfoltok/populációk között sem tesz semmiféle minőségi különbséget (33. ábra I. modell típus). Egyszerű példája ennek vízfolyáshálózatokra, ha a halak vándorlását akadályozó gátak jelenlétét és hiányát jelezzük a vízgyűjtőn, ahol a gráf pontjai a vízfolyásszegmenseket, míg az élek a szegmensek közötti összeköttetéseket mutatják. A gráf szerkezetéről informáló változókkal és indexekkel hatékonyan jellemezhető az érintetlen, nem fragmentálódott vízgyűjtő szerkezettől eltérő topológiai szerkezetű módosított vízfolyáshálózat. Tehát már ez a modell is hasznos információt nyújthat a vizsgált rendszer topológiai szerkezetéről, konnektivitási kapcsolatairól, fragmentálódásának mértékéről és jó alapul szolgálhat arra, hogy meghatározható legyen, hogy milyen további fejlesztések szükségesek az élek és a csúcsok minőségi megkülönböztetésére (Urban et al., 2009; Bodin, 2009). Egy másik, már jóval adatigényesebb ábrázolási mód, amikor az éleket súlyozzuk és megkülönböztetjük azok irányát is (33. ábra II. modell típus). Ily módon már megkülönböztethetjük a konnektivitási kapcsolatok jelentőségét is a pontok között. Például kisebb akadályok (útátjárók, kőrakások stb) sokszor nem teljes mértékben gátolják a vándorlást (Warren, 1998; Kerby et al., 2005) és a halak átjutása egy-egy akadályon nagymértékben

függhet a hidrológiai viszonyoktól is (áradás, víz áramlási sebessége az akadálnál). Ennek figyelembevétele realisztikusabb és még hatékonyabb modelleket eredményezhet, mint a konnektivitás pusztán van/nincs alapú megkülönböztetése. Az élek irányultságának megkülönböztetésének szintén lehet jelentősége. Például, a halak áthaladása egy akadályon különbözhet attól függően, ha vízfolyással szemben vagy pedig ha folyásiránynak megfelelően, mintegy lesodródva kell átjutniuk az akadályon. A pontok minőségi megkülönböztetése szintén pontosabb modelleket eredményezhet (33. ábra III. modell típus), ha például figyelembe vesszük az élőhely vagy a populációk méretét vagy az élőhelyfolt egyéb minőségi jellemzőjét. Végül a legrészletesebb modellekhez akkor jutunk, ha a pontokat és az éleket is súlyozni lehet (33. ábra IV. modell típus). Sajnos ilyen jellegű terepi adatok gyűjtése logisztikailag igen nehezen megvalósítható, különösen nagy térbeli kiterjedésű és sok élőhelyet/populációt figyelembe vevő kutatás esetén.



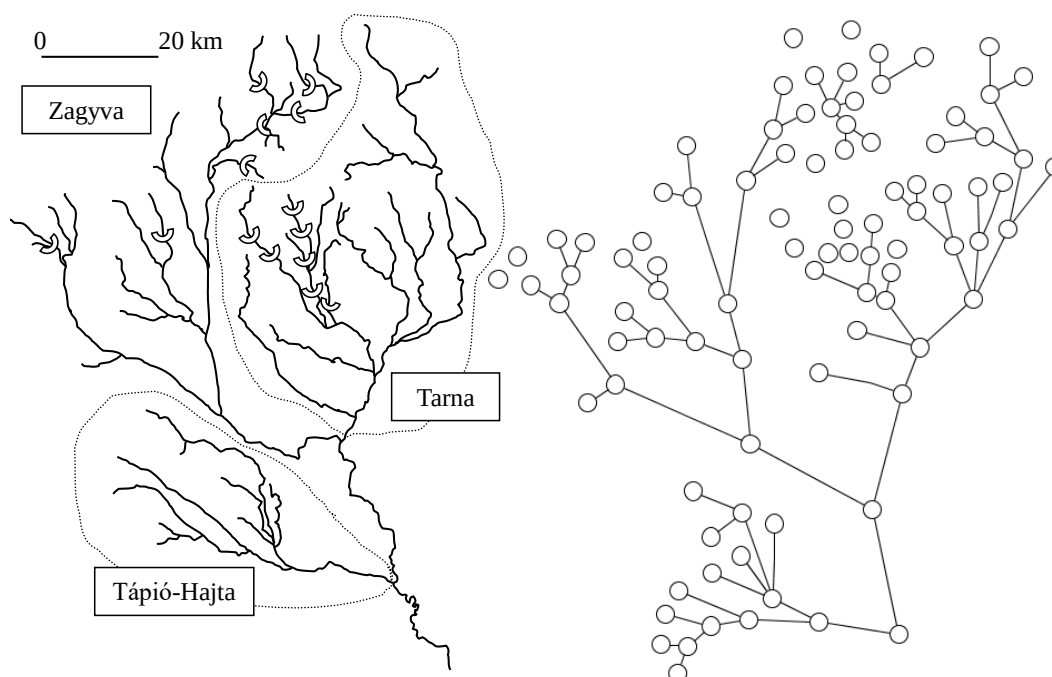
33. ábra. A vízfolyásrendszerek szegmens szintű ábrázolása gráfok segítségével a modellek felbontásának (részletességének) bemutatásához (Proulx et al. 2005). A pusztán jelenlét/hiány alapú kapcsolat, ahol a csúcsok minősége sincs megkülönböztetve (a), a vándorlási irányok megkülönböztetése egy irányított gráfban már részletesebb modellhez vezethet (b), a csúcsok súlyozása pl. amennyiben van lehetőség a populáció méretének meghatározására (c), a csúcsok és élek súlyozása vezethet a legrészletesebb modellhez, ahol pl. a populáció mérete és a vándorlás iránya és nagysága is vizsgálható (d).

A következőkben egy esettanulmányt mutatunk be a hálózatelemzési módszerek előnyeinek igazolására, arra, hogy miként vehetjük figyelembe hatékonyan és közvetlen mérőszámokkal a strukturális konnektivitást a vízfolyások természetvédelmi célú kezelésében.

Először értékeljük, hogy miként használhatók a gráfok a Zagyva vízgyűjtő topológiai szerkezetének jellemzésére és a strukturális és potenciális funkcionális konnektivitás szempontjából kiemelt jelentőségű szegmensek kijelölésére (I. modell típus). Mivel az élőhely minősége (mérete, fennmaradt természetvédelmi értéke stb) is fontos információtartalommal bír a természetvédelem számára, egy másik típusú modellben (III. modell típus) a konnektivitás figyelembe vétele mellett és attól függetlenül is megkülönböztetjük az élőhely méretét és természetvédelmi értékét és megvizsgáljuk, hogy miként befolyásolhatják a természetvédelem számára értékes területek rangsorba vételét a különböző értékelési eljárások. Ez az első olyan elemzés a vízfolyások ökológiájában ami közvetlenül veszi figyelembe a konnektivitás jelentőségét a vízfolyáshálózatokat felépítő szegmensek természetvédelmi értékének meghatározásában.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A Zagyva vízgyűjtője 5677 km². A folyóhoz három nagyobb részvízgyűjtő tartozik, a Zagyva, a Tarna és a Tápió-Hajta. A vízgyűjtő elsősorban kisebb dombvidéki és síkvidéki vízfolyásokat tartalmaz. A vízgyűjtőn létesített víztározók alapvetően változtatták meg a vízfolyáshálózat topológiai szerkezetét, ami gráf modellekkel hatékonyan számszerűsíthető. Ehhez először térinformatikai programban (Arcview 3.3) meghatároztuk a vízgyűjtő minden egyes szegmensét és ábrázoltuk az egyes víztározókat. A térképek elkészítéséhez a Víz-Keretirányelv hazai megvalósításában alkalmazott fedvényeket vettük alapul. E térkép alapján már könnyen felrajzolható volt a tározók miatt módosított vízfolyáshálózat gráfja, ahol az egyes szegmenseket pontokkal, míg a közöttük levő kapcsolatokat a gráf éleivel jelölhattük (34. ábra). A víztározók teljes mértékben gátolják a halak felfelé és lefelé történő vándorlását, ezért ezen objektumok jelenléte több komponensre bontja a vízgyűjtő múltbeli, természetes állapotában még összefüggő gráfját.



34. ábra. A Zagyva vízgyűjtőjének gráf modellje a strukturális konnektivitás jellemzéséhez. A félkör alakú szimbolumok azokat a nagy tározókat mutatják, amelyek teljes mértékben gátolják a halak vándorlását a vízgyűjtő szakaszai között.

A szegmensek természetvédelmi értékének megállapításához összeállítottuk minden egyes szegmens halfauna jegyzékét saját terepi felmérési adataink és egyéb részletes és a szegmenshez jól köthető faunaadatok alapján (pl. Harka et al., 2004; Harka és Sallai, 2004; Szepesi és Harka, 2006). A 2000-nél nem korábbi származó saját és irodalmi adatokból egy előzetes adattáblát készítettünk, hogy meghatározzuk azokat a szegmenseket ahonnan nem volt megbízható standardizált felmérésből származó halfaunisztikai adata. Ezeknek a szegmenseknek a halfaunáját 2009-ben felmértük, standardizált, elektromos halászáton alapuló felméréssel (módszertan lásd fent, Erős, 2007).

I. modell típus

A vízgyűjtő fragmentálódásának mértékére egy egyszerű mérőszám lehet a gráf komponensek száma. A gráf komponense tulajdonképpen egy részgráf, ahol a részgráfon belül minden ponthoz vezet út, azonban egyik pontból sem vezet el más komponenshez/részgráfhoz (Bodin, 2009). Ezért a gráf komponenseinek száma és pl. a pontok megoszlása az egyes komponensek között hasznos információval szolgálhat a vízfolyáshálózat fragmentálódásának mértékéről (lásd 30. ábra). Emellett ha meghatározzuk, hogy az egyes pontokhoz mennyi él tartozik (fokszám) vagy hálózatelemzési indexekkel jellemezzük az egyes pontok jelentőségét a hálózat más pontjai felé történő eljutásban, akkor meghatározhatjuk a halak vízgyűjtőn belüli vándorlásában kiemelt szereppel bíró szegmenseket. Feltételezhető ui., hogy a gazdagabb összeköttetésekkel bíró szegmensek jelentősebb szereppel bírnak a vándorlás szempontjából, fenntartásuk fontos pl a metapopulációk fennmaradásában (Bunn et al., 2000; Urban and Keitt, 2001; Jordán et al., 2003; 2006). A vízgyűjtő gráf topológiai szerkezetének vagy az egyes pontok jelentőségének megállapítására számos index használható (Jordán és Scheuring, 2004;

Jordán et al., 2006; Pascual-Hortal és Saura, 2006; Saura és Pascual-Hortal, 2007a,b; Jordán et al., 2008, 2009; Baranyi et al., 2011; Rayfield et al., 2011). A hálózatelemzési indexek használatára jó például szolgál egy gyakran alkalmazott topológiai index (Estrada és Bodin, 2008; Urban et al., 2009), a közteségi centralitás index (betweenness centrality). Az index a gráf pontjainak beágyazottsági jelentőségét méri, azaz, hogy mennyire központi szerepű a vizsgált pont a többi gráfpont közé behúzható utak tekintetében (Jordán et al., 2006). A standardizált index (BC_i) képlete az i pontra a következő:

$$BC_i = \frac{2 \times \sum_{j < k} g_{jk}(i) / g_{jk}}{(N-1)(N-2)}$$

ahol $i \neq j$ és k . g_{jk} az azonos számú élt tartalmazó legrövidebb utak száma j és k pontok között, és $g_{jk}(i)$ azoknak a legrövidebb utaknak a száma amiken i ponton áthaladnak. N a hálózat pontjainak száma. Minél nagyobb az index értéke annál jelentősebb a pont a strukturális és potenciális funkcionális konnektivitás szempontjából.

III. modell típus

A Pascual-Hortal és Saura (2006) által kifejlesztett élőhely elérhetőségi megközelítést használtuk annak bemutatására, hogy miként alkalmazható a III-as modell típus a vízfolyás szegmensek természetvédelmi szempontú kijelölésére a terület, az élőhely természetvédelmi értéke és a szegmens konnektivitásban betöltött jelentőségének figyelembe vételével. Míg a legtöbb hálózatelemzési index csupán a pontok konnektivitásban betöltött jelentőségét méri (pl. centralitási indexek), addig a Pascual-Hortal és Saura (2006) által kifejlesztett integrált konnektivitási index (IIC) egyaránt érzékeny az élőhelyfolt méretére (vagy egyéb minőségi paraméterének) és a konnektivitásban betöltött jelentőségére is. Logikusnak tűnik az élőhely méretét is figyelembe venni a természetvédelmi célú hálózatelemzéseknél, hisz ez akár fontosabb is lehet, mint a konnektivitás. Számos esetben egyetlen élőhelyfolt mérete nagyobb lehet, mint több egymással összeköttetésben levő kisebb folté. Például egy 10 km hosszúságú szegmens értékesebb lehet, mint 2-3 egymással összeköttetésben álló, de összesen csak 5 km hosszúságú szegmens, hiszen a nagyobb élőhelyek általában értékesebbek a fajok és közösségek hosszú távú fennmaradása szempontjából. Mivel a folt mérete, természetvédelmi értéke és konnektivitásban betöltött jelentősége egyaránt fontos tényezők természetvédelmi szempontból, együttes figyelembe vételük egy eddig még nem alkalmazott egyedi értékelési módot jelent a vízfolyásszegmensek és vízfolyáshálózatok természetvédelmi szempontú értékelésében. Az integrált konnektivitási index (IIC) általános képlete a következő:

$$IIC = \frac{\sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n \frac{a_i \times a_j}{1 + nl_{ij}}}{A_L^2}$$

ahol n a pontok száma, a_i és a_j az i és j pontok értékei (pl. terület, természetvédelmi érték vagy értékkel súlyozott terület), nl_{ij} az élek száma az i és j pontok között húzódó legrövidebb úton és A_L a vizsgált parameter maximális értéke (pl. a szegmensek teljes területe, ha a terület a vizsgált változó). Az index értéke 0 és 1 között változik és növekszik a konnektivitás

mértékével (részletesen lásd Pascual-Hortal és Saura, 2006; 2008; Saura és Pascual-Hortal, 2007a). Az IIC azonban még önmagában nem méri az egyes foltok jelentőségét. Ehhez meg kell vizsgálnunk, hogy mi a hozzájárulása az egyes foltoknak az index értékéhez. Ha szisztematikusan eltávolítjuk az egyes foltokat és megnézzük miként változik az index értéke ezzel, az index értékének %-os csökkenésével, meghatározható a foltok hozzájárulása az index értékéhez. A változás (delta) mértéke tehát a következőképpen határozható meg:

$$dIIC = 100 \frac{IIC - IIC'}{IIC}$$

ahol IIC és IIC' a folt eltávolítása előtti és utáni index érték (Pascual-Hortal and Saura, 2006; 2008; Saura and Pascual-Hortal, 2007a). A Conefor Sensinode 2.2 programot (Saura and Pascual-Hortal, 2007a; Saura and Torné, 2009) használtuk a dIIC értékek meghatározásához.

Először minden szegmens hozzávetőleges területét kiszámítottuk a szegmens hosszának és területének szorzataként, amihez a hosszat a GIS térkép alapján, míg a szélességet terepi adataink alapján és a Google Earth program segítségével határoztuk meg. A szegmensek természetvédelmi értékét a magyar halfaunára kidolgozott egyszerű index segítségével számszerűsítettük (Guti, 1995). Az index a területen található halfajok számát összegzi növekvő súlyt adva a nagyobb természetvédelmi értékű fajoknak. Az index (CV) általános képlete a következő:

$$CV = 4n_E + 3n_V + 2n_R + n_A + 0n_{In} + n^*$$

ahol n_E a veszélyeztetett, n_V a sérülékeny, n_R a ritka, n_A a gyakori, n_{In} az idegen-honos, n^* pedig a pannóniai vagy dunai endemizmus fajok száma. A szegmensek közötti bináris alapú konnektivitás (Saura and Pascual Hortal, 2007a) meghatározásához a Zagyva vízgyűjtő gráfját vettük alapul, ahol az élek jelzik a kapcsolatot az egyes szegmensek (pontok) között.

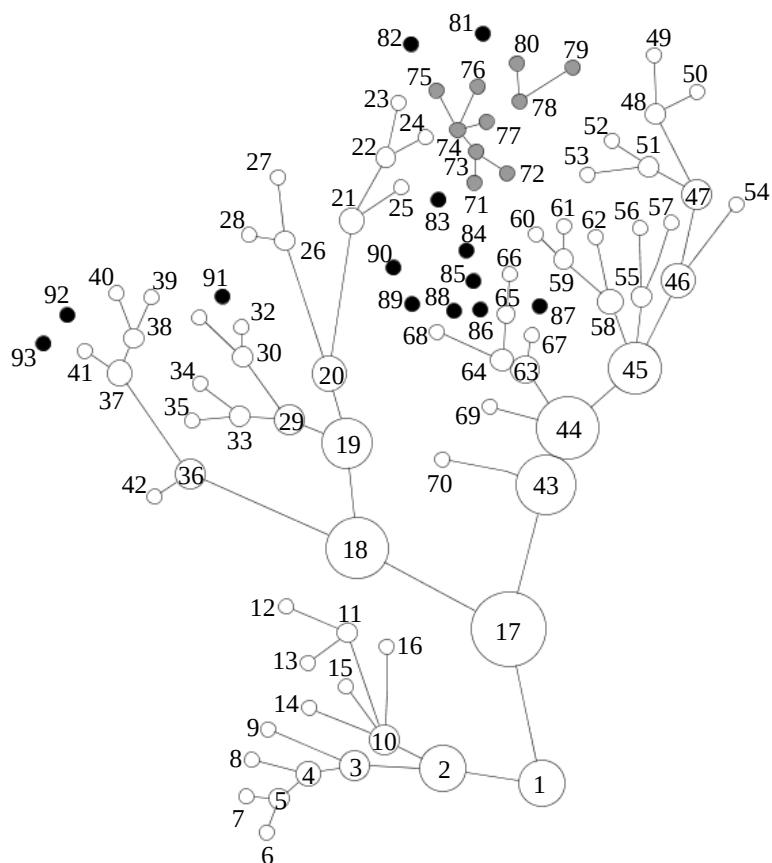
A terület és a természetvédelmi érték szorzata adja a minőséggel súlyozott területet, amit a dIIC számításához használhattunk ($CV \times area$ dIIC). Emellett vizsgáltuk a dIIC értékeket úgy is, hogy pusztán a természetvédelmi értéket vettük figyelembe; mert pl. nem mindig van lehetőség a legnagyobb területű foltok védelmére, érdemes lehet megkeresni a nagy értékű, de esetleg kis területű foltokat is (CV dIIC). Végül vizsgáltuk a szegmensek természetvédelmi értékét pusztán a természetvédelmi index alapján (CV) azaz figyelmen kívül hagyva a területet és a konnektivitást, hogy jobban megértsük az egyes változók jelentőségét és megalapozottabban értékelhessük a terület és az egyes szegmensek természetvédelmi jelentőségét. Spearman rang korrelációval teszteltük az egyes indexek közötti kapcsolatokat erősségét.

EREDMÉNYEK

A halak vándorlását teljes mértékben akadályozó víztározók létesítése előtt a Zagyva vízgyűjtő gráfja egy komponensből állt. A jelenlegi, tározókat figyelembe vevő modell gráfja 16 komponensből (részgráfból) áll (34. ábra). Szerencsére a tározók többsége a vízfolyások

felső szakaszán, a vízgyűjtő magas tengerszint feletti magasságú helyein található. Ezért a legnagyobb gráf komponens 70 pontból (szegmenst), két másik komponens több mint egy pontból (hét és három) áll, míg 13 komponens egyetlen pontot tartalmaz.

A köztességi centralitás index értéke nagymértékben változott az egyes pontok között (35. ábra; I-es modell típus). A vízfolyáshálózat dendritikus jellegéből fakadóan kis értéket mutatott a vízfolyások felső szakaszára, az alacsonyabb rendű szegmensekre, míg a magasabb rendű szegmenseknek nagyobb volt az index értéke is, ami mutatja, a magasabb rendű szegmensek töltene be igazán fontos szerepet a vízhálózat konnektivitásában, az egyes részvízgyűjtők közötti kapcsolatok fenntartásában. Ebben a viszonylag kis gráfban (93 pont), 54 első, 22 másod, 13 harmad, és 4 negyedrendű szegmens volt megkülönböztethető. Annak ellenére azonban, hogy az index értéke általánosan növekedett a vízfolyás hosszanti szelvénye mentén (kis patakoktól a folyókig), nagy különbségek voltak megfigyelhetők az index értékében az azonos rendű vízfolyások között. Például a 29-es és a 44-es szegmensek ugyanolyan rendűségűek voltak. A 44-es szegmens azonban a konnektivitás szempontjából előnyösebb topológiai pozíciójú volt a kevésbé előnyös elhelyezkedésű 29-es szegmenshez képest, ami a köztességi centralitás értékekben is jól tükröződik.



35. ábra. A Zagyva vízgyűjtőjének gráf modellje a közteségi centralitás (betweenness centrality) index alapján. A csúcsok mérete az index értékével súlyozott. Az egy csúcsból álló komponensek fekete színnel, a viszonylag épen maradt komponens fehér színnel, míg a nagy komponenstől már elszakadt, de több csúcsból álló komponensek szürke színnel jelöltek.

A természetvédelmi szempontok szerint rangsorolt szegmensek sorrendje független volt az index fajtájától ("CV", "CV dIIC", "CV x area dIIC") (14. táblázat). Erősen szoros pozitív korreláció volt megfigyelhető a "CV dIIC" és "CV x area dIIC" indexek között ($r_s = 0.977$, $P < 0.001$, $n = 93$) és mérsékelten erős kapcsolat a CV és "CV dIIC" ($r_s = 0.883$, $P < 0.001$, $n = 93$), valamint a "CV" és "CV x area dIIC" indexek között ($r_s = 0.840$, $P < 0.001$, $n = 93$). Az eredmények tehát azt mutatják, hogy kisebb különbségek adódtak a szegmensek értékeségének rangsorolásában az indexek specifikálásának megfelelően. A Tarna folyó köztes térbeli helyzetű, azaz a vízfolyáshálózat közép szakaszán elhelyezkedő szegmensei között voltak megtalálhatók a pusztán a természetvédelmi index ("CV") alapján leginkább értékesnek tekintett szegmensek (44-, 45-, 46-ös pontok). A vízfolyáshálózat alsó szakaszán található szegmensek jelentősége nőtt amikor az élőhely konnektivitását és a konnektivitás mellett a méretét is figyelembe vettük a természetvédelmi érték mellett ("CV dIIC" és "CV x area dIIC"). A "CV x area dIIC" index egyértelműen a Zagyvához tartozó legnagyobb szegmenseket jelölte meg a legfontosabbnak (18-, 1-, 17-es pontok). A kis méretű és gyenge konnektivitási kapcsolatokkal rendelkező szegmensek, mint pl. a Bene és a Tarnóca patakok (55-ös és 58-as pontok) fontossága csökkent a "CV", "CV dIIC" és végül a "CV x area dIIC" indexek sorrendjében. Egy másik példa az indexek közötti különbségek hatására a Felső-Tápió (9-es pont). Ez a szegmens viszonylag értékes volt természetvédelmi értéke és mérete alapján is (a szegmensek közötti rangsorrendben

a 12. és a 16. helyen áll a “CV” és a “CV x area dIIC” indexek alapján), azonban nem került be az első 25 legfontosabbnak ítélt szegmens közé a “CV dIIC” index alapján, terminális topológiai pozíciója miatt (35. ábra).

Az indexek viselkedésében mutatkozó kisebb különbségek ellenére, az elemzések segítségével könnyen kijelölhetőek voltak a többféle szempont alapján is értékesnek bizonyult szegmensek. A legértékesebbeknek a Tarna néhány összetartozó szegmense bizonyult (43, 44, 45, 46, 55, 58), amelyek természetvédelmi értékük, konnektivitásban betöltött szerepük és méretük miatt is értékesek voltak. Ezek azok a szegmensek a Zagyva vízgyűjtőjén, amelyekben népesebb populáció élnek értékes folyóvízi halfajoknak (sujtásos kűsz *Alburnoides bipunctatus*, nyúldomolykó *Leuciscus leuciscus*, kőfűró csík *Sabanejewia aurata*), mely fajok némelyike közepes távolságban vándorló halfaj, azaz populációik hosszú távú fennmaradásában fontos lehet, hogy ne legyenek akadályozva vándorlásukban. Összességében, nem elfelejtve persze, hogy az Zagyva alsó szegmenseinek kiemelkedő szerep jut a halak vándorlásának és a halközösség sokféleségének fennmaradásában, a három részvízgyűjtő közül a Tarna egy jól lehatárolható szakasza igazán értékesnek bizonyult természetvédelmi szempontból, mind a halfauna természetvédelmi értéke alapján mind pedig a szegmensek konnektivitásban betöltött szerepe szempontjából.

14. táblázat. A vízfolyásszegmensek természetvédelmi értéke (TÉ) és a konnektivitással (dIIC-TÉ) és területtel is (dIIC-TÉ x terület) súlyozott természetvédelmi értéke a halfauna természetvédelmi értéke alapján. Az alvízgyűjtők rövidítése a következő: T, Tarna; T-H, Tápió-Hajta; Z, Zagyva.

No.	Csúcs	TÉ	Alvízgyűjtő	Csúcs	dIIC - TÉ	Alvízgyűjtő	Csúcs	dIIC - TÉ x terület	Alvízgyűjtő
1	44	20,00	T	44	45,58	T	17	59,82	Z
2	46	18,00	T	17	39,96	Z	1	38,88	Z
3	45	16,00	T	45	39,95	T	18	35,24	Z
4	55	16,00	T	43	36,41	T	44	32,36	T
5	77	16,00	Z	18	32,26	Z	43	28,53	T
6	43	15,50	T	19	23,96	Z	45	23,82	T
7	19	15,00	Z	46	20,26	T	19	18,35	Z
8	1	12,00	Z	20	18,01	Z	46	14,12	T
9	58	11,67	T	1	17,12	Z	2	12,88	T-H
10	18	11,00	Z	55	13,32	T	20	11,54	Z
11	20	11,00	Z	63	13,30	T	36	10,31	Z
12	36	11,00	Z	47	12,61	T	55	8,31	T
13	9	10,25	T-H	2	12,57	T-H	3	8,27	T-H
14	17	10,00	Z	36	11,11	Z	63	7,54	T
15	51	9,67	T	58	10,26	T	47	6,36	T
16	47	9,20	T	3	9,96	T-H	9	6,11	T-H
17	21	8,80	Z	21	9,15	Z	21	4,90	Z
18	48	8,60	T	64	8,18	T	58	4,17	T
19	22	8,50	Z	26	6,70	Z	37	3,98	Z
20	65	8,41	T	51	5,92	Z	26	3,86	Z
21	26	8,33	Z	37	5,80	Z	64	3,80	T
22	37	8,00	Z	22	4,66	Z	65	2,79	T
23	63	8,00	T	4	4,59	T-H	48	2,04	T
24	74	8,00	Z	65	4,32	T	51	1,85	T
25	2	7,33	T-H	48	3,85	T	69	1,82	T

KÖVETKEZTETÉSEK

E fejezet bemutatta miként használhatók a gráf alapú hálózatelemzési eljárások a vízfolyások modellezésénél, természetvédelmi célokra. Két eltérő komplexitású modellt használva láthatóvá vált, hogy milyen egyszerű feltárni a vízfolyáshálózat topológiai szerkezetét és megtalálni azokat a kulcsfontosságú pontokat, amelyek kiemelt szereppel bírnak a konnektivitás fenntartásában és azokat is, amelyek minőségük és konnektivitásban betöltött szerepük alapján egyaránt fontosak lehetnek (élőhelyi minőséggel súlyozott konnektivitás). Az utóbbi években több olyan közlemény is napvilágot látott, amelyek a topológiai szerkezet hatását vizsgálják a populációs szintű demográfiai folyamatokra vízfolyásokban (Fagan, 2002; Schick és Lindley, 2007; Labonne et al., 2008). Kutatásaink kiegészítik ezeket a tudományos eredményeket és felhívják a figyelmet a hálózatelemzési eljárások rendkívül praktikus alkalmazhatóságára a vízfolyásrendszerek modellezésében és hatékonyabb természetvédelmi célok megvalósításában.

Az első elemzésben (I. típusú modell a strukturális konnektivitás jellemzésére) rávilágítottunk, hogy miként használhatók alapvető hálózatelemzési indexek, mint pl. a köztségi centralitás index, a konnektivitás fenntartásában kulcsfontosságú szegmensek megkeresésére. Elemzéseink felhívják a figyelmet a hálózatelemzési eljárások alkalmazására nagyon nagy folyók, folyamok vízhálózatának konnektivitás elemzésében. Amikor pl. a szegmensek (pontok) száma több száz vagy akár több ezer, nem könnyű kiválasztani, indexek és elemzések nélkül, a konnektivitásban kiemelt szereppel bíró szegmenseket pl. az azonos és a közel azonos szegmensekből. A gráf alapú elemzések azonban megkönnyíthetik a választást. Segíthetik pl. meghatározni, hogy azonos vagy közel azonos rendűségű vízfolyások közül hol jár a legkisebb hátránnyal tározók létesítése, figyelve a konnektivitás fenntartására és a természetvédelmileg értékes területek megőrzésére. A vízhálózatok fragmentálódását okozó völgyzárógátas víztározók emellett nagyban elősegíthetik az idegen-honos inváziós fajok terjedését is (Johnson et al., 2008). A klíma változása szükségszerűvé teszi újabb és újabb víztározók létesítését (Rahel és Olden, 2008). Létesítésüknél fontos természetvédelmi szempont lehet, hogy ezek a tározók olyan vízfolyásokon létesüljenek, ahol a legkisebb kárt okozzák a vízfolyáshálózat fragmentálódása és az inváziós fajok terjedése szempontjából. A vízfolyáshálózatok topológiai célú elemzése és az egyes szegmensek előzetes kiválasztása különösen hasznos lehet olyan nagy vízgyűjtőkön (pl. trópusi nagy folyók) ahol a folyó és annak élővilága alig ismert, de a vízfolyáshálózat gráfja könnyen megrajzolható pl. légi felvételek alapján (Birkett et al., 2002).

A második elemzésben (III. típusú modell természetvédelmi célú értékelésekhez) részletesebb modellt alkalmaztunk, ami lehetővé tette, hogy rangsoroljuk a szegmenseket a természetvédelmi értékük és a konnektivitás fenntartásában betöltött jelentőségük szerint. Számszerűsítettük a kapcsolatokat a halfauna természetvédelmi értéke és olyan hálózatelemzési indexek értéke között, amelyek figyelembe vették az élőhely méretét és konnektivitásban betöltött jelentőségét is. A kisebb különbségek az élőhelyek (szegmensek) rangsorában igazolják, hogy a konnektivitás figyelembe vétele egy újabb szempont lehet a szegmensek természetvédelmi értékének meghatározásában, amit célszerű figyelembe venni. Az élőhelyek közötti konnektivitás fenntartása kritikus fontosságú a halpopulációk és a természetes halközösségek hosszú távú fennmaradásához. A vízfolyások fragmentálódása az egyik leginkább fenyegető tényező a vízfolyások biológiai sokféleségének megőrzésében (Dynesius és Nilsson, 1994; Malmqvist és Rundle, 2002; Bernhardt et al., 2005; Dudgeon et al., 2006; Taylor et al., 2008; Morita et al., 2009; Arthington et al., 2010). Azok a természetvédelmi tervek, amelyek nem helyeznek hangsúlyt az élőhelyek közötti konnektivitás fenntartására és kizárólag a jelenlegi természetvédelmi érték alapján értékelnek, hosszú távon tévesek lehetnek, különösen a halak csoportra. Természetesen a természetvédelmi beavatkozásokra fordítható költségek igen korlátozottak, ezért optimalizálni kell a helyek kiválasztását. Mindkét elemzésünk szerint a vízfolyáshálózat alsó szegmensei a legértékesebbek a konnektivitás fenntartásában, ami nem is meglepő a dendritikus szerkezetből adódóan. Azonban nyilvánvaló, hogy ezeket a szegmenseket nem könnyű védeni és sokszor módosítottabbak, mint a hálózat felső szakaszán lévő szegmensek, a számos emberi beavatkozás miatt (nagyobb mértékű urbanizáció, szennyezések esélye nagyobb, mezőgazdasági tájhasználat stb.). A hálózatelemzésen alapuló modellezés segít, hogy könnyen áttekinthessük a vízfolyáshálózat szerkezetét, amelyből könnyen kiválaszthatók és rangsorolhatók sokféle szempont szerint a

leginkább értékes élőhelyek. Jelen esetben segített megtalálni, hogy melyek azok a szegmensek, amelyek leginkább érdemesek a védelemre és amelyeket talán könnyebb is megvédeni, mint a legalsó szegmenseket.

A vízfolyásökológusok hosszú időn keresztül a rendkívül nagy hatású folyóvízi folytonossági elmélet (river continuum concept Vannote et al., 1980) szellemében végezték kutatásaikat és ennek megfelelően a közösségszerveződés különböző aspektusait vizsgált(j)ák a vízfolyások longitudinális és laterális szelvényeiben. Az utóbbi években azonban egyre nagyobb hangsúly esik a vízfolyáshálózat topológiai jellemvonásainak feltárására, a különböző hidrológiai és geomorfológiai tulajdonságú élőhely hálózat jelentőségének megismerésére az élőlényközösségek (lokális) szerveződésében (e.g. Benda et al., 2004a, b; Grant et al., 2007; Clarke et al., 2008). E szemléletet is támogatandó hangsúlyozzuk, hogy a gráf alapú hálózatelemzés nagyban hozzájárulhat ahhoz, hogy jobban megértsük a vízfolyáshálózatok szerkezetét és hatásukat a populációk és közösségek szerveződésére (Erős et al., 2012; Erős és Grant, 2015). A konnektivitási kapcsolatok, a topológiai szerkezet a lokális élőhely-szerkezethez hasonlóan fontos lehet a víz élőlényközösségek szerveződésében (Erős és Grant, 2015; Czeglédi et al., 2016). Azok a vízfolyásszegmensek, amelyek diverzebb konnektivitási kapcsolatokkal rendelkeznek, értékesebbek lehetnek természetvédelmi szempontból, mint a kevésbé változatos kapcsolatokkal rendelkezők és meglehetősen nagyobb figyelmet érdemelnek. A gráf terminológiában ezeket a pontokat csomópontoknak (hub) hívják (pl. Minor és Urban, 2008). Vízfolyáshálózatokban e leginkább fontos pontok a hálózat alsó szegmensei lehetnek a denritikus szerkezetből eredően. Ennek ellenére a vízfolyáshálózatok topológiai szerkezete rendkívül nagymértékben változhat (mint ahogy pl. az egyes fák koronái és ágai között is nagy különbségek lehetnek) és ezek számszerűsítésében és összehasonlításában nagy segítséget nyújthatnak a hálózatelemzési indexek.

A szegmensek természetvédelmi értéke növekedett az alacsonyabb rendű vízfolyásoktól (felső szakasz) a magasabb rendűek felé a vizsgált élőlénycsoport, azaz a halak esetében. Ez az eredmény azonban taxonspecifikus lehet. Például a halfauna sokfélesége általában növekszik a vízfolyás hosszanti szelvénye mentén a forrástól a torkolat irányában, azonban a víz makrogerinctelenek és a parti növényzet diverzitása általában a folyók középső szakaszán a legnagyobb (Dunn et al., 2006; Cucherousset et al., 2008). A szegmensek topológiai helyzetét leíró változók és a biológiai sokféleség közötti kapcsolatok részletes számszerűsítése még igen gyerekcipőben jár (pl. Clarke et al., 2008; Erős és Grant, 2015). Annak ellenére, hogy kiváló tanulmányok sora igazolja a topológiai pozíció jelentőségét a fajok/populációk elterjedésében és dinamikájában (Fagan, 2002; Lowe et al., 2006; Hitt and Angermeier, 2008; Grant et al., 2009) a legtöbb tanulmány nagyon egyszerű térbeli konfigurációkat vizsgált, pl. hogy a főfolyóhoz való közelség miként befolyásolja a populációdinamikát és a közösségszerveződést (pl. Czeglédi et al., 2016). Igazolták pl., hogy szalamandrák populációinak méretét és dinamikáját befolyásolja az, hogy a vizsgált elsőrendű vízfolyás más elsőrendű vízfolyáshoz vagy pedig egy nagyobb vízfolyáshoz kapcsolódik (Lowe, 2002; Lowe and Bolger, 2002; Grant et al., 2009). A javasolt hálózatelemzési modellezési eljárás különbözik ezektől a tanulmányoktól, mert egy újfajta modellezési keretet ad a vízfolyáshálózat és bármely szegmense strukturális és funkcionális konnektivitásának jellemzésére; ez akár új kutatási irányvonalat jelenhet a vízfolyásökológiában. A témáról született cikkeink megjelenése óta (Erős et al., 2011; 2012) eltelt idő igazolja ezt az állítást, mert igen sokan alkalmazták már a

javasolt keretrendszert alap és alkalmazott kutatásokban egyaránt. Portugáliában pl. ezen gráf alapú modellezési eljárást alkalmazva tettek javaslatot a vízfolyásokon található gátak elbontására (Branco et al, 2014).

VI. TERMÉSZETVÉDELMI TERÜLETHÁLÓZAT TERVEZÉS

BEVEZETÉS

A természetvédelmi területek kijelölése általában a szárazföldi élőhelyek értékei és a tájképi sokfélesége alapján történt, a vízfolyások vízgyűjtő szintű védelmére kevés figyelmet fordítottak (Abell et al., 2007; Nel et al., 2007, 2009). Szerencsére hazánkban a nemzeti parkok kijelölésekor fokozott figyelem esett arra, hogy a védett területek minél változatosabb élőhelyi sokféleséget öleljenek fel. Az 1990-es években létesített nemzeti parkjaink életre hívásakor pedig kifejezett hangsúly volt a vízi és vizes élőhelyek védelmén is; e nemzeti parkjaink nevüket is nagyobb folyóinkról kapták (pl. Duna-Dráva Nemzeti Park 1996, Duna-Ipoly Nemzeti Park 1997). Ennek ellenére Magyarországon nincs védettnek nyilvánított vízfolyás és nem ismert az sem, hogy a nemzeti parkjaink által védett területhálózat milyen mértékben öleli fel a vízi élővilág sokféleségét országos szinten.

A természetvédelmi céllal hasznosítható területek aránya egyre csökken a fokozódó emberi területhasználat miatt (pl. urbanizáció, mezőgazdasági területek növekedése). Fontos szempont ezért, hogy az oly értékes védelemre kijelölt területek, bár kis területen, de minél nagyobb hányadát tartalmazzák az eltűnő biológiai sokféleségnek. A szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszerével ugyanakkor ma már hatékonyan megoldhatóak ilyen jellegű ún. optimalizációs problémák, azaz olyan természetvédelmi kérdések is, ahol pl. a terület minimalizálása mellett a cél a biológiai sokféleség maximalizálása (Margules és Pressey, 2000). E módszerek komplementarizációs elven működő matematikai algoritmusokat alkalmaznak, amelyek maximalizálják a biológiai sokféleség reprezentativitását, miközben ezt minél kisebb terület hozzáadásával igyekeznek elérni (Pressey és Nicholls 1989). E módszereket már viszonylag régóta alkalmazzák a szárazföldi területek kijelöléséhez, azonban vízfolyáshálózatokra történő alkalmazásukra viszonylag kevés (bár egyre növekvő számú) példa akad (pl. Esselman és Alan, 2011; Hermoso et al., 2011). Az édesvizekkel foglalkozó munkák többsége ui. a fajsám, a fajok ritkasága és a karizmatikus élőlénycsoportok természetvédelmi értéke alapján tett javaslatot a természetvédelmi területek kijelölésére (Filipe et al., 2004; Bergerot et al., 2008). A vízfolyás típusok és táji (abiotikus) változók sokfélesége szintén alkalmazott eljárás volt a területek kijelölésénél (Higgins et al., 2005; Nel et al., 2007). E változókra alapozott munkák azonban nem tekinthetők optimálisnak a természetvédelmi területek kijelölése szempontjából, mert pl. nagyon nehéz azt feltárni segítségükkel, hogy nem lenne-e hatékonyabb megoldás költség–haszon szempontból az értékes területek kijelölésére. A szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés szárazföldi területekre kidolgozott módszertanát azonban fejleszteni is kellett a módszer vízfolyáshálózatokra történő adaptációjakor. E módszerekben külön hangsúly esik a konnektivitási kapcsolatok figyelembe vételére, arra, hogy a program lehetőleg olyan területeket keressen ahol a részvízgyűjtők minél inkább kapcsolatban állnak egymással (Moilainen et al., 2008; Hermoso et al., 2011; Linke et al., 2012).

Egyetlen területhálózat kijelölési opció is megoldás lehet azokban a nagyobb országokban (pl. Egyesült Államok, Ausztrália) ahol a nagy folyók, folyamok vízgyűjtőjének döntő hányada az ország területére esik. Problémát jelenthet azonban csupán egyetlen tervet figyelembe venni olyan vízfolyásrendszerek vízgyűjtőjén, amelyek vizei más országokban erednek és jutnak már nagyobb folyóként, az ország területére (pl. Nílus, Mekong). A külföldön eredő és több országon átívelő folyókat változatos és sok esetben orvosolhatatlan emberi eredetű hatások érik. A nagy folyók mellett sok esetben geopolitikai határvonalat is jelentenek az országok között. E vízfolyások védelme csak országokon átnyúló kooperációval lehetséges, aminek azonban számos esetben logisztikai, gazdasági és politikai akadályai lehetnek. Ezekben az esetekben célszerű alternatív megoldásokat is figyelembe venni a természetvédelmi területek kijelölésénél. Például a Duna az egyik legnemzetközibb folyam a Földön, amely eredetétől a torkolatáig 10 országon folyik keresztül, vízgyűjtője pedig 19 országra terjed ki. A vízfolyásaiban rejlő biológiai sokféleség hosszú távú védelme intenzív nemzetközi kooperációval lehet igazán hatékony. Ugyanakkor célszerű javaslatokat kidolgozni olyan területhálózatokra is, amely az egyes országokon belül tárja fel a legoptimálisabb területkijelölési alternatívákat, mert ez független a többi ország bizonytalan természetvédelmi szerepvállalásától.

Munkánk célja ezért az volt, hogy a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszerét alkalmazva először tegyünk területtervezési javaslatot a halfauna sokféleségének védelmére a Kárpát-medencében. Ennek keretében értékeltük a határon is átnyúló kooperáció lehetőségeit és szükségességét a halfauna sokféleségének megőrzésében, amihez egy hierarchikus szerkezetű elemzéssorozatot végeztünk. Ennek során először minden vízfolyást bevettünk a területhálózat tervezési eljárásba, majd több lépcsőben kivettük azokat a nagy folyókat, amelyek védelméhez (és akár restaurációjához) nemzetközi együttműködésre van szükség. Értéktük emellett azt is, hogy a jelenlegi természetvédelmi hálózat területi elhelyezkedéséhez és méretéhez képest milyen változtatásokat jelentene egy olyan hálózat kijelölése, ami (a halakon alapulóan) hatékonyabban veszi figyelembe a vízfolyások természeti értékeit.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A területhálózat kijelöléséhez a magyarországi víztestek részvízgyűjtő egységeit (továbbiakban RVE) vettük alapul. Térinformatikai módszerekkel összesen 952 RVE-t lehet elkülöníteni az Országos Vízügyi Főigazgatóság adatbázisában, mely a Balaton és a vízfolyásszegmensek köré rajzolt vízgyűjtőket tartalmazza. Az egyes RVEk átlagos területe $97,7 (\pm 117,6)$ km² volt. Összesen 389 RVE-hez tudtunk halfaj összetétel (jelenlét/hiány) adatot rendelni az MTA ÖK BLI adatbázisából és hasonló módszertannal gyűjtött irodalmi adatokat összegyűjtve, amelyek több mint 2500 felmérésen és több mint 500000 egyeden alapulnak.

A halfajok előfordulási valószínűségét többváltozós adaptív regressziós görbék segítségével (Multivariate Adaptive Regression Splines; MARS) becsültük azokra a RVE-re ahonnan nem rendelkezünk közvetlen halelőfordulási adatokkal. Az elemzésekből kizártuk az idegenhonos halfajokat és azokat az őshonos fajokat melyek kevesebb, mint 10 RVE-ben fordultak elő. A MARS módszer alkalmas a függő (halállomány-összetétel) és a magyarázó (abiotikus) változók közötti komplex, nem lineáris kapcsolatok leírására és prediktálására (Elith

et al., 2006; Leathwick et al., 2006). A vízgyűjtők abiotikus jellemzéséhez 18 abiotikus változót vettünk alapul, olyanokat, amelyek a leginkább hasznosnak bizonyultak a halak előfordulásának modellezésére vízfolyásokban (Hermoso et al., 2011; Linke et al., 2012). A következő GIS adatbázisokat használtuk fel: a klimatikus, és domborzati viszonyok leírásához a WorldClim adatbázist (Hijmans et al., 2014), a tájhasználati mutatók jellemzéséhez pedig a CORINE 2006 adatbázist (Steenmans et al., 2006) és a Global Human Footprint version 2 adatbázist (Sanderson et al., 2002).

Az adatok leválogatásához a QGIS (QGIS Development Team 2012), valamint az R (R Core Team 2013) statisztikai programcsomag 'maptools' (Bivand és Lewin-Koh, 2014), 'sp' (Pebesma és Bivand, 2005), 'rgeos' (Bivand és Rundel, 2014) és 'raster' (Hijmans, 2014) csomagjait használtuk. A MARS modell illesztését az R 'earth' csomagjával végeztük (Milborrow et al., 2014).

A területhálózat kijelöléséhez a Marxan programot (Ball et al., 2009) használtuk. A program optimalizációs algoritmus segítségével képes a meghatározott természetvédelmi cél (target) legjobb kombinációinak kiválasztására az ezzel járó költségek (cost) minimalizálása mellett. Elemzésünkben a költség a RVEk területe volt, míg a természetvédelmi cél az, hogy minden halfaj minimum 30 vízgyűjtő egységben legyen képviselve a végső területhálózatban. Ez a célkitűzés előzetes elemzéseink alapján 3807 km²-en teljesíthető, amely érték megfelel annak a feltételünknek, hogy a védett területhálózat az ország területének legfeljebb 20%-át foglalhatja el. 30-nál magasabb értéket nem tűzhattünk ki célul, mert több természetvédelmi szempontból értékes faj nem fordult elő 30-nál több részvízgyűjtőn.

A program használatakor a költségek és a cél optimalizálásához az ún. boundary length modifier (BLM) értéket alkalmaztuk. Ez a mutató a területhálózat összkörületét a területhálózat egységnyi összterületéhez viszonyítja, így a területhálózat térbeli kompaktágát mutatja (egységnyi terület mellett a rövidebb kerület térben kompakt, a hosszabb kerület szétagoltabb elrendezésre utal). Ezt az értéket munkánk során kapcsoltsági büntetőpont (connectivity penalty – CP) néven alkalmaztuk a célkitűzésünk megvalósítása és a terület minimalizálása mellett az egyes tervezési egységek kapcsoltságának biztosítására. A CP alkalmazásához meghatároztuk az összes hazai vízfolyásszegmens közötti szomszédsági viszonyt: a közvetlen szomszédok hét, a hetedik, ill. ennél távolabbi szegmensek egy pontot kaptak. Az így nyert vízgyűjtő egységekre vonatkozó távolságmátrixot alkalmaztuk a hálózat kijelölésekor. Az, hogy a program mennyire tartja fontosnak, hogy a minél közelebbi szakaszok bekerüljenek a végső hálózatba, a connectivity penalty (CP) értékének változtatásával súlyozhatjuk. Munkánk során a következő CP értékeket alkalmaztuk: 0, 0.001, 0.005, 0.01, 0.05, 0.1, 0.5, 1, 1.5. Minél magasabb az érték, annál súlyozottabban fontos a szomszédos területek bekerülése a végső területhálózatba, tehát a hálózat egyre kevésbé szétagolt, amely szempont igen fontos az egységes egymással minél inkább összefüggő részvízgyűjtők kijelöléséhez. Ez azonban az összterület növekedését eredményezi (Hermoso et al., 2011). CP 0,1 értéktől kezdve a szétagoltság értéke már nem változott, azonban a területigény jelentősen emelkedett, így a további elemzések során az optimálisnak vélt CP 0.1 értéket alkalmaztuk a konnektivitás biztosításának súlyozására.

A területhálózatok kijelöléséhez és az alternatívák bemutatásához négy, hierarchikusan felépülő vizsgálati szintet állítottunk fel. Az első szinten az összes hazai vízfolyáshoz tartozó alvízgyűjtő terület szerepelhetett a végső területhálózatban. A második szinten a nagy méretük, és nehéz védhetőségük miatt kizártuk a Balatont és a Duna közvetlen szegmenseit (dunai

íztestek) az elemzésből. A harmadik szinten az előzőeken kívül a másik, szintén nagyméretű folyónkat, a Tiszát vontuk ki a hálózathoz, a negyedik szinten pedig két nagyobb határfolyónk, a Dráva és az Ipoly szegmenseit is kizártuk az elemzésből.

A kapott területhálózatot összevetettük a jelenleg érvényben lévő országos jelentőségű védett területek hálózatával, hogy bemutassuk, mekkora változtatások lennének szükségesek a szárazföldi és a vízi értékeinket megfelelően képviselő hálózat létrehozásához.

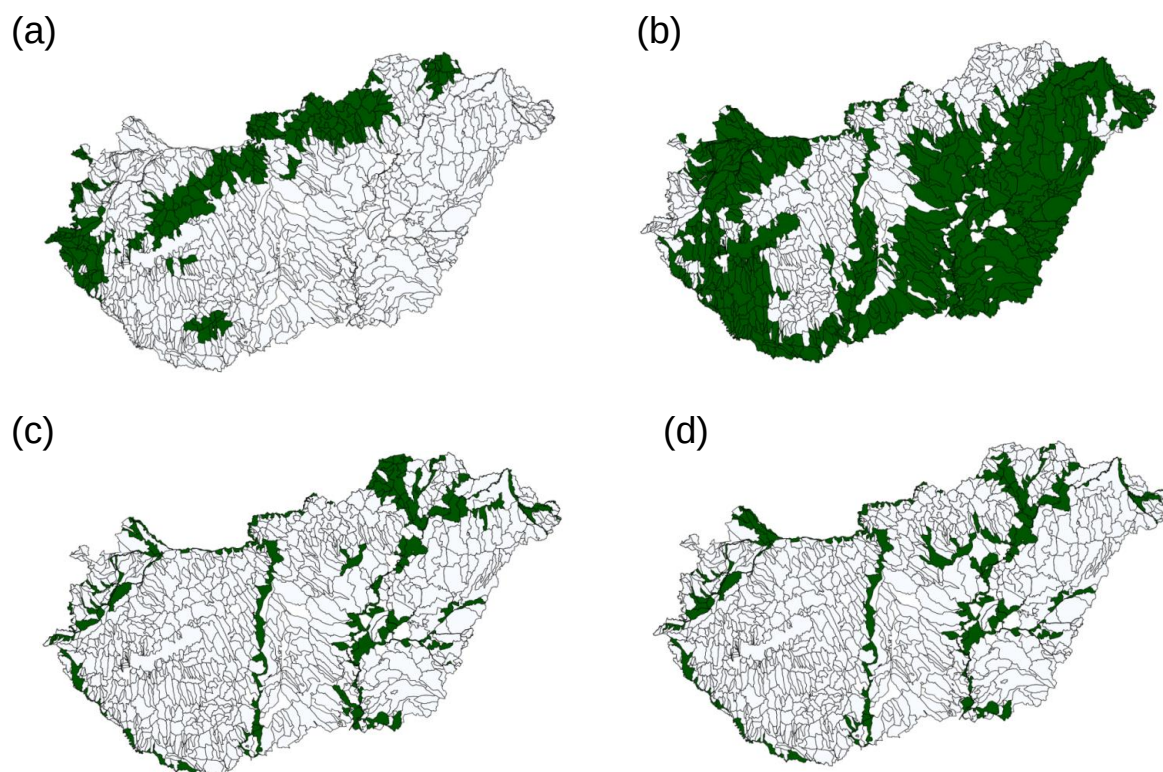
EREDMÉNYEK

A MARS modell szerint öt abiotikus változó volt leginkább meghatározó a halfajok térbeli előfordulási viszonyainak meghatározásában. Ezek a következő változók voltak: a vízgyűjtő alakja (shape index), a tengerszint feletti magasság, a hőmérséklet átlagos ingadozását jellemző izothermalitás érték, a tavak száma a vízgyűjtőn és a vízfolyás rangja. A MARS modell predikciós teljesítményét jellemző AUC (Area Under the receiver operating Curve) érték 42 halfaj közötti átlaga és szórása $0,76 \pm 0,07$ -nek (15. táblázat), a modell adatokra való illeszkedését mutató R^2 érték átlaga és szórása pedig $0,21 \pm 0,09$ -nek adódott, amely más vizsgálatokhoz hasonló érték (pl. Hermoso et al., 2011). A kis AUC értéket adó, azaz nehezen prediktálható fajok a közönséges, elsősorban síkvidéki vizekben élő és széles előfordulású fajok voltak (pl. ponty *Cyprinus carpio*, kurta baing *Leucaspis delineatus*, sügér *Perca fluviatilis*, szivárványos ökle *Rhodeus sericeus*), míg a szűkebb elterjedésű speciálisabb élőhelyi viszonyokat igénylő védett és endemikus fajok AUC értéke viszonylag magas volt (pl. kárpáti márna *Barbus charpaticus*, selymes durbincs *Gymnocephalus schraetser*, leánykancér *Rutilus pigus virgo*, német bucó *Zingel streber*, magyar bucó *Zingel zingel*).

15. táblázat. Az elemzésekbe vont fajok előfordulási gyakorisága a vízgyűjtőkön és a MARS-GLM modellezés eredményének leíró statisztikája. A védett halfajok vastagon, a fokozottan védett fajok ezen felül csillaggal is jelöltek.

	FrO% (n=385)	R ²	AUC	sd
<i>Abramis brama</i>	0,34	0,25	0,75	0,05
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	0,23	0,23	0,74	0,05
<i>Alburnus alburnus</i>	0,61	0,21	0,73	0,04
<i>Ballerus ballerus</i>	0,07	0,12	0,73	0,08
<i>Ballerus sapa</i>	0,09	0,28	0,88	0,05
<i>Barbatula barbatula</i>	0,45	0,43	0,86	0,03
<i>Barbus barbus</i>	0,17	0,29	0,8	0,05
<i>Barbus charpaticus</i>*	0,09	0,36	0,84	0,06
<i>Blicca bjoerkna</i>	0,39	0,27	0,76	0,04
<i>Carassius carassius</i>	0,14	0,10	0,68	0,07
<i>Chondrostoma nasus</i>	0,17	0,30	0,79	0,06
<i>Cobitis elongatoides</i>	0,58	0,16	0,67	0,05
<i>Cyprinus carpio</i>	0,24	0,14	0,69	0,04
<i>Esox lucius</i>	0,49	0,27	0,76	0,04
<i>Gobio gobio</i>	0,55	0,25	0,76	0,04
<i>Gymnocephalus baloni</i>	0,08	0,22	0,82	0,06
<i>Gymnocephalus cernua</i>	0,17	0,09	0,68	0,06
<i>Gymnocephalus schraetser</i>	0,05	0,31	0,88	0,09
<i>Leucaspis delineatus</i>	0,17	0,04	0,56	0,06
<i>Leuciscus aspius</i>	0,24	0,30	0,78	0,04
<i>Leuciscus idus</i>	0,23	0,23	0,75	0,05
<i>Leuciscus leuciscus</i>	0,24	0,18	0,72	0,05
<i>Lota lota</i>	0,12	0,34	0,83	0,05
<i>Misgurnus fossilis</i>	0,29	0,12	0,68	0,05
<i>Perca fluviatilis</i>	0,53	0,17	0,67	0,05
<i>Phoxinus phoxinus</i>	0,11	0,11	0,76	0,05
<i>Rhodeus sericeus</i>	0,62	0,16	0,67	0,03
<i>Romanogobio kessleri</i>*	0,03	0,13	0,84	0,10
<i>Romanogobio vladykovi</i>	0,27	0,21	0,72	0,04
<i>Rutilus pigus virgo</i>	0,03	0,25	0,89	0,09
<i>Rutilus rutilus</i>	0,71	0,22	0,73	0,04
<i>Sabanejewia aurata</i>	0,10	0,20	0,79	0,05
<i>Sander lucioperca</i>	0,25	0,19	0,71	0,04
<i>Sander volgensis</i>	0,11	0,12	0,75	0,06
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	0,40	0,17	0,71	0,05
<i>Silurus glanis</i>	0,14	0,38	0,87	0,04
<i>Squalius cephalus</i>	0,64	0,22	0,75	0,04
<i>Tinca tinca</i>	0,14	0,08	0,68	0,05
<i>Umbra krameri</i>*	0,07	0,08	0,78	0,06
<i>Vimba vimba</i>	0,12	0,14	0,74	0,06
<i>Zingel streber</i>*	0,04	0,21	0,87	0,11
<i>Zingel zingel</i> *	0,06	0,31	0,86	0,06
Átlag ± SD	0,25 ±	0,21 ±	0,76 ±	0,05 ±
	0,20	0,09	0,07	0,02

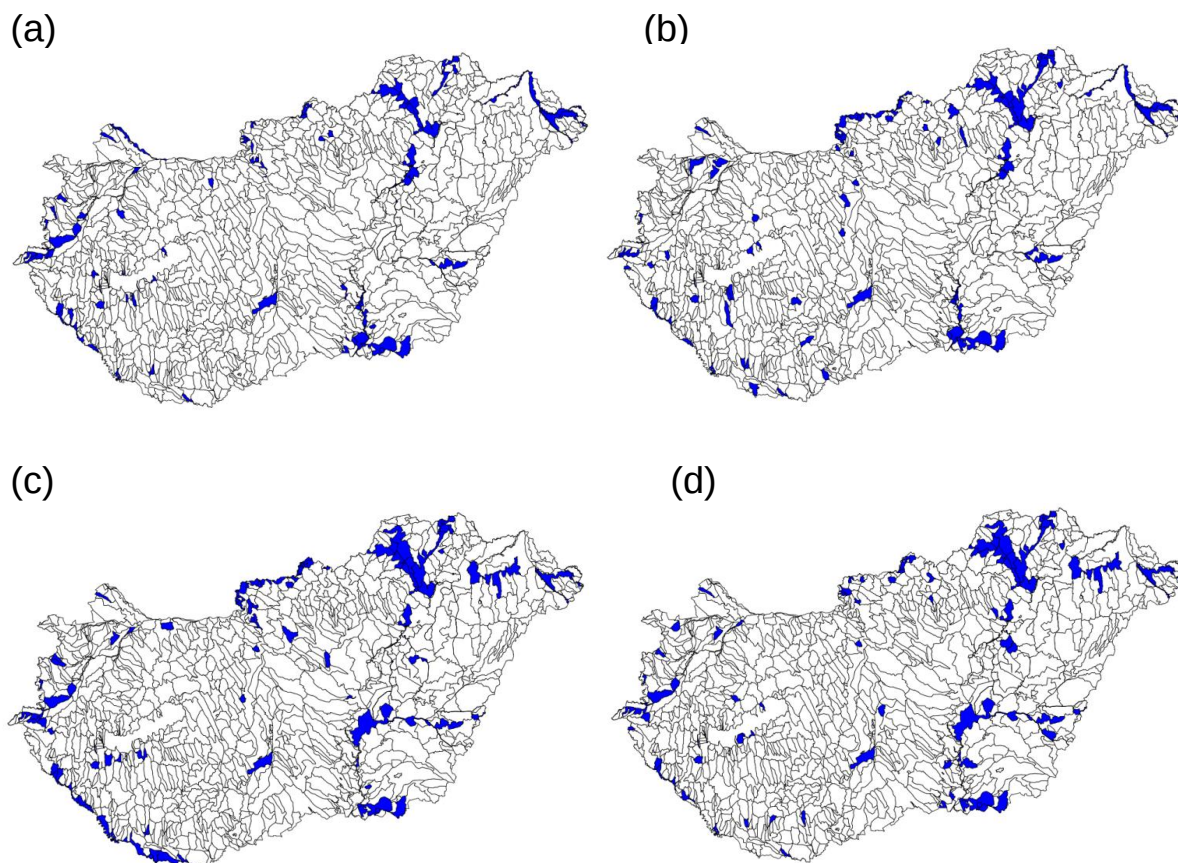
A prediktált előfordulások térképi ábrázolása jól szemlélteti az eltérő környezeti igényű fajok térbeli eloszlásának különbségeit. Példaként a 36. ábrán a szubmontán és dombvidéki vízfolyásokat kedvelő fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*) (36. ábra a), a síkvidéki, lassú folyású vizekben élő vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) (36. ábra b), a dombvidéki, kavicsos-homokos aljzatú folyókban élő kőfűró vagy más néven törpecsík (*Sabanejewia spp*) (36. ábra c), és magyar bucó (*Zingel zingel*) (36. ábra d) látható. A RVE-kre prediktált fajszaám értéke 1 és 39 között változott és átlagosan 14 volt.



36. ábra. Példák a halfajok prediktált elterjedésére. (a) fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*), vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*), (c) kőfűró csík (*Sabanejewia aurata*), (d) magyar bucó (*Zingel zingel*).

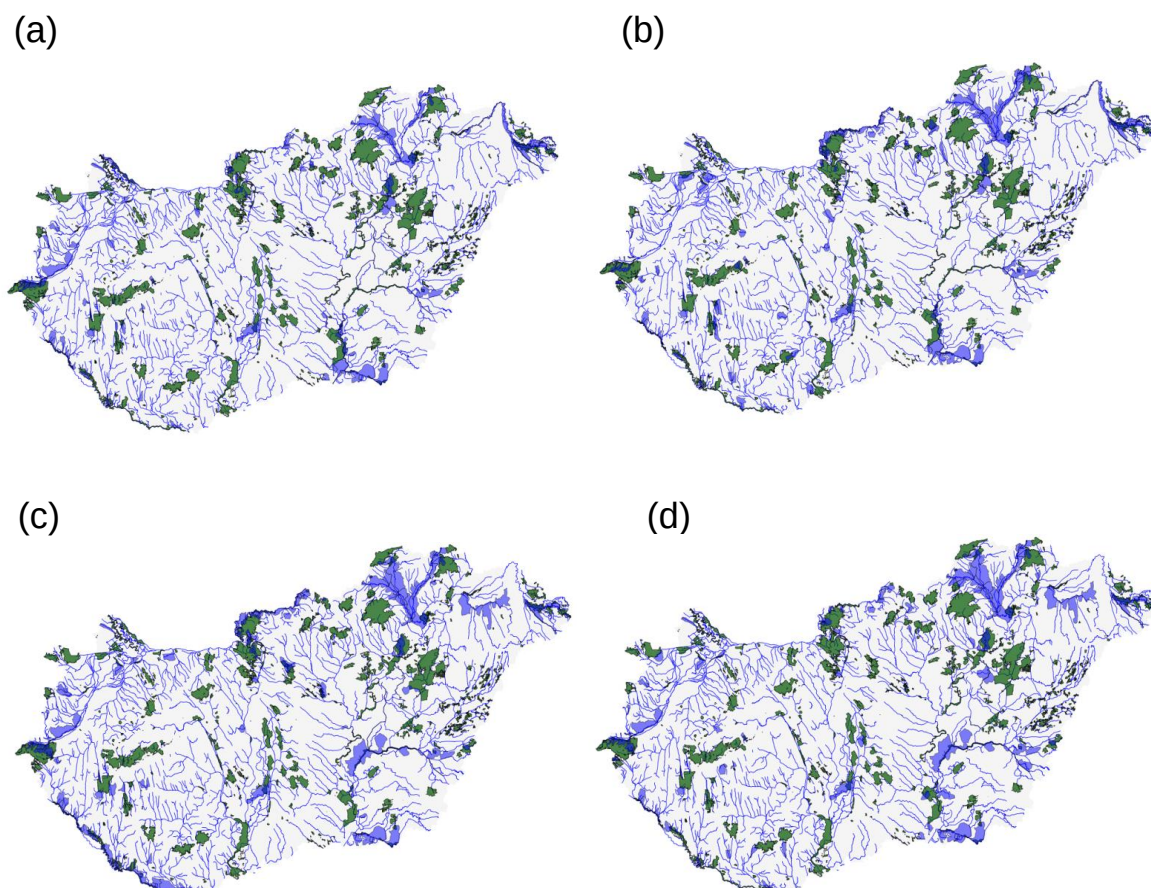
A területtervezési eljárás négy szintjére kapott térképek a 37. ábrán találhatók. Az első szinten, amelynél az összes hazai vízfolyás és a Balaton is szerepelt az elemzésben, azt tapasztaltuk, hogy sem a Balaton és egy szegmens kivételével a Duna vízteste sem kerültek a kiválasztott területhálózatba (37. ábra a). Ennek oka, hogy nagy méretükhöz képest kevés faj fordul elő a területükön. Ez alól kivétel a Duna szigetközi szakasza volt, ahol 39 faj fordul elő viszonylag kis területen. Így az első tervezési szinten kiválasztott területhálózat összterülete 3680 km²-nek adódott, és minden fajra érvényesült az a célkitűzésünk, hogy legalább 30 alvízgyűjtőn jelen legyen. A Balaton és a Duna-szakaszok kizárása utáni második tervezési szinten – amelyben a vízfolyáshálózat megfelelően kapcsolt (CP 0.1), és minden faj legalább 30 alvízgyűjtőn jelen van – 4430 km²-en valósítható meg a halfajok védelme (37. ábra b). A harmadik szinten, a Tisza kizárásával már jelentősebb területnövekedést tapasztaltunk, azonban a célkitűzéseinket ez a területhálózat is teljesítette. Eszerint a szükséges méret 5693 km², amely az ország területének még mindig csupán 6,12%-a (37. ábra c). A negyedik tervezési

szakaszban, amelyben két határfolyónkat, a Drávát és az Ipolyt is kivontuk az elemzésből, CP 0.1 értéknél 5225 km²-es területhálózat került kijelölésre. A fajokra vonatkozó 30-as előfordulási célkitűzésünk azonban egy fontos fajra, a homoki küllőre (*Romanogobio kessleri*) már nem teljesült (37. ábra d), mert ez a faj csupán 28 vízgyűjtő egységben volt jelen a területhálózatban.



37. ábra. A természetvédelmi területhálózathoz kiválasztott alvízgyűjtő egységek a négy scenárió esetén, amikor (a) minden alvízgyűjtőt bevontunk az elemzésbe, (b) a Dunához tartozó szegmenseket és a Balatont kivettük az elemzésekből, (c) a Tiszához tartozó szegmenseket is kivettük az elemzésekből, (d) két határfolyónkat, a Dráva és az Ipoly szegmenseit is kivettük az elemzésekből.

Végül a jelenlegi országos jelentőségű védett területhálózat és az általunk kapott területhálózatok fedvényeit összevetve meghatároztuk a két fedvény közötti átfedést, valamint az összevonás után kapott terület nagyságát (38. ábra). Az átfedés mértéke alacsony volt, a négy tervezési szint sorrendjében 5,56%, 0,17%, 7,06%, és 0,17%, az összevont hálózatok területigénye pedig 11548 km², 12913 km², 13265 km² és 13709 km². A jelenlegi természetvédelmi területhálózat (nemzeti parkok és egyéb kisebb természetvédelmi területek) az ország területének csupán 9,1%-t foglalja el. A halak előfordulása alapján, azaz a javasolt édesvízi területhálózattal bővített potenciális természetvédelmi hálózat területe nem haladja meg az ország területének 15%-t, bármely scenáriót véve alapul.



38. ábra. A jelenlegi (zöld) és a vízfolyások természeti értéke alapján kijelölésre javasolt természetvédelmi területhálózat (kék) összehasonlítása a négy scenárió esetén (lásd 37. ábra).

KÖVETKEZTETÉSEK

Eredményeink rávilágítanak a trade-off helyzetre a természetvédelmi területek kijelölésének megvalósíthatósága és annak költsége között. Eredményeink szerint a teljes mértékben Magyarországhoz tartozó édesvízi területek kijelölésének területi igénye nagyobb, mintha a szomszédos országokkal határos nagy folyókat is bevonnánk a javasolt területhálózatba. A nagyobb területi igény (költség) ellenére jelenlegi halfaunánk viszonylag hatékonyan védhető lehet a kizárólag Magyarországhoz tartozó vízfolyások védelmével. Ha kizárólag a Magyarországhoz tartozó vízfolyások védelmét tartjuk szem előtt, elkerülhetők a komplex és megjósolhatatlan kimenetű tárgyalások más országokkal. Ennek mérlegelése különösen fontos a Duna vízgyűjtőjén ahol számos kis ország „osztózik” a Dunán és annak nagyobb mellékfolyóin, olyan országok, melyek természetvédelmi céljai és költségvetése igen különböző. Kutatásaink ugyanakkor rávilágítottak arra, hogy néhány szomszédos országgal való természetvédelmi célú együttműködés nagymértékben javíthatja a vízfolyások biológiai sokféleségének megőrzését.

A vízgyűjtő vagy a szegmens léptékű kapcsolatok figyelembe vételére csak nemrégiben helyeződött hangsúly az édesvízi konzervációs területek kijelölésének tervezésénél (Moilanen et al., 2008; Hermoso et al., 2011). Eredményeink igazolják a konnektivitási kapcsolatok figyelembe vételének szükségességét a természetvédelmi tervezésben, amelynek segítségével

egybefüggőbb (kevésbé fragmentált) területek jelölhetők ki. Annak ellenére, hogy a kiválasztott területek az ország számos pontjáról származtak a legtöbb kijelölt terület eléggé egybefüggő és kellően nagy ahhoz, hogy biztosan fenntarthassa a legtöbb halpopulációt. Ugyanakkor az egymástól viszonylag távoli területek természetvédelmi célú fenntartása biztosíthatja a populációk közötti genetikai sokféleség fenntartását is. Emellett a legtöbb kijelölt terület valamely nemzeti park közelében található, amelyek területi bővítése, feltehetően viszonylag kis költséggel, de nagy haszonnal járhat az édesvízi sokféleség fenntartása szempontjából.

A nagy folyórendszerek hatékony védelme a természetvédelem egyik legnagyobb kihívása (Saunders et al., 2002; Abell et al., 2007). Ez a feladat különösen nehéz a nemzetközi folyók esetében, melyek védelme csakis határon átnyúló kooperációval lehetséges. Annak ellenére, hogy a kisebb szegmensek törvényi védelem alá helyezhetők az egyes országokban, ezek a szegmensek ki vannak téve az országon túlról érkező közvetlen vagy közvetett felvízi vagy alvízi zavaró hatásoknak (Nel et al., 2007; 2009). A legtipikusabb példáit az országon túlról érkező zavaró hatásoknak a kémiai szennyezések jelentik. Magyarországon az utóbbi évtizedek legmegrázóbb ilyen példája a Tisza és a Szamos folyók cianid szennyezése volt az ezredforduló kezdetén (Lucas, 2001; Harper, 2005; Cunningham, 2005; Antal et al., 2013). Emellett a nagy folyók, folyamok főágán számos emberi hatás korlátozza a hatékony védelmet (mint, pl. a hajózás és főképpen korábban a nagyon intenzív halászat). Eredményeink szerint nagyobb terület megőrzésére van szükség abban az esetben, ha az igazán fajgazdag nagy folyók, folyamok (azaz a Tisza és a Duna) szegmenseit nem vonjuk be a védett hálózatba. E szegmensek kizárásával azonban vélhetően hatékonyabb védelem érhető el a kisebb vízfolyásokon (lásd 2. és 3. tervezési scenárió) és ezek a vizek kevésbé is vannak kitéve határon túlról érkező hatásoknak (Pracheil et al. 2013). Vízfolyásaink védetté nyilvánításakor a legnagyobb prioritást ezért a közepes méretű folyók és mellékvízeik védelmének célszerű szentelni és a lehetőségekhez mérten további erőfeszítéseket kell tenni az ezeket összekötő nagy folyók ökológiai potenciáljának fenntartása érdekében. (Természetesen nagy szükség lenne nagyon nagy folyóink és a Duna folyam hatékony védelmére. Azonban [ha a realitásokat nézzük] a nagy folyók, folyamok szükséges, de bonyolult kivitelezhető és sokkal költségesebb, országokon átnyúló védelme eredményt csak hosszabb időtávon belül hozhat, ezért is kell szorgalmazni egyes közepes méretű folyók és mellékvízeik védelmének megoldását.)

A Duna és a Tisza szegmenseinek kizárásával (1-3. scenárió) a potenciálisan kijelölhető természetvédelmi területekké néhány dombvidéki és síkvidéki folyó és mellékvízfolyásaik váltak. A 4. scenárió pl. szinte teljes mértékben szükségtelenné teszi a határvízi országokkal történő kooperációt. Ennek ellenére a 3. scenárió (azaz amikor egy-két határvízi dombvidéki folyót is teljes mértékben védelem alá helyeznek) lehet a leginkább gyümölcsöző megoldás a Kárpát-medence halfaunájának védelme érdekében. A dombvidéki folyók halfaunájának sokfélesége az egyik legnagyobb (Erős, 2007) és számos védett és fokozottan védett faj él bennük. A Dráva és az Ipoly folyók dunai endemikus halfajok populációinak jelentős részét tartalmazzák (pl. homoki küllő *Romanogobio kessleri*, kőfűró csík *Sabanejewia aurata*, német bucó *Zingel streber*, magyar bucó *Zingel zingel*). Emellett olyan védett fajok stabil populációját is (felpillantó küllő *Gobio uranoscopus*, botos kölönte *Cottus gobio*) melyek nagyon ritkák Magyarországon (Harka and Sallai 2004) és amelyeket ki is kellett hagynunk ritkaságuk miatt a modellezési eljárásból. Magyarországnak ezért jelentős erőforrásokat kellene fordítani a

Szlovákiával és Horvátországgal történő, kifejezetten az Ipoly és a Dráva folyók védelmét megcélzó természetvédelmi együttműködésekre.

Az országhatárokon átnyúló természetvédelmi célú együttműködésnek különösen a sok kis országból álló Közép- és Kelet-Európában van jelentősége. Ez a fajta együttműködés biztosíthatja kulcsfontosságú ökológiai folyamatok fenntartását (pl. vándorlás, vízgyűjtő szintű hatások), ami nélkülözhetetlen az édesvizek és különösen a vízfolyásrendszerek biológiai sokféleségének hosszú távú megőrzéséhez (Abell et al., 2007; Januchowski-Hartley et al., 2013). Például veszélyeztetett fajok populációinak fennmaradása nagymértékben függhet az egyedek hosszú távú vándorlásától a vízfolyások hosszanti szelvényében (pl. tenger és a folyó középső szakasza között). Szintén fontos lenne biztosítani, hogy néhány folyó teljes mértékű védettséget élvezzen a forrástól a torkolatáig, mert csak ez biztosíthatja, hogy az ökológiai folyamatok nem sérülnek. Az országok közötti együttműködés azonban nem mindig egyszerű feladat. Például nagy visszhangot váltott ki, amikor Horvátország a Dráva folyón tervezett vízi erőművet építeni, Novo Virjénél, veszélyeztetve ezzel több száz védett és több tucat fokozottan védett faj populációját (Závoczky, 2005). A két ország közötti együttműködés hiányában megnő a veszélye a természetvédelmi értékek elvesztésének, ezért akkor akár már érdemesebb lehet kizárólag az országon belüli megvédendő értékekre fordítani az amúgy is szűkös anyagi forrásokat, amire a 4. scenárió ad javaslatot.

Kutatásaink korláta, hogy a vízgyűjtők halfaunájának összetételét modellezési eljárással becsültük, mert természetesen nem áll rendelkezésre adat Magyarország minden RVE-re (~ 1000 víztest). Annak ellenére, hogy a természetvédelmi kérdések megválaszolását támogató fajelterjedési modellezés rutinszerűvé kezd válni a természetvédelmi ökológiában (pl. Leathwick et al., 2005; Guisan et al., 2013), fontos hangsúlyozni, hogy ezek az adatok csupán a fajok potenciális elterjedéséről tájékoztatnak, ezért a fajok elterjedésének ellenőrzése fontos a természetvédelmi kijelölés minél megbízhatóbb alapozásához (Hermoso et al., 2014a; b). A természetvédelmi terület kijelölésére kiválasztott területek azonban 69-76%-ban tartalmazták a modell készítéséhez használt területeket, a scenáriótól függően, azaz azokat a területeket ahonnan tényleges halállomány felmérési adatok álltak rendelkezésre. Ezért eredményeink minden bizonnyal megbízhatóknak tekinthetők a fő, egymással összefüggő területek kijelölését tekintve, bár a további halfaunisztikai felmérések fontosságához és a halak országos léptékű elterjedésének pontosításához nem fér kétség.

Összefoglalásul, a természetvédelmi célok hierarchikus, több szempontot is figyelembe vevő elemzése, területtervezési scenáriók készítése különösen hasznos lehet a döntéshozók és természetvédelmi szakemberek számára. Dolgozatunkban egy módszert mutattunk arra miként lehet hatékonyan figyelembe venni a vízfolyások (vízgyűjtő szegmensek) összeköttetési kapcsolatait a szisztematikus természetvédelmi területhálózat tervezés módszerével, halfaunánk védelme érdekében. Eredményeink szerint a halfauna döntő hányadának védelme hatékonyan, viszonylag kis területen megvalósítható az országon belül folyó vízfolyások szigorú védelmével. A biztosabb és még hatékonyabb védelem érdekében fontos lenne azonban egy-két határvízi folyónk (Dráva, Ipoly) teljes védelmét is elérni. Még ebben az esetben is az ország területének viszonylag kis hányadát (<20%) kellene védelem alá helyezni. E területek igen közel találhatók nemzeti parkjainkhoz, így a szárazföldi és vízi értékeket hatékonyabban figyelembe vevő területhálózat módosítás viszonylag kis költséggel lenne kivitelezhető.

ÖSSZEGZÉS ÉS KITEKINTÉS

Az édesvízi élőhelyek fogyatkozása, fragmentációja, állapotuk romlása és ezzel együttjáróan biológiai sokféleségük csökkenése felhívja a figyelmet az ökológiai kutatások fontosságára a gyakorlati (környezet és természetvédelmi) célú kezelések tudományos alapozásához. Értekezésemben a vízfolyások halközösségeinek sokféleségét, a halállomány reprezentatív mintavételének módszertani kérdéseit és szerveződésének és védelmének egyes aspektusait értékeltem a Pannon biogeográfiai régióban. Kutatási eredményeim az alábbiak szerint összegezhetők.

- Számszerűsítettük vízfolyástípusok halközösségeinek sokféleségét és meghatároztuk az egyes típusok hozzájárulását a Pannon biogeográfiai régió halfaunájának sokféleségéhez. Kimutattuk, hogy a típusok között jelentős különbségek találhatók a halközösségek sokféleségében, amely mintázatot befolyásolja az idegen-honos halfajok típusok közötti eloszlása is. Az eredmények igazolták, hogy a típusok megkülönböztetése felhasználható a halállomány sokféleségének durva léptékű térbeli eloszlásának jellemzésére. Vízfolyástípusok sokféleségének figyelembe vétele ezért segítheti területek természetvédelmi célú értékelését és kijelölését olyan régiókban, ahol nem áll rendelkezésre megfelelő adat a halfauna sokféleségének részletes jellemzésére.
- Módszertani vizsgálatok keretében igazoltuk, hogy a halállomány reprezentatív mintavétele függ a mintavétel számos aspektusától. Számszerűsítettük, hogy a mintavételi terület növelése és a mintavételi alkalmak száma miként határozza meg a fajok kimutathatóságát kisvízfolyásokban. Szimulációs elemzések során értékeltük az egyes tér és időbeli skálakombinációk jelentőségét a sokféleség feltárásában és rámutattunk a diverzitási komponensek (alpha, beta, gamma) meghatározásának tér és időbeli skálafüggőségére. Kimutattuk, hogy a halközösség szerkezetéről nyerhető képet nem befolyásolja jelentős mértékben a (monitorozásban már jártas) mintavevők személye és a hazai vízfolyások monitorozásánál alkalmazott elektromos halászgépek típusa. Igazoltuk a napszakok közötti különbséget a mintavétel hatékonyságában a Duna parti zónájának monitorozásánál. Kutatási eredményeink hozzájárultak ahhoz, hogy nemzetközi ajánlásokban szorgalmazták az éjszaka végzett mintavételt a halállományok monitorozására nagy folyókban; a Duna halállományának monitorozása pedig éjszaka történik a hazai országos léptékű monitorozó programokban.
- A halközösségek szerveződésére vonatkozó eredményeink igazolták, hogy a niche alapú közösségszerveződésnek nagyobb szerepe van a közösségszerveződésben, mint a vándorlási folyamatoknak (diszperzió limitáltság, tömeghatás, neutrális hatások). A metaközösségek szerkezete elsősorban clemensti és kvázi-clemensti szerkezettel volt jellemezhető, ami alátámasztja egyes fajok viszonylag azonos mértékű válaszreakcióját a környezeti gradiensekre és a halközösségek vízfolyástípusok szerinti elkülönülését.
- Igazoltuk, hogy egy havaria jellegű környezeti katasztrófát elszenvedett folyó halállománya viszonylag gyorsan regenerálódik amennyiben van lehetőség a halak

rekolonizációjára a környező forrásterületekről. Kimutattuk, hogy a vízgyűjtőn előforduló halfajok előfordulási gyakorisága és mennyisége volt a legfontosabb tényező a kolonizációs dinamikában, míg a fajok funkcionális jellemzőinek kisebb jelentősége volt. Igazoltuk tehát, hogy a halközösségek összetételét a környezeti feltételek és a környező élőhelyek halállományának összetétele határozza meg elsősorban, míg a sztochasztikus folyamatoknak és az inváziós fajok elburjánzásának kisebb jelentősége van a közösségszerveződésben.

- Gráf alapú modellek bevezetésével módszertani keretet nyújtottunk a fragmentáció hatásainak jobb megértéséhez és a természetvédelmi szempontú tájtervezéshez vízfolyáshálózatokban. Esettanulmányokkal rámutattunk, hogy gráf és élőhelyelérhetőségi indexek segítségével hatékonyan jellemezhető vízfolyásrendszerek fragmentálódása, az élőhelyek konnektivitási kapcsolatai, a halpopulációk metapopulációs szerkezete. Értékeljük a folt-mátrix alapú modellek jelentőségét a vízfolyásökológia kutatásokban. Felhívtuk a figyelmet arra, hogy a mátrixnak kiemelt szerepe van az élőhelyfoltok közötti összeköttetések és a foltokban zajló ökológiai mintázatok és folyamatok megértése szempontjából édesvizekben, hasonlóan a szárazföldi ökoszisztémákhoz.
- Javaslatot tettünk halfaunánk sokféleségének országos léptékű védelmére, a szisztematikus természetvédelmi terület hálózat tervezés módszertani eljárását alkalmazva. Rámutattunk arra, hogy a meglévő természetvédelmi területhálózat viszonylag kismértékű kibővítésével hatékonyan védhető lehetne a vízfolyásaink halközösségeinek sokfélesége, amennyiben a védelem teljes mértékben kiterjed a kijelölt vízgyűjtőkön átfolyó vízfolyásszegmensekre és különösen, ha lehetőség van egy-egy határvízi dombvidéki folyó (Dráva, Ipoly) védelmére.

Bízom abban, hogy nemzetközi szaklapokban megjelent eddigi kutatási eredményeink fontos információt nyújtottak a környezet és természetvédelmi gyakorlat számára is. A hazai környezet és természetvédelem azonban számos rendkívüli kihívás elé néz az elkövetkező évtizedekben, amelyek megoldásához nem nélkülözheti a további, gyakorlati célú kutatásokat. Nem ismert pl., hogy a jelenlegi természetvédelmi területhálózat mennyire hatékony a halközösségek megőrzésében. Hiába védett a vízfolyások egy-egy szakasza, ez a fajta védelem nem elégséges, ha a természetvédelmi területen kívül a vízfolyást jelentős mértékű emberi hatások érik. Például a vízfolyások fragmentációja a természetvédelmi területen kívül kihathat a védett terület halközösségeinek sokféleségére és állapotára is. Emellett a klímaváltozás felerősödése, a víz iránti növekvő igények szükségsszerűvé teszik a vízfolyások vizének megtartását, amit a jelenlegi vízügyi gyakorlatban leginkább víztározók létesítésével valósítanak meg. A tározók létesítése pedig sok esetben együttjár a vízfolyások további fragmentálódásával és az élőhely degradációjával. Az édesvíz iránti fokozódó igények tehát szükségsszerűvé teszik a vízi ökoszisztéma szolgáltatások ésszerű és optimalizált kihasználását. Ismernünk kell emellett, hogy miként változik majd a halközösségek szerkezete a klímaváltozás hatására és ehhez mérten kell tudjuk majd megmondani melyek a természetvédelmi szempontból legértékesebb vízfolyások, amelyek védelme kiemelten fontos lesz a Kárpát-medence halközösségeinek hosszú távú fennmaradása szempontjából. E vízfolyásokon lehetőség szerint közel természetes állapotokat kell fenntartani és e kijelölt hálózatban biztosítani kell az élőhelyek közötti konnektivitást. Jelen kutatásainkat abban a hitben

végezzük, hogy e kérdésekre választ adhatunk. Meg vagyok győződve arról, hogy alkalmazott kérdésekre választ adó tudományos igényű terepi kutatások és az ezeken alapuló modellezés eredményei nélkülözhetetlenek a biológiai sokféleség hatékony megőrzéséhez és az ökoszisztéma szolgáltatások térben optimalizált fenntartásához.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Legelőször szeretnék köszönetet mondani édesanyámnak és családomnak, akik mindig bátorítottak és szerető segítségükkel biztos háttérrel nyújtottak abban, hogy munkámat végezhessem.

Köszönöm általános és középiskolai biológia tanáraimnak, Oswald Zsoltnak és Dr. Szerényi Gábornak, hogy a természet iránti szeretetemet mindvégig táplálták és minden segítséget megadtak abban, hogy ökológiával foglalkozó biológus lehessenek. Oszi Herman Ottó szakköre, a dunai horgászatok alapvetően meghatározták, hogy halakkal, a vizek élővilágával foglalkozó kutató válljék belőlem.

A Kossuth Lajos Tudományegyetemen (Debreceni Egyetem) és az Eötvös Loránd Tudományegyetemen nagyszerű tanároktól volt lehetőségem a biológia számos tárgyát hallgatni, áldozatos munkájukért ez úton is szeretnék köszönetet mondani.

Sok köszönettel tartozom volt és jelenlegi munkatársaimnak, kutatóknak és asszisztenseknek az MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomásán (MTA ÖK Dunakutató Intézet), a Vízgazdálkodási Tudományos Kutatóintézetben (VITUKI) és az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben (MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet), hogy mindig számíthattam segítségükre kutatási elképzeléseim megvalósításában. Köszönöm igazgatóimnak és osztályvezetőimnek, Prof. Dr. Berczik Árpádnak, Prof. Dr. Bíró Péternek, Prof. Dr. Borhídi Attilának, Dr. Csányi Bélának, Prof. Dr. G-Tóth Lászlónak, Prof. Dr. Kiss Keve Tihamérnak, Dr. Oertel Nándornak, Prof. Dr. Vida Gábornak, hogy sokszor igen nehéz körülmények között is lehetőséget teremtettek számomra a kutatások elvégzésére.

Külön köszönettel tartozom Dr. Oertel Nándornak az értekezés átolvasásáért, tanácsaiért és a sok szemléletformáló beszélgetésért Gödön, az MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomásán. Köszönöm a segítséget Kiss Rózsának, Dr. Czeglédi Istvánnak és Pászty Gabriellának az értekezés formázásában.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm barátaimnak, közvetlen munkatársaimnak és név szerint is Dr. Czeglédi Istvánnak, Dr. Sály Péternek, Sevcsik Andrásnak, Dr. Specziár Andrásnak, Dr.(?)Szalóky Zoltánnak, Dr. Takács Péternek, Dr. Tóth Balázsnak a terepen együtt töltött emlékezetes percekért, Dr. Schmera Dénesnek pedig a jókedélyű beszélgetéseket és a „sok agyalást” tudományos munkáink megvalósításában.

IRODALOMJEGYZÉK

- Aarts, B.G.W., Nienhuis, P.H. 2003. Fish zonations and guilds as the basis for assessment of ecological integrity of large rivers. *Developments in Hydrobiology* 171: 157-178.
- Abell, R., Allan, J.D., Lehner, B. 2007. Unlocking the potencial of protected areas for freshwaters. *Biological Conservation* 134: 48-63.
- Abell, R., Thieme, M.L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S.C., Bussing, W., Stiassny, M.L.J., Skelton, P., Allen, G.R., Unmack, P., Naseka, A., Ng, R., Sindorf, N., Robertson, J., Armijo, E., Higgins, V., Heibel, T.J., Wikramanayake, E., Olson, D., López, H.L., Reis, R.E., Lundberg, J.G., Pérez, M.H.S., Petry, P. 2008. Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience* 58: 403-414.
- Adams, S.B., Warren, M.L. 2005. Recolonization by warmwater fishes and crayfishes after severe drought in upper Coastal Plain hill streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 1173-1192.
- Adler, P.B., Lauenroth, W.K. 2003. The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6: 749-756.
- Adler, P.B., White, E.P., Lauenroth, W.K., Kaufman, D.M., Rassweiler, A., Rusak, J.A. 2005. Evidence for a general species-time-area relationship. *Ecology* 86: 2032-2039.
- Albanese, B., Angermeier, P., Peterson, J.T. 2009. Does mobility explain variation in colonization and population recovery among stream fishes? *Freshwater Biology* 54: 1444-1460.
- Aldous, J.M., Wilson, R.J. 2000. *Graph and Application: An Introductory Approach*. Springer, London, N.Y. 444 p.
- Alexandre, C.M., Almeida, P.R. 2010. The impact of small physical obstacles on the structure of freshwater fish assemblages. *River Research and Application* 26: 977-994.
- Allan, J.D., Castillo, M.M. 2007. *Stream Ecology. Structure and function of running waters*, 2nd ed. Springer, Dordrecht, The Netherlands, 436 p.
- Allan, J.D., Flecker, A.S. 1993. Biodiversity conservation in running waters: identifying the major factors that threaten destruction of riverine species and ecosystems. *Bioscience* 43: 32-43.
- Anderson, M.J. 2004. CAP: a FORTRAN computer program for canonical analysis of principal coordinates. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J. 2004. PERMDISP: a FORTRAN computer program for permutational analysis of multivariate dispersions (for any two-factor ANOVA design) using permutation tests. Department of Statistics, University of Auckland, New Zealand.
- Anderson, M.J., Conell, S.D., Gillanders, B.M., Diebel, C.E., Blom, W.M., Saunders, J.E., Landers, T.J. 2005. Relationship between taxonomic resolution and spatial scales of multivariate variation. *Journal of Animal Ecology* 74: 636-646.
- Anderson, M.J., Crist, T.O., Chase, J.M., Vellend, M., Inouye, B.D., Freestone, A.L., Sanders, N.J., Cornell, H.V., Comita, L.S., Davies, K.F., Harrison, S.P., Kraft, N.J.B., Stegen, J.C., Swenson, N.G. 2010. Navigating the multiple meanings of beta diversity: A roadmap for practicing ecologist. *Ecology Letters* 14: 19-28.

- Anderson, M.J., Ellingsen, K.E., McArdle, B.H. 2006. Multivariate dispersion as a measure of beta diversity. *Ecology Letters* 9: 683-693.
- Anderson, M.J., Robinson J. 2003. Generalised discriminant analysis based on distances. *Australian and New Zealand Journal of Statistics* 45: 301-318.
- Anderson, M.J., Willis, T.J. 2003. Canonical analysis of principal coordinates: a useful method of constrained ordination for ecology. *Ecology* 84: 511-525.
- Andersson, E., Bodin, Ö. 2009. Practical tool for landscape planning? An empirical investigation of network based models of habitat fragmentation. *Ecography* 32: 123-132.
- Angeler, D.G., Alvarez-Cobelas, M., Rojo, C., Sánchez-Carrillo, S. 2010. Phytoplankton community similarity in a semiarid floodplain under contrasting hydrological connectivity regimes. *Ecological Research* 25: 513-520.
- Angermeier, P.L., Schlosser, I.J. 1995. Conserving aquatic biodiversity: beyond species and populations. *American Fisheries Society Symposium* 17: 402-414.
- Angermeier, P.L., Smogor, R.A. 1995. Estimating number of species and relative abundances in stream-fish communities: effects of sampling effort and discontinuous spatial distributions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 936-949.
- Angermeier, P.L., Winston, M.R. 1999. Characterizing fish community diversity across Virginia landscapes: prerequisite for conservation. *Ecological Applications* 9: 335-349.
- Antal L., Halasi-Kovács, B., Nagy, S.A. 2013. Changes in fish assemblage in the Hungarian section of River Szamos/Somes after a massive cyanide and heavy metal pollution. *North-Western Journal of Zoology* 9: 131-138.
- Araújo, M.B., Humphries, C.J., Densham, P.J., Lampinen, R., Hagemeyer, W.J.M., Mitchell-Jones, A.J., Gasc, J.P. 2001. Would environmental diversity be a good surrogate for species diversity? *Ecography* 24: 103-110.
- Arthington, A.H., Naiman, R.J., McClain, M.E., Nilsson, C. 2010. Preserving the biodiversity and ecological services of rivers: new challenges and research opportunities. *Freshwater Biology* 55, 1-16.
- Auerbach, D.A., Poff, N.L. 2011. Spatiotemporal controls of simulated metacommunity dynamics in dendritic networks. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 235-251.
- Bacalbasa-Dobrovici, N. 1985. The effects on fisheries of non-biotic modifications of the environment in the East-Danube river area. *In: Alabaster, J.S. (ed.) Habitat modification and freshwater fisheries*. Butterworth, London. pp. 13-27.
- Bady, P., Dolédec, S., Fesl, C., Gayraud, S., Bacchi, M., Schöll, F. 2005. Use of invertebrate traits for the biomonitoring of European large rivers: the effects of sampling effort on genus richness and functional diversity. *Freshwater Biology* 50: 159-173.
- Ball, I.R., Possingham, H.P., Watts, M. 2009. Marxan and relatives: Software for spatial conservation prioritisation. Chapter 14 *In: Moilanen, A., Wilson, K.A., Possingham, H.P. (eds.) Spatial conservation prioritisation: Quantitative methods and computational tools*. Oxford University Press, Oxford, UK. pp. 185-195.
- Balmford, A., Gaston, K.J. 1999. Why biodiversity surveys are good value? *Nature* 398: 204-205.

- Bănărescu, P. 1990. *Zoogeography of Freshwaters: General distribution and dispersal of freshwater animals 1. General Distribution and Dispersal of Freshwater Animals*. Aula Verl., Wiesbaden. 511 p.
- Baranyi, G., Saura S., Podani J., Jordán F. 2011. Contribution of habitat patches to network connectivity: Redundancy and uniqueness of topological indices. *Ecological Indicators* 11: 1301-1310.
- Barrat, A., Barthelemey, M., Pastor-Satorras, R., Vespignani, A. 2004. The architecture of complex weighted networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 101(11): 3747-3752.
- Bascompte, J., Jordano, P., Oleson, J.M. 2006. Asymmetric coevolutionary networks facilitate biodiversity maintenance. *Science* 312: 431-433
- Baselga, A. 2010. Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography* 19: 134-143.
- Beever, E.A., Swihart, R.K., Bestelmeyer B.T. 2006. Linking the concept of scale to studies of biological diversity: evolving approaches and tools. *Diversity and Distributions*, 12, 229-235.
- Beger, M., Grantham, H.S., Pressey, R.L., Wilson, K.A., Peterson, E.L., Dorfman, D., Mumby, P.J., Lourival, R., Brumbaugh, D.R., Possingham, P.H. 2010. Conservation planning for connectivity across marine, freshwater, and terrestrial realms. *Biological Conservation* 143: 565-575.
- Beisner, B.E., Peres-Neto, P.R., Lindström, E.S., Barnett, A., Longhi, M.L. 2006. The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87: 2985-2991.
- Belbin, L. 1993. Environmental representativeness: regional partitioning and reserve selection. *Biological Conservation* 66: 223-230.
- Benda, L., Andras, K., Miller, D., Bigelow, P. 2004 Confluence effects in rivers: Interactions of basin scale, network geometry, and disturbance regimes. *Water Resources Research* 40: WO5402.
- Benda, L., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., Pollock, M. 2004. The network dynamics hypothesis: How channel networks structure riverine habitats. *Bioscience* 54: 413-427.
- Benejam, L., Alcaraz, C., Benito, J., Caiola, N., Casals, F., Maceda-Veiga, A., de Sostoa, A., García-Berthou, E. 2012. Fish catchability and comparison of four electrofishing crews in Mediterranean streams. *Fisheries Research* 123/124: 9-15.
- Bergerot, B., Lasne, E., Vigneron, T., Laffaille, P. 2008. Prioritization of fish assemblages with a view to conservation and restoration on a large scale European basin, the Loire (France). *Biodiversity and Conservation* 17: 2247-2262.
- Bernhardt, E.S., Palmer, M.A., Allan, J.D., Alexander, G., Barnas, K., Brooks, S., Carr, J., Clayton, S., Dahm, C., Follstad-Shah, J., Galat, D., Gloss, S., Goodwin, P., Hart, D., Hassett, B., Jenkinson, R., Katz, S., Kondolf, G.M., Lake, P.S., Lave, R., Meyer, J.L., O'Donnell, T.K., Pagano, L., Powell, B., Sudduth, E. 2005. Synthesizing U.S. river restoration efforts. *Science* 308: 636-637.

- Birkett, C.M., Mertes, L.A.K., Dunne, T., Costa, M.H., Jasinski, M.J. 2002. Surface water dynamics in the Amazon basin: application of satellite radar altimetry. *Journal of Geophysical Research* 107(D20): LBA 26-1-LBA 26-21.
- Bíró, P. 1997. Temporal variations in Lake Balaton and its fish populations. *Ecology of Freshwater Fish* 6: 196-216.
- Bivand, R.S., Lewin-Koh, N. 2014. Maptools: Tools for reading and handling spatial objects. R package version 0.8-29. <http://CRAN.R-project.org/package=maptools>
<https://cran.r-project.org/web/packages/maptools/maptools.pdf>
- Bivand, R.S., Rundel, C. 2014. Rgeos: Interface to Geometry Engine - Open Source (GEOS). R package version 0.3-3. <http://CRAN.R-project.org/package=rgeos>
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard, D. 2008. Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89: 2623-2632.
- Blanck, A., Lamouroux, N. 2007. Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* 34: 862-875.
- Bloch, C.P., Higgins, C.L., Willig, M.R. 2007. Effects of large scale disturbance on metacommunity structure of terrestrial gastropods: temporal trends in nestedness. *Oikos* 116: 395-406.
- Bodin, Ö. 2009. Ecological topology and networks. In: Meyers R.A. *Encyclopedia of Complexity and System Science*. Springer, N.Y. pp. 2728-2744.
- Bodin, Ö., Saura, S. 2010. Ranking individual habitat patches as connectivity providers: integrating network analysis and patch removal experiments. *Ecological Modelling* 221: 2393-2405.
- Boon, P.J., Pringle, C.M. 2009. *Assessing the conservation value of fresh waters: an international perspective*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 293 p.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- Botta-Dukát, Z. 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533-540.
- Branco, P., Segurado, P., Santos, J.M., Ferreira, M.T. 2014. Prioritizing barrier removal to improve functional connectivity in rivers. *Journal of Applied Ecology* 51: 1197-1206.
- Brown, B.L., Swan, C.M. 2010. Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 79: 571-580.
- Bunn, A.G., Urban, D.L., Keitt, T.H. 2000. Landscape connectivity: A conservation application of graph theory. *Journal of Environmental Management* 59: 265-278.
- Calabrese, J.M., Fagan, W.F. 2004. A comparison-shopper's guide to connectivity metrics. *Frontiers in Ecology and the Environment* 2: 529-536.
- Cam, E., Nichols, J.D., Sauer, J.R., Hines, J.E. 2002. On the estimation of species richness based on the accumulation of previously unrecorded species. *Ecography* 25: 102-108.
- Cantor, S.B., Sun, C.C., Tortolero-Luna, G., Richards-Kortum, R., Follen, M. 1999. A comparison of C/B ratios from studies using receiver operating characteristic curve analysis. *Journal of Clinical Epidemiology* 52: 885-892.
- Cao, Y., Hawkins, C.P., Larsen, D.P., Van Sickle, J. 2007. Effects of sample standardization on mean species detectabilities and estimates of relative differences in species richness among assemblages. *American Naturalist* 170: 381-395.

- 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. *Freshwater Biology* 48: 1898-1911.
- Cao, Y., Larsen, D.P., Hughes, R. 2001. Evaluating sampling sufficiency in fish surveys - a similarity-based approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1782-1793.
- Cao, Y., Larsen, D.P., Hughes, R.M., Angermeier, P., Patton, P. 2002. Sampling efforts affect multivariate comparisons of stream assemblages. *Journal of the North American Benthological Society* 21: 707-714.
- Cao, Y., Williams, D.D., Larsen, D.P. 2002. Comparison of ecological communities: the problem of sample representativeness. *Ecological Monographs* 72: 41-56.
- Carey, S., Ostling, A., Harte, J., del Moral, R. 2007. Impact of curve construction and community dynamics on the species-time relationship. *Ecology* 88: 2145-2153.
- Carpenter, S.R., Stanley, E.H., Vander Zanden, M.J. 2011. State of the world's freshwater ecosystems: Physical, chemical, and biological changes. *Annual Reviews in Environmental Research* 36: 75-99.
- Carroll, R., Augspurger, C., Dobson, A., Franklin, J., Orians, G., Reid, W., Tracy, R., Wilcove, D., Wilson, J. 1996. Strengthening the use of science in achieving the goals of the Endangered Species Act: an assessment by the Ecological Society of America. *Ecological Applications* 6: 1-11.
- CEN (Comité Européen de Normalisation), 2003. Water Quality – Sampling of Fish with Electricity. CEN, European Standard – EN 14011:2003 E, Brussels, Belgium. http://melvyl.worldcat.org/title/water-quality-sampling-of-fish-with-electricity/oclc/803325840&referer=brief_results
<http://shop.bsigroup.com/ProductDetail/?pid=000000000030018982>
- Chao, A. 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265-270.
- Chao, A. 2005. Species richness estimation. *In: Encyclopedia of Statistical Sciences*. Vol. 12. Kotz, S., et al. (eds.), 2nd ed. Wiley, N.Y. pp. 7907-7916.
- Chase, J.M., Bengtsson, J. 2009. Increasing spatio-temporal scales: metacommunity ecology. *In: Verhoef, M.A., Morin, P.J. (eds.) Community Ecology, Processes, Models, and Applications*, Oxford University Press, Oxford. pp. 57-68.
- Chevenet, F., Doledéc, S., Chessel, D. 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 295-309.
- Clarke, A., Mac Nally, R., Bond, N., Lake, P.S. 2008. Macroinvertebrate diversity in headwater streams: a review. *Freshwater Biology* 53: 1707-1721.
- Collins, S.L., Suding, K.N., Cleland, E.E., Batty, M., Pennings, S.C., Gross, K.L., Grace, J.B., Gough, L., Fargione, J.E., Clark C.M. 2008. Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89: 3534-3541.
- Colwell, R.K. 2005. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 7.5. Persistent URL <purl.oclc.org/estimates>
- Conole, L.E., Kirkpatrick, J.B. 2011. Functional and spatial differentiation of urban bird assemblages at the landscape scale. *Landscape and Urban Planning* 100: 11-23.

- Copp, G.H. 1990. Effect of regulation on 0+ fish recruitment in the Great Ouse, a lowland river. *Regulated Rivers: Research & Management* 5: 251-263.
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peñáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakėnas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. 2005. To be or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21: 242-262.
- Copp, G.H., Jurajda, P. 1993. Do small riverine fish move inshore at night? *Journal of Fish Biology* 43 (Suppl. A): 229-241.
- Copp, G.H., Jurajda, P. 1999. Size-structured diel use of banks by riverine fishes. *Aquatic Sciences* 61: 75-91.
- Cote, D., Kehler, D.G., Bourne, C., Wiersma, Y.F. 2009. A new measure of longitudinal connectivity for stream networks. *Landscape Ecology* 24: 101-113.
- Cottenie, K. 2005. Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175-1182.
- Cowley, D.E., Wissmar, R.C., Sallenave, R. 2007. Fish assemblages and seasonal movements of fish in irrigation canals and river reaches of the middle Rio Grande, New Mexico (USA). *Ecology of Freshwater Fish* 16: 548-558.
- Cowx, I.G., Lamarque, P. (eds.) 1990. *Fishing with Electricity - Applications in Freshwater Fisheries Management*. Fishing News Books, Oxford, 248 p.
- Crist, T.O., Veech, J.A. 2006. Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying α -, β - and γ -diversity with sample size and habitat area. *Ecology Letters* 9: 923-932.
- Cucherousset, J., Santoul, F., Figuerola, J., Céréghino, R. 2008. How do biodiversity patterns of river animals emerge from the distributions of common and rare species? *Biological Conservation* 141: 2984-2992.
- Cui, B., Wang, C., Tao, W., You, Z. 2009. River channel network design for drought and flood control: a case study of Xiaoqinghe River basin, Jinan City, China. *Journal of Environmental Management* 90: 3675-3686.
- Cumming, G.S., Bodin, Ö., Ernston, H., Elmqvist, T., 2010. Network analysis in conservation biogeography: challenges and opportunities. *Diversity and Distributions* 16: 414-425.
- Cunningham, S.A. 2005. Incident, accident, catastrophe: cyanide on the Danube. *Disasters* 29: 99-128.
- Currie, D. 2007. Disentangling the roles of environment and space in ecology. *Journal of Biogeography* 34: 2009-2011.
- Czeglédi, I., Sály, P., Takács, P., Dolezsai, A., Nagy, S.A., Erős, T. 2015. The scales of variability of stream fish assemblages at tributary confluences. *Aquatic Sciences* 78: 641-657.
- Dale, M.R.T., Fortin, M-J. 2010. From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 41: 21-38.
- De'ath, G., Fabricius, K.E. 2000. Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for the analysis of complex ecological data. *Ecology* 81: 3178-3192.
- Deák, A. 1984. *Bél Mátyás (1684-1749) a magyarországi halakról és azok halászatáról. A Tractatus de rustica Hungarorum részlete*. Vízügyi Dok. Szolg. Vállalat, Bp. p.76.

- Del Moral, R., Bliss, L.C. 1993. Mechanism of primary succession: insights resulting from the eruption of the Mount St Helens. *Advances in Ecological Research* 24: 1-66.
- Detenbeck, N.E., DeVore, P.W., Niemi, G.J., Lima, A. 1992. Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management* 16: 33-53.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. *In*: Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.) *Ecology and evolution of communities*. Belknap Press, Cambridge, MA. pp 342-444.
- Dolédéc, S., Phillips, N., Townsend, C. 2011. Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 56: 1670-1688.
- Drake, D., Andrew, R., Mandrak, N.E. 2010. Least-cost transportation networks predict spatial interaction of invasion vectors. *Ecological Applications* 20: 2286-2299.
- Dray, S. 2010. *spacemakeR: Spatial modelling*. R package version 0.0-5/r83. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>.
- Dray, S., Dufour, A.B. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* 22(4): 1-20.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R. 2006. Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196: 483-493.
- Dray, S., Pélissier, R., Couteron, P., Fortin, M.-J., Legendre, P., Peres-Neto, P. R., Bellier, E., Bivand, R., Blanchet, F. G., De Cáceres, M., Dufour, A.-B., Heegaard, E., Jombart, T., Munoz, F., Oksanen, J., Thioulouse, J., Wagner, H. H. 2012. Community ecology in the age of multivariate multiscale analysis. *Ecological Monographs* 82: 257-275.
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z.-I., Knowler, D.J., Lévêque, C., Naiman, R.J., Prieur-Richard, A.-H., Soto, D., Stiassny, M.L.J., Sullivan, C.A. 2006. Freshwater Biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163-182.
- Dufrene, M., Legendre, P. 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345-366.
- Dunn, A.G., Majer, J.D. 2007. In response to the continuum model for fauna research: a hierarchical, patch-based model of spatial landscape patterns. *Oikos* 116: 1413-1418.
- Dunn, R.R., Colwell, R.K., Nilsson, C. 2006. The river domain: why are there more species halfway up the river? *Ecography* 29: 251-259.
- Dynesius, M., Nilsson, C. 1994. Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* 266: 753-762.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettmann, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Peterson, A.T., Phillips, S.J., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberon, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29: 129-151.
- Erős, T. 2003. Halegyüttesek szerkezetének és funkciójának időbeli változékonysága középhegységi patakok mentén. *Hidrológiai Közöny* 83(klsz.): 42-44.

- Erős, T. 2005. *Halegyüttesek szerveződése patakokban - Az élőhely-szerkezet szerepe*. PhD, ELTE, Bp., 124 p.
- Erős, T. 2005. Life history diversification in the Middle Danubian fish fauna – a conservation perspective. *Archiv für Hydrobiologie (Suppl.158), Large Rivers* 16: 289-304.
- Erős, T. 2007. Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400-1415.
- Erős, T., Botta-Dukát, Z., Grossman, G.D. 2003. Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central-European submontane stream: a patch based approach. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 141-150.
- Erős, T., Grossman G.D. 2005. Fish biodiversity in two Hungarian streams – a landscape based approach. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 53-71.
- Erős, T., Grossman, G.D. 2003. Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central European submontane stream – a patch based approach. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 141-150.
- Erős, T., Grossman, G.D. 2005. Effects of within patch habitat structure and variation on fish assemblage characteristics in the Bernecei stream, Hungary. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 256-266.
- Erős, T., Olden, J.D., Schick, R.S., Schmera, D., Fortin, M.J. 2012. Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* 27: 303-317.
- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P. 2012. Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – Stream fish in a human modified landscape. *Freshwater Biology* 57: 1914-1928.
- Erős, T., Schmera, D. 2010. Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species-time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55: 2391-2400.
- Erős, T., Schmera, D., Schick, R.S. 2011. Network thinking in riverscape conservation – a graph-based approach. *Biological Conservation* 144: 184-192.
- Erős, T., Sevcsik, A., Tóth B. 2005. Abundance and night time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *Journal of Applied Ichthyology* 21: 350-357.
- Erős, T., Specziár, A., Bíró, P. 2009a. Assessing fish assemblages in reed habitats of a large shallow lake - A comparison between gillnetting and electric fishing. *Fisheries Research* 96: 70-76.
- Erős, T., Heino, J., Schmera, D., Rask, M. 2009b. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54: 1788-1803.
- Erős, T., Grant, E.H.C. 2015. Unifying research on the fragmentation of terrestrial and aquatic habitats: patches, connectivity and the matrix in riverscapes. *Freshwater Biology* 60: 1487-1501.
- Esselman, P.C., Allan, J.D. 2011. Application of species distribution models and conservation planning software to the design of a reserve network for the riverine fishes of northeastern Mesoamerica. *Freshwater Biology* 56: 71-88.
- Estrada, E., Bodin, Ö. 2008. Using network centrality measures to manage landscape connectivity. *Ecological Applications* 18: 1810-1825.

- European Communities 2000. Directive 2000/60/EC, Establishing a framework for community action in the field of water policy. Official Journal of the European Communities L 327: 1-71. = [Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council establishing a framework for the Community action in the field of water policy](#)
- Fagan, W.F. 2002. Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243-3249.
- Fall, A., Fortin, M.-J., Manseau, M., O'Brien, D. 2007. Spatial graphs: principles and applications for habitat connectivity. *Ecosystems* 10: 448-461.
- FAME Consortium 2004. A fish-based method to assess the ecological status of European rivers in support of the Water Framework Directive. Version 1.1, January 2005. https://fame.boku.ac.at/downloads/manual_Version_Februar2005.pdf
- Fattorini, S. 2006. A new method to identify important conservation areas applied to the butterflies of the Aegean Islands (Greece). *Animal Conservation* 9: 75-83.
- Fausch, K.D., Karr, J.R., Yant, P.R. 1984. Regional application of an index of biotic integrity based on stream fish communities. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 39-55.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V., Li, H.W. 2002. Landscapes to riverscapes: Bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *Bioscience* 52: 483-498.
- Ferrier, S., Guisan, A. 2006. Spatial modelling of biodiversity at the community level. *Journal of Applied Ecology* 43: 393-404.
- Filipe, A.E., Marques, T.A., Seabra, S., Tiago, P., Ribeiro, F., Da Costa, L.M., Cowx, I.G., Collares-Pereira, M.J. 2003. Selection of priority areas for fish conservation in Guadiana River basin, Iberian Peninsula. *Conservation Biology* 18: 189-200.
- Filipe, A.F., Magalhães, M., Collares-Pereira, M.J. 2010. Native and introduced fish species richness in Mediterranean streams: the role of multiple landscape influences. *Diversity and Distributions* 16: 773-785.
- Fisher, J.R., Paukert, C.P. 2009. Effects of sampling effort, assemblage similarity, and habitat heterogeneity on estimates of species richness and relative abundance of stream fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66: 277-290.
- 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 Research and Applications* 27: 527-535.
- Forman, R.T.T. 1995. *Land mosaics*. Cambridge University Press, Cambridge. 632 p.
- Fortuna, M.A., Gomez-Rodriguez, C., Bascompte, J. 2006. Spatial network structure and amphibian persistence in stochastic environments. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 273: 1429-1434.
- Freeman, E.A., Moisen, G. 2008. Presenceabsence: an R package for presence-absence model analysis. *Journal of Statistical Software* 23: 1-31.
- Fridley, J.D., Stachowicz, J.J., Naeem, S., Sax, D.F., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Stohlgren, T.J., Tilman, D., Von Holle, B. 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88: 3-17.
- Frimpong, E.A., Angermeier, P.L. 2010. Trait-based approaches in the analysis of stream fish communities. *American Fisheries Society Symposium* 73: 109-136.

- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E., Hurley, M.D. 1986. A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10: 199-214.
- Fullerton, A.H., Burnett, K.M., Steel, E.A., Flitcroft, R.L., Press, G.R., Feist, B.E., Torgersen, C.E., Miller, D.J., Sanderson B.L. 2010. Hydrological connectivity for riverine fish: measurement challenges and opportunities. *Freshwater Biology* 55: 2215-2237.
- Fullerton, A.H., Lindley, S.T., Pess, G.R., Feist, B.E., Steel, E.A., McElhany, P. 2011. Human influence on the spatial structure of threatened pacific salmon metapopulations. *Conservation Biology* 25: 932-944.
- Galpern, P., Manseau, M., Fall, A. 2011. Patch-based graphs of landscape connectivity: a guide to construction, analysis and application for conservation. *Biological Conservation* 144: 44-55.
- Garroway, C.J., Bowman, J., Carr, D., Wilson, P.J. 2008. Applications of graph theory to landscape genetics. *Evolutionary Applications* 1: 620-630.
- Gelencsér, A., Kováts, N., Túróczi, B., Rostási, Á., Hoffer, A., Imre, K., Nyíró-Kósa, I., Csákberényi-Malasics, D., Tóth, Á., Czitrovsky, A., Nagy, A., Nagy, S., Ács, A., Kovács, A. Ferincz, Z., Hartyáni Z., Pósfai, M. 2011. The red mud accident in Ajka (Hungary): characterization and potential health effects of fugitive dust. *Environmental Science and Technology* 45: 1608-1615.
- Gering, J.C., Crist, T.O., Veech J.A. 2003. Additive partitioning of species diversity across multiple spatial scales: Implications for regional conservation of biodiversity. *Conservation biology* 17: 488-499.
- Gido, K.B., Brown, J.H. 1999. Invasion of North American drainages by alien fish species. *Freshwater Biology* 42: 387-399.
- Goffaux, D., Grenouillet, G., Kestemont, P. 2005. Electrofishing versus gillnet sampling for the assessment of fish assemblages in large rivers. *Archiv für Hydrobiologie* 162: 73-90.
- Goldstein, R.M., Meador, M.R. 2004. Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of the American Fisheries Society* 133: 971-983.
- Goldstein, R.M., Meador, M.R. 2005. Multilevel assessment of fish species traits to evaluate habitat degradation in streams of the Upper Midwest. *North American Journal of Fisheries Management* 25: 180-194.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L. 1992. *Stream Hydrology: An Introduction for Ecologists*. Wiley, Chicester, N.Y. 529 p.
- Gorman, O.T., Karr, J.R. 1978. Habitat structure and stream fish communities. *Ecology* 59: 507-515.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4: 379-391.
- Gotelli, N.J., Entsminger, G.L. 2011. EcoSim: Null Models Software for Ecology. Version 7. Acquired Intelligence Inc. & Kesey-Bear, Jericho, VT 05465. Available at <http://garyentsminger.com/ecosim.htm> (last accessed 15 November 2011).
- Gotelli, N.J., Taylor, C.M. 1999. Testing metapopulation models with stream-fish assemblages. *Evolutionary Ecology Research* 1: 835-845.
- Göthe, E., Angeler, D.G., Sandin, L. 2013. Metacommunity structure in a small boreal stream network. *Journal of Animal Ecology* 82: 449-458.

- Grant, E.H.C., Green, L., Lowe, W.H. 2009. Salamander occupancy in headwater stream networks. *Freshwater Biology* 54: 1370-1378.
- Grant, E.H.C., Lowe, W.H., Fagan, W.F. 2007. Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10: 165-175.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C. 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9: 399-409.
- Griffiths, D. 2006. Pattern and process in the ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology* 75: 734-751.
- Grimm, N.B., Fisher, S.G. 1989. Stability of periphyton and macroinvertebrates to disturbance by flash floods in a desert stream. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 293-307.
- Grossman, G.D., Moyle, P.B., Whitaker, J.O.Jr. 1982 Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana fish assemblage: a test of community theory. *American Naturalist* 120: 423-454.
- Grossman, G.D., Ratajczak, R.E., Farr, M.D., Wagner, C.M., Petty, J.D. 2010. Why there are fewer fish upstream. *In*: Gido, K.B., Jackson, D.A. (eds.) *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, MD pp. 63-82.
- Grossman, G.D., Ratajczak, R.E., Crawford, M., Freeman, M.C. 1998. Assemblage organisation in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68: 395-420.
- Grönroos, M., Heino, J., Siqueira, T., Landeiro, V.L., Kotanen, J. Bini, L.M. 2013. Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecology and Evolution* 3: 4473-4487.
- Guisan, A., Tingley, R., Baumgartner JB., Naujokaitis-Lewis, I., Sutcliffe, P.R., Tulloch, A.I.T., Regan, T.J., Brotons, L., McDonald-Madden, E., Mantyka-Pringle, C., Martin, T.G., Rhodes, J.R., Maggini, R., Setterfield, S.A., Elith, J., Schwartz, M.W., Wintle, B.A., Broennimann, O., Austin, M., Ferrier, S., Kearney, M.R., Possingham, H.P., Buckley, Y.M. 2013. Predicting species distributions for conservation decisions. *Ecology Letters* 16: 1424-1435.
- Guti, G. 1995. Conservation status of fishes in Hungary. *Opuscula Zoologica (Budapest)* 27/28: 153-158.
- Guti, G. 2002. Significance of side-tributaries and floodplains for Danubian fish populations. *Archiv für Hydrobiologie (Suppl. 141) Large Rivers* 13: 151-163.
- Guti, G. 2006. A tokfélék (Acipenseridae) jelenlegi helyzete és védelme Magyarországon. *Halászatfejlesztés* 31: 123-136.
- Györe, K., Józsa, V., Specziár, A., Turcsányi, B. 2001. A Szamos és a Tisza folyók romániai eredetű cianid-szenyezéssel kapcsolatos halállomány felmérése. *Halászatfejlesztés* 26: 110-152.
- Halasi-Kovács, B., Erős, T., Nagy, S.A., Sallai, Z., Tóthmérész, B. 2009. A magyarországi folyóvíztestek halközösség alapú minősítése. *Pisces Hungarici* 3: 47-58.
- Halasi-Kovács, B., Harka, Á. 2012. Hány halfaj él Magyarországon? A magyar halfauna zoogeográfiai és taxonómiai áttekintése, értékelése. *Pisces Hungarici* 6: 5-24.

- Hammer, Q., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2008. PAST – Palaeontological Statistics. Version 1.81. Available at <http://folk.uio.no/ohammer/past> (last accessed 15 November 2011). http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Harary, F. 1969. *Graph Theory*. Addison-Wesley Pub. Co., Reading, MA. 274 p.
- Hardin, S., Connor, L.L. 1992. Variability of electrofishing crew efficiency, and sampling requirements for estimating reliable catch rates. *North American Journal of Fisheries Management* 12: 612-617.
- Harding, J.S., Benfield, E.F., Bolstad, P.V., Helfman, G.S., Jones, E.B.D. 1998. Stream biodiversity: The ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95: 14843-14847.
- Harka, Á., 1997. *Halaink: képes határozó és elterjedési útmutató*. Természet- és Környezetvédő Tanárok Egyes., Bp. 175 p.
- Harka, Á., Sallai, Z. 2004. *Magyarország halfaunája*. Nimfea Természetvéd. Egyes., Szarvas. 269 p.
- Harka, Á., Szepesi, Zs. 2011. A Marcal mellékpatakjainak halfaunisztikai vizsgálata. *Pisces Hungarici* 5: 99-110.
- Harka, Á., Szepesi, Zs., Kosco, J., Balázs, P. 2004. Adatok a Zagyva vízrendszerének halfaunájához. *Halászat* 97: 117-124.
- Harka, Á., Szepesi, Zs., Nagy, L. 2009. A Marcal halállományának faunisztikai felmérése. *Pisces Hungarici* 3: 27-32.
- Harper, K. 2005. “Wild capitalism” and “Ecocolonialism”: a tale of two rivers. *American anthropologist* 107: 221-233.
- Harpole, W.S., Tilman, D. 2006. Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters* 9: 15-23.
- Hawkins, C.P., Norris, R.H., Gerritsen, J., Hughes, R.M., Jackson, S.K., Johnson, R.K., Stevenson, R.J. 2000. Evaluation of the use of landscape classifications for the prediction of freshwater biota: synthesis and recommendations. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 541-556.
- Heindinger, R.C., Helms, D.R., Hiebert, T.I., Howe, P.H. 1983. Operational comparison of three electrofishing systems. *North American Journal of Fisheries Management* 3: 254-257.
- Heino, J. 2005. Metacommunity patterns of highly diverse stream midges: gradients, checkerboards, and nestedness, or is there only randomness? *Ecological Entomology* 30: 590-599.
- Heino, J. 2011. A macroecological perspective of diversity patterns in the freshwater realm. *Freshwater Biology* 56: 1703-1722.
- Heino, J., Bini, L.M., Karjalainen, S.M., Mykrä, H., Soininen, J., Vieira, L.C.G., Diniz-Filho, J.A.F. 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? *Oikos* 119: 129-137.
- Heino, J., Grönroos, M., Soininen, J., Virtanen, R., Muotka, T. 2012. Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos*, 121: 537-544.
- Heino, J., Muotka, T., Mykrä, H., Paavola, R., Hämäläinen, H., Koskenniemi, E. 2003. Defining macroinvertebrate assemblage types for headwater streams: implications for bioassessment and conservation. *Ecological Applications* 13: 842-852.

- Heino, J., Mykrä, H. 2006. Assessing physical surrogates for biodiversity: Do tributary and stream type classifications reflect macroinvertebrate assemblage diversity in running waters? *Biological Conservation* 129: 418-426.
- Heino, J., Mykrä, H., Kotanen, J., Muotka, T. 2007. Ecological filters and variability in stream macroinvertebrate communities: do taxonomic and functional structure follow the same path? *Ecography* 30: 217-230.
- Heino, J., Schmera, D., Erős, T. 2013. A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539-1555.
- Heino J., Nokela T., Soininen J., Tolkinen M., Virtanen L., Virtanen R. 2015a. Elements of metacommunity structure and community-environment relationships in stream organisms. *Freshwater Biology* 60: 973-988.
- Heino J., Soininen J., Alahuhta J., Lappalainen J., Virtanen N. 2015b. A comparative analysis of metacommunity types in the freshwater realm. *Ecology and Evolution* 5: 1525-1537.
- Heino J., Melo A., Siqueira T., Soininen J., Valanko S., Bini, L.M. 2015c. Metacommunity organization, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845-869.
- Henriques-Silva, R., Lindo, Z., Peres-Neto, P.R. 2013. A community of metacommunities: exploring patterns in species distributions across large geographical areas. *Ecology* 94: 627-639.
- Herbert, M.E., McIntyre, P.B., Doran, P.J., Allan, J.D., Abell, R. 2010. Terrestrial reserve networks do not adequately represent aquatic ecosystems. *Conservation Biology* 24: 1002-1011.
- Herman, O. 1887. *A magyar halászat könyve I-II*. A K. M. Természettudományi Társulat Kiadványa, Bp.
- Hermoso, V., Kennard, M.J., Linke, S. 2015. Assessing the risks and opportunities of presence-only data for conservation planning. *Journal of Biogeography* 42: 218-228.
- Hermoso, V., Kennard, M.J., Linke, S. 2015. Evaluating the costs and benefits of systematic data acquisition for conservation assessments. *Ecography* 38: 283-292.
- Hermoso, V., Linke, S. 2012. Discrete vs. continuum approaches to the assessment of the ecological status in Iberian rivers, does the method matter? *Ecological Indicators* 18: 477-484.
- Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J. 2009. Identifying priority sites for the conservation of freshwater fish biodiversity in a Mediterranean basin with high degree of threatened endemics. *Hydrobiologia* 623: 127-140.
- Hermoso, V., Linke, S., Prenda, J., Possingham, H.P. 2011. Addressing longitudinal connectivity in the systematic conservation planning for freshwaters. *Freshwater Biology* 56: 57-70.
- Higgins, J.A., Bryer, M.T., Khoury, M.L., Fitzhugh, T.W. 2004. A freshwater classification approach for biodiversity conservation planning. *Conservation Biology* 19: 432-445.
- Hijmans, R.J. 2014. Raster: Geographic data analysis and modeling. R package version 2.2-12. <http://CRAN.R-project.org/package=raster>
- Hijmans, R.J., Cameron, S.E., Parra, J.L. 2014. WorldClim version 1.4. Museum of Vertebrate Zoology, University of California, Berkeley. Available at: <http://www.worldclim.org/> (last accessed 6 April 2014).

- Hitt, N.P., Angermeier, P.L. 2008. Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 304-320.
- Hitt, N.P., Roberts, J.H. 2012. Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos* 121: 127-137.
- Hobbs, R.J., Huenekke, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.
- Hoeinghaus, D.J., Winemiller, K.O., Birnbaum, J.S. 2007. Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34: 324-338.
- Holčík, J. 2003. Changes in the fish fauna and fisheries in the Slovak section of the Danube River: a review. *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* 39: 177-195.
- Holtrop, A.M., Cao, Y., Dolan, C.R. 2010. Estimating sampling effort required for characterizing species richness and site-to-site similarity in fish assemblage surveys of Wadeable Illinois streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 139: 1421-1435.
- Holyoak, M., Leibold, M.A., Holt, R.D. (eds.) 2005. *Metacommunities: Spatial Dynamics and Ecological Communities*. University of Chicago Press, Chicago. 513 p.
- Hortal, J.H., Borges, P.A.V., Gaspar, C. 2006. Evaluating the performance of species richness estimators: sensitivity to sample grain size. *Journal of Animal Ecology* 75: 274-287.
- Hoverman, J.T., Davis, C.J., Werner, E.E., Skelly, D.K., Relyea, R.A., Yurewicz, K.L. 2011. Environmental gradients and the structure of freshwater snail communities. *Ecography* 34: 1049-1058.
- Hughes, R.M., Herlihy, A.T. 2007. Electrofishing distance needed to estimate consistent index of biotic integrity (IBI) scores in raftable Oregon rivers. *Transactions of the American Fisheries Society* 136: 135-141.
- Hughes, R.M., Kaufmann, P.R., Herlihy, A.T., Intelmann, S.S., Corbett, S.C., Arbogast, M.C., Hjort, R.C. 2002. Electrofishing distance needed to estimate fish species richness in raftable Oregon Rivers. *North American Journal of Fisheries Management* 22: 1229-1240.
- Hughes, R.M., Peck, D.V. 2008. Acquiring data for large aquatic resource surveys: the art of compromise among science, logistics, and reality. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 837-859.
- Ibañez, C., Belliard, J., Hughes, R.M., Irz, P., Kamdem-Toham, A., Lamouroux, N., Tedesco, P.A., Oberdorff, T. 2009. Convergence of temperate and tropical stream fish assemblages. *Ecography* 32: 658-670.
- Ibarra, A.A., Park Y-S., Brosse, S., Reyjol, Y., Lim, P. & Lek, P. 2005. Nested patterns of spatial diversity revealed for fish assemblages in a west European river. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 233-242.
- Illies, J. (ed.) 1978. *Limnofauna Europaea*. G. Fischer, Stuttgart. 474 p.
- Ings, T.C., Montoya, J.M., Bascompte, J., Blüthgen, N., Brown, L., Dormann, C.F., Edwards, F., Figueroa, D., Jacob, U., Jones, J.I., Lauridsen, R.B., Ledger, M.E., Lewis, H.M., Olesen, J.M., van Veen F.J., Warren, P.H., Woodward, G. 2009. Ecological networks – beyond food webs. *Journal of Animal Ecology* 78: 253-269.

- Irz, P., Argillier, C., Oberdorff, T. 2004. Native and introduced fish species richness in French lakes: local and regional influences. *Global Ecology and Biogeography* 13: 335-344.
- Račdai, Ö. 1995. *River Corridors in Hungary = Élővíz-folyósók Magyarországon : stratégia a Duna és mellékfolyói védelmére (1993-1994)*. IUCN, Gland, Switzerland. 126 p.
- Jackson, D.A., Harvey, H.H. 1997. Qualitative and quantitative sampling of lake fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2807-2813.
- Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R., Olden, J.D. 2001. What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157-170.
- Jacobi, M.N., Jonsson, P.R. 2011. Optimal networks of nature reserves can be found through eigenvalue perturbation theory of the connectivity matrix. *Evolutionary Applications* 21: 1861-1870.
- Janáč, M., Jurajda, P. 2005. Inter-calibration of three electric fishing techniques to estimate 0+ juvenile fish densities on sandy river beaches. *Fisheries Management and Ecology* 12: 161-167.
- Janáč, M., Jurajda, P. 2010. Modified sampling design for age-0 fish electrofishing at beach habitats. *North American Journal of Fisheries Management* 30: 1210-1230.
- Januchowski-Hartley, S.R., McIntyre, P.B., Diebel, M., Doran, P.J., Infante, D.M., Joseph, C., Allan, J.D. 2013. Restoring aquatic ecosystem connectivity requires expanding inventories of both dams and road crossings. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 211-217.
- Jiménez-Valverde, A., Lobo, J.M. 2007. Threshold criteria for conversion of probability of species presence to either–or presence–absence. *Acta Oecologica* 31: 361-369.
- Johnson, P.T.J., Olden, J.D., Vander Zanden, M.J. 2008. Dam invaders: impoundments facilitate biological invasions into freshwaters. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6: 357-363.
- Jones, N.E. 2010. Incorporating lakes within the river discontinuum: longitudinal changes in ecological characteristics in stream-lake networks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 1350-1362.
- Jordán, F., Takács-Sánta, A., Molnár, I. 1999. A reliability theoretical quest for keystones. *Oikos* 86: 453-462.
- Jordán, F., Báldi, A., Orci, K-M., Rácz, I., Varga, Z. 2003. Characterizing the importance of habitat patches and corridors in maintaining the landscape connectivity of a *Pholidoptera transsylvanica* (Orthoptera) metapopulation. *Landscape Ecology* 18: 83-92.
- Jordán, F., Liu, W., Davis, A. 2006. Topological keystone species: measures of positional importance in food webs. *Oikos* 112: 535-546.
- Jordán, F., Liu, W., Mike, Á. 2009. Trophic field overlap: a new approach to quantify keystone species. *Ecological Modelling* 220: 2899-2907.
- Jordán, F., Okey, T.A., Bauer, B., Libralato, S. 2008. Identifying important species: linking structure and function in ecological networks. *Ecological Modelling* 216: 75-80.
- Jordán, F., Scheuring, I. 2004. Network ecology: topological constraints on ecosystem dynamics. *Physics of Life Reviews* 1, 139-172.
- Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88: 2427-2439.

- Jost, L., DeVries, P., Walla, T., Greeney, H., Chao, A., Ricotta, C. 2010. Partitioning diversity for conservation analyses. *Diversity & Distributions* 16: 65-76.
- Jungwirth, M., Muhar, S., Schmutz, S. 2002. Re-establishing and assessing ecological integrity in riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 867-887.
- Jurajda, P. 1998. Drift of larval and juvenile fishes, especially *Rhodeus sericeus* and *Rutilus rutilus*, in the River Morava (Danube basin). *Archiv für Hydrobiologie* 141: 231-241.
- Jurajda, P. 1999. Comparative nursery habitat use by 0+ fish in a modified lowland river. *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 113-124.
- Jurajda, P., Reichard, M., Hohašová, E., Černý, J. 2001. Comparison of 0+ fish communities between regulated-channelized and floodplain stretches of the River Morava. *Archiv für Hydrobiologie (Suppl. 135) Large Rivers* 12: 187-202.
- Kanno, Y., Vokoun, C.J., Dauwalter, D.C., Hughes, R.M., Herliny, A.T., Maret, T.R., Patton, T.M. 2009. Influence of rare species on electrofishing distance when estimating species richness of stream and river reaches. *Transactions of the American Fisheries Society* 138: 1240-1251.
- Kareiva, P.M. 2012. Dam choices: analyses for multiple needs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 109: 5553-5554.
- Karr J.R., Toth, L.A., Dudley, D.R. 1985. Fish communities of Midwestern rivers: a history of degradation. *Bioscience* 35: 90-95.
- Karr, J.R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6(6): 21-27.
- Karr, J.R., Chu, E.W. 1999. *Restoring life in running waters: better biological monitoring*. Island Press, Washington, D.C. 206 p.
- Keith, S.A., Newton, A.C., Morecroft, M.D., Golicher, D.J., Bullock, J.M. 2011. Plant metacommunity structure remains unchanged during biodiversity loss in English woodlands. *Oikos* 120: 302-310.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., Milne, B.T. 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Conservation Ecology* 1: Art. 4.
- Kennard, M.J., Arthington, A.H., Pusey, B.J., Harch, B.D. 2005. Are alien fish a reliable indicator of river health? *Freshwater Biology* 50: 174-193.
- Kennard, M.J., Pusey, B.J., Harch, B.D., Dore, E., Arthington, A.H. 2006. Estimating local stream fish assemblage attributes: sampling effort and efficiency at two spatial scales. *Marine and Freshwater Research* 57: 635-653.
- Kent, M. 2009. Biogeography and landscape ecology: the way forward – gradients and graph theory. *Progress in Physical Geography* 33: 424-436.
- Kerby, J.L., Riley, S.P.D., Kats, L.B., Wilson, P. 2005. Barriers and flow as limiting factors in the spread of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) in southern California streams. *Biological Conservation* 126: 402-409.
- Kininmonth, S., Drechsler, M., Johst, K., Possingham, H.P. 2010. Metapopulation mean life time within complex networks. *Marine Ecology-Progress Series* 417: 139-149.
- Kolasa, J., Pickett, S.T.A. (eds.) 1991. *Ecological Heterogeneity*. Springer, N.Y. 332 p.
- Koleff, P., Gaston, K., Lennon, J.J. 2003. Measuring beta diversity for presence-absence data. *Journal of Animal Ecology* 72: 367-382.

- Kopf, R.K., Finlayson, C.M., Humphries, P., Sims, N.C., Hladysz, S. 2015. Anthropocene baselines: Assessing change and managing biodiversity in human dominated aquatic ecosystems. *Bioscience*. Online first: doi: 10.1093/biosci/biv092
- Kottelat, M., Freyhof, J. 2007. *Handbook of European freshwater fishes*. Publications Kottelat, Cornol, Switzerland, 646 p.
- Kubach, K.M., Scott, M.C., Bulak, J.S. 2011. Recovery of a temperate riverine fish assemblage from a major diesel oil spill. *Freshwater Biology* 56: 503-518.
- Kuhn, M., 2014. Caret: Classification and Regression Training. R package version 6.0-21. <http://CRAN.R-project.org/package=caret>. Available on 21-01-2014.
- Labonne, J., Ravigné, V., Parisi, B., Gaucherel, C. 2008. Linking dendritic network structures to population demogenetics: the downside of connectivity. *Oikos* 117: 1479-1490.
- Lake, P.S. 2000. Disturbance, patchiness and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573-592.
- Lamarque, P. 1990. Electrophysiology of fish in electric fields. In: Cowx, I.G., Lamarque, P. (eds.) *Fishing with Electricity: Applications in Freshwater Fisheries Management*. Fishing News Books, Oxford. pp. 4-33.
- Lamoureux, N., Dolédec, S., Gayraud, S. 2004. Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society* 23: 449-466.
- Lamoureux, N., Poff, P.L., Angermeier, P. 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology* 83: 1792-1807.
- Lancaster, J. 1999. Small-scale movements of lotic macroinvertebrates with variations in flow. *Freshwater Biology* 41: 605-619.
- Lande, R. 1996. Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 76: 5-13.
- Lappalainen, J., Tarkan, A.S., Harrod, C. 2008. A meta-analysis of latitudinal variations in life-history traits of roach, *Rutilus rutilus* over its geographical range: linear or non-linear relationships? *Freshwater Biology* 53: 1491-1501.
- Lasne, E., Bergerot, B., Lek, S., Laffaille, P. 2007. Fish zonation and indicator species for the evaluation of the ecological status of rivers: example of the Loire basin (France). *River Research and Applications* 23: 877-890.
- Lawton, J.H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos* 84: 177-192.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Boet, P., Baudry, J., Goreaud, F., Faure, T. 2006. A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. *Environmental Management* 37: 322-335.
- Leathwick, J.R., Elith, J., Hastie, T. 2006. Comparative performance of generalized additive models and multivariate adaptive regression splines for statistical modelling of species distributions. *Ecological Modelling* 199: 188-196.
- Leathwick, J.R., Rowe, D., Richardson, J., Elith, J., Hastie, T. 2005. Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. *Freshwater Biology* 50: 2034-2052.
- Legendre, P., Gallagher, D. 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271-280.

- Legendre, P., Legendre, L. 1998. *Numerical ecology*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands. 853 p.
- Legendre, P.L., Borcard, D., Peres-Neto, P.R. 2005. Analyzing beta diversity: partitioning the spatial variation of community composition data. *Ecological Monographs* 75: 435-450.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- Leibold, M.A., Mikkelsen, G.M. 2002. Coherence, species turnover and boundary clumping: elements of a metacommunity structure. *Oikos* 97: 237-250.
- Lepori, F., Hjerdt, N. 2006. Disturbance and aquatic biodiversity: reconciling contrasting views. *Bioscience* 56: 809-818.
- Liermann, C.R., Nilsson, C., Robertson, J., Ng, R.Y. 2012. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *Bioscience* 62: 539-548.
- Linke, S., Kennard, M.J., Hermoso, V., Olden, J.D., Stein, J., Pusey, B.J. 2012. Merging connectivity rules and large-scale condition assessment improves conservation adequacy in river systems. *Journal of Applied Ecology* 49: 1036-1045.
- Liu, C., Berry, P.M., Dawson, T.P., Pearson, R.G. 2005. Selecting thresholds of occurrence in the prediction of species distributions. *Ecography* 28: 385-393.
- Liu, Z.J., Weller, D.E. 2008. A stream network model for integrated watershed modelling. *Environmental Modeling & Assessment* 13: 291-303.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., Declerck, P., Flohre, A., Gantner, S., Gülzow, N., Hörtnagl, P., Meier, S., Pecceu, B. 2011. Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 482-491.
- Lohr, S.C., Fausch, K.D. 1997. Multiscale analysis of natural variability in stream fish assemblages of a western Great Plains watershed. *Copeia* 1997: 706-724.
- López-González, C., Presley, S.J., Lozano, A., Stevens, R.D., Higgins, C.L. 2012. Metacommunity analysis of Mexican bats: environmentally mediated structure in an area of high geographic and environmental complexity. *Journal of Biogeography* 39: 177-192.
- Loreau, M. 2000. Are communities saturated? On the relationship between alpha, beta and gamma diversity. *Ecology Letters*, 3, 73-76.
- Loreau, M., Mouquet, N., Holt, R.D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters* 6: 673-679.
- Lowe, W.H. 2002. Landscape-scale spatial population dynamics in human-impacted stream systems. *Environmental Management* 30: 225-233.
- Lowe, W.H., Bolger, D.T. 2002. Local and landscape scale predictors of salamander abundance in New Hampshire headwater streams. *Conservation Biology* 16: 183-193.
- Lowe, W.H., Likens, G.E., Power, M.E. 2006. Linking scale in stream ecology. *Bioscience* 56: 591-597.
- Lucas, C. 2001. The Baia Mare and Baia Borsa accidents: cases of severe transboundary water pollution. *Environmental Policy and Law* 31: 106-111.

- Lyons, J. 1992. The length of stream to sample with a towed electrofishing unit when fish species richness is estimated. *North American Journal of Fisheries Management* 12: 198-203.
- Mac Nally, R., Fleishman, E., Bulluck, L.P., Betrus, C.J. 2004. Comparative influence of spatial scale on beta diversity within regional assemblages of birds and butterflies. *Journal of Biogeography* 31: 917-929.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, N. J. 203 p.
- Mackay, R.J. 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 617-628.
- Magalhães, M.F., Batalha, D.C., Collares-Pereira, M.J. 2002. Gradients in stream fish assemblages across a Mediterranean landscape: contribution of environmental factors and spatial structure. *Freshwater Biology* 47: 1015-1031.
- Magoulick, D.D., Kobza, R.M. 2003. The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology* 48: 1186-1198.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological Diversity and its Measurement*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 179 p.
- Malmqvist, B., Hoffsten, P-O. 2000. Macroinvertebrate taxonomic richness, community structure and nestedness in Swedish streams. *Archiv für Hydrobiologie* 150: 29-54.
- Malmqvist, B., Rundle, S. 2002. Threats to running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation* 29: 134-153.
- Mao, C.X., Colwell, R.K. 2005. Estimation of species richness: mixture models, the role of rare species, and inferential challenges. *Ecology* 86: 1143-1153.
- Marchetti, M.P., Light, T., Moyle, P.B., Viers, J.H. 2004. Fish invasions in California watersheds: testing hypothesis using landscape patterns. *Ecological Applications* 14: 1507-1525.
- Marchetti, M.P., Lockwood, J.L., Light, T. 2006. Effects of urbanization on California's fish diversity: Differentiation, homogenization and the influence of spatial scale. *Biological Conservation* 127: 310-318.
- Marchetti, M.P., Moyle, P.B. 2001. Effects of flow regime on fish assemblages in a regulated California stream. *Ecological Applications* 11: 530-539.
- Maret, T.R., Ott, D.S., Herlihy, A.T. 2007. Electrofishing effort required to estimate biotic conditions in Southern Idaho Rivers. *North American Journal of Fisheries Management* 27: 1041-1052.
- Margules, C.R., Pressey, R.L. 2000. Systematic conservation planning, Insight review articles. *Nature* 405: 243-253.
- Martin-Ortega, J., Ferrier, R.C., Gordon, I.J., Khan S. 2015. *Water ecosystem services: a global perspective*. Cambridge University Press, Cambridge UK 174 p.
- Martin-Smith, K.M. 1998. Relationship between fishes and habitat in rainforest streams in Sabah, Malaysia. *Journal of Fish Biology* 52: 458-482.
- Massol, F., Gravel, D., Mouquet, N., Cadotte, M.W., Fukami, T., Leibold, M.A. 2011. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters* 14: 313-323.
- Matthews, W.J. 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman & Hall, N. Y. 756 p.

- Matthews, W.J., Marsh-Matthews, E. 2003. Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biology* 48: 1232-1253.
- McAbendroth, L., Foggo, A., Rundle, S.D., Bilton, D.T. 2005. Unravelling nestedness and spatial pattern in pond assemblages. *Journal of Animal Ecology* 74: 41-49.
- McCune, B., Mefford, M.J. 1997. PC-ORD. Multivariate analysis of ecological data, Version 3.0. MJM Software Design, Gleneden Beach, Oregon
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., Westoby, M. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution* 21: 178-185.
- McGlinn, D.J., Palmer, M.W. 2009. Modeling the sampling effect in the species-time-area relationship. *Ecology* 90: 836-846.
- Meade, R. 2004. Fish and invertebrate recolonization in a Missouri prairie stream after and acute pollution event. *North American Journal of Fisheries Management* 24: 7-19.
- Meador, R.M. 2005. Single-pass versus two-pass boat electrofishing for characterizing river fish assemblages: species richness estimates and sampling distance. *Transactions of the American Fisheries Society* 134, 59-67.
- Meador, R.M., McIntyre, J.P., Pollock, K.H. 2003. Assessing the efficacy of single-pass backpack electrofishing to characterize fish community structure. *Transactions of the American Fisheries Society* 132: 39-46.
- Meffe, G.K., Sheldon, A.L. 1990. Post-defaunation recovery of fish assemblages in southeastern blackwater streams. *Ecology* 71: 657-667.
- Mendel, J., Lusk, S., Vasil'eva, E.D., Vasil'ev, V.P., Lusková, V., Ekmekci, F.G., Erk'akan, F., Ruchin, A., Koščo, J., Vetešník, L., Halačka, K., Šanda, R., Pashkov, A.N., Reshetnikov, S.I. 2008. Molecular phylogeny of the genus *Gobio* Cuvier, 1816 (Teleostei: Cyprinidae) and its contribution to taxonomy. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 47: 1061-1075.
- Milborrow, S., Hastie, T., Tibshirani, R. 2014. Earth: Multivariate adaptive regression spline models. R package version 3.2-7. <http://CRAN.R-project.org/package=earth>
- Milner, A.M., Robertson, A.L., Brown, L.E., Sønderland, S.H., McDermott, M., Veal, A.J. 2011. Evolution of a stream ecosystem in recently deglaciated terrain. *Ecology* 92: 1924-1935.
- Minor, E.S., Lookingbill, T.R. 2010. A multiscale network analysis of protected area connectivity for mammals in the United States. *Conservation Biology* 24:1549-1558.
- Minor, E.S., Urban, D.L. 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit population models in conservation planning. *Ecological Applications* 17: 1771-1782.
- Minor, E.S., Urban, D.L. 2008. A graph-theory framework for evaluating landscape connectivity and conservation planning. *Conservation Biology* 22: 297-307.
- Miranda, L.E., Kratochvíl, M. 2008. Boat electrofishing relative to anode arrangement. *Transactions of the American Fisheries Society* 137: 1358-1362.
- Moilanen, A., Leathwick, J., Elith, J. 2008. A method for spatial freshwater conservation prioritization. *Freshwater Biology* 53: 577-592.
- Mojica, J.I., Casteallanos, C., Lobón-Cerviá, J. 2009. High temporal species turnover enhances the complexity of fish assemblages in Amazonian *Terra firme* streams. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 520-526.
- Morisita, M. 1971. Composition of the I-index. *Researches on Population Ecology* 13: 1-27.

- Morita, K., Morita, S.H., Yamamoto, S. 2009. Effects of habitat fragmentation by damming on salmonid fishes: lessons from white-spotted char in Japan. *Ecological Research* 24: 711-722.
- Moyle, P.B., Leidy, R.A. 1992. Loss of biodiversity in ecosystems: evidence from fish faunas. In: Fiedler, P.L., Jain, S.K. (eds.) *Conservation Biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management*. Chapman & Hall, N. Y. pp.127-169.
- Moyle, P.B., Light, T. 1996. Fish invasions in California: Do abiotic factors determine success? *Ecology* 77: 1666-1670.
- Moyle, P.B., Marchetti, M.P. 2006. Predicting invasion success: Freshwater fishes of California as a model. *Bioscience* 56: 515-524.
- Muneepeerakul, R., Bertuzzo, E., Lynch, H.J., Fagan, W.F., Rinaldo, A., Rodriguez-Iturbe, I. 2008. Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature* 453: 220-223.
- Murphy, B.R., Willis, D.W. (eds.) 1996. *Fisheries Techniques*, 2nd ed. American Fisheries Society, Bethesda, Md. 732 p.
- Mykrä, H., Heino, J., Muotka, T. 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography* 16: 149-159.
- Nel, J.L., Reyers, B., Roux, D.J., Cowling, R.M. 2009. Expanding protected areas beyond their terrestrial comfort zone: Identifying spatial options for river conservation. *Biological Conservation* 142: 1605-1616.
- Nel, J.L., Roux, D.J., Maree, G., Kleynhans, C.J., Moolman, J., Reyers, B., Cowling, R.M. 2007. Rivers in peril inside and outside protected areas: a systematic approach to conservation assessment of river ecosystems. *Diversity and Distributions* 13: 341-352.
- Niemi, G.J., Devore, P., Detenbeck, N., Taylor, D., Lima, A., Pastor, J., Yount, J.D., Naiman, R.J. 1990. Overview of case studies on recovery of aquatic systems from disturbance. *Environmental Management* 14: 571-587.
- Nilsson, C., Reidy, C.A., Dynesius, M., Revenga, C. 2005. Fragmentation and flow regulation of the World's large river systems. *Science* 308: 405-408.
- Nyström, M., Folke, C., Moberg, F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 413-417.
- O'Hara, R.B. 2005. Species richness estimators: how many species can dance on the head of a pin? *Journal of Animal Ecology* 74: 375-386.
- Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., Chessel, D. 2001. A probabilistic model characterizing fish assemblages of French rivers: a framework for environmental assessment. *Freshwater Biology* 46: 399-415.
- Oksanen J., Blanchet F.G., Kindt R., Legendre P., O'Hara R.B., Simpson G.L., Solymos P., Stevens M.H.H., Wagner H. (2010) *vegan: Community Ecology Package*. R package version 1.17-4. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Olden, J.D., Hoffman, A.L., Monroe, J.B., Poff, N.L. 2004. Movement behaviour and dynamics of an aquatic insect larva in a stream landscape. *Canadian Journal of Zoology* 82: 1135-1146.
- Olden, J.D., Jackson, D.A., Peres-Neto, P.R. 2001. Spatial isolation and fish communities in drainage lakes. *Oecologia* 127: 572-585.

- Olden, J.D., Joy, M.K., Death, R.G. 2006. Rediscovering the species in community-wide predictive modeling. *Ecological Applications* 16: 1449-1460.
- Olden, J.D., Poff, N.L., Bestgen, K.R. 2006. Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecological Monographs* 76: 25-40.
- Olden, J.D., Poff, N.L., McKinney, M.L. 2006. Forecasting faunal and floral homogenization associated with human population geography in North America. *Biological Conservation* 127: 261-271.
- Olden, J.D., Schooley, R.L., Monroe, J.B., Poff, N.L. 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* 73: 1190-1194.
- Oliver, I., Holmes, A., Dangerfield, M., Gillings, M., Pik, A.J., Britton, D.R., Holley, M., Montgomery, M.E., Raison, M., Logan, R.L., Beattie, A.J. 2004. Land systems as surrogates for biodiversity in conservation planning. *Ecological Applications* 14: 485-503.
- Olson, D.H., Burnett, K.M. 2009. Design and management of linkage areas across headwater drainages to conserve biodiversity in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 258S, S117-S126.
- Olszewski, T.D. 2004. A unified mathematical framework for the measurement of richness and evenness within and among multiple communities. *Oikos* 104: 377-387.
- Östman, Ö., Drakare, S., Kritzberg, E.S., Langenheder, S.L., Logue, J.B., Lindström, E.S. 2010. Regional invariance among microbial communities. *Ecology Letters* 13: 118-127.
- Padgham, M., Webb, J.A. 2010. Multiple structural modifications to dendritic networks produce simple responses. *Ecological Modelling* 221: 2537-2545.
- Paik, K., Kumar, P. 2008. Emergence of self-similar tree network organization. *Complexity* 13: 30-37.
- Palmer, M.A., Swan, C.M., Nelson, K., Silver, P., Alvestad, R. 2000. Streambed landscapes: evidence that stream macroinvertebrates respond to the type and spatial arrangement of patches. *Landscape Ecology* 15: 563-576.
- Pandit, S.N., Kolasa, J., Cottenie, K. 2009. Contrasts between habitat generalists and specialists: an empirical extension to the basic metacommunity framework. *Ecology* 90: 2253-2262.
- Pascual-Hortal, L., Saura, S. 2006. Comparison and development of new graph-based landscape connectivity indices: towards the prioritization of habitat patches and corridors for conservation. *Landscape Ecology* 21: 959-967.
- Pascual-Hortal, L., Saura, S. 2008. Integrating landscape connectivity in broad-scale forest planning through a new graph-based habitat availability methodology: application to capercaillie (*Tetrao urogallus*) in Catalonia (NE Spain). *European Journal of Forest Research* 127: 23-31.
- Pavoine, S., Blondel, J., Baguette, M., Chessel, D. 2007. A new technique for ordering asymmetrical three-dimensional data sets in ecology. *Ecology* 88: 512-523.
- Pebesma, E.J., Bivand, R.S. 2005. Classes and methods for spatial data in R. *R News: The Newsletter of the R Project* 5(2): 9-13.
- Penczak, T. 1985. Influence of site area on the estimation of the density of fish populations in a small river. *Aquaculture and fisheries management* 1: 273-285.

- Penczak, T., Gomes, L.C., Bini, L.M., Agostinho, A.A. 1998. The importance of qualitative inventory sampling using electric fishing and nets in a large, tropical river (Brazil). *Hydrobiologia* 389: 89-100.
- Pereira, M., Segurado, P., Neves, N. 2011. Using spatial network structure in landscape management and planning: A case study with pond turtles. *Landscape and Urban Planning* 100: 67-76.
- Peres-Neto, P.R. 2004. Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions. *Oecologia* 140: 352-360.
- Peres-Neto, P.R., Cummins, G.S. 2010. A multi-scale framework for the analysis of fish metacommunities. In: Gido, K.B., Jackson, D.A. (eds.) *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, Md. pp. 235-262.
- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D. 2006. Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87: 2614-2625.
- Peterson, J.T., Bayley, P.B. 1993. Colonization rates of fishes in experimentally defaunated warmwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 199-207.
- Peterson, J.T., Rabeni, C.F. 2001. The relation of fish assemblages to channel units in an Ozark stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 911-926.
- Petts, G.E., Moller, H., Roux, A.L. (eds.) 1989. *Historical change of large alluvial rivers: Western Europe*. Wiley, Chichester, N.Y. 296 p.
- Podani, J. 1997. Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeldtárás rejtelseibe. Scientia Kiadó, Budapest, 412 p.
- Poff, N.L., Allan, J.D. 1995. Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology* 76: 606-627.
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., Stromberg, J.C. 1997. The natural flow regime. A paradigm for river conservation and restoration. *Bioscience* 47: 769-784.
- Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N., Schmutz, S. 2006. Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *Journal of Applied Ecology* 43: 70-80.
- Poole, G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology* 47: 641-660.
- Poulter, B., Goodall, J.L., Halpin, P.N. 2008. Applications of network analysis for adaptive management of artificial drainage systems in landscapes vulnerable to sea level rise. *Journal of Hydrology* 357: 207-217.
- Pracheil, B.M., McIntyre, P.B., Lyons, J.D. 2013. Enhancing conservation of large-river biodiversity by accounting for tributaries. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11: 124-128.
- Prager, S.D., Reiners, W.A. 2009. Historical and emerging practices in ecological topology. *Ecological Complexity* 6: 160-171.

- Presley, S.J., Higgins, C.L., López-González, C., Stevens, R.D. 2009. Elements of metacommunity structure of Paraguayan bats: multiple gradients require analysis of multiple axes of variation. *Oecologia* 160:781-793.
- Presley, S.J., Higgins, C.L., Willig, M.R. 2010. A comprehensive framework for the evaluation of metacommunity structure. *Oikos* 119, 908-917.
- Presley, S.J., Willig, M.R. 2010. Bat metacommunity structure on Caribbean islands and the role of endemics. *Global Ecology and Biogeography* 19:185-199.
- Pressey, R.L. 2004. Conservation planning and biodiversity: assembling the best data for the job. *Conservation Biology* 18: 1677-1681.
- Pressey, R.L., Nicholls, A.O. 1989. Efficiency in Conservation Evaluation: Scoring versus Iterative Approaches. *Biological Conservation* 50: 199-218.
- Preston, F.W. 1960. Time and space and variation of species. *Ecology* 41: 611-627.
- Proulx, S.R., Promislow, D.E.L., Philips, P.C. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends In Ecology & Evolution* 20: 345-353.
- Pusey, M., Arthington, A., Stewart-Koster, B. Kennard, M.J., Read, M.G. 2010. Widespread omnivory and low temporal and spatial variation in the diet of fishes in a hydrologically variable northern Australian river. *Journal of Fish Biology* 77: 731-753.
- Quantum GIS Development Team (2010) *Quantum GIS Geographic Information System*. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>
- Quinn, G.P., Keough, M.J. 2002. *Experimental design and data analysis for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, N.Y. 537 p.
- R Development Core Team (2010) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Rahel, F.J., Olden, J.D. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology* 22, 521-533.
- Rao, C.R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24-43.
- Rayfield, B., Fortin, M-J., Fall, A. 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* 92: 847-858.
- Reid, S.M., Yunker, G., Jones, N.E. 2008. Evaluation of single-pass backpack electric fishing for stream fish community monitoring. *Fisheries Management and Ecology* 16: 1-9.
- Renforth, P., Mayes, W.M., Jarvis, A.P., Burke, I.T., Manning D.A.C., Gruiz, K. 2012. Contaminant mobility and carbon sequestration downstream of the Ajka (Hungary) red mud spill: The effects of gypsum sodng. *Science of the Total Environment* 421/422: 253-259.
- Répassy, M. 1914. *Édesvízi halászat és halgazdaság*. 2. kiad., Pallas Ny., Budapest (A Magyar Királyi Földmívelésügyi Minister Kiadványai; 15) 549 p.
- Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S.R., Sheldon, A.L., Wallace, J.B., Wissman, R.C. 1988. The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433-455.
- Reynolds, J. 1996. Electrofishing. In: Murphy, B., Willis, D. (eds.) *Fisheries Techniques*, 2nd ed. American Fisheries Society, Bethesda, Md, pp. 221-253.

- Riberio, R., Carretero, M.A., Sillero, N., Alarcos, G., Ortiz-Santaliestra, M., Lizana, M., Llorente, G.A. 2011. The pond network: can structural connectivity reflect on (amphibian) biodiversity patterns? *Landscape Ecology* 26: 673-682.
- Richter, B.D., Braun, D.P., Mendelson, M.A., Master, L.L. 1996. Threats to imperiled freshwater fauna. *Conservation Biology* 11: 1081-1093.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters* 7: 1-15.
- Ricotta, C., Stanisci, A., Avena, G.C., Blasi, C. 2000. Quantifying the network connectivity of landscape modais: a graph-theoretical approach. *Community Ecology* 1: 89-94.
- Robert, P., Escoufier, Y. 1976. A Unifying tool for linear multivariate statistical methods: the RV-coefficient. *Applied Statistics* 25: 257-265.
- Robinson, C.T., Tockner K., Ward, J.V. 2002. The fauna of dynamic riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 661-677.
- Rodriguez-Iturbe, I., Rinaldo, A. 2001. *Fractal river basins: chance and self-organization*. Cambridge University Press, Cambridge, N. Y. 547 p.
- Romme, W.H., Boyce, M.S., Gresswell, R., Merrill, E.H., Minshall, G.W., Whitlock, C., Turner, M.G. 2011. Twenty years after the 1988 Yellowstone fires: lessons about disturbance and ecosystems. *Ecosystems* 14: 1196-1215.
- Roni, P., Hanson, K., Beechie, T. 2008. Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North American Journal of Fisheries Management* 28: 856-890.
- Rosenzweig, M.L. 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge UK, N.Y. 436 p.
- Roset, N., Grenouillet, G., Goffaux, D., Pont, D., Kestemont, P. 2007. A review of existing fish assemblage indicators and methodologies. *Fisheries Management and Ecology* 14: 393-405.
- Rosindell, J., Hubbel, S.P., Etienne, R.S. 2011. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography at age ten. *Trends in Ecology and Evolution* 26: 340-348.
- Sály, P., Erős, T., Takács, P., Specziár, A., Kiss, I., Bíró, P. 2009. Assemblage level monitoring of stream fishes: The relative efficiency of single-pass vs double-pass electrofishing. *Fisheries Research* 99: 226-233.
- Sály, P., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P., Erős, T. 2011. The relative influence of spatial context and catchment and site scale environmental factors on stream fish assemblages in a human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish* 20: 251-262.
- Sanderson, E.W., Malanding, J., Levy, MA, Redford, K.H., Wannebo, A.W., Woolmer, W. 2002. The human footprint and the last of the wild. *BioScience* 52: 891-904.
- Santoul, F., Cayrou, J., Mastrotillo, S., Céréghino, R. 2005. Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in S.W. France. *Journal of Fish Biology* 66: 301-314.
- Saunders, D.L., Meewig J.J., Vincent, A.C.J. 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16: 30-41.
- Saura, S., Pascual-Hortal, L. 2007. A new habitat availability index to integrate connectivity in landscape conservation planning: Comparison with existing indices and application to a case study. *Landscape and Urban Planning* 83: 91-103.

- Saura, S., Pascual-Hortal, L., 2007. Conefor Sensinode 2.2: User's manual: Software for quantifying the importance of habitat patches for maintaining landscape connectivity through graphs and habitat availability indices. University of Lleida, Spain.
- Saura, S., Rubio, L. 2010. A common currency for the different ways in which patches and links can contribute to habitat availability and connectivity in the landscape. *Ecography* 33: 523-537.
- Saura, S., Torné, J. 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environmental Modelling & Software* 24: 135-139.
- Sax, D.V., Gaines, S.D. 2003. Species diversity: from global decreases to local increases. *Trends in Ecology and Evolution* 18: 561-565.
- Scheiner, S.M. 2003. Six type of species-area curves. *Global Ecology and Biogeography* 12: 441-447.
- Schick, R.S., Lindley, S.T. 2007. Directed connectivity among fish populations in a riverine network. *Journal of Applied Ecology* 44: 1116-1126.
- Schiemer, F., Jungwirth, M., Imhof G. 1994. *Die Fische der Donau – Gefährdung und Schutz*. Bundesministerium für Umwelt, Jugend und Familie, Wien, pp. 160.
- Schiemer, F., Keckeis, H., Winkler, G., Flore, L. 2001. Large rivers: the relevance of ecotonal structure and hydrological properties for the fish fauna. *Archiv Hydrobiologie (Suppl. 135) Large Rivers* 12: 487-508.
- Schiemer, F., Spindler, T. 1989. Endangered fish species of the Danube River in Austria. *Regulated Rivers: Research & Management* 4: 397-407.
- Schiemer, F., Spindler, T., Wintersberger, H., Schneider, A., Chovanec A. 1991. Fish fry associations: important indicators for the ecological status of large rivers. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 24: 2497-2500.
- Schiermeier, Q., Balling, Y. 2010. Analysis lags on Hungarian sludge leak. *Nature News* 2010: 531.
- Schlosser, I.J. 1982. Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52: 395-414.
- Schlosser, I.J. 1991. Stream fish ecology: A landscape perspective. *Bioscience* 41: 704-712.
- Schlosser, I.J. 1998. Fish recruitment, dispersal, and trophic interactions in a heterogeneous lotic environment. *Oecologia* 113: 260-268.
- Schmera, D., Baur, B. 2011. Testing a typology system of running waters for conservation planning in Hungary. *Hydrobiologia* 665: 183-194.
- Schmera, D., Erős, T. 2004. Effect of pool-riffle geomorphology and stream order on the assemblage structure and function of caddisflies (Insecta: Trichoptera). *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 40: 193-200.
- Schmera, D., Erős, T. 2008. Linking scale and diversity partitioning in comparing species diversity of caddisflies in riffle and pool habitats. *Fundamental and Applied Limnology* 172: 205-215.
- Schmutz, S.A., Melcher, A., Frangez, C., Haidvogel, G., Beier, U., Böhmer, J., Breine, J., Simoens, I., Caiola, N., de Sostoa, A., Ferreira, M.T., Oliveira, J., Grenouillet, G., Goffaux, D., de Leeuw, J.J., Noble, R.A.A., Roset, N., Virbickas T. 2007. Spatially based

- methods to assess the ecological status of riverine fish assemblages in European ecoregions. *Fisheries Management and Ecology* 14: 441-452.
- Searle, S.R., Casella, G., McCulloch, C.E. 1992. *Variance Components*. Wiley, N.Y. 501 p.
- Sharma, S., Legendre, P., de Cáceres M., Boisclair D. 2011. The role of environmental and spatial processes in structuring native and non-native fish communities across thousands of lakes. *Ecography* 34: 762-771.
- Shurin, J.B., Cottenie, K., Hillebrand, H. 2009. Spatial autocorrelation and dispersal limitation in freshwater organisms. *Oecologia* 159: 151-159.
- Silva, R.R., Brandao, C.R.F. 2010. Morphological patterns and community organization in leaf-litter ant assemblages. *Ecological Monographs* 80: 107-124.
- Simon, T.P. (ed.) 1999. *Assessing the sustainability and biological integrity of water resources using fish assemblages*. CRC Press, Boca Raton, Fla. 671 p.
- Siqueira, T., Bini, L.M., Roque, F.O., Couceiro, S.R.M., Trivinho-Strixino, S., Cottenie, K. 2012. Common and rare species respond to similar niche processes in macroinvertebrate metacommunities. *Ecography* 35: 183-192.
- Smith, T.W., Lundholm, J.T. 2010. Variation partitioning as a tool to distinguish between niche and neutral processes. *Ecography* 33: 648-655.
- Soininen, J., McDonald, R., Hillebrand, H. 2007. The distance decay of similarity in ecological communities. *Ecography* 30: 3-12.
- Sokol, E.R., Benfield, E.F., Belden, L.K., Valett, H.M. 2011. The assembly of ecological communities inferred from taxonomic and functional composition. *American Naturalist* 177: 630-644.
- Sommerwerk, N., Bloesch, J., Paunovic, M., Baumgartner, C., Venohr, M., Schneider-Jacoby, M., Hein, T., Tockner, K. 2010. Managing the world's most international river: the Danube River Basin. *Marine and Freshwater Research* 61: 736-748.
- Sowa, S.P., Annis, G., Morey, M.E., Diamond, D.D. 2007. A GAP analysis and comprehensive conservation strategy for riverine ecosystems of Missouri. *Ecological Monographs* 77: 301-334.
- Specziár, A., Erős, T. 2016. Freshwater resources and fisheries in Hungary. *In*: Craig, J.F. (ed.) *Freshwater Fisheries Ecology*. Wiley-Blackwell, Chichester. pp. 196-200.
- Spindler, T. 1997. *Fischfauna in Österreich*. Umweltbundesamt, Wien, 140 p.
- Stanley, E.H., Powers, S.M., Lottig, N.R. 2010. The evolving legacy of disturbance in stream ecology: concepts, contributions and coming challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 67-83.
- StatSoft, Inc. 2000: *STATISTICA for Windows* (computer program manual). StatSoft, Tulsa, Oklahoma.
- Statzner, B., Higler, B. 2006. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16: 127-139.
- Statzner, B., Hildrew, A.G., Resh, V.H. 2001. Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. *Annual Review of Entomology* 46: 291-316.
- Steenmans, C., Büttner, G. 2006. Mapping land cover of Europe for 2006 under GMES. *In*: Braun M. (ed.) *Proceedings: Second workshop of the EARSeL: Special Interest Group on land use and land cover*, Bonn, 28-30 September, 2006. pp. 202-207.

- Stendera, S.E., Johnson, R.K. 2005. Additive partitioning of aquatic invertebrate species diversity across multiple spatial scales. *Freshwater Biology* 50: 1360-1375.
- Strayer, D.L. 2010. Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* 55(Suppl. 1): 152-174.
- Strayer, D.L., Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 344-358.
- Strecker, A.L., Olden, J.D., Whittier, J.B., Paukert, C.P. 2011. Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications* 21: 3002-3013.
- Summerville, K.S., Crist, T.O. 2005. Temporal patterns of species accumulation in a survey of Lepidoptera in a beech-maple forest. *Biodiversity and Conservation* 14: 3393-3406.
- Szalóky, Z. 2003. A domolykó (*Leuciscus cephalus* Linné, 1758) növekedése különböző méretű vízfolyásokban. Diplomamunka, Eötvös Lóránd Egyetem, Budapest, pp. 97. (In Hungarian with a summary in English)
- Szalóky, Z., György, Á.I., Tóth, B., Sevcsik, A., Specziár, A., Csányi, B., Szekeres, J., Erős, T., 2014. Application of an electrified benthic frame trawl for sampling fish in a very large European river (the Danube River) – Is offshore monitoring necessary? *Fisheries Research* 151: 12-19.
- Szepesi, Zs., Harka, Á. 2006. A Mátra és környéke halfaunája. *Folia Historiae Naturensis Musei Matraensis*. 30: 263-283.
- Takács, P. 2012. Morphometric differentiation of gudgeon species inhabiting the Carpathian Basin. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* 48: 53-61.
- Taylor, C.M. 1997. Fish species richness and incidence patterns in isolated and connected stream pools: effects of pool volume and spatial position. *Oecologia* 110: 560-566.
- Taylor, C.M., Millican, D.S., Roberts, M.E., Slack, W.T. 2008. Long-term change to fish assemblages and the flow regime in a southeastern US river system after extensive aquatic ecosystem fragmentation. *Ecography* 31: 787-797.
- Taylor, C.M., Warren, M.L.Jr. 2001. Dynamics in species composition of stream fish assemblages: environmental variability and nested subsets. *Ecology* 82: 2320-2330.
- Taylor, C.M., Winston, M.R., Matthews, W.J. 1996. Temporal variation in tributary and mainstem fish assemblages in a Great Plains stream system. *Copeia* 1996: 280-289.
- Taylor, P.D., Fahrig, L., Merriam, G. 1993. Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571-573.
- Tedesco, P.A., Sagnes, P., Laroche, J. 2009. Variability in the growth rate of chub *Leuciscus cephalus* along a longitudinal river gradient. *Journal of Fish Biology* 74: 312-319.
- Therneau, T., Atkinson, E.J., Ripley, B. 2013. rpart: Recursive Partitioning. R package version 4.1-4. <http://CRAN.R-project.org/package=rpart>. Available on 21-01-2014.
- Thioulouse, J., Chessel, D. 1987. Les analyses multi-tableaux en écologie factorielle: I. De la typologie d'état à la typologie de fonctionnement par l'analyse triadique. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis* 8: 463-480.
- Thioulouse, J., Simier, M., Chessel, D. 2004. Simultaneous analysis of a sequence of paired ecological tables. *Ecology* 85: 272-283.

- Thompson, J.N., Reichman, O.J., Morin, P.J., Polis, G.A., Power, M.E., Sterner, R.W., Couch, C.A., Gough, L., Holt, R., Hooper, D.U., Keesing, F., Lovell, C.R., Milne, B.T., Molles, M.C., Roberts, D.W., Strauss, S.Y. 2001. Frontiers in ecology. *Bioscience* 51: 15-24.
- Thompson, R.M., Townsend, C.R. 2006. A truce with neutral theory: local deterministic factors, species traits and dispersal limitation together determine patterns of diversity in stream invertebrates. *Journal of Animal Ecology* 75: 476-484.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton, N.J. 296 p.
- Tockner, K., Schiemer, F. 1997. Ecological aspects of the restoration strategy for a river-floodplain system on the Danube River in Austria. *Global Ecology & Biogeography Letters* 6: 321-329.
- Torgersen, C.E., Gresswell, R.E., Bateman, D.S., Burnett K.M. 2008. Spatial identification of tributary impacts in river networks. *In*: Rice, S.P., Roy, A.G., Rhoads, B.L. (eds.) *River confluences, tributaries and the fluvial network*. Wiley, Chichester UK, Hoboken, NJ. pp. 159-181.
- Townsend, C.R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8: 36-50.
- Tőry, K. 1952. *A Duna és szabályozása*. Akadémiai Kiadó, Budapest, 454 p.
- Trakhtenbrot, A., Kadmon, R. 2005. Environmental cluster analysis (ECA) as a tool for selecting complementary networks of conservation sites. *Ecological Applications* 15: 335-345.
- Treml, E.A., Halpin, P.N., Urban, D.L., Pratson, L.F. 2008. Modeling population connectivity by ocean currents, a graph-theoretic approach for marine conservation. *Landscape Ecology* 23: 19-36.
- Tuomisto, H. 2010. A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part 1. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography* 33: 2-22.
- Turner, M. 1989. Landscape Ecology: the effect of pattern on process. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 171-197.
- Turner, M. 2005. Landscape Ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology and Systematics* 36: 319-344.
- Turner, M.G. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833-2849.
- Turner, M.G., Dale, V.H. 1998. Comparing large, infrequent disturbances: what we have learned? *Ecosystems* 1: 493-496.
- Tylianakis, J.M., Klein, A-M., Tscharnkte, T. 2005. Spatiotemporal variation in the diversity of Hymenoptera across a tropical habitat gradient. *Ecology* 86: 3296-3302.
- Ugland K.I., Gray J.S., Ellingsen K.E. 2003. The species accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* 72: 888-897.
- Ulrich, W. 2006. Decomposing the process of species accumulation into an area dependent and a time dependent part. *Ecological Research* 21: 578-585.
- Ulrich, W., Almeida-Neto, M., Gotelli, N.J. 2012. A consumer's guide to nestedness analysis. *Oikos* 118: 3-17.

- Underwood, A.J., Chapman, M.G., Conell, S.D. 2000. Observations in ecology: you can't make progress on processes without understanding the patterns. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 250: 97-115.
- Urban, D., Keitt, T. 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology* 82: 1205-1218.
- Urban, D.L., Minor, E.S., Treml, E.A., Schick, R.S. 2009. Graph models of habitat mosaics. *Ecological Letters* 12: 260-273.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Vanschoenwinkel, B., Waterkeyn, A., Jocqué, M., Boyen, L., Seaman, M., Brendonck, L. 2010. Species sorting in space and time – the impact of disturbance regime on community assembly in a temporary pool metacommunity. *Journal of the North American Society* 29: 1267-1278.
- Varga, Z. 2006. A konzervációbiológia helyzete Magyarországon – Összegzés: eredmények és hiányok, feladatok és perspektívák. *Magyar Tudomány* 167: 709-714.
- Vasas, V., Magura, T., Jordán, F., Tóthmérész, B. 2009. Graph theory in action: evaluating planned highway tracks based on connectivity measures. *Landscape Ecology* 24: 581-586.
- Vass, M., Révay, Á., Kucserka, T., Hubai, K., Üveges, V., Kovács, K., Padisák, J. 2013. Aquatic hyphomycetes as survivors and/or first colonizers after a red sludge disaster in the Torna stream, Hungary. *International Review of Hydrobiology* 98: 217-224.
- Vaughn, C.C., 2012. Life history traits and abundance can predict local colonization and extinction rates of freshwater mussels. *Freshwater Biology* 57: 982-992.
- Vaux, P.D., Whittier, T.R., DeCesare, G., Kurtenbach, J.P. 2000. Evaluation of a backpack electrofishing unit for multiple lake surveys of fish assemblage structure. *North American Journal of Fisheries Management* 20: 168-179.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O., Gering, J.C. 2002. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos* 99: 3-9.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Reidy Liermann, C., Davies, P.M. 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- Wagner, H.H., Wildi, O., Ewald K.C. 2000. Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15: 219-227.
- Walther, B.A., Moore, J.L. 2005. The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28: 815-829.
- Wang, L., Lyons, J., Rasmussen, P., Seelbach, P., Simon, T., Wiley, M., Kanehl, P., Baker, E., Niemela, S., Stewart, P.M. 2003. Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60: 491-505.
- Ward, J.V. 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83: 269-278.
- Warren, M.L. 1998. Road crossings as barriers to small-stream fish movements. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 637-644.

- Wasserman, S., Faust, K. 1994. *Social Network Analysis: Methods and Applications*. Cambridge University Press, Cambridge UK, N.Y. pp. 825 p.
- Welcomme, R.L. 1994. The status of large river habitats *In*: Cowx, I.G. (ed.) *Rehabilitation of freshwater fisheries*. Fishing News Books, Oxford UK, Cambridge MA. pp. 11-20.
- White, E.P. 2004. Two-phase species-time relationships in North American land birds. *Ecology Letters* 7: 329-336.
- White, E.P., Adler, P.B., Lauenroth, W.K., Gill, R.A., Greenberg, D., Kaufman, D.M., Rassweiler, A., Rusak, J.A., Smith, M.D., Steinbeck, J.R., Waide, R.B., Yao, J. 2006. A comparison of the species-time relationship across ecosystems and taxonomic groups. *Oikos* 112: 185-195.
- Wiens, J.A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology* 3: 385-397.
- Wiens, J.A. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* 47: 501-515.
- Willig, M.R., Presley, S.J., Bloch, C.P., Castro-Arellano, I., Cisneros, L.M., Higgins, C.L., Klingbeil, B.T. 2011. Tropical metacommunities along elevational gradients: effects of forest type and other environmental factors. *Oikos* 120: 1497-1508.
- Winemiller, K.O. 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63: 318-327.
- Winemiller, K.O., Flecker, A.S., Hoeinghaus, D.J. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 84-99.
- Winemiller, K.O., Rose, K.A. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.
- Wolter, C., Arlinghaus, R. 2003. Navigation impacts on freshwater fish assemblages: the ecological relevance of swimming performance. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 13: 63-89.
- Wolter, C., Bischoff, A. 2001. Seasonal changes of fish diversity in the main channel of the large lowland River Oder. *Regulated Rivers: Research & Management* 17: 595-608.
- Wolter, C., Freyhof, J. 2004. Diel distribution patterns of fishes in a temperate large lowland river. *Journal of Fish Biology* 64: 632-642.
- Wolter, C., Vilcinskis, A. 1998. Fish community structure in lowland waterways: fundamental and applied aspects. *Polskie Archiwum Hydrobiologii/Polish Archives of Hydrobiology* 45: 137-149.
- Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., Boulinier, T. 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 446-453.
- Zalewski, M., Cowx, I.G. 1990. Factors affecting the efficiency of electric fishing. *In*: Cowx, I.G., Lamarque, P. (eds.) *Fishing with electricity: applications in freshwater fisheries management*. Fishing News Books, Oxford, pp. 89-111.
- Zalewski, M., Naiman, R.J. 1985. The regulation of riverine fish communities by a continuum of abiotic-biotic factors, *In*: Alabaster, J.S. (ed.) *Habitat modification and freshwater fisheries*. Butterworths, London, Boston. pp. 3-9.
- Závoczky, S. 2005. Hydroelectricity or National Park? *Natura Somogyiensis*, 7: 5-9.

- Zetterberg, A., Mörtberg, U.M., Balfors, B. 2010. Making graph theory operational for landscape ecological assessments, planning and design. *Landscape and Urban Planning* 95: 181-191.
- Zuur, A.F., Ieno E.N., Smith, G.M. 2007. *Analysing ecological data*. Springer, N.Y., London. 672 p.

I. melléklet. A gyűjtött fajok funkcionális besorolása. Az életmenet szerinti besorolás a következő változók szerint történt: equilibrium (E), opportunist (O), periódikus (P), és átmeneti jellegeket mutató fajok (pl. EO). A vertikális élőhelyhasználat kategóriái: bentikus (B), nem-bentikus (NB). A táplálkozási stratégia kategóriái: herbivór (HERB), invertívór (INV), omnivór (OMN), piscivór (PIS), planktivór (PLA) és az átmeneti jellegeket mutató fajok (pl. INVPIS). A státusz a faj őshonos (N) vagy idegenhonos (NN) státuszát mutatja. A funkcionális besorolás Erős (2005) és Erős et al. (2008, 2009a,b, 2012) munkái alapján történt.

<i>Abramis brama</i>	abrbra	P	B	INV	N
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	albbip	O	NB	OMN	N
<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	O	NB	PLINV	N
<i>Ameiurus melas</i>	amemel	E	NB	INVPIS	NN
<i>Anguilla anguilla</i>	angang	P	NB	INVPIS	NN
<i>Aspius aspius</i>	aspasp	P	NB	PIS	N
<i>Babka gymnotrachelus</i>	babgym	EO	B	INV	NN
<i>Ballerus ballerus</i>	balbal	P	NB	PLINV	N
<i>Ballerus sapa</i>	balsap	P	B	INV	N
<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	O	B	INV	N
<i>Barbus barbus</i>	barbar	P	B	INV	N
<i>Barbus charpaticus</i>	barpet	P	B	INV	N
<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	P	B	INV	N
<i>Carassius carassius</i>	carcar	P	B	OMN	NN
<i>Carassius gibelio</i>	cargib	P	B	OMN	NN
<i>Chondrostoma nasus</i>	chonas	P	B	HERB	N
<i>Ctenopharyngodon idella</i>	cteide	P	NB	HERB	NN
<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	O	B	PLINV	N
<i>Cyprinus carpio</i>	cypcar	P	B	OMN	N
<i>Esox lucius</i>	esoluc	P	NB	PIS	N
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	gasacu	EO	NB	INV	N
<i>Gobio obtusirostris</i>	gobgob	O	B	INV	N
<i>Gymnocephalus baloni</i>	gymbal	O	B	INV	N
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	gymcer	O	B	INV	N
<i>Gymnocephalus schraetzer</i>	gymsch	O	B	INV	N
<i>Hypophthalmichthys hibrid</i>	hypssp	P	NB	PLA	NN
<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	E	NB	INV	NN
<i>Leucaspis delineatus</i>	leudel	EO	NB	PLINV	N
<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	P	NB	OMN	N
<i>Leuciscus leuciscus</i>	leuleu	P	B	INV	N
<i>Lota lota</i>	lotlot	P	B	INVPIS	N
<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	O	B	PLINV	N
<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	EO	B	INV	NN
<i>Neogobius melanostomus</i>	neomel	EO	B	INV	NN
<i>Oncorhynchus mykiss</i>	oncmyk	PE	NB	INVPIS	NN
<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	P	NB	INVPIS	N
<i>Percottus glenii</i>	perglen	P	NB	INV	NN

<i>Phoxinus phoxinus</i>	phopho	O	NB	INV	N
<i>Ponticola kessleri</i>	ponkes	EO	B	INV	NN
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	prosem	EO	B	INV	NN
<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	EO	NB	PLINV	NN
<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	EO	NB	OMN	N
<i>Romanogobio vladykovi</i>	romalb	O	B	INV	N
<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	P	NB	OMN	N
<i>Rutilus frisii</i>	utfri	P	B	INV	N
<i>Sabanejewia aurata</i>	sabaur	O	B	PLINV	N
<i>Salmo trutta m fario</i>	saltru	PE	NB	INVPIS	NN
<i>Sander lucioperca</i>	sanluc	P	NB	PIS	N
<i>Sander volgense</i>	sanvol	P	NB	PIS	N
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	P	NB	OMN	N
<i>Silurus glanis</i>	silgla	P	B	PIS	N
<i>Squalius cephalus</i>	squcep	P	NB	OMN	N
<i>Tinca tinca</i>	tintin	P	B	OMN	N
<i>Umbra krameri</i>	umbkra	EO	NB	PLINV	N
<i>Vimba vimba</i>	vimvim	P	B	INV	N
<i>Zingel zingel</i>	zinzin	P	B	INV	N
<i>Zingel streber</i>	zinstre	P	B	INV	N
