



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

**Halegyüttes-szerkezet és környezeti tényezők finom térleptékű
mintázatai gázolható kisvízfolyásokban**

Doktori értekezés (PhD)

Szélesné Maroda Ágnes

Gödöllő

2026

A doktori iskola

megnevezése: Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Biológiai Tudományi Doktori Iskola, Biológiai Tudományi Doktori Program

tudományága: Biológiai tudományok

Doktori Iskola vezetője: Csákiné Dr. Michéli Erika (MHAS)

egyetemi tanár

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Környezettudományi Intézet

Talajtani Tanszék

Program vezetője: Dr. Nagy Zoltán (DSc)

egyetemi tanár

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Növénytermesztési-tudományok Intézet

Növényélettan és Növényökológia Tanszék

Témavezető: Dr. Sály Péter (PhD)

egyetemi docens

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet

Halászatfejlesztési Tanszék

.....
A programvezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	8
1. BEVEZETÉS	11
2. CÉLKITŰZÉSEK	18
3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	22
3.1. A Tarna, Ceredi-Tarna és Parádi-Tarna halfaunájának kutatottsága, valamint a faunaalkotó fajok különböző értelmezése	22
3.2. Térlepték jelentősége a halak és környezeti jellemzők kapcsolatrendszerében	23
3.3. Halak és a környezeti változók kapcsolata	26
4. ANYAG ÉS MÓDSZER	31
4.1. A Tarna felső (középhegységi) és középső (dombvidéki) vízgyűjtőjének halfaunisztikai felmérése	31
4.2. A Tarna, Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna halfaunisztikai áttekintése az elmúlt 50 évben közölt források, valamint egy saját felmérés alapján	31
4.2.1. Forrásmunkák összegyűjtése és szelekciója, valamint a vizsgált időintervallum tagolása	31
4.2.2. Nevezéktani és védettségi információk	33
4.2.3. Térbeli és időbeli előfordulások elemzése – A fajok faunaintegritása	34
4.2.3.1. Fajok osztályozása	34
4.2.3.2. Faunaintegritási érték	34
4.3. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége	36
4.3.1. Mintázott vízfolyásszakaszok és jellemzésük	36
4.3.2. Terepi adatgyűjtés	37
4.3.3. Előzetes statisztikai adatfeldolgozás, adat-előkészítés	39
4.3.3.1. Származtatott élőhelyi változók	39
4.3.3.2. Mezo- és mikro-térskálájú élőhelyi változók	42
4.3.3.3. Térbeli és időbeli kovariánsok	43
4.3.3.4. Halak méretcsoportosítása	44
4.3.4. Fő statisztikai adatelemzések: változóselekció, varianciaparticionálás, pRDA	45
4.4. Mikro-térskálájú testméret-függő hal–környezet asszociációk középhegységi kisvízfolyásokban	46
4.4.1. A kiválasztott vízfolyások és mintavételi szakaszok jellemzése	46

4.4.2. Terepi adatgyűjtés	46
4.4.3. Statisztikai adatelemzés: Előzetes adatfeldolgozás	48
4.4.3.1. Mintavételi foltok kiválogatása, fajok szelekciója és méretcsoportosítása	48
4.4.3.2. Terepen rögzített és származtatott élőhelyi változók	49
4.4.4. Statisztikai adatelemzés: Fő adatelemzések	51
4.4.4.1. Parciális redundanciaanalízis	51
4.4.4.2. Élőhelyi-preferencia	52
4.4.4.3. Ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás	53
5. EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGBESZÉLÉSE	54
5.1. Faunisztikai felmérés során kimutatott halfajok	54
5.2. Térbeli és időbeli észlelési gyakoriságok változása	56
5.2.1. Halfajok faunisztikai integritása	58
5.2.1.1. Tarna	58
5.2.1.2. Ceredi-Tarna	61
5.2.1.3. Parádi-Tarna	63
5.2.2. Eredmények értékelése: Fajok faunába való integrálódottságának szintje és a halfauna változásai	65
5.3. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége	69
5.3.1. Fogott fajok és faj-méretcsoportok	69
5.3.2. Méretcsoportosított halegyüttesek szempontjából releváns környezeti változók	69
5.3.3. Mezo-skálájú tényezők, mikro-skálájú tényezők és a kovariánsok által magyarázott varianciarányadok	70
5.3.4. Hal-környezet asszociációk: hasonlóságok és különbségek	72
5.3.5. Eredmények értékelése: Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége	76
5.3.5.1. Mezo- és mikro-skálájú jellemzők, valamint térbeli és időbeli hatások	76
5.3.5.2. Testméret-függő hal-környezet asszociációk	79
5.4. Halak testméret szerinti kapcsolatai az élőhelyi változókkal középhegységi kisvízfolyásokban	80
5.4.1. Fogott halfajok	80
5.4.2. Méretsturktúrált halegyüttesek szempontjából releváns élőhelyi változók	81

5.4.3. Mikroélőhely-használati mintázatok, környezeti gradiensek	81
5.4.3.1. Fajok ordinációs térbeli mintázata	81
5.4.3.2. Faj-méretcsoportok ordinációs térbeli mintázata	84
5.4.4. Mikroélőhelyi preferencia: halak kapcsolata az élőhelyi jellemzőkkel	87
5.4.4.1. Fajok mikroélőhelyi preferenciája	87
5.4.4.2. Faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciája	89
5.4.5. Ontogenetikus élőhely-eltolódások: méretcsoportok közötti különbségek, a maximális élőhely-eltolódásnak és a fajok maximális testméretének kapcsolata	96
5.4.6. Eredmények értékelése: Testmérethez kötött hal–környezet asszociációk	99
5.5. Élőhelyhasználatot és közösség szerkezetet befolyásoló egyéb hatások	102
6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	107
6.1. Hosszútávú faunisztikai adatgyűjtés és a monitorozási rendszer kialakításának jelentősége	107
6.2. Mezo- és mikro-térszála kapcsolata, hatásuk a halegyüttesek szerveződésére	108
6.2.1. Természetvédelmi szempontú javaslatok az élőhelyek természetközeli állapotának megőrzésére és az élőhelyek helyreállítására	110
7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK	112
8. TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓK	114
9. ÖSSZEFOGLALÁS	115
10. SUMMARY	117
11. MELLÉKLETEK	119
1. melléklet: Irodalomjegyzék	119
2. melléklet: A 2018-ban végzett halfaunisztikai felmérés mintavételi helyei	132
3. melléklet: A Tarna vízgyűjtő három vízfolyásának halfaunisztikai áttekintéséhez felhasznált irodalom	133
4. melléklet: Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentőségének feltárására kiválasztott mintavételi helyek	138
5. melléklet: Mezo- és mikro-skálájú változók szerepének vizsgálatához végzett terepi adatgyűjtésének mintavételi elrendezése	139
6. melléklet: A kápolnai és a bernecebaráti mintavételi helyeken fogott fajok testhossz- gyakorisági eloszlásai és a faj-méretcsoportok	140

7. melléklet: Halegyüttesek testméret-függő és testméret-független mikroélőhely- használatának vizsgálatára kiválasztott mintavételi helyek	153
8. melléklet: Testméret-függő és testméret-független mikroélőhely-használati vizsgálatok mintavételi helyeinek fényképes illusztrációja	155
9. melléklet: Testméret-függő és testméret-független mikroélőhely-használati vizsgálatok terepi mintavételi elrendezése	159
10. melléklet: Testméret-függő és testméret-független mikroélőhely-használatra kiszelektálódott fajok testhossz-gyakorisági eloszlási.	160
11. melléklet: Testméret-függő és testméret-független mikroélőhely-használatra kiszelektálódott fajok méretcsoportjai	163
12. melléklet: Fajok és faj-méretcsoportok élőhelyi preferencia-vizsgálatához ordinális skálára váltott élőhelyi változók	164
13. melléklet: Ontogenetikus élőhely-eltolódás vizsgálatához felhasznált maximális testhossz-adatok	165
14. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából, Parádi-Tarnából 1979 és 2019 között kimutatott fajok észlelési helyenkénti bontásban	166
15. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából, Parádi-Tarnából 1979 és 1986 között kimutatott fajok észlelési helyenkénti bontásban	169
16. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából 1988 és 1999 között kimutatott fajok észlelési helyenkénti bontásban	170
17. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából, Parádi-Tarnából 2000 és 2009 között kimutatott fajok észlelési helyenkénti bontásban	171
18. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából, Parádi-Tarnából 2010 és 2019 között kimutatott fajok észlelési helyenkénti bontásban	173
19. melléklet: Tarnából, Ceredi-Tarnából, Parádi-Tarnából 1979 és 2019 között kimutatott fajok vizsgálati időszakonkénti bontásban	175
20. melléklet: Az 1979 és 2019 között kimutatott halfajok listája, biogeográfiai és természetvédelmi státusza	176
21. melléklet: Fajok integritási szintjeinek ábrája a relatív térbeli és időbeli gyakoriságok alapján	177
22. melléklet: Faunaintegritási pontérték értelmezésének speciális esetei	180
23. melléklet: Mezo- és mikro-skálájú változók relatív jelentőségének feltárására végzett terepi mintavételek során fogott halfajok	181

24. melléklet: Mezo- és mikro-térleptéken végzett testhossz-függő mikroélőhely-használati vizsgálathoz kisselektált fajok és azok méretcsoportjai	182
25. melléklet: Testméret-függő mezo- és mikro-térleptékű változókkal kapcsolatos mikroélőhely-használat vizsgálatára végzett pRDA modell szignifikáns RDA tengelyeinek és a faj-méretcsoportok közötti Pearson-korrelációs együtthatók	183
26. melléklet: Faj-méretcsoportokkal végzett redundanciaanalízis ordinációs ábrái fajonként a kápolnai mintavételi helyen	184
27. melléklet: Faj-méretcsoportokkal végzett redundanciaanalízis ordinációs ábrái fajonként a bernecebaráti mintavételi helyen	188
28. melléklet: Fajok és faj-méretcsoportok mikroélőhely-használati vizsgálatára végzett terepi mintavételek során fogott halfajok, egyedszámuk	191
29. melléklet: Fajok mikroélőhelyi preferencia-vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási indexnek és a khi-négyzet tesztek eredményei	192
30. melléklet: Faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferencia-vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási indexnek és a khi-négyzet tesztek eredményei	193
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	196

JELÖLÉSEK, RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

- BOU (boulder), szikla: Olyan aljzatfrakció, amelynek szemcsemérete nagyobb, mint 250 mm.
- BRO (bedrock), alapkőzet: Szemcseméret-tartomány nélküli aljzat kategória, amely kemény összefüggő egységet alkot a mederben.
- CLA (clay), agyag: Olyan aljzatfrakció, amely ujjak között csippentve csúszik, formázható, ujjak között sodorgatva az aljzatszemcsék nem érezhetőek. Szemcseméret-tartománya < 0,004 mm alatti.
- CGR (coarse gravel), durva kavics: Olyan aljzatfrakció, amelynek szemcseméret-tartománya 30–60 mm között van.
- COB (cobble), kő: Olyan aljzatfrakció, amelynek szemcseméret-tartománya 60–250 mm között van.
- CR (coarse roots), fák durva gyökérzete: A vízparton lévő élő fák 5 mm-nél nagyobb átmérőjű durva gyökerei, amelyeket a vízpart oldalát erodáló hatások következtében nem borít talaj, hanem a vízben szabadon vannak, így hozzáférhetőek a halak számára.
- FGR (fine gravel), finom kavics: Olyan aljzatfrakció, amelynek szemcseméret-tartománya 2–30 mm között van.
- FR (fine roots), fák finom gyökérzete: A vízparton lévő élő fák 5 mm-nél kisebb átmérőjű finom gyökerei, amelyeket a vízpart oldalát erodáló hatások következtében nem borít talaj, hanem a vízben szabadon vannak, így hozzáférhetőek a halak számára.
- FSE (fine sediment), finomszemcsés üledék: Növényi korhadó anyaggal kevert iszapos, homokos, gázbuborékos, rálépve süppedős tulajdonságú aljzat.
- FWD (fine woody debris), finom fás törmelék: Fás növényi törmelék, melyet kisebb gallyak (átmérőjük kisebb, mint 5 cm) és lomblevelek alkotnak.
- L_{inf} : A von Bertalanffy-féle növekedési modell által becsült paraméter, amely az az elméleti maximális testhossz, amelyet az adott halfaj egyedei az életük során (a növekedés fokozatos lassulása mellett) aszimptotikusan megközelítenek, de a valóságban ritkán vagy soha nem érnek el. A faj növekedési potenciáljára utaló szám, amely modellalapú becslés

eredményeképpen kapott testhosszérték, nem pedig közvetlenül a természetben megfigyelt empirikus érték.

L_{\max} : Egy adott halfaj egyedeinek empirikusan dokumentált legnagyobb testhossza, amely terepi mintavételezésekből, múzeumi példányokból vagy irodalmi adatokból származik, vagyis a természetben megfigyelt legnagyobb testhossza a vizsgált fajnak.

LWD (large woody debris), durva fás törmelék: Fás növényi törmelék, melyet nagyobb ágak, fatörzsek alkotnak, átmérőjük nagyobb, mint 5 cm.

MAR (marl), márga: Olyan aljzatfrakció, amelyre jellemző, hogy ujjal nem csipenthető (szemben az agyaggal), csúsós, tömör, szögletesen töredező.

MD (macrophytic detritus), lágyszárú növényi törmelék: Lágyszárú növényi törmelék, melyet a vízi növényzet és a vízpartot kísérő növényzet elhalt részei alkotnak.

MEM (Moran-féle sajátvektor térkép): A közösségi ökológiában alkalmazott többváltozós eljárás a térbeli mintázatok több térléptéke mentén való modellezésére.

M1 (modell 1): A fajok egyedszámának Hellinger-transzformált adataival épített pRDA modell.

M2 (modell 2): A faj-méretcsoportok egyedszámának Hellinger-transzformált adataival épített pRDA modell.

PCA (Principal Component Analysis): A főkomponens-analízis egy többváltozós nem kötött ordinációs eljárás, amelynek célja a nagy dimenziószámú adathalmazok változatosságának egyszerűsítése és a mintázatok feltárása a változók közötti korrelációk alapján.

pRDA (Partial Redundancy Analysis): Többváltozós kötött ordinációs módszerek közé tartozó, lineáris modellalapú eljárás, amely a redundanciaanalízis kiterjesztéseként értelmezhető. Célja, hogy a függő és a magyarázó változók közötti lineáris kapcsolatokat feltárja, miközben egy vagy több, a vizsgálat szempontjából nem kívánatos vagy zavaró változó hatását kiszűri.

SAN (sand), homok: Olyan aljzatfrakció, amelyet ujjak között sodorogtatva a szemcsék egyértelműen érezhetők. Szemcseméret-tartománya 0,062–2 mm között van.

SL (Standard length): Egy adott halegyed standard testhossza, amelyet az orrcsúctól a farokúszó tövéig mérnek mm-es pontossággal.

TL (Total length): Egy adott halegyed teljes testhossza, amelyet az orrcsúctól a farokúszó természetes pozíciójában lévő csúcsáig mérnek mm-es pontossággal.

VIF (Variance Inflation Factor): A varianciainflációs faktor egy diagnosztikai útmutató, amely a lineáris regressziós modellekben a magyarázó változók közötti multikollinearitás mértékének kvantifikálására szolgál. Azt fejezi ki, hogy egy adott prediktor becsült regressziós együtthatójának varianciája hányszorosára növekszik a többi prediktorral való korreláció következtében a kollinearitástól mentes elméleti állapothoz viszonyítva.

YOY (young-of-the-year): Halak azon korcsoportjába tartozó egyedek, amelyek még nem élték túl életük első telét; 0+ jelöléssel is illetik őket.

Megjegyzés: Azon korcsoportok egyedeit, amelyek már életük első telét túléltek 1+ jelöléssel (egynyarasoknak is nevezik, mivel életük első nyarát már túléltek), a már két telet túlélte egyedeket pedig 2+ jelöléssel illetik (kétnyarasoknak is nevezik, mivel életük első két nyarát már túléltek) és így tovább a túlélte telek számának növekedésével vannak 3+, 4+ ...stb. korú egyedek.

1. BEVEZETÉS

A biológiai sokféleség drasztikus csökkenése napjaink egyik legjelentősebb ökológiai kihívása. A biodiverzitás világszerte tapasztalható hanyatlása nemcsak az élőlények fajgazdagságát veszélyezteti, hanem az ökoszisztémák működését és stabilitását is alapjaiban érinti. A vízi ökoszisztémák különösen érzékenyek az emberi tevékenységből eredő környezeti változásokra, mivel integritásuk, rezisztenciájuk és rezilienciájuk számos olyan fizikai, kémiai és biológiai tényező összetett kölcsönhatásának függvénye, mely tényezők két fundamentálisan különböző élettérből származnak: egy részük a víztesteket körülvevő, a vízgyűjtőn belüli szárazföldi tájhoz, míg más részük közvetlenül a víztesthez köthető. A vízfolyások állapotát világszerte befolyásolják az antropogén hatások, többek között a vízfolyások szabályozásakor azok mederkanyarulatainak levágása, a medermorfológia homogenizációja. E tényezők együttesen az élőhelyek szerkezeti egyszerűsödéséhez, élőhelyvesztéshez és végső soron a biológiai sokféleség módosulásához, jellemzően csökkenéséhez vezetnek (Cavalcante et al. 2023, Moraga et al. 2022).

Minél változatosabb egy élőhely, annál nagyobb a faji diverzitás, az egyedszám és az ott élő közösség stabilitása, szemben a homogén élőhelyekkel, ahol a faji diverzitás és az ott élő közösség stabilitása is alacsonyabb (Williams et al. 2005). Minél sokszínűbb habitatokkal rendelkezik egy vízfolyás, annál több faj találhatja meg benne a számára kedvező életfeltételeket, és ez az élőhelyi sokféleség a fajok stabil együttélésének alapvető feltétele (Stein et al. 2014).

Az élőhelyi heterogenitás ugyanakkor nemcsak a fajok közötti együttélés feltételeit szabja meg, hanem a halpopulációk antropogén hatásokkal szembeni ellenálló képességét és hosszú távú fennmaradását is befolyásolja. A heterogén élőhelyek lehetővé teszik, hogy a különböző ökológiai igényű halfajok eltérő életszakaszokban lévő egyedei is megfelelő környezeti feltételeket találjanak az egyes élettevékenységeikhez (pl. táplálkozás, szaporodás, veremelés), valamint az általános túléléshez (pl. predációs kockázat, extrém klimatikus események). Ezzel szemben a homogén, szerkezetileg degradálódott vízfolyásmedrekben a túlélést támogató feltételek korlátozottabbak (pl. kevesebb menedékhely, egysíkúbb táplálékkínálat), ami által csökken több faj tartós együttélésének a lehetősége, és a halállomány homogenizálódásához és a közösségek zavarásokkal szembeni rezisztenciájának, valamint a zavarást követő rezilienciájának csökkenéséhez vezet (Williams et al. 2005).

A vízfolyások élőhelyi változatossága alapvető szerepet játszik a halállományok és más vízi közösségek szerveződésében. Az élőhelyi heterogenitás több térbeli lépték mentén értelmezhető. Táj szinten a vízfolyáshálózat vízgyűjtőjének domborzati és hidrológiai sajátosságai határozzák meg a hossz-szelvény mentén azt a fő környezeti gradienst, amely a hegyvidéki forrásoktól a síkvidéki nagy folyókig tart. A mezo-léptékű élőhelyi változatosságot nagy folyók esetében a főág, a mellékágak, holtágak (pl. eupotamon, parapotamon, plesiopotamon), a konkáv és konvex partvonalhoz kötődő potamális élőhelytípusok, középhegységi és dombvidéki kisvízfolyásoknál pedig vízfolyásszakasz szinten a meder hidrogeomorfológiai egységeinek, a gázlok és medencék szekvenciális láncolata alkotja. Mezo-léptéken belül az aljzat-összetételbeli változatosság, a vízáramlási jellemzők, a fás és lágyszárú növényi törmelékhalmozatok, a növényzeti jellemzők (pl. makrofita növényzet) képezik a mikro-léptékű élőhelyi heterogenitás alapját (Frissell et al. 1986).

A halak térbeli eloszlását és élőhelyhasználatát befolyásoló számos biotikus és abiotikus (kémiai, fizikai) tényező közösségszervező hatásának jelentősége a térléptéktől függően változik (Jackson et al. 2001), és hierarchikus módon hat a közösség szerkezetére (Erős et al. 2012, Sály et al. 2011, Wang et al. 2003). A táj, a parti sáv és a vízfolyásbeli környezeti tényezők és folyamatok alapvetően befolyásolják a vízfolyások hidrológiai, fizikai és kémiai folyamatait, valamint az ökológiai állapotot (Allan 2004, Jackson et al. 2001, Rowe et al. 2009, Schlosser 1991). A vízgyűjtő területének felszínborítása és a tájhasználat befolyásolja a felszíni lefolyásból származó üledék fluxusát, kémiai tulajdonságait és mennyiségét, valamint meghatározza az élőhely minőségét (Taylor & Owens 2009). Például, az erdőborítottság csökkenése fokozza az üledékterhelést és módosítja a hőmérsékleti viszonyokat, míg az agrártevékenységből származó tápanyagterhelés eutrofizációhoz vezethet. Azokon a vízgyűjtőkön, ahol nagy erdőirtásokat végeztek, a megnövekedett üledékterhelés okozta feliszapolódás kedvezőtlené teszi a kavicsos medrű szakaszokat a litofil halak szaporodására (Taylor & Owens 2009, Wolman 1967). A vízparti sáv a vízgyűjtő és a meder közötti közvetítő szerepet tölti be. A parti növényzet növeli a mederszegély állékonyságát, és csökkenti a szélsőséges lefolyás okozta eróziót (Stauffer et al. 2000). A vízfolyás fölött lévő lombkorona árnyékot biztosít; a vízbe hulló levelek az alacsony rendű kisvízfolyások fő allochton szervesanyag-bevitelét jelentik, és az ezeket felhasználó vízi makrogerinctelen szervezetek (pl. felemáslábú rákok) a halak táplálékául szolgálnak. A vízfolyásbeli jellemzők, például az áramlási sebesség, a vízmélység, a fás törmelék és az aljzat környezeti gradienst hoznak létre a vízfolyásmeder különböző élőhelyfoltjai között (Romero & Casatti 2012), így a halak különböző menedék-, pihenő- és táplálkozóhelyeket találhatnak. Azonban a különböző térbeli skálán működő tényezőknek (azaz táji, parti sáv és vízfolyásbeli

tényezők) a halak eloszlására gyakorolt hatása nem egységes. A különböző térskálákon jelentkező emberi hatások más-más jelentőséggel hatnak az egyes vízfolyástípusok (például nagy folyók, dombvidéki és középhegységi kisvízfolyások) halegyütteseinek szerkezeti összetételére (Sparks-Jackson et al. 2023).

Az ökológiai megfigyelés, azaz a mintavételi elrendezés térbeli léptékének jellemzői, a mintavételi egységek mérete (felbontás), a mintavételi egységek közötti átlagos távolság (hézag) és a legtávolabbi mintavételi egységek közötti távolság (kiterjedés) (Legendre & Legendre 1998), változatosságot eredményezhetnek a környezeti tényezők ökológiai mintázatokat magyarázó szerepében (Sály & Erős 2016). Például a tengerszint feletti magasság vagy a vízfolyás medrének víztükörszélessége mérhető a forrástól a torkolatig terjedő gradiens mentén vízgyűjtő szinten, valamint egyetlen 200 m hosszú vízfolyásszakaszon is. Ugyanakkor ugyanazok a változók különböző mértékben magyarázzák a halak eloszlásának varianciáját a térbeli kiterjedéstől függően (azaz vízgyűjtő-szinten vs. vízfolyásszakasz-szinten). Fausch et al. (2002) a *riverscape* szemlélet bevezetésével rámutatott arra, hogy a halak eloszlását térben kiterjedt, összefüggő mintázatokként kell értelmezni, mivel azt a hidrológiai összeköttetés, a medermorfológia és a táji kontextus együttesen alakítja. Azonban a különböző térskálák relatív jelentőségére hatással vannak a zavarások, például természetes vagy antropogén eredetű fragmentáció (Sparks-Jackson et al. 2023), a vízgyűjtő urbanizálódottságának mértéke (Cunico et al. 2012). Ezen megközelítések különösen fontosak a természetvédelmi és élőhely-helyreállítási stratégiák szempontjából, mivel lehetővé teszik a több térskálán ható folyamatok integrált értelmezését.

A hazai kisvízfolyások tipológiai besorolása több szempont szerint lehetséges a Víz Keretirányelvhez (VKI) kapcsolódó jelenlegi Vízgyűjtő-gazdálkodási Terv alapján. A mederesés alapján három típus különböztethető meg: hegyvidéki (nagy esésű, $> 2,5\%$), dombvidéki (közepes esésű, $0,15-2,5\%$) és síkvidéki (kis esésű, $< 0,15\%$). A kisvízfolyások vízgyűjtőmérete kicsi, $10-1\ 000\text{ km}^2$ kiterjedésű. A halegyüttesek összetétele alapján három hidro-geomorfológiai típusuk különíthető el: középhegységi kisvízfolyások, dombvidéki kisvízfolyások és síkvidéki kisvízfolyások. Biológiai szempontok (fitoplankton, kovaalga, makrofita, makrozoobenton, halak) alapján validált tipológia szerint a középhegységi kisvízfolyások a tengerszint feletti magasság szerint a dombvidéki-hegyvidéki kategóriába tartoznak, szilikátos vagy meszes alapkőzet, durva szemcséjű aljzat, kicsi vagy közepes vízgyűjtő méret és nagy mederesés jellemzi őket. A dombvidéki kisvízfolyások a dombvidéki kategóriába tartoznak, meszes alapkőzet, durva-közepes-finom szemcséjű aljzat egyvelege,

valamint kicsi vagy közepes vízgyűjtő méret és közepes mederesés jellemző rájuk. A síkvidéki kisvízfolyások pedig a síkvidéki kategóriába sorolódnak, meszes alapközetű, durva és közepesen finom szemcséjű aljzattal, kicsi vagy közepes vízgyűjtő területtel, valamint kis medereséssel jellemezhetők.

Megjelenésük tekintetében a középhegységi kisvízfolyásokra a gázló, a medence és az e kettő közti átmenetet képviselő hidro-geomorfológiai egységek egymást követő váltakozása jellemző. Az aljzatot többségében nagyobb sziklák, kövek, kavicsok alkotják, valamint főleg fásszerű növényi törmelékhalomok (bedőlt fák, ágak, gallyak, lomblevelek) jellemzik. Vízükörszélességük általánosságban véve keskenyebb a dombvidéki kisvízfolyásokhoz képest, mégis változatos, keskeny és viszonylag széles részek egyaránt előfordulnak. Vízmélység tekintetében ugyancsak változatosak, általánosan elmondható, hogy sekélyebbek, ugyanakkor a gyors áramlású gázlóknál megfigyelhető néhány centiméterestől a lassabb áramlású medencékben előforduló akár 100 cm körüli értékekig változik a vízmélység. A dombvidéki kisvízfolyásokra a gyors sodrású gázló és lassú, esetenként pangó vizű medencék közötti átmeneti hidro-geomorfológiai egységek szintén jelen vannak, azonban a középhegységi típusokhoz képest ezek a mederegységek elnyújtottabbak, mely jellegből fakadóan helyenként homogénebbnek tűnhetnek. Vízükörszélességük általánosságban nagyobb, mint a középhegységi kisvízfolyásoké, a keskeny és széles szakaszok között kevésbé markáns különbségek figyelhetők meg. Aljzatukat inkább finomabb szemcséjű frakciók alkotják egészen a homokos iszaptól a kavicsos, esetenként köves aljzatfrakciókig. A síkvidéki kisvízfolyások az előbbi két típusokhoz képest már sokkal egyöntetűbbek az aljzat, a vízsebesség és a vízmélység tekintetében egyaránt. Általánosságban lassabb, egyenletesebb áramlási viszonyok, homogénebb vízmélység és aljzat jellemzi őket, melyet főként iszap, homokos iszap és homok frakciók alkotnak. A síkvidéki kisvízfolyások élőhelyi változatosságának legszembetűnőbb forrása a vízi növényzet különböző foltjainak térbeli sokfélesége. Mindemellett a vízfolyások általános jellemzőjeként említhető a meder keresztmetszeti profilja, mely lehet közel szimmetrikus és aszimmetrikus. A szimmetrikus és aszimmetrikus keresztmetszet kialakulása a vízsebesség és a mederkanyarulatok együttes hatásának függvénye. Emiatt lehetséges az, hogy egy adott keresztmetszet mentén (jellemzően aszimmetrikus profil esetén) egyaránt kialakulhat finom aljzatú, lassú áramlású sekély és mély mederrész is, valamint ennek ellenkezője, ugyancsak sekély és mély mederrész is, de durva mederaljzattal és gyors sodrással. A kisvízfolyástípusokat az utóbbi években tapasztalt szélsőséges éghajlati és időjárási viszonyok erősen érintik (például a 2022. évi tartós nyári aszály). Mivel számos őshonos, védett

és az Európai Unióban közösségi jelentőségű (ún. Natura 2000-es) fajoknak adnak otthont, kitüntetett figyelmet érdemelnek.

Az élőlényegyüttes szerkezetét, illetve az egyedek élőhelyhasználatát jelentősen befolyásolja a testméret is abban az esetben, ha az adott faj egyedei számottevő növekedésen mennek keresztül az egyedfejlődés során (Fields et al. 2017, Schlosser 1987, Werner & Gilliam 1984). Ez különösen igaz a halakra, amelyek életciklusuk során akár több nagyságrendbeli növekedésen mennek keresztül (von Bertalanffy 1957, Isely & Grabowski 2007). A jelentős testméretbeli növekedés, valamint az egyes halfajok közötti maximális felnőttkori testméretek közötti különbségek (kistestű és nagytestű halfajok) miatt a halpopulációk, illetve a halfajegyüttesek méretstruktúráltak (Werner & Gilliam 1984). A halak testméretének növekedésével párhuzamosan megváltoznak az ökológiai és fizikai korlátok, amelyek befolyásolják a táplálkozást és az élőhelyhasználatot egyaránt (Specziár & Rezsű 2009). A testméret kritikus tényező a sikeres ragadozó-elkerülési stratégiában. Az édesvízi halakat fogyasztó szárazföldi ragadozók – halfogyasztó madarak (pl. gémek, jégmadár) és emlősök (pl. vidra) – vagy a nagytestű piscivor halfajok általi predáció kockázata az egyed testméretétől és az élőhely vízmélységétől függően változhat (Gebrekiros 2016, Harvey & Stewart 1991, Schlosser 1987). Összességében az egyedi testméret növekedéséhez kötődő táplálkozási és társas viselkedési változások gyakran az élőhelyhasználat változásaival is együtt járnak (Barriga & Battini 2009, Henderson & Johnston 2010), ezt a jelenséget ontogenetikus élőhelyváltásnak vagy ontogenetikus élőhely-eltolódásnak nevezik (Werner & Gilliam 1984). Az ontogenetikus élőhely-eltolódás lényeges a közösségszerkezet és -dinamika szempontjából, például az egyedek fejlődésével változó táplálkozási szokások hatással vannak magára a táplálékláncre (Nakazawa 2015).

Az ontogenetikus élőhelyváltások során a halak életkoruk és testméretük növekedésével fokozatosan egymástól kisebb-nagyobb mértékben eltérő új optimális élőhelyeket keresnek. E folyamat kulcsfontosságú a táplálkozási hatékonyság, a predáció elkerülése és az energetikai optimalizáció szempontjából (Barriga & Battini 2009, Lacey et al. 2012, Peake 2008). A testméret tehát funkcionális hajtóerőként viselkedik, amely az élőhely-preferenciák és a közösségi szerkezet alakulásának egyik legfontosabb meghatározója (Nakazawa 2015, Persson & Crowder 1998). Az ontogenetikus élőhelyváltások általában nem radikálisak, hanem fokozatos átmenetek a környezeti gradiensek mentén, ahogy a halak nőnek. Azonban ezeket az élőhelyváltásokat nem csak a halak egyedi testmérete, hanem az élőhelyek minősége is befolyásolja (pl. táplálék elérhetősége és minősége, búvóhelyek jelenléte). A halfajok számára

pozitív szaporodási rátát, tartós fennmaradást biztosító, jó minőségű élőhelyeken (megfelelő mennyiségű és minőségű táplálék, búvóhelyek jelenléte, alacsony szintű versengés az erőforrásokért és predációs nyomás) (Doligez & Boulinier 2008) az ökológiai tényezők térben és időben fokozatosan változnak, így az ontogenetikus élőhelyváltás az életciklusnak megfelelő időben történik. Ezzel szemben a rosszabb minőségű élőhelyeken az ontogenetikus élőhelyváltás késleltetett (azaz nem az adott életciklusnak megfelelő időben történik) vagy akár el is maradhat. A jobb minőségű élőhelyen élő halak gyorsabban nőnek, ami elősegíti, hogy az életciklus megfelelő szakaszában megváltoztassák az élőhelyhasználatukat. Az ontogenetikus élőhelyváltások hiánya ugyanakkor alacsonyabb túlélési arányhoz vezethet, mivel a halak kevésbé hatékonyan kerülnek el a predációt vagy találnak megfelelő táplálékot (Cantin & Post 2018, Dahlgren & Eggleston 2000, Kimirei et al. 2013). Az élőhelyváltás hiányának további következménye, hogy a nagyobb fajtársak kisebb fajtársaikkal kompetíciós viszonyba kerülnek a forrásokért, ami a kisebb és a nagyobb fajtársak fejlődésére egyaránt hátrányt jelenthet. Ez hatással van a populációk térbeli szerkezeti mintázatára és a populációk demográfiai megújulására is (McDermott & Shima 2006).

Összességében, az élőhelyváltás kritikus jelentőségű a populációk túlélése szempontjából, és bekövetkezése alapvetően az élőhelyi diverzitástól és a megfelelő élőhelyek elérhetőségétől függ. Mindemellett a nagytestű egyedek táplálkozási és pihenőhelyet találnak a nagyobb térfogatú élőhelyfoltokban, és jobb úszási képességgel rendelkeznek az erős áramlattal szemben is. Ezzel ellentétben a kis testű egyedek energiát takaríthatnak meg, és elkerülhetik az erősebb áramlat miatti lefelé sodródást, ha számukra megfelelő sekély és lassú áramlású foltokban tartózkodnak (Lacey et al. 2012, Peake 2008). Ennek megfelelően a nagy- és kistestű fajok között nagyobb fajon belüli eltérések lehetnek az élőhely-preferenciákban. A nagytestű fajok fiatal és felnőtt egyedeinek élőhelyhasználata nagyobb mértékben különbözhet egymástól, mint a kistestű fajok egyedei esetében. A fent említett okok miatt kulcsfontosságú az élőhelyi diverzitás. A vízsebesség és a vízmélység, mint élőhelyi változók, példája mutatja, hogy a különböző fajok együttéléséhez egyaránt szükséges a sekély, ám lassú és ugyancsak sekély, de gyors sodrású élőhelyfoltok megléte, ami igaz a nagy vízmélységű és gyors sodrású, valamint a mély, de lassú áramlású élőhelyfoltok jelenlétére is. E medermorfológia kialakításában fontos tényező a vízfolyások természetes meanderezése. Az említett két abiotikus változó mellett azonban számos más tényező is szerepet játszik az élőhelyi diverzitás kialakításában.

Mindezeket figyelembe véve különösen indokolt a hal–környezet asszociációk több térléptékű, méretstruktúrát is figyelembe vevő vizsgálata, mivel ezzel feltárhatók azok az

ökológiai mintázatok, amelyek alapot teremthetnek a mintázatok mögött rejlő mechanizmusok megismeréséhez, melyek meghatározzák a halállományok szerveződését és ökológiai értelemben vett ellenálló képességét a kisvízfolyásokban.

2. CÉLKITŰZÉSEK

A doktori kutatás a halegyüttes-szerkezet környezeti tényezőkkel való kapcsolatának vizsgálatával foglalkozik. Célunk volt, hogy vízfolyásszakaszon belül, finom térskálán vizsgáljuk a fajegyüttesek térbeli szerveződését, külön figyelmet fordítva a halegyüttes méretstruktúráltására. Vizsgálataink három fő kutatási témából tevődtek össze. Konkrét célkitűzéseinket az alábbiakban témánként ismertetjük.

1. A felső (középhegységi) és középső (dombvidéki) Tarna-vízgyűjtő jelentősebb vízfolyásainak halfaunisztikai felmérése.
2. A Tarna-vízgyűjtő három fő vízfolyásának – Tarna, Ceredi-Tarna, Parádi-Tarna – halfaunisztikai áttekintése a vízfolyásokkal kapcsolatban fellelhető ismeretanyagok szintetizálásával, kiegészítve azt saját halfaunisztikai adatainkkal.

Kutatási kérdéseink:

- 2.a Milyen halfajok jellemzik jelenleg a Tarna középhegységi és dombvidéki élőhelyeit?
- 2.b Hány fajt és milyen fajokat detektáltak a Tarna, a Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna vízfolyásokból az elmúlt 50 évben, 1970 és 2020 között?
- 2.c Milyen a fajok észlelésének időbeli és térbeli eloszlása, ezen mutatók változtak-e a több évtized során?
- 2.d Mennyire tekinthetőek az adott vízfolyásban észlelt fajok a vízfolyás jellemző faunaelemének?

Hipotézisünk:

Az elmúlt 50 év során egyaránt változott mind a vízfolyások halfaunisztikai kutatottságának intenzitása, mind a kutatási módszerek (pl. kézi kerítőhálós halászat helyett napjainkban főleg elektromos kutatóhalászatot alkalmaznak). Hazai vizeinkben az elmúlt 50 évben számos idegenhonos halfaj jelent meg, így a Tarna vízgyűjtőjén is megtörténhetett egy vagy több idegenhonos halfaj térnyerése. Ezek alapján az a predikciónk, hogy időben előre haladva növekszik a detektált fajok száma és azok időbeni észlelési gyakorisága, valamint az idegenhonos fajok detektálásának gyakorisága, illetve a kimutatott idegenhonos fajok kumulatív száma is.

3. Mezo- és mikro-térskálájú élőhelyi változók relatív mintázatkialakító jelentőségének összehasonlítása egy dombvidéki és egy középhegységi kisvízfolyás méretstruktúrált halegyüttesének vízfolyásszakaszon belüli térbeli eloszlási mintázatában.

Kutatási kérdéseink:

- 3.a A fajspecifikusan, testméret szerint csoportosított halegyüttesek vízfolyásszakaszon belüli térbeli eloszlását milyen mezo-skálán és mikro-skálán értelmezett élőhelyi változók magyarázzák a dombvidéki, illetve a középhegységi élőhelyen?
- 3.b A halfajegyüttesek méretcsoportjainak vízfolyásszakaszon belüli térbeli mintázatainak leírásában a két térskála élőhelyi változóinak milyen a relatív jelentősége?
- 3.c A két térskála élőhelyi változóinak hasonló-e a relatív mintázatléíró jelentősége a két vízfolyástípusban (élőhelyen)?
- 3.d Milyen élőhelyhasználattal jellemezhető a fajon belüli méretcsoportosított halegyüttes a két vízfolyástípusban?

Hipotézisünk:

Az élőhelyi változók relatív mintázatkialakító szerepe nem skálafüggetlen. Mivel a mikro-térléptékű élőhelyi tényezők (pl. aljzat, vízmélység) közvetlenül hathatnak a halegyüttesekre szemben a mezo-térléptékű változókkal (pl. vízfolyásszélesség), ezért feltételezzük, hogy a mikro-térskálájú változók általános relatív mintázatmagyarázó szerepe jelentősebb, mint a mezo-térléptékű változóké. Ugyanakkor a különböző kisvízfolyástípusokban (dombvidéki és középhegységi) eltérhet, hogy egy adott térskálához tartozóan konkrétan mely egyedi élőhelyi változók a jelentősek. A vízfolyásszakaszon belüli élőhelyi változatossághoz nagyobb mértékben hozzájáruló, nagy varianciával jellemezhető élőhelyi változók szélesebb élőhelyi gradienseket, összességükben többféle mikorélőhely-típust nyújtanak a halaknak, mint a szakaszon belüli kis varianciájú élőhelyi változók. Így várakozásunk szerint a középhegységi és dombvidéki halegyüttesek szakaszon belüli térbeli eloszlásának eltérései is a vízfolyástípusokat elkülönítő élőhelyi változókhöz kötődnek, mint például az aljzatjellemzőkhöz és a hidro-geomorfológiai variabilitáshoz.

4. Középhegységi kisvízfolyásokban élő halfajok mikroélőhely-szintű élőhelyhasználatának feltáró és leíró jellegű vizsgálata a halak egyedi testméretének figyelembe vételével (faj-méretcsoportok) és annak figyelmen kívül hagyásával (fajok).

Kutatási kérdéseink:

- 4.a Melyek azok az élőhelyi változók, amelyek leginkább befolyásolják a halak mikro-térléptékű eloszlási mintázatait, illetve mekkora az egyes élőhelyi változók egymáshoz viszonyított relatív mintázatmagyarázó szerepe?
- 4.b A fajok és a faj-méretcsoportok mikro-térléptékű eloszlási mintázatának kialakításában azonos vagy eltérő az élőhelyi változók relatív mintázatmagyarázó szerepe?
- 4.c Léteznek-e interspecifikus, illetve intraspecifikus különbségek a mikroélőhelyhasználatban?
- 4.d Léteznek-e preferenciák a mikro-térléptékű élőhelyi változók valamilyen értéktartományára vonatkozóan?

Hipotézisünk:

A nagyobb, vízfolyás vízgyűjtőket, részvízgyűjtőket átfogó térskálán végzett kutatások a vízmélységet és a vízsebességet találták a halak térbeli eloszlását magyarázó legfontosabb élőhelyi prediktoroknak. Ezért feltételezzük, hogy kis térskála (mikro-térlépték) esetén is ezek lesznek a legjelentősebb élőhelyi változók a halak eloszlási mintázatának kialakításában. A nagytestű egyedek a mélyebb élőhelyfoltokban kedvezőbb búvóhelyet és pihenőhelyet találnak, mint a sekélyebb vizekben, valamint jobb úszási képességgel rendelkeznek az erős vízáramlással szemben, mint a kistestű egyedek. Ezért azt várjuk, hogy a nagytestű fajok juvenilis és adult egyedeinek élőhelyhasználata nagyobb mértékben különbözik egymástól, mint a kistestű fajok esetében, valamint nagyobb fajon belüli eltérések lehetnek az élőhely-preferenciában a nagytestű fajok esetében.

- 4.e Van-e kapcsolat az intraspecifikus ontogenetikus élőhelyváltás (élőhelyi gradiensek mentén való preferencia-eltolódás) mértéke és az életkor (testméret) között?

Hipotézisünk:

A halak növekedési rátája (időegység alatt történt testhosszváltozás) az életkor előrehaladtával csökken. Ebből adódóan a korai életszakasz során (első, második életév) a teljes testhosszban, illetve a testrészek (pl. szájnnyílás, úszók felülete) méretében nagyobb relatív növekedések történnek, mint a későbbi életszakasz során. Feltételezzük, hogy a fiatal életszakaszban bekövetkezett nagyobb arányú testméretváltozások több lehetőséget biztosítanak az egyedeknek ahhoz, hogy az általuk aktuálisan használt forrásoktól (táplálék, élőhely) eltérő forrásokat is kihasználjanak. Ellenben az idősebb életkorban történő kisebb relatív növekedés korlátozza ezt a lehetőséget, és az egyedek az aktuálisan használt forrásaiktól nem vagy csak kissé eltérő forrásokat használhatnak. Az élőhelyhasználatra vonatkozóan így azt várjuk, hogy a fiatal korcsoportokba tartozó halaknál nagyobb mértékű eltolódást tapasztalunk az élőhelyi gradiensek mentén a preferált környezeti értékekben, mint ugyanazon faj idősebb korcsoportjai esetében.

- 4.f Összefügg-e az egymást követő életszakaszok (méretcsoportok) közötti növekedési átmenetben megfigyelt élőhelyi gradiensek mentén való eltolódás maximális mértéke a halfajok felnőttkori maximális testméretével?

Hipotézisünk:

A felnőttkorukban nagyobb maximális testhosszt elérő nagytestű halfajok fiatal korukban gyorsabban nőnek, mint a felnőttként csak kis maximális testhosszt elérő kistestű halfajok azonos életkorú fiatal egyedei. Ezért azt várjuk, hogy a halfajok ontogenetikus élőhelyváltásának (élőhelyi gradiensek menti preferencia-eltolódás) maximális értéke pozitív kapcsolatban áll a fajok felnőttkori maximális testméretével. Más szavakkal, predikciónk szerint a nagytestű fajok nagyobb mértékű ontogenetikus élőhely eltolódást mutatnak, mint a kistestű halfajok.

3. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

3.1. A Tarna, Ceredi-Tarna és Parádi-Tarna halfaunájának kutatótsága, valamint a faunaalkotó fajok különböző értelmezése

Az 1960-as évektől napjainkig több szakirodalmi közlés is foglalkozott a Tarna vízgyűjtőjének halfaunájával. Azonban a fellelhető szakirodalom többsége 1980 után íródott. Vásárhelyi (1961) hazai halfajokat ismertető könyvét követően 1981-ig (Nagy 1981) nem jelent meg olyan ismert publikáció, amely a Tarna halfaunájával kapcsolatban tartalmazott információt. Az 1960-as és 1970-es évek publikációhiányos időszakát követően az 1980-as évektől kezdve változó intenzitással és változó részletességű információval jelentek meg szakirodalmak a vízgyűjtőhöz tartozó vízfolyások halfaunájával kapcsolatban. A vízrendszer állatvilágáról adatokat közlő első nagyobb, nyolc évet felölelő (1979–1986) tanulmányt 1987-ben publikálták (Endes 1987a). Még ugyanezen évben publikálásra került egy ötéves időintervallumot (1982–1986) felölelő tanulmány, amelynek központi témája a Mátra és a Mátraalja halfaunájának vizsgálata volt (Endes 1987b). Bő egy évvel később, 1989-ben jelent meg egy a Zagyva vízrendszerének halfaunájával foglalkozó dolgozat (Harka 1989), amely szintén ötéves időintervallumra (1981–1985) vonatkozóan közölt adatokat. Az említett szakirodalmi források közös vonása, hogy a szerzőik a saját maguk által gyűjtött adatokat publikálták. A Tarna vízrendszerének halfaunáját összegző, eddigi leghosszabb, 15 éves időintervallumot (1988–2002) felölelő tanulmányt 2002-ben közölték (Szepesi & Harka 2002), amely a szerzők új halfaunisztikai kutatási eredményei mellett hat korábbi szakirodalmi forrás halfaunára vonatkozó információit is tartalmazta.

Egy adott vízfolyás halfaunáját jellemző fajok megállapítása több szempontból is megközelíthető, ezért a szakemberek egymástól eltérő, többé-kevésbé szubjektív módon értelmezik azt, hogy egy faj mennyire tekinthető egy adott vízfolyás faunaalkotójának. Szepesi & Harka (2012) a következőképpen sorolták be a fajokat mint faunaalkotó elemeket. Állandó fajnak tekintették azokat, amelyeknek legalább egy példánya minden mintavételi évben kézre került. Második kategóriába a ritkán megjelenő, de akkor tömegesen fogható fajokat sorolták, és a ritka, azaz véletlenszerű előfordulású fajokat azok, amelyek kis egyedszámban és rendszertelenül kerültek elő. Sály (2007) a halfajegyüttesek természetességének minősítésére definiálta a faunakomponens fogalomrendszert és létrehozta a fajegyüttesek természetességi indexét (*FTI*), amely a fajok faunába kerülésének módján és a Shannon-diverzitási értéken alapul. Egy meghatározott terület faunisztikai összetétele természetesnek tekinthető, ha az *FTI*

értéke nagyobb mint egy. Ha az *FTI* értéke kisebb mint egy, akkor a fauna nem természetesen előforduló fajt is tartalmaz.

3.2. Térlepték jelentősége a halak és környezeti jellemzők kapcsolatrendszerében

Eddig számos vizsgálatnak volt célja az, hogy feltárja a különböző térskálájú tényezők relatív jelentőségét a halállomány-szerkezet térbeli változatosságának magyarázatában különböző biogeográfiai régiókban (Barbosa et al. 2019, Esselman & Allan 2010, Junqueira et al. 2016, Kautza & Sullivan 2012, Montag et al. 2018, Sály et al. 2011, Wang et al. 2003). Ezek a kutatások alapvetően azt vizsgálták, hogy a vízgyűjtő-szintű jellemzők vagy a lokális szakaszjellemzők, vagyis csak a vízfolyásbeli vagy a vízparti és vízfolyásbeli tényezők együttesen magyarázzák-e nagyobb mértékben a halegyüttesek térbeli mintázatának varianciáját.

Wang et al. (2003) 79 természetközeli állapotú vízgyűjtő adatait elemezték. Több térskála változónak hatását vizsgálták a halegyüttesek térbeli szerveződése szempontjából, és a vízgyűjtő-szintű, a szakasz-szintű és a vízparti térskálájú változók között egyaránt találtak olyan szignifikáns változókat, amelyek hatással voltak a hal-környezet kapcsolatokra. Eredményeik szerint leginkább a szakasz-szintű változók magyarázták közvetlenül a halak térbeli mintázatait, míg a vízgyűjtő-szintű változók már kevésbé voltak jelentősek, és a vízparti változók magyarázták legkevésbé a halak térbeli varianciáját. Ugyanakkor a degradáltabb vízgyűjtőkkel való összehasonlítás során azt találták, hogy míg az emberi hatások által kevésbé érintett vízgyűjtőkön inkább a szakasz-szintű változóknak volt nagyobb relatív hatása, addig a degradálódott területeken a táj ember általi módosítottságának növekedésével a vízgyűjtő-szintű változók direkt hatása vált fontosabb tényezővé. Egy másik kutatás (Sály et al. 2011) kisvízfolyásokban vizsgálta a halegyüttesek mintázatának kialakítására ható vízgyűjtő-szintű és lokális környezeti változókat egy mezőgazdaságilag művelt tájban. Vizsgálatukban a halegyüttest kettéosztva vizsgálták, a teljes halegyüttest és a csak őshonos fajokat tartalmazó közösséget. A kutatás során a vízgyűjtő-szintű változók (pl. táji borítás típusa) jelentősebbnek bizonyultak az őshonos halegyüttesekre nézve, míg a teljes halegyüttesre inkább a lokális változók (pl. tengerszint feletti magasság, mélység) voltak nagyobb hatással. Azonban az antropogén hatások torzíthatják a hal-környezet mintázatokat. Vizsgálatukban a legfontosabb környezeti faktoroknak a vízgyűjtő méretét, a mesterséges felszínek arányát, a foltok diverzitását, a tengerszint feletti magasságot, a vízmélységet, a vízben oldott oxigén koncentrációját, valamint a vízben lévő ammónium-koncentrációt találták. A lokális és táji jellemzőknek a halegyüttes-szerkezetre

kifejtett relatív mintázatkialakító szerepét vizsgálták Barbosa et al. (2019). Eredményeik azt mutatták, hogy a lokális változók nagyobb relatív mintázatmagyarázó szereppel bírtak, mint a táji változók. Ugyanakkor a kutatás szerzői rávilágítottak arra, hogy a táji változóknak a halegyüttes-szerkezet kialakításában kiegészítő hatása van a lokális változók mellett. Esselman & Allan (2010) a halegyüttesek és környezeti tényezők kapcsolatát vízgyűjtő- és szakasz-szinten vizsgálták. Eredményeik szerint a táj-szintű változók erősebb relatív hatással voltak a halegyüttesek szerveződésére, mint a szakasz-szintű környezeti változók. Junqueira et al. (2016) lokális, azaz vízfolyáson belüli és vízgyűjtő (tájhasználat és felszínborítás) térléptéken vizsgáldtak, és arra a megállapításra jutottak, hogy a halfajok varianciája szempontjából a vízfolyáson belüli, vagyis a lokális hatások valamivel nagyobb részét fedték le a teljes magyarázott varianciának, mint a vízgyűjtő-szintű tájhasználati és vízgyűjtő-borítási változók. Kutatásuk felhívja a figyelmet arra is, hogy az antropogén hatások mind a lokális, mind a vízgyűjtő-szintű változókat befolyásolják, amelyek hatással vannak a vízfolyásokban élő halakra. Két egymástól különböző geográfiai régióban tanulmányozta Kautza & Sullivan (2012) a halegyüttesek fajgazdagságának, diverzitásának, denzitásának, biomasszájának és kompozíciójának a különböző térskálájú változókkal való kapcsolatát. Vizsgálataikat táji (vízgyűjtő-szintű) és lokális (szakasz-szintű) térskálákon végezték. Feltárták, hogy a tisztán környezeti változók által magyarázott varianciahányad különbözött a két régióban, míg a lokális, a táji és a két térskálájú változók együttese által magyarázott varianciahányad hasonlóan alakult. Azonban az egyik régióban a lokális változók hatása valamivel jelentősebbnek bizonyult, míg a másik régióban a lokális és táji hatások együttese volt meghatározó a halegyüttes mutatóira nézve. Montag et al. (2018) az Amazonas-vízgyűjtő kisvízfolyásaiban élő halegyüttesek összetételét és szerkezetét, valamint a lokális élőhelyek komplexitását vizsgálták olyan helyeken, ahol az esőerdőt már kiirtották és ahol még viszonylag érintetlen maradt. Eredményeik azt mutatták, hogy az erdőborítás aránya korrelált a halegyüttes összetételével és szerkezetével, azonban a lokális élőhelyi változók nagyobb mértékben magyarázták a halegyüttesek összetételét és szerkezetét, mint a táji változók. A kiirtott területeken lévő vízfolyások esetében a mederbeli viszonyoknak erősebb hatása volt, mint a part menti változóknak, még annak ellenére is, ha a part menti növényzet ép volt.

A különböző térléptékű folyamatok hatását a lokális halegyüttes szerveződésére azonban több tényező befolyásolja. A lokális élőhelyek térbeli és időbeli heterogenitása abiotikus, biotikus és szociális kapcsolatok függvénye is. A globális klímaváltozás módosíthatja az időjárási viszonyokat, például a csapadék eloszlását és intenzitását. A szélsőséges időjárási események befolyásolják a vízhozamot, vízhőmérsékletet, betegségekre való fogékonyságot,

valamint a lokális halegyüttes új, jellemzően idegenhonos fajok tartós megtelepedésével szembeni ellenálló-képességét. A csapadékviszonyok változása villámáradásokhoz, az aszályos időszakok pedig az eddig állandó vízfolyások időszakos vízfolyásokká válásához vezethet, melynek következtében a víztükör folytonossága megszakad. Ezenkívül a hőmérséklet emelkedése megváltoztathatja elsősorban a kisvízfolyások hidroklimáját, melynek következtében megváltozhat a fajok eloszlása (pl. hidegvízű vízfolyásokat preferáló fajok a vízfolyáshálózat felsőbb részei felé szorultak vissza), valamint az antropogén hatásokkal szembeni ellenálló-képesség. A szélsőséges események gyakoribbá válása, a változás mértéke és annak kiszámíthatatlansága meghaladhatja a fajok evolúciós alkalmazkodóképességét. A lokális népségnövekedéssel együtt járó urbanizációs és mezőgazdasági termelés alá vont területek növekedése a vízfolyások kémiai terhelését okozza (Taylor & Owens 2009). A szennyvizekkel együtt gyógyszermaradványok, szennyvíztisztításhoz használt vegyi anyagok, a mezőgazdasági területekről növényvédő szerek, műtrágya, az ipari területekről pedig ugyancsak különböző (gyártási folyamatától függően) vegyi anyagok, mikro- és nanoműanyagok, nehézfémek kerülhetnek a vízfolyásokba. Az atomerőművek hűtővize pedig a hőszennyezés révén a víz hőmérséklet emelkedéséhez járulhat hozzá. A víz hőmérséklet emelkedése és a vízhozam csökkenése együttesen tovább fokozza például a szennyvízterhelés hatását, mivel a mederben lévő víz kevesebb, ezért a hígítóhatás is csökken (Taylor & Owens 2009). A fent leírt folyamatok hatással lehetnek a fajok közötti interakciókra (pl. predáció, kompetíció): a tápláléklánc és az elérhető élőhelyek mennyiségének és minőségének módosítása révén közvetlenül vagy közvetett módon felerősíthetik a fajok közötti és a fajon belüli versengést, mely végeredményben az egyedek fitnesscsökkenését okozhatja, befolyásolva ezzel a lokális halegyüttes összetételét és hosszú távú túlélését (Doligez & Boulinier 2008, Gebrekiros 2016, Reid et al. 2018).

Az eddigi kutatások azt sugallják, hogy az egyes térszálak szignifikánsan összefüggenek a halak eloszlásával, de az eltérő skálán mért változók magyarázó ereje régiótól és a vízgyűjtő terület antropogén zavarásától is függhet (Wang et al. 2003). Bár ezeknek a kutatásoknak egybehangzó üzenete, hogy a különböző térszálak jelentősek a halak térbeli eloszlásának kialakításában, tudásunk szerint korábbi vizsgálat még nem tárta fel a különböző térszálájú környezeti jellemzők relatív jelentőségét kisebb (vízfolyásszakaszon-belüli) térbeli kiterjedésben.

Több kutatás foglalkozik az ökológiai tényezők (az élőhelyváltozókat egyetlen változócsoporthoz kezelve) relatív jelentőségének és a térbeli tényezők (azaz a mintavételi helyek táji vagy vízfolyáshálózat-beli pozícióját leíró változócsoporthoz) [Brown & Swan 2010],

vagy a mintavételi helyek térbeli helyzetéből származó rejtett mintázatok [Dray et al. 2006]) relatív jelentőségének összevetésével, különös tekintettel a metaközösségek szerveződésére (Henriques-Silva et al. 2019, Nakagawa 2014, Schmera et al. 2018, Smith & Kraft 2005). Azonban még nem tisztázott, hogy a mezo- és mikroélőhelyeket jellemző környezeti változók mennyire írják le a halállományok vízfolyásszakaszon belüli térbeli szerveződését.

3.3. Halak és a környezeti változók kapcsolata

A halak mikro-térleptékű élőhelyhasználatát különböző édesvízi ökoszisztémákban vizsgálták (Copp 1992b, Branigan et al. 2018, Pekárik et al. 2012). A folyóvizekben végzett legtöbb vizsgálat vagy egyetlen fajra koncentrált anélkül, hogy a szerzők méret szerinti csoportosítást alkalmaztak volna, vagy durva méretkategorizálást használtak, például két méretcsoportot, a juveniliseket és az adultakat különböztették meg egymástól (pl. Anglin & Grossman 2013, Copp et al. 2010, Fedorcák et al. 2018, Laffaille 2011).

Copp (1992b) hat faj lárváinak és 0+ ivadékainak mikroélőhely-használatát vizsgálta a Rhône folyó felső szakaszának egyik mellékágában. A mikroélőhely-használat szempontjából három csoportot figyeltek meg. Az első csoportot a fejes domolykó (*Squalius cephalus*) és a szélhajtó kűsz (*Alburnus alburnus*) alkotta: viszonylag hasonló mikroélőhelyet használtak mind lárva állapotban, mind ivadékként, a sekély (0,2–0,5 m), lassú áramlású, növényzettel benőtt területeket részesítették előnyben. A második csoportba a bodorka (*Rutilus rutilus*), a nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus*) és a paduc (*Chondrostoma nasus*) tartoztak: lárvaállapotban egymástól jelentősen különböző mikroélőhelyeket használtak (bodorka: 0,5–1 m vízmélységű, áramlásmentes, homokos iszapos aljzatú élőhelyek szerves növényi törmelékkel és makrofita növényzettel; nyúldomolykó: < 0,2 m vízmélységű, iszapos homokos aljzatú, szerves növényi törmeléktől mentes élőhelyek makrofita növényzettel; paduc: 0,5–1 m vízmélységű homokos kavicsos aljzatú, makrofita növényzettől mentes élőhelyek szerves növényi törmelékkel), azonban ivadékként már nagy fokú mikroélőhely-átfedést dokumentáltak (az ivadékok a vegetációval borított sekély területeket preferálták). A harmadik csoportba a fenékjáró küllő (*Gobio gobio*) tartozott. A faj ivadékai (lárvaállapotú egyedekről nem voltak adataik) más fajok élőhelyi preferenciáival csak kis mértékű átfedést mutatott, inkább a vegetációval benőtt mélyebb területeket kedvelte és kerülte a nyílt sekély zónákat. A vízhozam csökkenése azonban hatással volt a fajok ivadékainak élőhelyhasználatára. Az alacsonyabb vízhozam miatt csökkent a sekély területek kiterjedése, ami a fajok közötti térbeli átfedést fokozta, egyedül a szélhajtó

küsz volt kivétel, amely a mélyebb és meredekebb part menti részek felé húzódott. Anglin & Grossman (2013) a pataki szajbling (*Salvelinus fontinalis*) 1+ és 2+ egyedeinek mikroélőhely-használatát vizsgálták egy harmadrendű vízfolyásban (USA, Észak-Karolina). A faj vizsgált életkorú egyedei általánosságban a mélyebb, alacsonyabb átlagos vízsebességű, durvaszemcsés mederaljzatú habitátokat kedvelték. Fedorcák et al. (2018) két szlovákiai vízfolyásban vizsgálták vágócsík fajok (*Cobitis* spp.) mikroélőhely-használatát az egyedek ploiditása és ivara alapján. Eredményeik azt mutatták, hogy a diploid hímek a nagyobb vízsebességű kavicsos aljzatú, a parttól távolabb eső helyeket kedvelték, míg a diploid nőstények a mélyebb vízű, iszapos, elhalt növényi részekkel borított aljzatú mikrohabitátokat részesítették előnyben. Ezzel szemben a triploid nőstények a nagyobb vízmélységet, zömében köves aljzatot preferálták, azonban szubmerz növényzettel rendelkező élőhelyeken is felbukkantak.

Hasonlóképpen, azok a vizsgálatok, amelyek több együtt élő faj mikroélőhely-használatát tanulmányozták, általában nem foglalkoztak az egyedek testméretével (Copp et al. 2005, Erős et al. 2003, 2005, Gozlan et al. 1998, Grossman et al. 1998, Koehn & Nicol 2014, Nanjo et al. 2014, Reichard 2008, Vlach et al. 2005), vagy hasonlóan durva méretcsoportosítást alkalmaztak, például fiatalok (YOY) és idősebb egyedek (Davey et al. 2005, Gaudin & Callière 1990, Manna et al. 2017, Pekárik et al. 2012), vagy kizárólag egy adott méretcsoportra vagy életciklusra összpontosítottak (Copp 1992b, Copp et al. 1994, Janáč & Jurajda 2013, Jurajda 1999).

Gaudin & Callière (1990) egy franciaországi (Germagnat) elsőrendű vízfolyásban tanulmányozták a botos kölonte (*Cottus gobio*) és a sebes pisztráng (*Salmo trutta*) mikroélőhely-használatát. Eredményeik a két faj térbeli elkülönülését mutatták: a botos kölonte elsősorban a kövekkel és más búvóhelyekkel rendelkező, lassabb áramlású, sekélyebb bentikus élőhelyeket preferálta szemben a sebes pisztránggal, mely faj inkább a mélyebb vizekben a vízoszlop felsőbb részeinek gyors áramlású területein tartózkodott. Azt is megfigyelték, hogy a fiatal pisztrángok és a kisebb kölontek gyakran használtak átfedő élőhelyeket, míg a nagyobb egyedek már eltérő élőhelyeket használtak. Erős et al. (2005) a hazai Duna szakaszon vizsgálták négy gébfaj (folyami géb [*Neogobius fluviatilis*], feketeszájú géb [*Neogobius melanostomus*], Kessler-géb [*Ponticola kessleri*], tarka géb [*Proterorhinus semilunaris*] élőhelyhasználatát. A négy gébfaj élőhelyhasználatát fajspecifikusan a vízmélység, a vízsebesség, az aljzat szemcsemérete, a parttól való távolság, a makrovegetáció-borítás és a durva fás növényi törmelékborítás differenciálta. A napszakos és fajspecifikus mikroélőhely-használat szempontjából a legjelentősebb élőhelyi változók a vízmélység, a vízsebesség, a parttól való távolság és az aljzatösszetétel voltak. Erős et al. (2003) egy másodrendű középhegységi kisvízfolyásban, a

Bernecei-patakban (Börzsöny), vizsgálták a halegyüttes összetételét és élőhelyhasználati mintázatait. E kutatás módszertani szempontból is lényeges, mivel élőhelyfolt-alapú megközelítést alkalmaztak a mintavétel során. A foltváltozók alapján az élőhelyek egy gázló-medence kontinuumot alkotnak. Ezt az élőhelyi kontinuumot a halegyüttes összetételének változása is lekövette. A gázlóokban lévő élőhelyfoltokban jellemzően a kövicsík dominált, míg a medencék élőhelyfoltjaiban a fejes domolykó volt a legtömegesebb. A két mezohabitat típusban eltérő fajegyüttes volt: a gázlóokban a kövicsík (*Barbatula barbatula*) és a fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*), míg a medencékben inkább a fejes domolykó, a fenékjáró küllő, a nyúldomolykó, a kárpáti márna (*Barbus carpathicus*) és a menyhal (*Lota lota*) voltak a jellegzetes fajok. Copp et al. (1994) a Duna magyar-szlovák szakaszán, a folyó árterén, a sekély parti zónáin és a főmederben vizsgálták több halfaj 0+ egyedeinek élőhelyhasználatát. Az eredmények jelentős különbségeket mutattak a fajok között, az élőhelyi elkülönülésben a vízsebesség és a vízmélység bizonyult kulcsfontosságú tényezőnek. Továbbá a sekély, növényzettel borított területek különösen fontosak voltak a legtöbb vizsgált halfaj számára. A fiatal egyedek mezoélőhelyi szinten az árterek lassú áramlású részeit preferálták, azonban mikroélőhelyi szinten a vízmélység és a növényborítottság függvényében már fajspecifikus eltérések voltak kimutathatók. A pontyfélék általában a sekély, növényzettel borított területeken fordultak elő, míg a sügérfélék a mélyebb vizeket részesítették előnyben. Watkins et al. (1997) a márna (*Barbus barbus*), a fejes domolykó, a fürge cselle és a fenékjáró küllő 0+ és annál idősebb egyedeinek mikroélőhelyhasználati vizsgálata szerint általánosságban a 0+ egyedek a sekély, part menti lassú áramlású területeket, míg az idősebb egyedek a mélyebb, gyorsabb áramlású szakaszokat preferálták. Azonban a szerzők fajspecifikus különbségeket is feltártak, melyeknek fő mozgatórugói a vízmélység, a növényzettel való borítás, a vízsebesség, a parttól való távolság, az árnyékoltság és az aljzatösszetétel voltak. Több faj 0+ korosztályának mikroélőhelyhasználatára fókuszált Gozlan et al. (1998) vizsgálata, amelyet a Garonne-folyó felső szakaszán végeztek. Három fő élőhelytípust különböztettek meg, melyek a következők voltak: gyors áramlású nyíltvízi szakaszok, közepes áramlású sűrű növényzettel rendelkező területek, és lassú áramlású vagy állóvízes részek finom üledékes aljzattal. A 0+ legnagyobb egyedszámmal a lassú áramlású, állóvízes részeken fordultak elő, ahol sűrű vízi növényzet volt jelen. A legfontosabb élőhelyi változók a vízmélység, a vízsebesség, a makrofita növényzet jelenléte, és az aljzatösszetétel voltak.

Több mint két méretcsoportba sorolt egyedek osztályozását csak néhány mikroélőhelyvizsgálatban alkalmazták (Angermeier & Karr 1984, Copp et al. 2005, 2010, Zweimüller 1995). Angermeier & Karr (1984) kutatásukkal rámutattak a fás növényi törmelék jelentőségére, amely

megváltoztatja az élőhelyfoltok áramlási viszonyait, a vízmélységet, az aljzatot és nem utolsósorban búvóhelyként is szolgál. Ily módon a fás növényi törmelék közvetetten és közvetlenül is hatással van a különböző korosztályú halak (0+, 1+, 2+) élőhelyhasználatára. A mikroélőhely-használatban mutatkozó napszakos mintázatokat vizsgálták Copp et al. (2005) hat faj (márna, botos kölon, fenékjáró küllő, fejes domolykó, kövicsík, fűrges cselle) 0+, 1+ és $\geq 2+$ korcsoportjainál. Copp et al. (2010) kutatásukban elsősorban a sujtásos kűsz (*Alburnoides bipunctatus*) mikroélőhely-használatát vizsgálták. A faj szempontjából legmeghatározóbb élőhelyi változók a vízsebesség, a vízmélység és az aljzatösszetétel voltak. Bár a sujtásos kűsz korosztályai elkülönültek egymástól az élőhelyhasználat tekintetében, ugyanakkor más fajok különböző korosztályaival átfedést mutattak a mikroélőhely-használat tekintetében. Zweimüller (1995) terepi megfigyeléseinek fókuszában a kövicsík és a fenékjáró küllő állt. Általánosságban a kövicsík a sekélyebb, durvább aljzatú gyorsabb áramlású gázlókban volt, míg a fenékjáró küllő inkább mélyebb, homokos aljzatú kevésbé gyors áramlású medencékben volt. Ám a két faj 0+ fiatal egyedei inkább a sekély iszaposabb aljzatú helyeken tartózkodtak. A testméret növekedésével a korosztályok változtatták élőhelyüket, ám a mikroélőhely-használatot a vízállási és vízhozambeli viszonyok befolyásolták.

Az eddigi kutatások alapján úgy tűnik, hogy a halak testmérethez kötött élőhelyhasználatára általánosan a vízmélység, a vízsebesség, az aljzat és a parttól való távolság van a legnagyobb hatással. Ugyanakkor fontos kiemelni, hogy a vízmélység, a vízsebesség és az aljzat összetétele nem teljesen függetlenek egymástól. A sekélyebb, gyorsabb vízáramlású területeken a víz energiája kimossa a finomabb aljzatszemcséket, azonban a nagyobb és nehezebb szemcséket már nem tudja elmosni. Ezzel összefüggésben a nagyobb vízmélységű és lassabb vízáramlású területek lehetővé teszik a finomszemcséjű aljzatfrakciók felhalmozódását, kiülepedését. Azonban a vízfolyástípustól és földrajzi régiótól függően egyéb élőhelyi változók is jelentősek lehetnek. Ezek alapján úgy tűnik, hogy a célzott természetvédelmi intézkedésekhez, az általánosan ható változók mellett más, akár vízfolyás-specifikus környezeti változókat is szükséges figyelembe venni. Ezért a vízfolyásokban élő halak ontogenetikus, testmérethez köthető mikroélőhely-használatának, valamint az élőhelyi heterogenitás és a testméret közötti összefüggéseknek a megértéséhez további kutatások szükségesek. Ez különösen fontos lehet a középhegységi kisvízfolyásokra vonatkozóan, amelyek sok, védett faj élőhelyét biztosítják, és érzékenyek az extrém éghajlati eseményekre, például aszályokra (Buisson & Grenouillet 2009).

Az eddig tárgyalt tényezők mellett az élőhelyhasználatra más tényezők is hatással vannak: napszak, szezonális, fajok közötti interakciók (milyen fajokkal élnek együtt, predáció,

kompetíció), táplálék, vízhőmérséklet, vízkémiai paraméterek, antropogén hatások (pl. szennyvízbevezetés), azonban ezen tényezők vizsgálata nem képezte a doktori kutatásom tárgyát.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A Tarna felső (középhegységi) és középső (dombvidéki) vízgyűjtőjének halfaunisztikai felmérése

A Tarna-vízgyűjtő négy vízfolyásán (Tarna, Ceredi-Tarna, Parádi-Tarna, Ilona-patak) összesen 21 mintavételi helyszínen végeztünk általános célú halfaunisztikai felmérést 2018. szeptember 24. és október 2. között (2. melléklet: 2/a. táblázat és 2/b. ábra). A mintavételi módszertan a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer ajánlásait követte. A mintavételi szakaszok hossza 150 m és 200 m között változott a mintavételt nehezítő körülményektől függően (pl. mederben lévő növényzet sűrűsége, vízmélység, gázolást akadályozó törmelékek jelenléte). A mintavétel hátton hordozható elektromos kutatói halászgéppel történt (Hans Grassl IG200/2b, PDC max. 10 kW, anódgyűrű átmérője 30 cm, szembősége 6 mm) a vízfolyás irányával ellentétesen haladva cikk-cakk vonalú gázolással. A mintavételt a halászgépet üzemeltető operátor és a mögötte lévő segédszákos (segédszák háromszög alakú, horgászati célokra gyártott kézi merítőháló volt, a keret legnagyobb szélessége 40 cm, szembősége 4 mm) végezte. A halegyedek faji azonosításukat követően a kifogás helyétől lentebb vissza lettek engedve élőhelyükre. Az adatokat terepen Olympus WS-882 típusú diktafonnal rögzítettük. A Tarna, Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna halfaunájának szakirodalmi források alapján történő szintetizált áttekintéséhez a faunisztikai felmérés adatait is felhasználtuk. Ezen adatokra a továbbiakban *saját faunisztikai adatokként* hivatkozunk.

4.2. A Tarna, Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna halfaunisztikai áttekintése az elmúlt 50 évben közölt források, valamint saját felmérések alapján

4.2.1. Forrásmunkák összegyűjtése és szelekciója, valamint a vizsgált időintervallum tagolása

A vízfolyásokra vonatkozó érdemi információt tartalmazó dokumentumok eltérő jellegűek voltak: szakfolyóiratokban és konferenciakötetekben megjelent tanulmányok, diplomadolgozatok, konferencia-előadások diasorai, kutatási jelentések, periodikák, könyvrészletek. A források e műfaji és formai heterogenitása miatt a továbbiakban ezekre a dokumentumokra egységesen *forrásmunkákként* utalunk.

A forrásmunkákat az 1970 és 2020 közötti publikációkra fókuszálva gyűjtöttük össze. Egyrészt felkutattuk az ezen időszak alatt megjelent, interneten fellelhető elsődleges keresési találatokat, másrészt az elsődleges keresés eredményeként kapott forrásmunkák irodalomjegyzékeiknek áttekintésével kerestünk további potenciálisan érdemi információt tartalmazó forrásmunkákat. Az ily módon létrehozott forrásmunka-gyűjtemény 57 dokumentumot tartalmazott. Ezek közül a legkorábbi 1972-ben, míg a legutolsót 2020-ban publikálták. Az összegyűjtött 57 forrásmunkából csupán 47 tartalmazott feldolgozható adatokat: a vízfolyás neve, az észlelés naptári éve vagy időintervalluma, amennyiben közölték. E 47 forrásmunkát 1981 és 2020 között publikálták, amelyekből kinyertük a fajok észlelési adatait: adott faj észlelése (1 = észlelt, 0 = nem észlelt), a vízfolyás neve, a faj észlelésének naptári éve vagy időintervalluma, az észlelés vízfolyás-hossz-szelvény menti lokalizációja (amennyiben közölték a szerzők a településnevet vagy a GPS-koordinátákat). A fajok forrásmunkákból kinyert észlelési adatait (hol, mikor) Microsoft Office Excel programmal táblázatos formába rendeztük, kiegészítve a forrásmunka bibliográfiai adataival is (szerzők neve, forrásmunka címe, megjelenés éve).

Az adatrendezést követően megvizsgáltuk, hogy a feldolgozásra kiválasztott forrásmunkák mely naptári évekre vonatkozóan tartalmaznak észlelési információkat. A forrásmunkákban közölt terepi észlelési adatok az 1979 és 2019 közötti időszakba estek, amely egyben a halfaunisztikai áttekintés *teljes vizsgálati időintervalluma*. Ennek megfelelően a vizsgálat ezen időszakban történt faunisztikai észlelésekre terjed ki. A fajokra vonatkozó észlelési adatok időbeliségét egyes forrásmunkák napra pontos dátumként közölték, míg más források csupán egy -tól -ig időintervallum formájában publikálták az adatokat. Emiatt a teljes vizsgálati időszakot (1979–2019) négy kisebb időszakra tagoltuk az adatok összehasonlíthatóságának biztosítása érdekében, amelyeket a továbbiakban csak *időszakokként* említünk, megkülönböztetve ezzel a *teljes vizsgálati időintervallumtól*. Az időszakok létrehozásakor törekedtünk arra, hogy azok közel azonos időintervallumot fedjenek le. Így az első időszak az 1979 és 1986 közötti nyolc évet, a második időszak az 1988 és 1999 közötti tizenkét évet (megjegyzés: az 1987. évre vonatkozóan egyik forrásmunka sem tartalmazott halfaunisztikai információt), a harmadik időszak a 2000 és 2009 közötti tíz évet, és végül a negyedik időszak a 2010 és 2019 közötti tíz évet fedte le. Az utolsó, vagyis a negyedik időszak adatai a saját faunisztikai adatainkkal kiegészülve kerültek elemzésre (3. melléklet).

4.2.2. Nevezéktani és védettségi információk

A halfajok tudományos neveit a FishBase (Froese & Pauly 2025) honlapon (www.fishbase.se) érvényesnek megadott forma szerint alkalmaztuk. Azonban három faj tudományos neve taxonómiai illetve egyéb okokból fakadóan az alább írottaknak megfelelően szerepel a dolgozatban. A vágócsík a továbbiakban egységesen *Cobitis elongatoides* complex néven kerül említésre, melynek oka egyrészt, hogy egyes forrásmunkákban a *Cobitis taenia*, míg másokban a *Cobitis elongatoides* szerepel, de ezek lényegében a hazánkban élő ugyanazon faj tudományos nevének szinonimái, másrészt a *Cobitis*-fajok taxonómiai helyzete jelenleg még vizsgálat tárgyát képezi (Perdices et al. 2016). Továbbá a törpecsíkot a korábbi forrásmunkák *Sabanejewia aurata* (pl. Szepesi & Harka 2008) néven említik, míg a frissebb forrásmunkákban már a bolgár törpecsík, *Sabanejewia bulgarica*, (pl. Szepesi & Harka 2011a) elnevezés is szerepel. Mivel a *Sabanejewia*-fajok taxonómiai viszonyai szintén tisztázatlanok, a faj a továbbiakban egységesen törpecsíkként (*Sabanejewia aurata*) kerül említésre. Hasonlóképpen a fenékjáró küllőt egyes források *Gobio carpathicus* (pl. Szepesi & Harka 2012), míg más források *Gobio gobio* (pl. Sály & Hódi 2011a) tudományos néven említik. A fenékjáró küllő esetében úgy tűnik, hogy a Kárpát-medencén belül evolúciós időskálán jelenleg zajló fajképződési folyamatnak vagyunk tanúi a molekuláris vizsgálatok (Takács et al. 2014) alapján. Azonban az egyedek fenotípusosan nem különböztethetők meg egymástól, ezért a fenékjáró küllő a továbbiakban fajkomplexxként, *Gobio gobio* complex tudományos névvel kerül említésre.

A fajok aktuális természetvédelmi státuszának megjelöléséhez a hazai és európai jogszabályi besorolások voltak az iránymutatók. A Magyarországon érvényben lévő természetvédelmi kategóriákat a 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet 2. és 8. számú mellékletei alapján vettük figyelembe. Az Európai Unió szintjén közösségi jelentőségűnek minősített, ún. Natura 2000 fajok besorolását az Európai Unió Tanácsának 92/43/EGK irányelvének II., IV. és V. számú mellékletei, valamint a 2013/17/EU irányelv határozták meg. A vonatkozó uniós szabályozás hazai implementációját a 275/2004. (X. 8.) Kormányrendelet 2.A) és 2.B) számú mellékletei rögzítik, a közösségi jelentőségű fajok státusza ennek megfelelően volt alkalmazva.

4.2.3. Térbeli és időbeli előfordulások elemzése – A fajok faunaintegritása

4.2.3.1. Fajok osztályozása

A compó (*Tinca tinca*) és a réti csík (*Misgurnus fossilis*) fajok esetében a forrásmunkák nem említik sem az észlelés pontos lokalizációját, sem a vízfolyás nevét, ezért az említett információk hiánya miatt e két faj kimaradt a további vizsgálatokból (Kovács 2004). Továbbá az amur (*Ctenopharyngodon idella*) észlelésének bizonytalansága (nem lehetett beazonosítani egyértelműen, hogy melyik vízfolyásra vonatkozik az észlelési adat) (Endes 1987a), valamint a faj jelenlétét megerősítő további észlelések hiánya okán szintén kizárásra került a további vizsgálatokból.

A halfajok hierarchikus osztályozása a három vizsgált vízfolyásra külön-külön lett elvégezve az időszakokra vonatkozó észlelések (adott időszakban a faj előfordult-e vagy sem), a teljes vizsgálati időszakon belüli észlelési évek száma, valamint az észlelési helyek száma alapján. Az osztályozást három változó alapján végeztük: (1) a négy vizsgálati időszakra vonatkozó észlelési adat, amely bináris kódolású és azt fejezi ki, hogy a négy időszakból hány darab és mely időszak(ok)ból észlelték az adott fajt; (2) térbeli előfordulási gyakoriság, amely diszkrét kvantitatív változó és azt fejezi ki, hogy a teljes vizsgálati időszakra vonatkozóan összesen hány helyen volt jelen az adott faj; (3) időszakon belüli időbeli előfordulási gyakoriság, amely szintén diszkrét kvantitatív változó és azt fejezi ki, hogy összesen hány naptári évben avagy időintervallumban (amennyiben a forrásmunkák több évet felölelő időszakra vonatkozóan publikálták a faunisztikai adatokat) volt észlelése az adott fajnak.

A fajok asszociációs mátrixa a kevert skálájú adatok elemzésére javasolt Gower-index segítségével lett előállítva (Podani 2000), a hierarchikus osztályozásra pedig a Ward-féle algoritmust alkalmaztuk. Az elemzéseket R statisztikai környezetben (R Core Team 2020), a cluster csomag (Maechler et al. 2021) felhasználásával végeztük.

4.2.3.2. Faunaintegritási érték

A halfajok halfaunába való integráltsági szintjének becsléséhez az észlelési mintázatokon alapuló hierarchikus osztályozás eredménye egy, a fajok előfordulási stabilitását kvantitatív módon jellemző mutatóval egészült ki. Ezt a mutatót a fajok halfaunába való integráltsági kategóriákba – szorosan integrálódott, lazán integrálódott, illetve nem integrálódott – történő besorolásához alkalmaztuk. A vizsgálati terület faunájába 1) szorosan integrálódott, azaz állandó,

a faunát elsődlegesen jellemző alapfajoknak tekintettük a térben és időben egyaránt gyakori észlelésű fajokat, 2) lazán integrálódott, azaz a faunát másodlagosan jellemző fajoknak tekintettük a csupán térben vagy időben gyakori észlelésű fajokat, és 3) nem integrálódottnak, azaz alkalmi előfordulásúnak tekintettük a térben és időben egyaránt ritkán észlelt fajokat. Az integritási szint számszerű jellemzéséhez egy egyszerű mutatót képzelünk, melyre a továbbiakban *faunaintegritási érték*ként (Fauna Integrity Score; *FIS*) utalunk.

A fajok faunaintegritási pontértékének (FIS_i) meghatározása a relatív térbeli és relatív időbeli észlelési gyakoriságuk összeadásával történt. A térbeli észlelési gyakoriság maximumának (FS_{max}) a legtöbb helyről kimutatott faj észlelési helyeinek számát, az időbeli észlelési gyakoriság maximumának (Ft_{max}) pedig a legtöbb évből (avagy időintervallumból) kimutatott faj észlelési éveinek számát tekintettük. Ezek alapján egy adott faj relatív térbeli észlelési gyakorisága (FS_i) a faj észlelési helyeinek száma és a maximális térbeli észlelési gyakoriság hányadosát jelenti. Hasonlóképpen egy adott faj relatív időbeli észlelési gyakoriságát (Ft_i) a faj észlelési éveinek (avagy időintervallumainak) száma és a maximális időbeli észlelési gyakoriság hányadosaként definiáltuk. Így egy faj faunaintegritási értékét a térbeli és időbeli relatív észlelési gyakoriságok összegeként értelmeztük:

$$FIS_i = \frac{FS_i}{FS_{max}} + \frac{Ft_i}{Ft_{max}}$$

A *FIS* értéktartománya (0; 2] között van. Feltételezzük, hogy az elsődlegesen jellemző, az adott vízfolyás halfaunájának állandó jellegű, stabil elemei azok a fajok, amelyeknek a térbeli és időbeli észlelési gyakoriságaik egyaránt magasak. E fajok tekinthetők a faunába *szorosan integrálódott* faunaalkotóknak. Az adott vízfolyást másodlagosan jellemző fajoknak tekinthetők azok, amelyeknek a térbeli és az időbeli észlelési gyakoriságuk mérsékelt szintű, így az adott vízfolyás faunájának *lazán integrálódott* elemei. Azon fajok, amelyek pedig mind a térbeli, mind az időbeli észlelési gyakoriságuk alacsony (feltehetően a csupán alkalmi előfordulásuk miatt), a vízfolyás halfaunájába *nem integrálódott*nak tekinthetők. Azonban nem hagyható figyelmen kívül, hogy a fajok detektálási valószínűsége eltérő (pl. Sály et al. 2021), így egy vízfolyásszakasz halfaunisztikai felmérése során a területen biztosan jelenlévő halfajok eseti kimutatásának esélye is változó. Ezért a faunaintegritási kategóriák pontértéktartományát önkényesen az alábbiak szerint definiáltuk: szorosan integrálódott kategóriába tartozó fajok FIS_i pontértéke [1; 2], lazán integrálódott kategóriába a [0,5; 1) tartományba eső FIS_i pontértékű fajok, míg a nem integrálódott kategóriába a (0; 0,5) értéktartományba eső FIS_i pontértékű fajok tartoznak.

A faunaintegrációs mutatókat a három vizsgált vízfolyásra külön-külön számítottuk ki. Mivel a térbeli és időbeli észlelési gyakoriságok maximális értékei vízfolyásonként eltértek, ezért ugyanazon faj esetében a faunaintegrációs pontérték különbözhetett a három vízfolyás között. A számításokat R környezetben (R Core Team 2020) végeztük.

4.3. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége

4.3.1. Mintázott vízfolyásszakaszok és jellemzésük

A vizsgálatot egy dombvidéki és egy középhegységi kisvízfolyáson végeztük. Mindkét vízfolyáson egy-egy vizsgálati szakaszt jelöltünk ki, amelyek a vízfolyástípust reprezentáló hidro-geomorfológiai megjelenésűek voltak. A terepi mintavételek során a mintavételi körülményektől függően száz-száz mintavételi pont felvételére törekedtünk. Mivel a pontok mintavétele nem előre kimért hosszúságú szakaszokon belül történt, ezért a két vizsgálati szakasz hossza eltérő. A szakaszok hossza az első és utolsó mintavételi pont közötti távolság, amit mérőszalaggal mértünk le.

Az egyik kutatási szakasz (729,3 m hosszú) a Tarnán, Kápolna községnél helyezkedett el (kezdőpont EOY X: 269 494, EOY Y: 739 679; végpont EOY X: 270 020, EOY Y: 739 192), ahol a Tarna harmadrendű, dombvidéki jellegű, a gázló-átmeneti-medence mederegységek elnyújtott homogénebb hidro-geomorfológiai egységekként jelennek meg (4. melléklet: 4/a. fotó). A vizsgálati helyszínen a Tarnát mezőgazdasági területek és háztáji kertek vették körül. A medret árvízvédelmi célból gátak közé szorították, ami miatt a Tarna csak alacsonyabb vízállás idején mutat enyhe meanderezést. A gátakon belüli parti növényzet 2011-ben eltávolításra került, így a vizsgálat idején főként lágyszárú, helyenként a meghagyott fás növényzet (*Salix* spp., *Acer negundo*) újulatai és kisebb fái alkották a parti vegetációt. A vizsgált szakasz víztükörszélessége $5,1 \pm 1,2$ m, vízmélysége $32,3 \pm 13,8$ cm, vízsebessége $26,6 \pm 13,8$ cm/s volt, általánosságban finomabb szemcseméretű (iszap, homok, finom kavics, helyenként durva kavics) aljzattal.

A másik kutatási szakasz (699,0 m hosszú) a Kemence-patakon, Bernecebaráti község közelében található (kezdőpont EOY X: 300 381, EOY Y: 640 389; végpont EOY X: 299 824, EOY Y: 640 276), ahol a vízfolyás harmadrendű, középhegységi jellegű, jól fejlett gázló-átmeneti-medence hidro-geomorfológiai egységekkel (4. melléklet: 4/b. fotó). A vizsgálati helyszín közelében bogyós gyümölcsöt termelő ültetvény volt. A parti növényzetet döntően tölgy

(*Quercus* spp.), gyertyán (*Carpinus* spp.) és éger (*Alnus glutinosa*) alkotta. A meder szabadon meanderező volt, gátak nem szegélyezték. A vizsgált szakasz víztükörszélessége $4,8 \pm 1,8$ m, vízmélysége $22,3 \pm 14,7$ cm, vízsebessége $17,3 \pm 13,5$ cm/s volt, általánosságban durvább szemcseméretű (főként durva kavics és kő, helyenként finom kavicsal) aljzattal.

4.3.2. Terepi adatgyűjtés

A terepi adatgyűjtéseket 2020-ban Kápolnán (dombvidéki élőhely) augusztus 24–27. között, Bernecebarátin (középhegységi élőhely) augusztus 31. és szeptember 4. között végeztük nappali mintavételekkel. A halak gyűjtése pont-abundancia mintavétellel történt a vízfolyás irányával szemben cikk-cakk mintázatban gázolva, háton hordozható elektromos kutatói halászgéppel (Hans Grassl IG200/2b, PDC max. 10 kW, anódgyűrű átmérője 30 cm, szembősége 6 mm). Egy pontbeli mintavétel kb. 1 m²-es élőhelyfoltban történt, amely az elektromos halászati eszköz általános tapasztalat szerinti hatékony zónája. Ezeket a foltokat tekintettük a halak számára releváns mikroélőhelyeknek (a továbbiakban: mikroélőhely-foltok, illetve röviden foltok), amelyek a vizsgálat megfigyelési egységei voltak. A halászat kezdetének időpontját (óra:perc:másodperc) minden mintavételi pontnál rögzítettük. A halászatot, a halegyedek azonosítását és az egyedek testhosszmérését (Standard Length, SL, mm) egy ember, a halászgépet működtető személy végezte, míg egy másik segítő személy jegyzetfüzetben rögzítette a mintavételi foltból fogott egyedek testhosszát fajonként. A kifogott halegyedek élve és sértetlenül vissza lettek engedve a kifogás helyétől kissé távolabb a víz folyásának megfelelő irányban, elkerülve az egyedek újrafogását. Ezt követően a mintavételi pont közepére egy kis bóját helyeztünk, és a parton a növényzetre egy sorszámozott cetlivel ellátott alumínium fólia darabot erősítettünk a mintavételi foltok későbbi, abiotikus paraméterek rögzítéséhez történő azonosíthatósága érdekében. A két mintavételi helyen általánosan magas haldenzitás miatt a nulla fogást eredményező minták (azaz a hal nélküli „üres” mintavételi foltok) ritkák voltak, ezért azok nem kerültek rögzítésre. A több nap alatt végzett halászati mintavételek legkorábbi és legkésőbbi időpontjai (a napon belüli mintavételi időszak) Kápolnánál 09:45:00 és 14:06:00 között, Bernecebarátinál pedig 11:04:02 és 15:25:00 között volt. Ezek az időpontok a mintavételi napok alatti legkorábbi kezdési és legkésőbbi befejezési időpontok, vagyis a mintavételi napokon a mintavételek ezen időpontok közé estek. Kápolnán összesen 111 darab, míg Bernecebarátin összesen 95 darab mintavételi folt adatai lettek rögzítve.

A halak mintavétele után az élőhelyi adatokat a már említett kb. 1 m²-es mikroélőhely-foltokon belül rögzítettük; ezen élőhelyi változók adták a vizsgálat mikro-térskálájú változóit. A vízsebesség mérése közvetett módon történt, egy 3,4 cm × 4,5 cm-es üreges, vízzel töltött műanyag henger 1 m hosszon való úszási idejének mérésével, háromszori ismétlésben. A vízmélységet (cm) a mintavételi folt öt pontján (a folt négy sarkában és annak középpontjában) méterrúddal mértük. Az aljzatösszetétel megállapítása nem helyszíni vizuális becsléssel, hanem a helyszínen az adott mintavételi folt felső néhány cm-es rétegének felcímkézett mintatároló edényekbe való begyűjtésével és a gyűjtött aljzatminták utólagos laboratóriumi feldolgozásával történt. A folton belüli vízi növényzet (emerz, szubmerz, vízfelszínen úszó levelű növényzet, fonalas alga), fák gyökereinek (FR: finom fás gyökérzet, CR: durva fás gyökérzet) és a növényi szerves törmelék (LWD: durva fás törmelék, FWD: finom fás törmelék, MD: lágyszárú növényi törmelék) százalékos borítási arányuknak becslése a helyszínen vizuálisan történt (ezen és más a dolgozatban használt további rövidítések részletes leírása a dolgozat *Jelölések, rövidítések jegyzéke* című részében található). A mintavételi foltok jobb parttól való távolságát ugyan a mintavételi transzekt mentén rögzítettük, azonban a mikro-skálájú változók közé tartozott. Mérőszalaggal mértük a mintavételi folt középpontjának és a víztükör és a part találkozási pontja közötti távolságot (m).

A vizsgálat mezo-térskálájú változóit a mintavételi folt középpontját átszelő, a vízfolyásra merőleges elhelyezkedésű mintavételi transzekt mentén kerültek rögzítésre. A víztükörszélességet (m) a transzekt mentén a víztükör és a partok találkozási pontjai közötti távolság mérőszalaggal való lemérése jelentette. A vízfolyást kísérő parti vegetáció típusát – fás- és lágyszárú növényzet, marginális (szegély) vegetáció (a víztükör szélén lévő keskeny növényzóna, amely nem a vízparton van, hanem annak víz felőli határán), víz fölé hajló növényzet (a víztükör felszínétől számított 1 m-es magasságig a vízparttól a víz fölé hajló árnyékoló növényzet) – a medren belüli partalamosást (padmaly, a partoldalban lévő bemélyedés, melynek hossza legalább 50 cm, és a mederben lévő víz kitölti azt) illetve a parton lévő élő fák gyökereit (FR, CR) a vízfolyás mindkét oldalán prezencia-abszencia jelleggel, vizuálisan rögzítettük a transzekt végpontjainál a víztükör szélétől számított 2 m hosszúságú és 1 m szélességű sávban (5. melléklet). Továbbá megmértük oldalanként a partlejtést a vízpartra fektetett méterrúdra helyezett digitális szögmérővel három ismétlésben, valamint közvetett módon rögzítésre került a mederoldal-lejtés is szintén oldalanként a víztükör szélétől a meder felé irányuló 25 cm, 50 cm és 100 cm vízszintes távolságban a vízmélység méterrúddal való mérésével. A transzekt mentén arányosan egymástól közel egyenlő távolságra lévő öt ponton (kb. 20 cm²-es foltok) megmértük méterrúddal a vízmélységet (cm) és vizuálisan megállapításra került a domináns aljzat típusa,

valamint vizuálisan a vízi növényzet és a szerves törmelék (LWD, FWD, MD) jelenléte is rögzítésre került prezencia-abszencia jelleggel. Ezenkívül a transzekt mentén jobb-középi, mederközépi és bal-középi pozíciókban is történt közvetett vízsebességmérés a fentebb ismertetett eljárással, mindegyik pozícióban háromszori ismétléssel (5. melléklet).

Így a terepi adatok tartalmaztak információt a part állapotáról, a meder hidrogeomorfológiájáról, a vízi növényzetről és a hordalékról, valamint az aljzatról. A mikro- és mezo-térszkálájú adatok felvételét követően a szomszédos mintavételi foltok egymástól való távolságát (m) mérőszalaggal lemértük. A mintavételi szakaszok első és utolsó mintavételi foltjainak EOVS (Egységes Országos Vetületi rendszer) geokoordinátáit Garmin eTrex Vista HCx GPS készülékkel rögzítettük. Legvégül pedig mérőszalaggal lemértük a vízfolyás futásvonalát követve az első és utolsó mintavételi pontok közötti távolságot, mely a mintavételi szakasz hossza.

4.3.3. Előzetes statisztikai adatfeldolgozás, adat-előkészítés

4.3.3.1. Származtatott élőhelyi változók

A partoldal átlagos meredekségét a terepen mért oldalankénti három-három partoldal meredekség értékek oldalankénti átlaga adta. A partoldal meredekségének aszimmetriáját pedig az oldalankénti átlagértékek különbségének abszolút értékével számszerűsítettük: $| \text{jobb oldali partoldal meredekség átlaga} - \text{bal oldali partoldal meredekség átlaga} |$.

A mederoldallejtés szögét a vízpart szélétől 25 cm, 50 cm és 100 cm távolságban (horizontális távolság) mért vízmélység (vertikális távolság) értékekből tangens szögfüggvénnyel számítottuk ki a három vízszintes távolságra külön-külön. Ezután kiszámítottuk a három mederoldallejtés érték átlagát a vízfolyás jobb és bal oldalára külön, majd az oldalankénti átlagértékek átlagával kaptuk meg az átlagos mederoldallejtési szöget. A mederoldallejtés aszimmetriáját pedig a partoldal meredekségének aszimmetriájához hasonlóan a jobb és bal oldali mederoldallejtés átlagértékek közötti különbség abszolút értékeként kaptuk meg: $| \text{jobb oldali mederoldallejtés átlaga} - \text{bal oldali mederoldallejtés átlaga} |$.

A vízsebesség értékeket a mintavételi transzektre vonatkozóan a 100 cm úsztatási hosszának a 3,4 cm × 4,5 cm-es üreges, vízzel töltött műanyag henger úszási idejével való osztásával számítottuk ki. A mintavételi transzekt három közvetett vízsebességmérési pontjára kiszámított vízsebesség értékek mérési pontonkénti átlagértékeknek az átlaga adta a keresztmetszvény menti

átlagos vízsebességet, míg a keresztmetszvény menti vízsebesség aszimmetriát a jobboldali és baloldali vízsebesség átlagértékek különbségének abszolút értéke jelentette: $| \text{jobb oldali vízsebesség átlagérték} - \text{bal oldali vízsebesség átlagérték} |$. A keresztmetszvény menti átlagos vízmélységet a vízfolyásra merőleges mintavételi transzekt öt pontján mért vízmélység értékek átlagának számításával kaptuk meg.

A mintavételi transzekt jobb és bal oldali végpontjainál rögzített változók ordinális skálájúak voltak, amelyet a következőképpen kezeltünk: 0 – az adott változó egyik oldalon se volt jelen, 1 – az adott változó az egyik oldalon jelen volt, de a másik oldalról hiányzott, 2 – az adott változó mindkét oldalon jelen volt. Ez az ordinális skála a következő élőhelyi változókra volt érvényes: fás- és lágyszárú növényzet, víz fölé hajló növényzet, marginális vegetáció, partalamosás (padmaly), illetve finom (FR) és durva (CR) fás növényi gyökérzet.

A mintavételi transzekt menti aljzatot az öt pontban becsült domináns aljzat kategória (BRO, MAR, CLA, FSE, SAN, FGR, CGR, COB, BOU) előfordulási gyakorisága adta, vagyis egy adott aljzat kategória az öt transzekt pontból hány pontban volt domináns aljzat kategóriaként megjelölve (a rövidítések leírása a dolgozat *Jelölések, rövidítések jegyzéke* című részében található). Ennek megfelelően az egyes aljzat kategóriák értéke 0, 1, 2, 3, 4, 5 valamelyike lehetett. Hasonlóképpen jártunk el a transzekt mentén ugyancsak öt pontban prezencia-abszencia adatokon alapuló változók előfordulási gyakoriságával (az öt pontból hány pontban volt jelen adott változó), amelyek a keresztmetszvény menti durva (LWD) és finom (FWD) fás valamint lágyszárú (MD) növényi törmelék, az emerz, szubmerz, vízfelszínen úszó levelű és a fonalas alga vízi növényzet kategóriák, valamint a fák finom (FR) illetve durva gyökérzete (CR) voltak.

A következő terepen mért (vagyis nem származtatott) és az azokból származtatott változók adták a mezo-térleptékű változókat: víztükörszélesség, partoldal átlagos meredeksége, partoldal meredekségének aszimmetriája, átlagos mederoldallejtés, mederoldallejtés aszimmetriája; transzekt menti átlagos vízsebesség és vízsebesség aszimmetria, transzekt menti átlagos vízmélység; transzekt végpontjainál a parton lévő fásszárú és lágyszárú növényzet, a víz fölé hajló növényzet, a mederoldalban lévő partalamosás, a marginális vegetáció, a finom fás (FR) és a durva fás növényi gyökérzet (CR); transzekt öt pontja alapján az alapkőzet (BRO) előfordulási gyakorisága, a márga (MAR) előfordulási gyakorisága, az agyag (CLA) előfordulási gyakorisága, a finomszemcsés üledék (FSE) előfordulási gyakorisága, a homok (SAN) előfordulási gyakorisága, a finom kavics (FGR) előfordulási gyakorisága, a durva kavics (CGR) előfordulási gyakorisága, a kő (COB) előfordulási gyakorisága, a szikla (BOU) előfordulási gyakorisága, a durva fás és finom fás növényi törmelék előfordulási gyakorisága, a lágyszárú

növényi törmelék előfordulási gyakorisága, az emerz vízi növényzet előfordulási gyakorisága, a szubmerz vízi növényzet előfordulási gyakorisága, a vízfelszínen úszó levelű vízi növényzet előfordulási gyakorisága, a fonalas alga előfordulási gyakorisága, az élő fák durva és finom gyökérzetének előfordulási gyakorisága.

A mintavételi folt középpontjának parttól való távolsága a víztükörszélesség felének százalékában lett kifejezve, Pekárik et al. (2012) által leírt számítások alapján. A 0% a közvetlenül part melletti, míg a 100% pontosan a meder közepén elhelyezkedő foltokat jelölte. Abban az esetben, ha a víztükörszélesség 1 m vagy annál keskenyebb volt, akkor a mintavételi folt parttól való távolsága 0% értékre lett állítva, mert a folt teljes egészében a part hatása alatt állt.

Az egyes mintavételi foltokból begyűjtött aljzatmintákat a homogenizálást követően műanyag edényekre terítve szobahőmérsékleten (kb. 20°C-os hőmérsékleten) tömegállandóságig szárítottuk, majd a már száraz aljzatmintákat ismét egyenként homogenizáltuk és szitasorral az adott mintában lévő aljzatfrakciókat (FSE, SAN, FGR, CGR, COB, BOU) elkülönítettük egymástól. Az alkalmazott sziták szembősége az aljzatfrakciók elkülönítésére 64 mm, 32 mm, 2,36 mm és 0,25 mm volt. Ennek megfelelően a 256 mm feletti mérettartományban a szikla (BOU), a [64–256) mm között a kő (COB), a [32–64) mm között a durva kavics (CGR), a [2,36–32) mm között a finom kavics (FGR), a [0,25–2,36) mm között a homok (SAN), és a 0,25 mm alatt a finom szemcsésű (FSE) frakciókat különítettük el. A vizsgált aljzatmintában lévő frakciók, valamint a teljes minta tömegét mérleggel (Yoursheng Co. LTD. ACS-A 15-ANF) lemértük, majd az egyes frakciók tömegét a teljes aljzatminta tömegéhez viszonyítva megkaptuk az egyes frakciók relatív tömegarányát tömegszázalékban kifejezve.

A vízsebesség értékeket a mintavételi foltra ugyanazon eljárással számítottuk ki, ahogyan a transekttek három mérési pontjára vonatkozó mérési pontok esetében. A vízsebesség kiszámítását követően a három értéket átlagoltuk.

A mintavételi folton belüli átlagos vízmélységet a folton belül öt pontban mért vízmélység értékek átlagának kiszámítása adta. A folton belüli mederaszimmetriát a folt felvíz felé eső pontokon mért vízmélység értékek különbségének abszolút értékének ($|vm_1 - vm_3|$) és az alvíz felé eső pontokon mért vízmélység értékek különbségének abszolút értékének ($|vm_2 - vm_4|$) maximumával számszerűsítettük az alábbi képlettel:

$$\text{Mederaszimmetria} = \max(|vm_1 - vm_3|, |vm_2 - vm_4|) \ .$$

A következő terepen mért (nem származtatott) és azokból származtatott változók adták a mikro-térléptékű (folt) változókat: a folt középpontjának parttól való távolsága, átlagos vízsebessége és átlagos vízmélysége, mederaszimmetriája, az aljzatfrakciók tömegszázalékban kifejezett borítási értéke, a durva (LWD) és finom (FWD) fásszárú törmelék százalékos borítási aránya, a lágyszárú növényi törmelék (MD) százalékos borítási aránya, az élő fák durva gyökérzetének (CR) és finom gyökérzetének (FR) százalékos borítási aránya, az emerz növényzet, a szubmerz növényzet, a víz felszínén úszó levelű növényzet, és a fonalas alga általi százalékos borítottsági arány.

4.3.3.2. Mezo- és mikro-térszkálájú élőhelyi változók

A halak eloszlásával feltételezhetően *a priori* összefüggő magyarázó változókat (azaz előzetesen relevánsnak gondolt változókat) a terepen rögzített élőhelyadatokból állítottuk elő. A transekt adatokból származó változók a meder keresztmetszetét jellemezték, és ebben a vizsgálatban a mezoélőhelyi jellemzőket reprezentálták. A meder keresztmetszeti geometriája, a vízmélység és a vízsebesség mintázatok a kisvízfolyások mezoélőhely-szintű hidrogeomorfológiai egységeinek (például gyors sodrású szakaszok és mély részek) alapvető tulajdonságai (Frissell et al. 1986). Az élőhelyfoltokban (kb. 1 m²) rögzített változók a mikroélőhelyi jellemzőket írták le, mivel a vízfolyásokban élő halak számára viszonylag homogén élőhelyfoltokat fedett le. Így az elemzések során a mezoélőhelyi jellemzőket a keresztmetszeti (transekt) változók, a mikroélőhelyi jellemzőket pedig a foltváltozók adták. A keresztmetszeti változók a hidrogeomorfológiát, a parti növényzetet, a szegélynövényzetet és a mederbeli viszonyokat írták le mezoélőhelyi szinten; a foltváltozók pedig a hidrogeomorfológiát és a mederbeli viszonyokat mikroélőhelyi szinten.

Az alacsony varianciájú és az egymással szoros korrelációban álló mezoélőhelyi (transekt menti vagy keresztmetszeti) és mikroélőhelyi (foltokon belüli) változók feltárását a két térszkála változóira egymástól szeparáltan, a két mintavételi helyre külön-külön végeztük el, hogy kiküszöböljük a vízfolyástípusok közötti különbségek zavaró hatását az abiotikus változók magyarázóerejében. Először a nulla variancia miatt a konstans értékű változók kizárásra kerültek. Ezután a változók közötti kapcsolatokat (multikollinearitás fennállását) korrelációvizsgálatokkal (Pearson-féle korreláció) és varianciainflációs faktor (VIF) értékek vizsgálatával tártuk fel (Dormann et al. 2013). Erősen korreláló változópár esetében azt a változót zártuk ki, amelynek 0,7 értéknél nagyobb volt az egyéb változókkal mutatott korrelációs együtthatóinak

(abszolút értéket tekintve, $|r_p|$) összege. Ennek eredményeként a megtartott változók VIF értékei 5,0 alatt maradtak.

4.3.3.3. Térbeli és időbeli kovariánsok

A térbeli és időbeli kovariánsok előállítására Moran-féle sajátvektor térképezést (MEM) alkalmaztunk (Dray et al. 2006). A térbeli és időbeli MEM-változók alkalmazásával kontrolláltuk a térbeli autokorrelációt, illetve a napszakokon belüli időbeli mintázatokat a halak térbeli eloszlásának modellezésében. Az elemzés során először a foltok közötti térbeli és időbeli távolságok felhasználásával térbeli, illetve időbeli szimmetrikus páronkénti távolságmátrixokat hoztunk létre. A térbeli távolságmátrixban csak az egymással közvetlenül szomszédos foltok egymástól való térbeli távolságai szerepeltek, a főátlóban és az egymással nem közvetlenül szomszédos foltokhoz tartozó cellák pedig nullát tartalmaztak. Az időbeli távolságmátrixban azonban nem csak az időben közvetlenül egymást követő, hanem minden mintavételi pontpár egymástól való időbeli távolságát figyelembe vettük, az esetleges napon belüli élőhelyhasználati mintázatok modellezéséhez. Ezt követően a távolságmátrixokból bináris kapcsoltsági mátrixokká alakítottuk, a nullától nagyobb távolságértékek 1-re cserélésével. Harmadik lépésként a távolságmátrixok értékeit elosztottuk a mátrixokban szereplő maximális értékkel és szoroztuk azt a kapcsoltsági mátrixszal, így távolsággal súlyozott kapcsoltsági mátrixokat kaptunk, melyekből végül kiszámítottuk a sajátértékeket tartalmazó sajátvektorokat, azaz a MEM-változókat. Az elemzés során a térbeli és időbeli sajátvektor-térképeket mindkét vizsgálati szakaszra külön-külön állítottuk elő.

A térbeli MEM-változók előállításához a mintavételi foltok páronkénti távolságmátrixát az egymást követő mintavételi pontok között terepen mért lineáris távolságok felhasználásával készítettük el. Mivel a vizsgált vízfolyások eredendően keskenyek voltak és a mintavételi pontok egy enyhe cikk-cakk alakú láncolatot alkottak, valamint az egymást követő pontok közötti távolság $8,489 \pm 3,050$ m volt Bernecebarátin, Kápolnán pedig $7,125 \pm 2,057$ m volt, ezért azt feltételeztük, hogy csak a közvetlen szomszédos mintavételi pontok esetén állhat fenn térbeli autokorreláció. A MEM-analízis eredményéből csak a pozitív sajátértékű MEM-változókat tartottuk meg térbeli kovariánsokként.

Az időbeli MEM-változók előállításához a foltok mintavételének időpontját (óra:perc:másodperc) használtuk fel a mintavétel naptári dátuma nélkül. A dátum figyelmen kívül hagyásának oka, hogy az egyes helyszíneken a teljes terepi adatgyűjtés mindössze néhány

napig tartott, gyakorlatilag azonos környezeti körülmények között (azonos időjárású periódus); ezért feltételeztük, hogy a napszak hatása minden egyes terepi napon univerzálisan érvényesül a halak mintavételi szakaszon belüli térbeli eloszlására. Ez esetben is csak a pozitív sajátértékű időbeli MEM-változókat tekintettük időbeli kovariánsoknak.

4.3.3.4. Halak méretcsoportosítása

Először a fajok mintavételi foltokban való előfordulási gyakoriságát vizsgáltuk külön-külön a két helyszínen. A ritka fajokat, amelyek a mintavételi foltok kevesebb mint 10%-ában fordultak elő, kizártuk a további vizsgálatokból, mivel azok sok nulla értéket generálnának az adatmátrixban a legtöbb mintavételi foltból való hiányuk következtében, ezzel gyengítve a statisztikai elemzések megbízhatóságát. A fajszelekción követően fajonkénti méretcsoportosítást végeztünk az adott faj két mintavételi helyről származó testhosszadatainak összevonásával előállított testhossz–gyakorisági eloszlások alapján (6. melléklet). A méretcsoportok határait a testhossz–gyakorisági eloszlások vizuális ellenőrzésével, valamint a vizuális mérethatárok megállapításának bizonytalan eseteiben modellalapú csoportosítással állapítottuk meg. Az eljárással fajonként testméret szerint csoportosított egyedek alkotta csoportokra a továbbiakban *faj-méretcsoportok*ként hivatkozunk. Azokat a faj-méretcsoportokat, amelyek egy adott helyszínen kevesebb, mint négy mintavételi egységben fordultak elő (kb. a mintavételi egységek 4%-a), szintén kizártuk a további elemzésekből. Megjegyezzük, hogy a vizsgálatban ritkának minősített fajok többnyire olyan halak voltak, amelyeknek a vizsgált vízfolyástípusok nem tipikus élőhelyeik, jelenlétük csupán alkalminak tekinthető. Ezzel szemben a kihagyott ritka méretcsoportok olyan fajokhoz tartoztak, amelyek tipikusak ugyan a vizsgált vízfolyásokban, de ezek a méretcsoportok nagyon alacsony előfordulási gyakoriságuk miatt kerültek kizárásra. Így a ritka fajok és ritka faj-méretcsoportok kizárása biztosította, hogy csak a kellő mintanagysággal rendelkező fajokat és faj-méretcsoportokat elemezzük, növelve ezzel az eredmények robusztusságát. Végül a faj-méretcsoportok egyedszám adatait Hellinger-transzformáltuk (Legendre & Gallagher 2001), majd mintavételi egység \times faj-méretcsoport mátrix formába rendeztük, amely a vizsgálat függő változóit tartalmazta.

4.3.4. Fő statisztikai adatelemzések: változószelekció, varianciaparticionálás, pRDA

A fő elemzéseket külön-külön végeztük el a két vizsgálati helyszínen. Először többváltozós forward szelekciós eljárással (Blanchet et al. 2008) azonosítottuk azokat a térbeli, időbeli és élőhelyi (mikro- és mezo-skálájú) változókat, amelyek a méretcsoportosított fajegyüttes előfordulási mintázataira vonatkozóan relevánsak. A forward szelekciót a változócsoportokra (mezohabitat változók, mikrohabitat változók, térbeli MEM-ek, időbeli MEM-ek) külön-külön végeztük el úgy, hogy a szelekciós eljárás abban az esetben állt le, ha a tesztelt változó szignifikancia értéke meghaladta a 0,05 értéket vagy a magyarázó ereje (R^2) 0,01 érték alatt volt (Blanchet et al. 2008). Ennek eredményeként a relevánsként azonosított kovariánsokat és élőhelyi változókat tekintettük a faj-méretcsoportok eloszlását magyarázó változóknak.

Ezt követően három magyarázóváltozó-csoportos többváltozós varianciaparticionálást alkalmaztunk (faj-méretcsoportok vs. mezohabitat-változók, mikrohabitat-változók illetve kovariánsok) (Peres-Neto et al. 2006). Ez a módszer a Hellinger-transzformált méretcsoportosított fajegyüttes teljes varianciáját osztotta fel a kiválasztott mezohabitat változók, mikrohabitat változók valamint a térbeli és időbeli kovariánsok által magyarázott varianciahányadokra. A módszer minden varianciahányadra kiszámította a korrigált R^2 -értéket, amely lehetővé tette a mezo-skálájú tényezők, mikro-skálájú tényezők és kovariánsok relatív fontosságának értékelését. Ezt követően a varianciaparticionálási modelleknek megfelelően parciális redundanciaanalízist (pRDA) alkalmazva permutációs tesztekkel (ismétlések száma: 5 000) vizsgáltuk az egyes magyarázóváltozó-csoportok által tisztán magyarázott varianciahányadok szignifikanciáját.

Végül egy olyan pRDA modellt illesztettünk az adatokra, amely lehetővé tette a fajok közötti és fajon belüli hal-környezet asszociációk hasonlóságainak és különbségeinek értékelését. A modell magyarázó változóit releváns mezo-térskálájú és mikro-térskálájú változók adták, a kisselektált térbeli és időbeli változók pedig kovariánsokként szerepeltek a modellben. Az élőhelyi változók marginális hatásainak és az ordinációs tengelyeknek a statisztikai szignifikanciáját permutációs tesztekkel vizsgáltuk (ismétlések száma: 5 000). Az élőhelyi változók ordinációs tengelyekhez való hozzájárulását, valamint a faj-méretcsoportok és az ordinációs tengelyek kapcsolatát Pearson-féle korrelációkkal tártuk fel.

Minden statisztikai tesztet $\alpha = 0,05$ szignifikanciaszint mellett végeztünk. Az összes adatelemzést R környezetben (R Core Team 2022) végeztük, a következő csomagok

felhasználásával: Matrix (Bates et al. 2022), igraph (Csardi & Nepusz 2006), mclust (Scrucca et al. 2016), spacemakeR (Dray 2013), packfor (Dray et al. 2016) és vegan (Oksanen et al. 2020).

4.4. Mikro-térskálájú testméret-függő hal-környezet asszociációk középhegységi kisvízfolyásokban

4.4.1. A kiválasztott vízfolyások és mintavételi szakaszok jellemzése

A terepi mintavételek öt vízfolyáson kijelölt hét mintavételi szakaszon zajlottak: (1) a Börzsönyben található Kemence-patakon Bernecebarátinál (KemBer); (2) a Zempléni-hegységben, a Kemence-patakon Kishutánál (KemKis) és Kőkapunál (KemKok); (3) a Mátrában, a Parádi-Tarnán Recsknél (ParRec) és Siroknál (ParSir); továbbá (4) a Zalai-dombságban a Szentjakabi-patakon Felsőjánosfánál (SzeFel), illetve (5) a Zalán Őriszentpéternél (ZalOri) (7. melléklet: 7/a. ábra). A mintavételi szakaszok víztükörszélessége $4,191 \pm 1,897$ m, vízsebessége $11,064 \pm 14,640$ cm/s, a vízmélység pedig $28,151 \pm 19,043$ cm között változott (7. melléklet: 7/b. táblázat).

A kutatásba bevont kisvízfolyások tipológiailag a középhegységi típusba tartoznak. A vizsgált szakaszok természetközeli vagy enyhén módosított állapotban voltak (8. melléklet) A vízfolyásokat döntően közel természetes, fás vegetáció szegélyezte, amelynek domináns elemei az éger (*Alnus glutinosa*), különböző fűzfajok (*Salix* spp.) és a gyertyán (*Carpinus betulus*) voltak. Ennek következtében a medrekben gyakran fordult elő allochton eredetű szerves anyag finom (pl. lehullott lomb, kisebb gallyak) és durva (pl. fatörzsek, ágak, nagyobb ágdarabok) frakciók formájában egyaránt. A zárt lombkorona jelentős árnyékoló hatása következtében vízi növényzet, parti lágyszárú növényzet és fonalas alga általánosságban nem volt jellemző. A lombkorona borítása csak néhány helyszínen nyílt meg, melynek következtében kisebb, lokálisan árnyékolástól mentes részek alakultak ki. Helyenként ugyanakkor idegenhonos növényfajok, például akác (*Robinia* spp.) és japánkeserűfű (*Fallopia* spp.) is megjelentek a parti vegetációban.

4.4.2. Terepi adatgyűjtés

A terepi adatgyűjtéseket 2016 és 2017 nyarán végeztük a vízfolyás irányával ellentétesen cikk-cakk mintázatot követő gázolással pont-abundancia mintavételi eljárást alkalmazva (Copp & Penáz 1988). A halállományok mintavétele hátton hordozható elektromos kutatói halászgéppel

történt (Hans Grassl IG200/2b, PDC max. 10 kW, anódgyűrű átmérője 30 cm, szembősége 6 mm). A pontmintákat megközelítőleg 1 m² területű élőhely-foltokból gyűjtöttük, amelyek megfeleltek az elektromos halászati eszköz általános tapasztalat szerinti hatékony zónájának. Ezeket a foltokat tekintettük a halak számára releváns mikroélőhelyeknek (a továbbiakban: mikroélőhely-foltok, illetve röviden: foltok) és egyben a vizsgálat megfigyelési egységeinek.

A mintavételt két személy végezte: a halászgépet működtető személy, aki a kifogott egyedek faji azonosítását és az egyedek standard testhosszának mérését (SL, mm) is végezte; és egy segítő személy, aki terepi jegyzőkönyvben rögzítette a kifogott egyedek testhosszát fajonként. A halakat ezt követően sértetlenül visszaengedtük élőhelyükre, a kifogás helyétől az alvíz felé kissé távolabb az újrafogás elkerülése érdekében. Ezt követően a mintavételi foltok középpontját a terepen kis méretű műanyag bójával jelöltük meg és a part menti növényzetre sorszámozott alumínium fóliát erősítettünk a mintavételi foltok későbbi azonosíthatóság érdekében.

A halállomány mintavételének befejezése után a mintavételi foltok élőhelyi változóit rögzítettük. A vízmélységet (cm) méterrúddal, a vízsebességet (cm/s) pedig YSI SonTek flowtracker műszerrel mértük a folton belül öt ponton (négyet a folt szélén, az ötödiket pedig a közepén) (9. melléklet). Az aljzat összetételét a helyszínen vizuálisan becsültük, százalékos borítási arányban rögzítve a következő kategóriákat: MAR, FSE, SAN, FGR, CGR, COB, illetve BOU. A durva (LWD) és a finom (FWD) fás növényi törmelék mennyiségét ugyancsak a helyszínen vizuálisan becsültük meg százalékos borítási arányban. A vízfolyás víztükörszélességét (m) mérőszalaggal mértük meg a folt középpontját metsző, a folyásirányra merőleges transzekt mentén. Rögzítettük továbbá a folt középpontjának a transzekt mentén mért bal parttól való távolságát (m), valamint a szomszédos foltok középpontjai közötti lineáris távolságot (m) (9. melléklet).

A mintavételi szakaszok hosszát a szakaszok első és utolsó mintavételi foltjaik Garmin eTrex Vista HCx GPS készülékkel rögzített EOV geokoordinátái alapján utólagosan mértük le Google Maps használatával (<https://www.google.com/maps>).

Összesen 292 mikroélőhely-foltot mintáztunk a hét vizsgálati helyszínen. A mintavétel során a foltok véletlenszerű kiválasztással kerültek kijelölésre a gázolás során. A hossz-szelvény mentén szomszédos elhelyezkedésű foltok közötti lineáris távolság változó volt (átlag: $7,16 \pm 3,22$ m; minimum: 1,7 m; maximum: 27,6 m). A 292 mintavételi foltból 38 db foltban nem fogtunk halat, ezekre a továbbiakban üres, vagy halmentes foltként hivatkozunk.

4.4.3. Statisztikai adatelemzés: Előzetes adatfeldolgozás

4.4.3.1. Mintavételi foltok kiválogatása, fajok szelekciója és méretcsoportosítása

A fő statisztikai adatelemzések megkezdése előtt négy fő szempont figyelembe vételével végeztük az előzetes adatfeldolgozást: (1) terepen rögzített halmentes (üres) foltok kizárása a haladatokat és az élőhelyi változókat tartalmazó adattáblákból egyaránt; (2) fajok előfordulási gyakoriságának és abundancia eloszlásának vizsgálata a részletes elemzésre alkalmas fajok kiválogatása céljából, valamint az újonnan keletkezett üres (haltalan) foltok kizárása szintén a hal- és élőhelyi változók adattábláiból; (3) az elemzésre kiszelektált halfajok egyedeinek testhossz-gyakorisági eloszlása; (4) az élőhelyi változók eloszlásának vizsgálata és a kiszelektált változókból származtatott élőhelyi változók létrehozása.

Legelső lépésként a terepen rögzített 38 db halmentes („üres”) mintavételi foltot (7. melléklet: 7/b. táblázat) kizártuk a további adatelemzésekből. Az üres foltok megjelenésüket, élőhelyi tulajdonságaikat nézve nem különböztek azoktól a foltoktól, melyekből halakat is fogtunk, ezért feltételezzük, hogy csupán a véletlen okán, és nem a környezeti tulajdonságok elkerülése miatt voltak halmentesek.

Második lépésként kiszelektáltuk azokat a gyakori fajokat, amelyekkel a további részletes vizsgálatokat végeztük. Mivel nem mindegyik halfaj fordult elő mind a hét mintavételi szakaszon, valamint egyes fajok adott mintavételi szakaszon belül kis összegyedszámban vagy kevés mintavételi foltból kerültek elő, ezért a fogott fajok elemzésre való szelekciója során figyelembe vettük a fajonkénti összegyedszámot, valamint adott faj hány mintavételi szakaszokon, illetve egy adott szakaszon belül hány mintavételi foltban volt. Mindezek alapján azokat a fajokat vontuk be a további részletes vizsgálatokba, amelyek legalább három mintavételi szakaszon előfordultak és a szakaszon belüli előfordulási gyakoriságuk elérte vagy meghaladta azon foltok számának tíz százalékát (25 folt), amelyekben halat fogtunk (azaz a nem üres 254 mintavételi folt 10%-át). Azokat a fajokat, amelyek nem feleltek meg ezeknek a kritériumoknak, ritkának tekintettük, és kizártuk a további elemzésekből. Ennek eredményeként 12 db olyan folt keletkezett, amelyekben nem fordultak elő elemzésre kiválasztott fajok, vagyis a szelekciós eljárás következtében váltak technikailag üressé, más szavakkal az ilyen foltokban csak ritka, az elemzésekre nem kiválasztott fajok voltak. Ezeket az újonnan keletkezett üres foltokat szintén kizártuk a további elemzésekből. Így végül a vizsgálat tényleges mintanagysága 242 folt (mintavételi egység) lett, az alábbi eloszlásban a mintavételi szakaszok között: ZalOri:

43 folt, SzeFel: 37 folt, KemKok: 25 folt, KemKis: 35 folt, ParSir: 40 folt, ParRec: 25 folt, KemBer: 37 folt.

Harmadik lépésként a méretcsoportok megállapítása fajspecifikusan az egyes fajok testhossz-gyakorisági eloszlásainak értékelésével történt az összes mintavételi szakasról gyűjtött adatok alapján. A fajonkénti méretcsoport-határokat elsősorban a testhossz-gyakorisági eloszlások vizuális értékelése alapján állapítottuk meg, azonban amikor az eloszlás határainak egyértelmű azonosítása bizonytalan volt, modellalapú osztályozást alkalmaztunk (Fraleay & Raftery 2002) (10. melléklet). Az ily módon kialakított, fajonként eltérő méretcsoportokba besorolt egyedek képezték a *faj-méretcsoportokat*.

A méretcsoportosítási eljárás eredményeként hat fajnak összesen 20 db faj-méretcsoportja került kialakításra (11. melléklet). A kiválasztott hat halfaj és a 20 faj-méretcsoport egyedszám adatait Hellinger-transzformáltuk (Legendre & Gallagher 2001) a normalitási feltételek és a lineáris ordinációs módszerek alkalmazhatóságának biztosítása érdekében. A továbbiakban külön elemeztük a fajok és a faj-méretcsoportok adatait.

4.4.3.2. Terepen rögzített és származtatott élőhelyi változók

Az alacsony varianciájú változókat vagy kizártuk a további elemzésekből, vagy – az aljzatváltozók esetében – új változóba vontuk össze őket. Ezzel el kívántuk kerülni a kis varianciájú változók kizárásából adódó információvesztést, miközben biztosítottuk a változók ökológiai értelmezhetőségét. Ennek eredményeként a statisztikai elemzésekben az alábbi aljzatváltozókat alkalmaztuk: (1) finomszemcsés aljzat kategória (*substr1*), amely az iszap-homok-sár és a homok frakciók összevonásával jött létre; (2) finom kavics aljzat kategória (*substr2*), amely tulajdonképpen a finom kavics frakció terepen becsült aránya volt; (3) durva kavics aljzat kategória (*substr3*), amely lényegében a durva kavics frakció terepen becsült arányát jelentette; valamint (4) nagy szemcsés aljzat kategória (*substr4*), amely a terepen becsült kő- és sziklafrakciók összevonásával került kialakításra. A mintavételi foltokon belüli aljzatösszetétel heterogenitását (aljzatdiverzitás) kizárólag a terepen rögzített összes aljzatváltozó (beleértve a ritkaságuk miatt az elemzésekből önálló változókként kizárt frakciókat is) felhasználásával, Shannon-diverzitás kiszámításával kvantifikáltuk, tehát az összevont aljzat kategóriákat az aljzatdiverzitás számításához nem használtuk fel.

A mintavételi foltok középpontjának parttól való távolságát százalékos formában kifejező változóvá alakítottuk át Pekárik et al. (2012) által alkalmazott módszert követve. Így a folt parttól való távolsága a vízfolyás jobb, illetve bal partjától függetlenül a félmederszélesség mentén lévő elhelyezkedését fejezte ki a félmederszélesség százalékaként. A számításoknál a dolgozat 4.3.3.1. jelölésű fejezetében leírtak szerint jártunk el.

Alapvető leíró statisztikákat – a maximumot, minimumot, átlagot, szórást (SD) és variációs együtthatót (CV) – a vízmélységre és a vízsebességre számítottuk ki minden folt esetében. A mintavételi folton belüli átlagos vízmélységet a folton belül öt pontban mért vízmélység értékek átlagának kiszámítása adta. A folton belüli medermélység aszimmetriáját ugyancsak a dolgozat 4.3.3.1. jelölésű fejezetében ismertetett eljárással számítottuk ki.

Az egyes élőhelyi változók közötti erős korrelációs kapcsolatok kezelésének, valamint az egymással jelentős mértékű multikollinearitást mutató változók számának csökkentésére standardizált főkomponens-analízist (PCA) alkalmaztunk. Az elemzésbe a vízmélység és vízsebesség átlagértékeit, szórásait, variációs koefficienseit, továbbá az aljzatdiverzitást vontuk be. Ezzel az eljárással lehetővé vált a foltokon belüli általános hidro-geomorfológiai változatosság kevesebb számú származtatott változóval (PCA tengelyekkel) való kvantitatív jellemzése is. A PCA első két főkomponensének (PC1 és PC2) és az élőhelyi változók közötti kapcsolatot Pearson-féle korrelációs elemzéssel vizsgáltuk a folton belüli hidro-geomorfológiai heterogenitás kialakításához legnagyobb mértékben hozzájáruló élőhelyi változók azonosítására.

Végül az élőhelyi változókat transzformáltuk az adateloszlás linearitásának javítása érdekében. Tízalapú logaritmikus transzformációt végeztünk a vízmélységre és vízsebességre, valamint azok maximumára, minimumára, átlagára, szórására, variációs koefficiensére és a víztükörszélességre. Arcus sinus négyzetgyök transzformációt alkalmaztunk a százalékban kifejezett változókra: parttól való távolságra, aljzatfrakciókra, összevont aljzatkategoriákra, valamint az LWD és FWD arányaira. A PC1 és PC2 változók értékeit eltolással korrigáltuk úgy, hogy a minimális értékük abszolút értékét hozzáadtuk adott értékeikhez, elkerülve a negatív értékeket (Podani 2000).

A fő adatelemzések előtt a statisztikailag redundáns, multikollinearitást okozó élőhelyi változókat változószelekciós eljárással azonosítottuk. A transzformált változók páronkénti kapcsolatát szórásdiagramokkal, korrelációkkal és VIF-értékekkel vizsgáltuk. Azon változók egyikét, melyeknek valamely más változóval való Pearson-korrelációs együtthatójának abszolút értéke ($|r_p|$) meghaladta a 0,6 értéket, kizártuk a további elemzésből. A korreláló változópár

egyikének kizárásakor figyelembe vettük a többi potenciálisan megtartandó változó biológiai jelentőségét és azok biológiai értelmezhetőségét. Így a megtartott élőhelyi változók VIF-értékei 2,416 alatt maradtak, ami azt jelzi, hogy statisztikailag zavaró mértékű kollinearitás nem volt a kiválasztott változók között.

4.4.4. Statisztikai adatelemzés: Fő adatelemzések

4.4.4.1. Parciális redundanciaanalízis

A mikroélőhely-használat leírására parciális redundanciaanalízist (pRDA modellek) alkalmaztunk. Két modellt építettünk: az első modellben a testméret szerinti csoportosítás nélküli halfajok Hellinger-transzformált adatértékei képezték a függő változókat, így ezt a modellt a hal–környezet mintázatok testmérettől független, pusztán taxonómiai (faj) szempontú jellemzésére használtuk (modell 1, M1). A második modellben a faj-méretcsoportok Hellinger-transzformált adatértékei voltak a függő változók, és ezt a modellt a hal–környezet mintázatok fajspecifikus testméret-függő szempontú vizsgálatára használtuk (modell 2, M2).

Mindkét pRDA modell ugyanazt a 11 db élőhelyi változót tartalmazta magyarázó változóként: parttól való távolság, víztükörszélesség, vízsebesség átlaga, vízmélység átlaga, substr1, substr3 és substr4 aljzatváltozók, PC1 és PC2 hidro-geomorfológiai változók, valamint az LWD és FWD fás törmelék változók.

Tekintettel arra, hogy a mintavételi szakaszok különböző hazai középhegységi tájakon voltak, a regionális halfaunák közötti különbségek hatásának kiküszöbölésére a mintavételi szakaszokat tartalmazó csoportosító változót kovariánsként építettük be a modellekbe. Ez a megoldás lehetővé tette, hogy a regionális hatásoktól mentesen értékeljük az élőhelyi változók magyarázó hatását a hal–környezet kapcsolatokban. Az egyes élőhelyi változók marginális hatásainak és a kanonikus tengelyeknek a szignifikanciáját permutációs tesztekkel vizsgáltuk (permutációk száma = 1 000), míg a kanonikus tengelyek és az élőhelyi változók közötti kapcsolatokat Pearson-féle korrelációs vizsgálattal teszteltük (Legendre & Legendre 1998), hogy feltárjuk mely élőhelyi változók járulnak hozzá leginkább a halak térbeli mintázatainak kialakításához.

4.4.4.2. Élőhelyi-preferencia

Míg az ordinációk a hal–környezet asszociációkat több élőhelyi változó hatásából képzett ökológiai gradiensek mentén ábrázolják, a választási vagy preferencia indexek arról adnak részletesebb információt, hogy a halak miként viszonyulnak egy-egy adott élőhelyi jellemzőhöz. Az Ivlev-féle választási indexet (Jacobs 1974) használtuk annak értékelésére, hogy a pRDA modellekben szignifikánsnak bizonyult élőhelyi változók és az egyes fajok, illetve faj-méretcsoportok között milyen közvetlen kapcsolat áll fenn. Az M1 modell esetében a vízmélység átlaga, a parttól való távolság, a substr1 és a vízsebesség átlaga volt szignifikáns, míg az M2 modellnél a vízmélység átlaga, a parttól való távolság, a substr1, a substr4 és a vízsebesség átlaga bizonyult szignifikánsnak ($\alpha = 0,05$).

A preferenciaanalízis első lépéseként a modellek szerint szignifikáns élőhelyi változók transzformálatlan, nyers értékeit ordinális skálára konvertáltuk át, figyelembe véve azok biológiai értelmezhetőségét és az értékek statisztikai eloszlását (12. melléklet). Ezt követően kiszámítottuk a fajoknak és a faj-méretcsoportoknak az ordinális változókatéoriákra irányuló Ivlev-féle választási index értékeit. Az index értéke megmutatja, hogy egy adott forrást (jelen esetben az ordinális skálájú élőhelyi változók egy adott kategóriájával jellemezhető mikroélőhelyfoltokat) a környezetben való előfordulási arányának megfelelően (opportunistá forráshasznosítás), illetőleg attól nagyobb (preferencia) avagy kisebb (elkerülés) mértékben használja a vizsgált faj, illetve faj-méretcsoport. Khi-négyzet próbás illeszkedés-vizsgálatokat végeztünk annak megállapítására, hogy az adott élőhelyi változó-kategóriával jellemezhető foltok környezetbeli aránya (környezetbeli előfordulási arány) és az adott faj vagy faj-méretcsoport általi hasznosítási aránya (hasznosítási arány) megegyezik-e, és a környezetbeli előfordulási arány és a hasznosítási arány közötti standardizált reziduális érték abszolút értéke meghaladja-e a standard normál eloszláshoz tartozó $\alpha = 0,05$ szignifikanciaszinthez tartozó kritikus értéket (1,96). Amennyiben a reziduális abszolút értéke meghaladja a megadott küszöbértéket, akkor az az adott élőhelyi változó-kategóriával szembeni szignifikáns preferenciát avagy elkerülést indikál (Kateri 2014). A preferenciavizsgálatok elvégzéséhez azonban csak azokat a helyeket vettük figyelembe, ahol egy adott faj vagy adott faj-méretcsoport legalább öt foltban előfordult, mivel a khi-négyzet tesztek alkalmazhatóságának feltétele, hogy az egyes gyakorisági kategóriák várható értéke legalább öt. Mivel adatainknál ez a feltétel nem minden esetben teljesült, ezért a tesztek nulleloszlását randomizációs eljárással szimuláltuk (ismétlések száma: 2 000). Ez az eljárás növelte az eredmények általánosításra vonatkozó megbízhatóságát.

4.4.4.3. Ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás

A fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás mértékét fajonként külön-külön, az egymást követő szomszédos méretcsoportok (pl. első méretcsoport és második méretcsoport) M2 modell RDA1 és RDA2 tengelyei mentén elhelyezkedő centroidjai közötti Euklideszi távolságokkal számszerűsítettük. Ezzel összehasonlíthatóvá váltak a fiatalkori és az idősebb kori méretcsoport-átmenetekben történt eltolódások.

A fajon belüli legnagyobb megfigyelt ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás és a fajok felnőttkori maximális testmérete közötti kapcsolat feltárására lineáris regressziót alkalmaztunk. A fajonként kiszámított élőhely-eltolódási értékek közül a legnagyobb értékeket (továbbiakban: *élőhely-eltolódás maximális értéke*) tekintettük függő változónak. A fajok felnőttkori maximális testméretére vonatkozó adatokat a saját kutatásunkban megfigyelt legnagyobb testhosszértékek, a FishBase (Froese & Pauly 2025, www.fishbase.se) adatbázisban, valamint magyar és nemzetközi szakkönyvekben (Györe 1995, Harka & Sallai 2004, Kottelat & Freyhof 2007, Pintér 2015) közölt adatok felhasználásával gyűjtöttük össze (13. melléklet). Az adott fajhoz tartozó maximális felnőttkori testméretértéket az egyes forrásokból kinyert felnőttkori maximális testhosszértékek átlagának kiszámításával kaptuk meg. Az így kapott fajonkénti maximális felnőttkori testhosszértékek átlagának természetes alapú logaritmusát adta a független változót a lineáris regressziós modellben.

A statisztikai elemzéseket R környezetben (R 3.4.0 verzió) (R Core Team 2022) végeztünk, $\alpha = 0,05$ szignifikanciaszinten, a következő R csomagok használatával: Vegan 2.6-4 verzió (Oksanen et al. 2022), Mixtools 1.2.0 verzió (Benaglia et al. 2009), Mclust 6.0.0 verzió (Scrucca et al. 2016), és Selectapref 0.1.2 verzió (Richardson 2020).

5. EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGBESZÉLÉSE

5.1. Faunisztikai felmérés során kimutatott halfajok

A négy vízfolyáson végzett halfaunisztikai felmérés során a 21 mintavételi helyszínről összesen 18 halfaj jelenlétét mutattuk ki, melyek közül egy faj, a sebes pisztráng a Tarna vízfolyásra új fajnak tekinthető. Ezenfelül küszdomolykó hibridek (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) (Harka et al. 2009, Harka & Szepesi 2009, Sály et al. 2010) is kézre kerültek. A legtöbb fajt (13 fajt) a Kápolna_1 és Kápolna_2 jelzésű mintavételi szakaszokról, míg a legkevesebb fajt (két fajt) a Parádfürdő_2 jelzésű mintavételi helyen detektáltuk. A legtöbb egyed az aldebrői mintavételi szakaszon (1 664 példány), míg a legkevesebbet (101 példány) az istenmezejei mintavételi szakaszon fogtuk. A fogások zömét az összesen fogott 12 111 halegyed közül a legtöbb helyről (21 mintavételi hely) és a legnagyobb egyedszámban (3 051 példány) a fejes domolykó adta (1a. és 1b. táblázatok).

A Tarna középső dombvidéki szakaszáról (Kál és Sirok között) összesen 18 halfaj (bodorka, vörösszárnú keszeg [*Scardinius erythrophthalmus*], nyúldomolykó, fejes domolykó, szélhajtó küsz, sujtásos küsz, karikakeszeg [*Blicca bjoerkna*], dévérkeszeg [*Abramis brama*], fenékjáró küllő [*Gobio gobio* complex], kínai razbóra [*Pseudorasbora parva*], szivárványos ökle [*Rhodeus amarus*], ezüstkárász [*Carassius gibelio*], kövicsík, vágócsík [*Cobitis elongatoides* complex], sebes pisztráng, sügér [*Perca fluviatilis*], folyami géb, tarka géb) és küszdomolykó egyedek jelenlétét észleltük. A felső vízgyűjtő szintén dombvidéki részén a Ceredi-Tarnán összesen hét fajt detektáltunk: fejes domolykó, sujtásos küsz, fenékjáró küllő, kínai razbóra, kövicsík, vágócsík, sügér. A vízfolyás felső, már középhegységi részén, a Parádi-Tarnán összesen öt faj (fejes domolykó, sujtásos küsz, karikakeszeg, fenékjáró küllő, kövicsík), míg a Parádi-Tarnába torkolló Ilona-patakon már csak négy faj (fejes domolykó, sujtásos küsz, fenékjáró küllő, kövicsík) jelenlétét észleltük (1a. és 1b. táblázatok).

1a. táblázat: A 2018-ban végzett halfaunisztikai felmérés eredménye. Az oszlopok mintavételi helyenkénti bontásban a fogott fajok egyedszámait valamint a mintavételi helyenkénti összegyedszámot és fajszámot tartalmazzák. Az alsó két sorban a fajokhoz tartozó összegyedszám és a fajok térbeli detektálási gyakorisága (azaz a mintavételi helyek száma, ahol jelen volt a faj) található. A táblázat nem teljes, az oszlopok további fajokkal az 1b. táblázatban folytatódnak.

Mintavételi hely azonosítója vízfolyásonkénti bontásban	bodorka	vörösszárnnyú keszeg	nyúl domolykó	fejes domolykó	szélhajtó kűsz	sujtásos kűsz	karikakeszeg	dévérikeszeg	fenékjáró kűllő	kínai razbóra	szivárványos ökle
<i>Tarna</i>											
Kál	4		25	151	57	64			5		225
Kompolt	13		5	226	26	8			56		209
Kápolna_1	11		7	161	75	51		1	51	1	300
Kápolna_2	9		65	337	268	332		1	24	3	357
Tófalú			3	231	27	88			26		314
Aldebrő			79	262	138	428			210		462
Feldebrő			3	142	35	116			150		76
Verpelét_1		1	5	197	215	419	1		97		130
Verpelét_2				65	110	79			57		149
Verpelét_3				79	38	173			58		19
Tarnaszentmária				82	23	201			100		
Sirok_1				88	30	147			123		
<i>Ceredi-Tarna</i>											
Sirok_2				173		72			29		
Sirok_3				39		74			55		
Pétervására				39		54			90	19	
Istenmezeje				21		3			65		
<i>Parádi-Tarna</i>											
Recsk				190		288	1		152		
Parád_1				54		112			46		
Parád_2				144		6					
<i>Ilona-patak</i>											
Parádfürdő_1				306		67			48		
Parádfürdő_2				64							
Totál egyedszám	37	1	192	3 051	1 042	2 782	2	2	1 442	23	2 241
Térbeli detektálási gyakoriság	4	1	8	21	12	20	2	2	19	3	10

1b. táblázat: A 2018-ban végzett halfaunisztikai felmérés eredménye. Az oszlopok mintavételi helyenkénti bontásban a fogott fajok egyedszámait valamint a mintavételi helyenkénti összegegyedszámot és fajszámot tartalmazzák. Az alsó két sorban a fajokhoz tartozó összegegyedszám és a fajok térbeli detektálási gyakorisága (azaz a mintavételi helyek száma, ahol jelen volt a faj) található. A táblázat nem teljes, az oszlopok az 1a. táblázat folytatásai.

Mintavételi hely azonosítója vízfolyásonkénti bontásban	ezüstkárász	kövicsík	vágócsík	sebes pisztráng	sügér	folyami géb	tarka géb	küszdomolykó hibrid	Totál egyedszám	Totál fajszám
<i>Tarna</i>										
Kál			15			8	1		555	10
Kompolt			93			28	8	1	673	10
Kápolna_1		4	38			8	6		714	13
Kápolna_2		2	67			10	13	1	1 489	13
Tófalú		1	73			9	31		803	10
Aldebrő		12	33			4	35	1	1 664	10
Feldebrő		47							569	7
Verpelét_1	1	13	31						1 110	11
Verpelét_2		2	9	1					472	8
Verpelét_3		37	2						406	7
Tarnaszentmária		36	3						445	6
Sirok_1		5	24		1				418	7
<i>Ceredi-Tarna</i>										
Sirok_2									274	3
Sirok_3									168	3
Pétervására		55	16		1				274	7
Istenmezeje		10	2						101	5
<i>Parádi-Tarna</i>										
Recsk		51							682	5
Parád_1		48							260	4
Parád_2		184							334	3
<i>Ilona-patak</i>										
Parádfürdő_1		130							551	4
Parádfürdő_2		85							149	2
Totál egyedszám	1	722	406	1	2	67	94	3	12 111	
Térbeli detektálási gyakoriság	1	17	13	1	2	6	6	3		

5.2. Térbeli és időbeli észlelési gyakoriságok változása

A vizsgálatokra kiválasztott 42 forrásmunka és a doktori kutatás saját faunisztikai felmérésének adatai együtt a teljes vizsgálati időszakra vonatkozóan (1979–2019) a három vizsgált vízfolyás együttesére összesen 41 faj és küszdomolykó hibridek észleléséről adtak információt, és összesen 33 észlelési helyet azonosítottunk (Tarna: 39 faj és küszdomolykó

hibrid, 18 lokalizáció; Ceredi-Tarna 14 faj, kilenc lokalizáció; Parádi-Tarna 14 faj, hat lokalizáció). Továbbá két olyan faj (compó, réti csík) észlelését jelezték a forrásmunkák, amelyek esetében nem lehetett egyértelműen beazonosítani, hogy a Tarnából vagy a Ceredi-Tarnából kerültek-e elő a fajok jelenlétét igazoló példányok (14. és 19. melléklet).

Az első időszakra (1979–1986) vonatkozóan tíz forrásmunka 20 halfaj jelenlétéről tett említést, és 15 egyedi észlelési helyet lehetett beazonosítani (15. és 19. melléklet) (Tarna: 18 faj, nyolc lokalizáció; Ceredi-Tarna: három faj, három lokalizáció; Parádi-Tarna: két faj, négy lokalizáció). Azonban két faj (jászkeszeg [*Leuciscus idus*], süllő [*Sander lucioperca*]) pontos észlelési helye nem szerepelt a forrásmunkákban, csupán a vízfolyás neve. A második időszakra (1988–1999) hét forrásmunka 19 faj előfordulásáról közölt adatokat, és csupán öt észlelési helyet lehetett beazonosítani (Tarna: 12 faj, négy lokalizáció; Ceredi-Tarna: három faj, egy lokalizáció; Parádi-Tarna: ezen időszakra nem közöltek halfaunisztikai információt) (16. és 19. melléklet). Viszont öt faj (ezüstkárász, sügér, szivárványos ökle, vágó durbincs [*Gymnocephalus cernua*], vörösszárnyú keszeg) észlelési helye nem került megemlítésre. A harmadik időszakot (2000–2009) illetően már 19 forrásmunka alapján 23 egyedi észlelési helyet lehetett azonosítani, és 33 halfaj és küszdomolykó hibrid egyedek előfordulását jelezték (17. és 19. melléklet) (Tarna: 29 faj, 14 lokalizáció; Ceredi-Tarna: kilenc faj, négy lokalizáció; Parádi-Tarna: tíz faj, öt lokalizáció). De négy faj (barna törpeharcsa [*Ameiurus nebulosus*], compó, ponty [*Cyprinus carpio*], réti csík) esetében csupán a vízfolyásokban való jelenlétüket említették a források. A negyedik időszakra (2010–2019) 20 forrásmunka, valamint saját faunisztikai adataink tartalmaztak információt a vizsgált vízfolyások halairól. Összesen 35 faj és küszdomolykó hibrid egyedek jelenléte igazolódott (18. és 19. melléklet) 26 észlelési lokalizációról (Tarna: 35 faj, 14 lokalizáció; Ceredi-Tarna: 11 faj, hét lokalizáció; Parádi-Tarna: 11 faj, öt lokalizáció).

Össességében a három vizsgált vízfolyásból együttesen 41 halfaj és a küszdomolykó hibrid egyedek jelenléte tekinthető igazoltnak a teljes vizsgálati időszakra vonatkozóan. A három vízfolyásból kimutatott 41 halfajból 34 faj őshonos és hét faj idegenhonos. Tizenhárom faj áll természetvédelmi oltalom alatt, amelyek közül 12 faj védett és egy faj fokozottan védett. A 41 halfajból kilenc pedig az Európai Unió számára közösségi jelentőségű, ún. Natura 2000-es faj (20. melléklet).

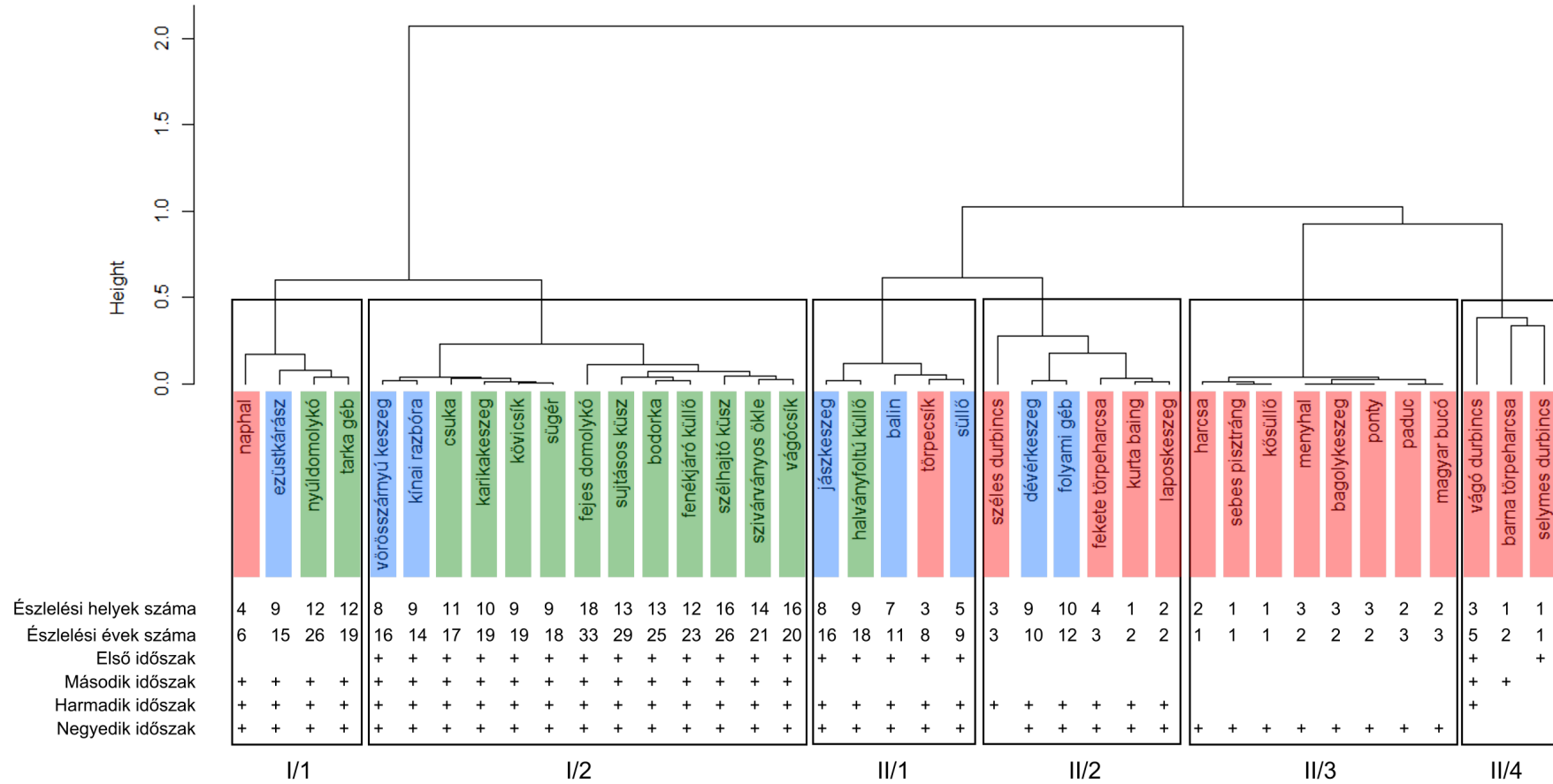
5.2.1. Halfajok faunisztikai integritása

5.2.1.1. Tarna

A hierarchikus osztályozás alapján a Tarnából kimutatott halfajok két nagycsoportba rendeződtek, melyeken belül további hat alcsoport különült el: az első nagycsoporton (I) belül két alcsoport (I/1, I/2), a második nagycsoporton (II) belül pedig négy alcsoport (II/1, II/2, II/3, II/4). Az első alcsoportba (I/1) négy faj tartozott, közös jellemzőjük, hogy mindannyiuknak a második, a harmadik és a negyedik időszakból közöltek észlelési információt a források. Az észlelési helyek (4–12) és észlelési évek számát (6–26) tekintve az alcsoport meglehetősen heterogén volt. A második (I/2) alcsoportba 13 faj tartozott, melyek közös jellemzője, hogy mind a négy vizsgálati időszakból volt róluk észlelési adat, az észlelési helyek száma 8–18 között, az észlelési évek száma pedig 14–33 között változott (1. ábra).

A második nagycsoportba tartozó első alcsoportba (II/1) öt faj sorolódott. Az alcsoport tagjainak közös jellemzője, hogy az első, a harmadik és negyedik időszakból voltak észlelési adataik. Az észlelési helyek száma 3–9 között, az észlelési évek száma pedig 8–18 között változott. A második alcsoportba (II/2) hat faj rendeződött, melyek mindegyikét (a széles durbincs kivételével) a harmadik és negyedik időszakból jelezték a források, az észlelési helyek száma 1–10 között, az észlelési évek száma pedig 2–12 között változott. A harmadik alcsoportba (II/3) nyolc faj sorolódott. A csoportba tartozó fajokról csupán a negyedik időszakból volt észlelési adat, az észlelési évek és észlelési helyek száma egyaránt alacsony volt (1–3). A negyedik alcsoportba (II/4) három faj tartozott, és az észlelési időszakok tekintetében az előbbi alcsoportokhoz képest heterogénebb volt, valamint az alcsoport tagjainak viszonylag kevés helyről (1–3) és kevés évből (egy, kettő, öt) volt észlelési adata (1. ábra).

A faunaintegritási pontérték alapján 14 faj a faunába szorosan integrálódott, nyolc faj a lazán integrálódott, és 17 faj pedig a nem integrálódott, alkalmi kategóriába sorolódott (2. táblázat, 21. melléklet: 21/a. ábra).



1. ábra: A Tarnában észlelt halfajok időbeli és térbeli előfordulási gyakoriságuk alapján készített hierarchikus osztályozás (Gower-index, Ward-féle algoritmus). A bekeretezett részek és az alattuk lévő azonosítók a két nagycsoporton belüli alcsoportokat jelölik, amelyekbe a fajok az osztályozás során rendeződtek. A fajok nevei alatti sorokban a fajokhoz tartozó észlelési helyek és észlelési évek száma van feltüntetve, valamint az, hogy a fajoknak a négy vizsgálati időszak közül melyikből volt észlelési adatuk. A fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával kapott faunaintegrációs értékük alapján a faunába szorosan integrálódott fajok zöld, a faunába lazán integrálódott fajok kék, és a faunába nem integrálódott fajok piros színnel vannak jelölve.

2. táblázat: A Tarna halfajainak faunaintegrációja. Az oszlopok a fajok magyar neveit, a fajokhoz tartozó faunaintegrációs értéket és az értékhez tartozó faunaintegrációs kategóriát tartalmazzák. A faunaintegrációs értéket a fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával számítottuk ki. A fajok a faunaintegrációs értékeik szerinti csökkenő sorrendbe vannak rendezve.

Faj	Faunaintegrációs érték	Faunaintegrációs kategória
fejes domolykó	2,000	szorosan integrálódott
szélhajtó küsz	1,677	szorosan integrálódott
sujtásos küsz	1,601	szorosan integrálódott
vágócsik	1,495	szorosan integrálódott
bodorka	1,480	szorosan integrálódott
nyúldomolykó	1,455	szorosan integrálódott
szivárványos ökle	1,414	szorosan integrálódott
fenékjáró küllő	1,364	szorosan integrálódott
tarka géb	1,242	szorosan integrálódott
karikakeszeg	1,131	szorosan integrálódott
csuka	1,126	szorosan integrálódott
kövicsík	1,076	szorosan integrálódott
halványfoltú küllő	1,045	szorosan integrálódott
sügér	1,045	szorosan integrálódott
ezüstkárász	0,955	lazán integrálódott
jászkeszeg	0,929	lazán integrálódott
vörösszárnú keszeg	0,929	lazán integrálódott
kínai razbóra	0,924	lazán integrálódott
folyami géb	0,919	lazán integrálódott
dévérkeszeg	0,803	lazán integrálódott
balin	0,722	lazán integrálódott
süllő	0,551	lazán integrálódott
törpecsík	0,409	nem integrálódott
naphal	0,404	nem integrálódott
vágó durbincs	0,318	nem integrálódott
fekete törpeharcsa	0,313	nem integrálódott
széles durbincs	0,258	nem integrálódott
menyhal	0,227	nem integrálódott
ponty	0,227	nem integrálódott
bagolykeszeg	0,227	nem integrálódott
magyar bucó	0,202	nem integrálódott
paduc	0,202	nem integrálódott
laposkeszeg	0,172	nem integrálódott
harcsa	0,141	nem integrálódott
barna törpeharcsa	0,116	nem integrálódott
kurta baing	0,116	nem integrálódott
kősüllő	0,086	nem integrálódott
selymes durbincs	0,086	nem integrálódott
sebes pisztráng	0,086	nem integrálódott

5.2.1.2. Ceredi-Tarna

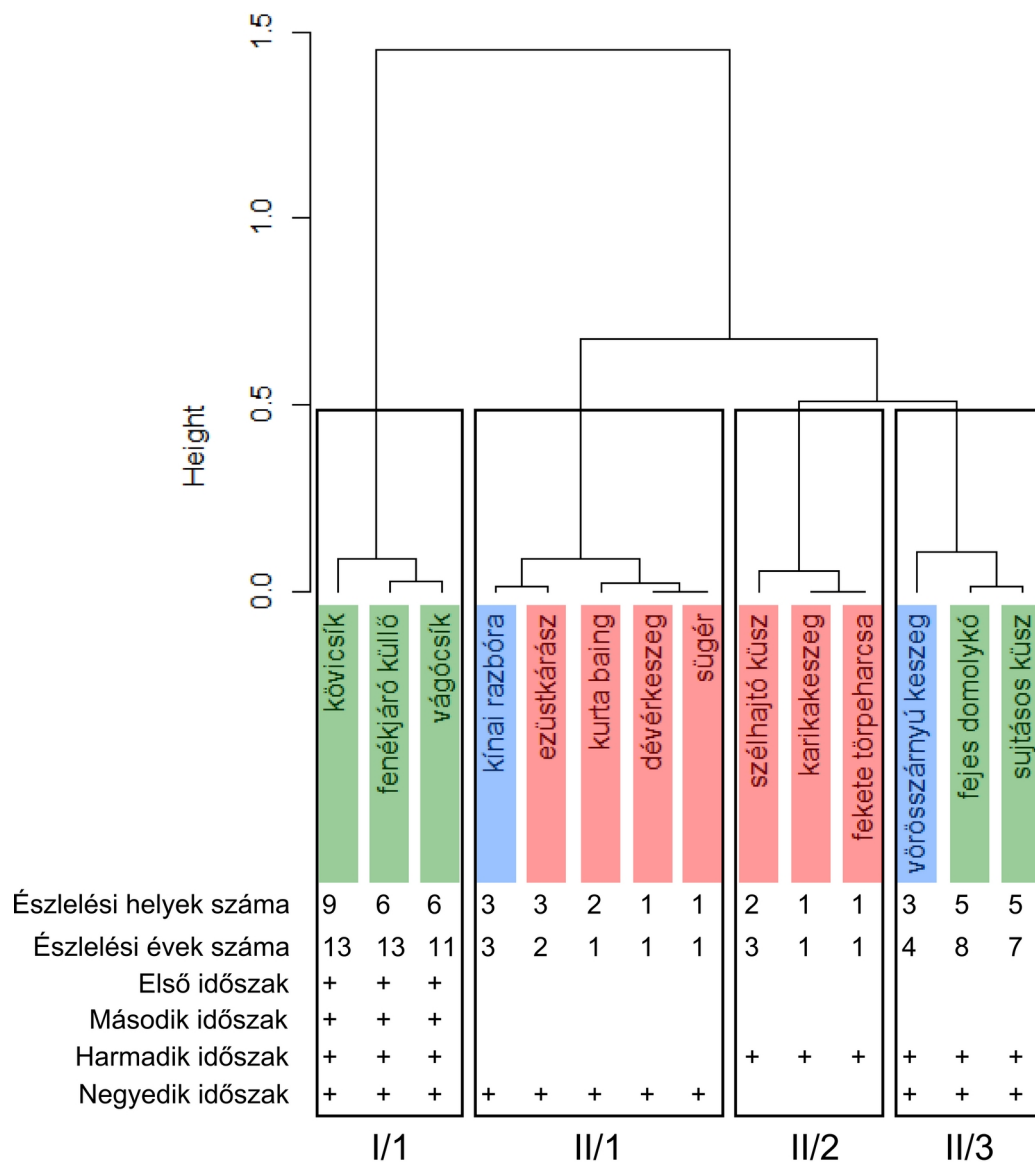
A hierarchikus osztályozás eredményeként a Ceredi-Tarna halai is két nagycsoportba (I, II) rendeződtek, amelyek további négy alcsoportra tagolódtak. Az első nagycsoportba csak egy alcsoport tartozott (I/1), amelyet három faj alkotott. Közös jellemzőjük, hogy mind a négy vizsgálati időszakból volt róluk információ, és a többi három alcsoporthoz (II/1, II/2 és II/3) képest valamelyest magasabb volt az észlelési helyeik (6–9), illetve észlelési éveik (11–13) száma (2. ábra).

A második nagycsoport három alcsoportra tagolódtott (II/1, II/2, II/3). Az első alcsoportot (II/1) öt faj alkotta. Közös jellemzőjük, hogy csak a negyedik vizsgálati időszakból mutatták ki őket, kevés észlelési helyről és évből (1–3 lokalizáció és év). A második alcsoportba (II/2) három faj sorolódott, amelyeket csak a harmadik vizsgálati időszakban észleltek, szintén kevés helyről (egy és kettő) és évből (egy és három). A harmadik alcsoportba (II/3) ugyancsak három faj tartozott, amelyeket a harmadik és a negyedik időszakban detektáltak. Térbeli (három és öt hely) és időbeli (négy, hét és nyolc év) észlelési gyakoriságuk az előbbi alcsoportokhoz képest köztes mértékű volt (2. ábra).

A faunaintegrítási kategóriák közül a faunába szorosan integrálódott kategóriába öt faj, a lazán integrálódott kategóriába kettő faj, míg a nem integrálódott kategóriájába hét faj került (3. táblázat és 21. melléklet: 21/b. ábra).

3. táblázat: A Ceredi-Tarna halfajainak faunaintegrítása. Az oszlopok a fajok magyar neveit, a fajokhoz tartozó faunaintegrítási értéket és az értékhez tartozó faunaintegrítási kategóriát tartalmazzák. A faunaintegrítási értéket a fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával számítottuk ki. A fajok a faunaintegrítási értékeik szerinti csökkenő sorrendbe vannak rendezve.

Faj	Faunaintegrítási érték	Faunaintegrítási kategória
kövicsík	2,000	szorosan integrálódott
fenékjáró küllő	1,667	szorosan integrálódott
vágócsík	1,513	szorosan integrálódott
fejes domolykó	1,171	szorosan integrálódott
sujtásos kűsz	1,094	szorosan integrálódott
vörösszárnýú keszeg	0,641	lazán integrálódott
kínai razbóra	0,564	lazán integrálódott
ezüstkárász	0,487	nem integrálódott
szélhajtó kűsz	0,453	nem integrálódott
kurta baing	0,299	nem integrálódott
sügér	0,188	nem integrálódott
fekete törpeharcsa	0,188	nem integrálódott
dévérkeszeg	0,188	nem integrálódott
karikakeszeg	0,188	nem integrálódott



2. ábra: A Ceredi-Tarnában észlelt halfajok időbeli és térbeli előfordulási gyakoriságuk alapján készített hierarchikus osztályozás (Gower-index, Ward-féle algoritmus). A bekeretezett részek és az alattuk lévő azonosítók a két nagycsoporton belüli alcsoportokat jelölik, amelyekbe a fajok az osztályozás során rendeződtek. A fajok nevei alatti sorokban a fajokhoz tartozó észlelési helyek és észlelési évek száma van feltüntetve, valamint az, hogy a fajoknak a négy vizsgálati időszak közül melyikből volt észlelési adatuk. A fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával kapott faunaintegritási értékük alapján a faunába szorosan integrálódott fajok zöld, a faunába lazán integrálódott fajok kék, és a faunába nem integrálódott fajok piros színnel vannak jelölve.

5.2.1.3. Parádi-Tarna

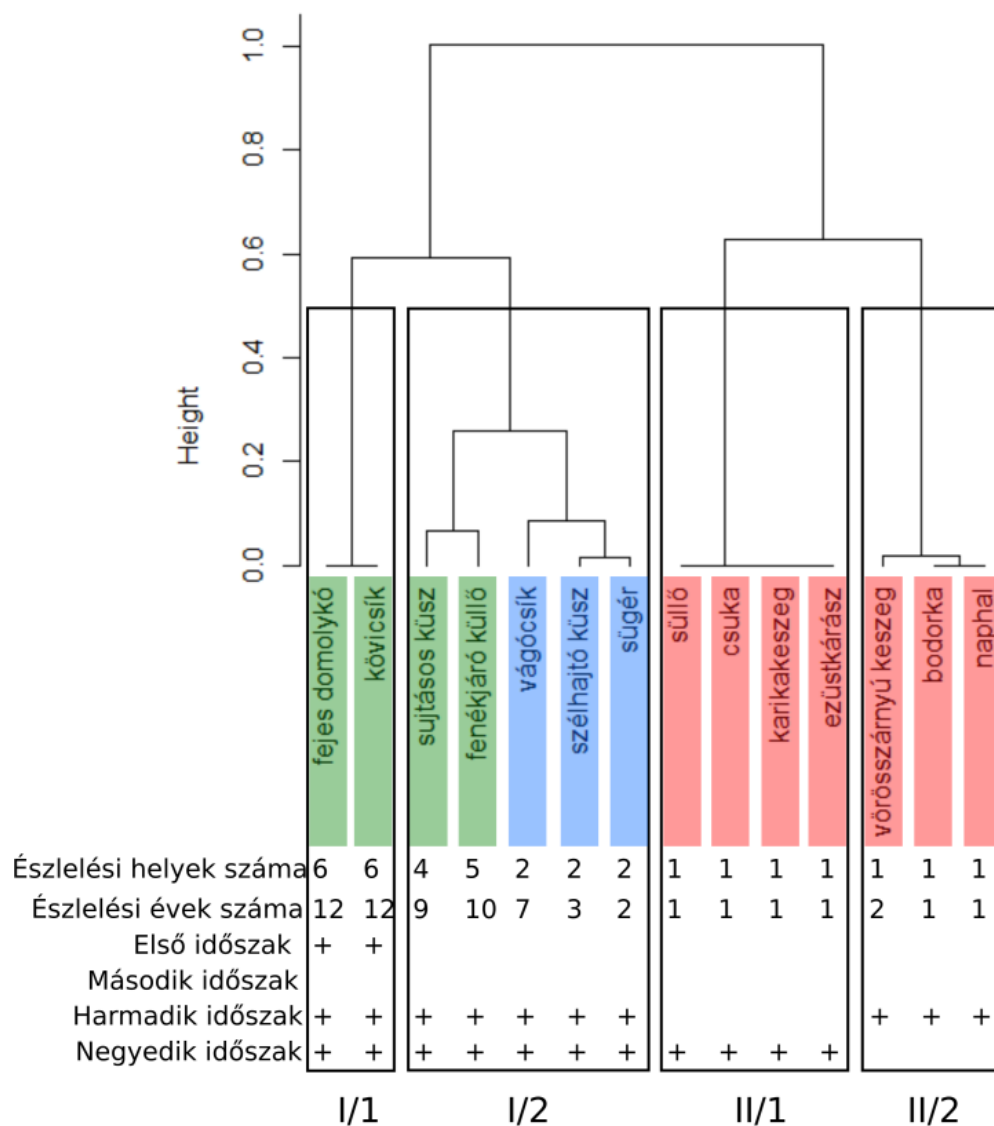
A halfajok a térbeli és időbeli észlelési mintázatuk alapján ez esetben is két nagycsoportra különültek el (I, II), amelyeken belül további két-két alcsoport körvonalazódott. Az első nagycsoport első alcsoportjába (I/1) csupán kettő faj tartozott, melyekhez egymással teljesen megegyező észlelési mintázat tartozott: első, harmadik és negyedik időszakban észlelték hat lokalizációról és 12 évből. A második alcsoportba (I/2) tartozó öt fajt csak a harmadik és a negyedik időszakból észlelték, ám a lokalizációk (kettő, négy, öt) és észlelési évek száma (2–10) fajonként eltért (3. ábra).

A második nagycsoport első alcsoportjába (II/1) tartozó négy faj észlelési mintázatai is egységesek voltak, térben és időben egyaránt ritka előfordulásúak voltak: csak a negyedik időszakban észlelték a fajokat egyetlen lokalizációról és évből. A második alcsoportba (II/2) sorolódott három faj csak a harmadik időszakban, csupán egyetlen helyről és egy, illetve kettő évben észlelték (3. ábra).

A faunaintegrációs pontértéket tekintve, a szorosan integrálódott kategóriába négy faj, a lazán integrálódott kategóriába három faj, a nem integrálódott kategóriába pedig hét faj tartozott (4. táblázat és 21. melléklet: 21/c. ábra).

4. táblázat: A Parádi-Tarna halfajainak faunaintegrációja. Az oszlopok a fajok magyar neveit, a fajokhoz tartozó faunaintegrációs értéket és az értékhez tartozó faunaintegrációs kategóriát tartalmazzák. A faunaintegrációs értéket a fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával számítottuk ki. A fajok a faunaintegrációs értékeik szerinti csökkenő sorrendbe vannak rendezve.

Faj	Faunaintegrációs érték	Faunaintegrációs kategória
kövicsík	2,000	szorosan integrálódott
fejes domolykó	2,000	szorosan integrálódott
fenékjáró küllő	1,667	szorosan integrálódott
sujtásos kűsz	1,417	szorosan integrálódott
vágócsík	0,917	lazán integrálódott
szélhajtó kűsz	0,583	lazán integrálódott
süger	0,500	lazán integrálódott
vörösszárnýú keszeg	0,333	nem integrálódott
süllő	0,250	nem integrálódott
naphal	0,250	nem integrálódott
csuka	0,250	nem integrálódott
ezüstkárász	0,250	nem integrálódott
karikakeszeg	0,250	nem integrálódott
bodorka	0,250	nem integrálódott



3. ábra: A Parádi-Tarnában észlelt halfajok időbeli és térbeli előfordulási gyakoriságuk alapján készített hierarchikus osztályozás (Gower-index, Ward-féle algoritmus). A bekeretezett részek és az alattuk lévő azonosítók a két nagycsoporton belüli alcsoportokat jelölik, amelyekbe a fajok az osztályozás során rendeződtek. A fajok nevei alatti sorokban a fajokhoz tartozó észlelési helyek és észlelési évek száma van feltüntetve, valamint az, hogy a fajoknak a négy vizsgálati időszak közül melyikből volt észlelési adatuk. A fajok időbeli és térbeli relatív észlelési gyakoriságok összeadásával kapott faunaintegritási értékük alapján a faunába szorosan integrálódott fajok zöld, a faunába lazán integrálódott fajok kék, és a faunába nem integrálódott fajok piros színnel vannak jelölve.

5.2.2. Eredmények értékelése: Fajok faunába való integrálódottságának szintje és a halfauna változásai

Az észlelési mintázatok hierarchikus osztályozása és a fajok faunaintegritási értékei alapján a Tarna halfaunája egyaránt tartalmazott mindhárom előre definiált integrálási szintbe (szorosan integrálódott, lazán integrálódott és alkalmi, vagyis nem integrálódott) sorolható fajokat. Az I. nagycsoport nagyrészt az állandó, a vízfolyást elsődlegesen jellemző fajokat foglalta magába. A térben és időben gyakori előfordulású fajok (pl. bodorka, fejes domolykó, fenékjáró küllő, nyúldomolykó, sujtásos kűsz, szivárványos ökle, vágócsík) alkotják e csoport gerincét, míg a lazán integrálódott fajok (pl. balin, dévérkeszeg, jászkeszeg, süllő) jellemzően kevésbé állandó, de a vízfolyásban jelen lévő elemek. Ugyanakkor több faj besorolása részletesebb értelmezést igényel. A halványfoltú küllő az osztályozás szerint a II. nagycsoportba került, noha integritási értéke alapján a faunába szorosan integrálódott fajok közé tartozik. Hasonló eltérés figyelhető meg a folyami géb esetében is, amely első tarnai észlelése (2007) óta fokozatosan terjeszkedett a folyó hossz-szelvénye mentén, de későbbi megjelenése és rövidebb időszaka miatt alacsonyabb integritási értéket kapott, mint a korábban (1996) megjelent tarka géb. Mindazonáltal mindkét gébfaj stabil, Aldebrőig tartó állományokat alkot, így a folyami géb is a faunába szorosan integrálódott fajnak tekinthető. A törpecsík mind az osztályozás, mind az integritási érték alapján az alkalmi fajok közé sorolódott, azonban a Tarnában ismert kis egyedszámú, lokális populációja (Szepesi & Harka 2011a) alapján inkább a lazán integrálódott kategóriába illeszthető. A faj alacsony észlelési gyakorisága részben azzal magyarázható, hogy a populáció egy szűk, 20–25 fkm hosszú szakaszra korlátozódik, ahol nem minden vizsgálati időszakban és kevesebb évben végeztek mintavételt. A Tarna faunájának integrálódott tagjai térben sem egyenletesen oszlanak el. Egyes fajok a vízfolyás teljes hosszában előfordulnak, míg mások elterjedése a torkolat (pl. folyami géb, tarka géb) vagy a felvízi szakaszok (pl. kövicsík) irányába tolódik el. A korlátozott elterjedés oka lehet a fajok élőhely-specializációja, illetve a felvízi terjedést akadályozó műtárgyak jelenléte. A lazán integrálódott és nem integrálódott fajok egy részének (pl. balin, dévérkeszeg, harcsa, törpeharcsafajok, ponty) szórványos térbeli előfordulása valószínűleg a közeli halastavakkal való vízrajzi összeköttetéssel magyarázható. Ezen túlmenően több, időszakosan megjelenő faj (süllő, kősüllő, paduc, magyar bucó, vágó durbincs) a Zagyvából való felúszásuk révén is a Tarnába kerülhetett.

A Ceredi-Tarna esetében az osztályozás vegyesebb képet mutatott: míg az I. nagycsoportba főként az állandó fajok (fenékjáró küllő, kövicsík, vágócsík) kerültek, addig a II. nagycsoportba különböző integráltsági szintű fajok tartoztak. Az ellentmondások részben az alacsony

mintavételi lefedettségéből adódtak, amely a térbeli és időbeli észlelési gyakoriságok maximumát is korlátozta. Ennek következtében egyes fajok (pl. kínai razbóra, vörösszárnyú keszeg) a lazán integrálódott kategóriába kerültek, noha tényleges előfordulásuk ritka.

A Parádi-Tarna esetében az I. nagycsoportba a szorosan és a lazán integrálódott fajok, a II. nagycsoportba pedig a nem integrálódott fajok kerültek. A sügér, a szélhajtó kűsz és a vágócsík ugyan a faunába lazán integrálódottak kategóriába tartoztak, azonban a három faj közül valószínűleg csak a vágócsík tartozhat ténylegesen a szóban forgó kategóriába. Mivel csupán két észlelési helyről került elő, de hét észlelési évből, ezért elképzelhető, hogy a Tarnában élő törpecsíkhoz hasonlóan a vágócsík is egy szűk elterjedésű faj a Parádi-Tarnában. Ezzel szemben a másik két faj (sügér, szélható kűsz) viszonylag alacsony térbeli és időbeli előfordulási gyakorisága ellenére, azért sorolódhattak a lazán integrálódott kategóriába, mert a Ceredi-Tarnához hasonlóan ezen vízfolyás tekintetében is kevés volt az észlelési helyek és észlelési évek száma a feltehetően alacsony kutatottság miatt. Általánosságban mindhárom fajnál feltételezhető, hogy élőhelyi igényeiket inkább a Tarna alsóbb, dombvidéki szakaszain találják meg.

Mind a Ceredi-, mind a Parádi-Tarnában a lazán integrálódott kategóriába sorolható fajok egy részének (csuka, ezüstkárász, fekete törpeharcsa, sügér, vörösszárnyú keszeg) alkalmi megjelenése vélhetőleg a közeli horgászati hasznosítású víztározók vízfolyásokkal való összeköttetéseiével magyarázható.

Az eredmények értékelése alapján tehát a Tarna halfaunáját elsődlegesen jellemző, állandó fajai a bodorka, csuka, fejes domolykó, fenékjáró küllő, folyami géb, halványfoltú küllő, karikakeszeg, kövicsík, nyúldomolykó, sujtásos kűsz, sügér, szélhajtó kűsz, szivárványos ökle, tarka géb és a vágócsík; míg a faunát másodlagosan jellemző fajoknak a balin, dévérkeszeg, ezüstkárász, jászkeszeg, kínai razbóra, süllő, törpecsík és a vörösszárnyú keszeg tekinthetők; és csupán alkalmi előfordulásúak a bagolykeszeg, barna törpeharcsa, fekete törpeharcsa, harsca, kősüllő, kurta baing, laposkeszeg, magyar bucó, menyhal, naphal, paduc, ponty, sebes pisztráng, selymes durbincs, széles durbincs és a vágó durbincs. A Ceredi-Tarna halfaunáját elsődlegesen jellemző, állandónak tekinthető fajok a fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík, sujtásos kűsz és a vágócsík; míg alkalmi előfordulású a dévérkeszeg, ezüstkárász, fekete törpeharcsa, karikakeszeg, kínai razbóra, kurta baing, sügér, szélhajtó kűsz és a vörösszárnyú keszeg. A Parádi-Tarnában pedig állandó, a halfaunát elsődlegesen jellemző fajnak a fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík és a sujtásos kűsz tekinthető; a faunát másodlagosan jellemző fajnak

csak a vágócsík tűnik; és alkalmi előfordulásúak a bodorka, csuka, ezüstkárász, karikakeszeg, naphal, sügér, süllő, szélhajtó kűsz és a vörösszárnyú keszeg.

A kutatási intenzitás időbeli növekedésével emelkedett a három vízfolyásból kimutatott fajok száma is. A 2000. év előtt összesen 25, majd az ezredfordulót követően összesen már 40 volt az igazoltan kimutatott fajok száma. A kimutatott fajok számának növekedése vélhetően nem csupán a faunisztikai vizsgálatok számának és a mintavételi helyek általi lefedettség növekedésének, hanem az alkalmazott mintavételi módszerek változásának is együttes eredménye. A teljes vizsgálati időszakra (1979–2019) vonatkozóan mindhárom vízfolyás halfaunájában változások figyelhetők meg. Hét idegenhonos faj megjelenését észlelték: a kínai razbórárt 1979–1986 között, a barna törpeharcsát, ezüstkárászt, naphalat és a tarka gébet 1995–1997 között, a fekete törpeharcsát 2003-ban, és a folyami gébet pedig 2007-ben. A hét fajból öt napjainkig is előfordul a vízfolyások valamelyikében (legfőképpen a Tarnában). Azonban több olyan hazánkban őshonos faj (bagolykeszeg, compó, dévérkeszeg, harcsa, kősüllő, kurta baing, laposkeszeg, magyar bucó, menyhal, paduc, ponty, réti csík, sebes pisztráng, széles durbincs) jelenlétéről számoltak be, melyekről az ezredforduló előtt egyáltalán nem volt észlelési információ. Viszont ezekről az őshonos fajokról viszonylag kevés észlelési adattal rendelkezünk. A Ceredi-Tarnában az ezredfordulót követően 11 faj (dévérkeszeg, ezüstkárász, fejes domolykó, fekete törpeharcsa, karikakeszeg, kínai razbóra, kurta baing, sujtásos kűsz, sügér, szélhajtó kűsz, vörösszárnyú keszeg), a Parádi-Tarnában pedig 12 faj (bodorka, csuka, ezüstkárász, fenékjáró küllő, karikakeszeg, naphal, sujtásos kűsz, sügér, süllő, szélhajtó kűsz, vágócsík, vörösszárnyú keszeg) megjelenését észlelték. A barna törpeharcsának és a fekete törpeharcsának utolsó észlelési időpontjuk (2003, illetve 2011) óta újabb egyedei nem kerültek elő egyik vizsgált vízfolyásból sem. Hasonlóan a Tarna egy rövid szakaszán élő törpecsíkról 2012 óta újabb észlelési információ nincs, ezért felmerülhet a faj vízfolyásból való eltűnésének gyanúja, ám ennek tisztázása újabb adatok gyűjtését igényli. Szintén több mint tíz éve nincs észlelési adat a vágó durbincsről, amelyet a 2003-as és 2004-es utolsó észlelését megelőzően hét alkalommal is kimutattak a Tarna alsóbb szakaszán.

A faunaintegritási értékek alapján kapott integritási kategóriákba történt besorolással kapcsolatosan ki kell emelni, hogy a fajok diszkrét kategorizálása olykor nem tekinthető stabilnak. Mivel a fajok a térbeli és időbeli észlelési gyakoriságaik alapján az egyértelműen lazán integrálódott, alkalminak tekinthető (egy észlelési helyről egyetlen észlelési évből előkerült faj) és az egyértelműen szorosan integrálódott, állandónak tekinthető (a faj időbeli és térbeli előfordulási gyakorisága egyaránt maximális) kategóriák közötti skála mentén

rendeződnek egyfajta átmenetet mutatva, ezért a kategóriahatárok környékére eső fajok besorolása nagy mértékben függhet az adatsorban lévő észlelési helyek, illetve észlelési időpontok számától. Továbbá a faunaintegrációs érték nem csak olyan esetekben haladhatja meg a faunába szorosan integrálódott kategóriába történő besorolás alsó határértékét, ha a fajnak a térbeli észlelési gyakorisága eléri vagy meghaladja a maximális térbeli észlelési gyakoriság felét és az időbeli észlelési gyakorisága is eléri vagy meghaladja a maximális időbeli észlelési gyakoriság felét, hanem olyan esetekben is, amikor a fajnak legalább az egyik észlelési gyakorisági értéke kellően magas ahhoz, hogy a faj integritási értékét megnövelve már a szorosan integrálódott kategóriába tartozzon. Például, ha egy faj térbeli észlelési gyakoriságának értéke maximális, azonban az időbeli észlelési gyakorisága minimális, azaz csupán egy év során észlelik a fajt, akkor a pontértéke elérheti vagy meghaladhatja a szorosan integrálódott kategória értéktartományának alsó határát. Így annak ellenére, hogy a faj jelenlétét csak egyetlen évben észlelik, de mivel előfordulásáról az észlelési helyek mindegyikéről van adat, a faj a szorosan integrálódott kategóriába sorolódhat. Ugyanez a helyzet áll fenn fordított esetben is: ha egy faj időbeli észlelési gyakoriságának értéke maximális és a térbeli észlelési gyakorisága minimális, azaz csak egy helyről van észlelési adat, de minden mintavételi alkalommal detektálják a faj jelenlétét (22. melléklet). A leírt fiktív példák szélsőséges eseteket mutatnak be, melyekhez hasonló, ám nem ennyire szélsőséges esetek előfordulhatnak. Ilyen fajok lehetnek a térben gyakori előfordulású, ám időben ritkábban észlelt fajok (pl. alacsony detektálási valószínűség miatt), avagy időben gyakran észlelt, ám kevés helyről előkerülő, feltehetően szűk elterjedésű, vagy élőhely-specialista fajok. Ezért a kategóriahatárok közelébe eső pontértékkel rendelkező fajok faunaintegrációs szintjének megbízhatóbb megállapítása további, újabb adatok vizsgálatba történő bevonásával lehetséges. A fent leírtak mellett továbbá szem előtt kell tartani a faunaintegrációs érték alkalmazásával kapcsolatban, hogy a fajok faunaintegrációs érték alapján történő besorolásának megbízhatóságát a felhasznált adatok mennyisége (mintanagyság) ugyancsak befolyásolja. Ha kevés számú vizsgálati helyet és évet tartalmazó adatokon alapul az integritási érték számítása, az arányosítások miatt a fajok pontértékei csupán durva becsléseként értékelhetők, és a fajok tényleges integritási helyzetének megítéléséhez az integritási pontszám mellett egyéb szempontokat is célszerű figyelembe venni.

A faunisztikai információkat (is) tartalmazó publikációk adatainak másodlagos felhasználhatóságának szempontjából nagy jelentősége van az egységes adatközlésnek. Egységes faunisztikai közlés alatt azt értjük, hogy az adott kutatás céljai és alkalmazott módszertani eljárásai által meghatározott kontextustól függetlenül a természetesvízi haltani kutatások közleményei célzott információkat tartalmaznak. Erre vonatkozóan azt javasoljuk,

hogy a publikációkban a következő információk is feltüntetésre kerüljenek: a mintavétel körülményeit illetően a vizsgált víztest neve, a mintavételi hely és szakasz megjelölése és annak megközelíthetősége, a mintavétel dátuma és ideje, a mintavételi eszközök, a mintavételi ráfordítás, a környezeti háttérkörülmények a mintavétel idején, valamint a taxonómiai azonosítást végző szakemberek. A gyűjtött haladatokról pedig a fogott fajok magyar köznapi és tudományos nevét javasolt feltüntetni, a fajok egyedszámainak közlésekor pedig előnyben részesítendő a táblázatos forma.

A faunisztikai integritási érték kiegészítheti a hosszútávú szisztematikus faunisztikai monitorozásokból származó eredmények közlését és értelmezését. Vagyis az integritási értékmutató alkalmazása elsősorban a hosszú távú, szisztematikus térbeli és időbeli ismétléseket tartalmazó monitorozásokban lehet hasznos az egyes fajok előfordulási gyakoriságára vonatkozó gyors áttekintéshez, mivel mind az időbeli, mind a térbeli észlelési gyakoriságokat magába foglalja.

5.3. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége

5.3.1. Fogott fajok és faj-méretcsoportok

Kápolnánál (dombvidéki jellegű szakasz) összesen 18 halfaj 1 038 egyede, míg Bernecebarátinál (középhegységi jellegű szakasz) 10 halfaj 1 217 egyede került elő; a két helyszínen egyaránt előforduló fajok száma hat volt (23. melléklet). A módszertani részben leírt fajszelekciós eljárás kritériumainak 13 faj felelt meg, ezáltal csak ennyi faj egyedei kerültek méretcsoportosításra. Azonban a 13 méret szerint csoportosított faj közül két faj egyedeit (vágócsík és tarka géb) csak egyetlen méretcsoportba lehetett sorolni, mivel testhosszeloszlásuk unimodális volt (6. melléklet). A ritka méretcsoportok mintavételi helyszín-specifikus kizárása után a függő változók mátrixa Kápolnán 11 faj 24 méretcsoportját, míg Bernecebarátin hét faj 20 méretcsoportját tartalmazta (24. melléklet).

5.3.2. Méretcsoportosított halegyüttesek szempontjából releváns környezeti változók

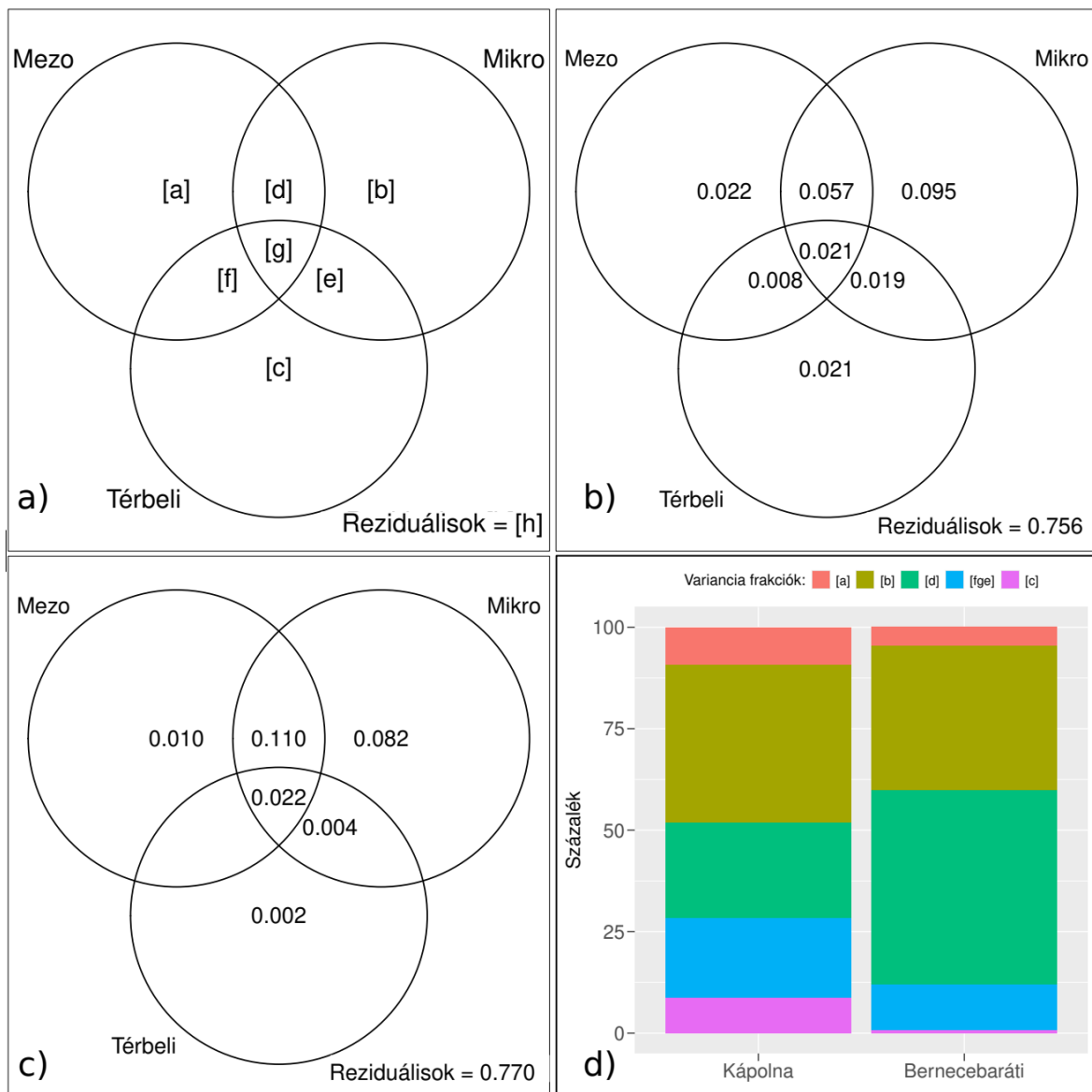
A Moran-féle sajátérték-analízisek eredményeként Kápolnán 55, Bernecebarátin pedig 47 térbeli MEM-változót (pozitív sajátértékkel) kaptunk. Ebből Kápolna esetében nyolc, Bernecebaráti esetében pedig kettő bizonyult jelentős térbeli kovariánsnak a forward szelekciós vizsgálat alapján. Az időbeli MEM-változók közül négy rendelkezett pozitív sajátértékkel

mindkét mintavételi helyszínen, azonban egyik sem bizonyult szignifikáns időbeli kovariánsnak. Következésképpen az időbeli kovariánsokat nem vettük figyelembe sem a varianciaparticionálás, sem a pRDA elemzések során. A habitat jellemzők közül Kápolna esetében hat transzekt változót (Tr_mélység, víztükörszélesség, Tr_sebesség, Tr_sebességAszim, Tr_szubmerz, partdallejtés) és öt folt változót (F_mélység, F_sebesség, F_szubmerz, parttáv, F_MD), míg Bernecebaráti esetében négy transzekt változót (Tr_mélység, Tr_sebesség, Tr_FR, víztükörszélesség) és hat folt változót (F_mélység, F_sebesség, F_FGR, F_mélységAszim, parttáv, F_FWD) használtunk fel a további elemzésekhez. Az élőhelyi változók nevét, azok fentebb látható rövidítését, valamint az adott változó térskáláját az 5. táblázat tartalmazza.

5.3.3. Mezo-skálájú tényezők, mikro-skálájú tényezők és a kovariánsok által magyarázott varianciarányadok

Összességében a teljes variancián belüli magyarázott variancia aránya mérsékelt volt, és nagyon hasonló a két vizsgált szakaszon. Kápolnán a teljes magyarázott variancia 24,4% volt. A teljes magyarázott varianciának a tisztán mezo-skálájú változók által magyarázott rész 9,02% ($df = 6$; F-statisztika = 1,477; p-érték = 0,004; korrigált R^2 -érték = 0,022), a tisztán mikro-skálájú változók által magyarázott rész 38,93% ($df = 5$; F-statisztika = 3,413; p-érték = 0,001; korrigált R^2 -érték = 0,095), a térbeli kovariánsok (térbeli MEM-ek) által tisztán magyarázott rész 8,61% ($df = 8$; F-statisztika = 1,350; p-érték = 0,01; korrigált R^2 -érték = 0,021), a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók által együttesen magyarázott varianciarész pedig 23,36% volt. A mezo-skálájú és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész 8,60%, a mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész 7,79%, és a mezo-skálájú, a mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott varianciarész pedig 8,61% volt (4. ábra). A teljes variancia három változócsoport által nem magyarázott része pedig 75,6% volt. Bernecebaráti pedig a teljes magyarázott varianciarész 22,96% volt. A teljes magyarázott varianciának a tisztán mezo-skálájú változók által magyarázott rész 4,36% ($df = 4$; F-statisztika = 1,189; p-érték = 0,097; korrigált R^2 -érték = 0,010), a tisztán mikro-skálájú változók által magyarázott varianciarész 35,71% ($df = 6$; F-statisztika = 2,553; p-érték = 0,001; korrigált R^2 -érték = 0,082), a térbeli kovariánsok által tisztán magyarázott varianciarész 0,87% ($df = 2$; F-statisztika = 1,102; p-érték = 0,329; korrigált R^2 -érték = 0,002), a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók által együttesen magyarázott varianciarány pedig 47,91% volt. A mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész 1,74%, és a mezo-skálájú, a mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott

varianciarész pedig 9,58% volt (4. ábra). A teljes variancia három változócsoport által nem magyarázott hányada pedig 77,0% volt.

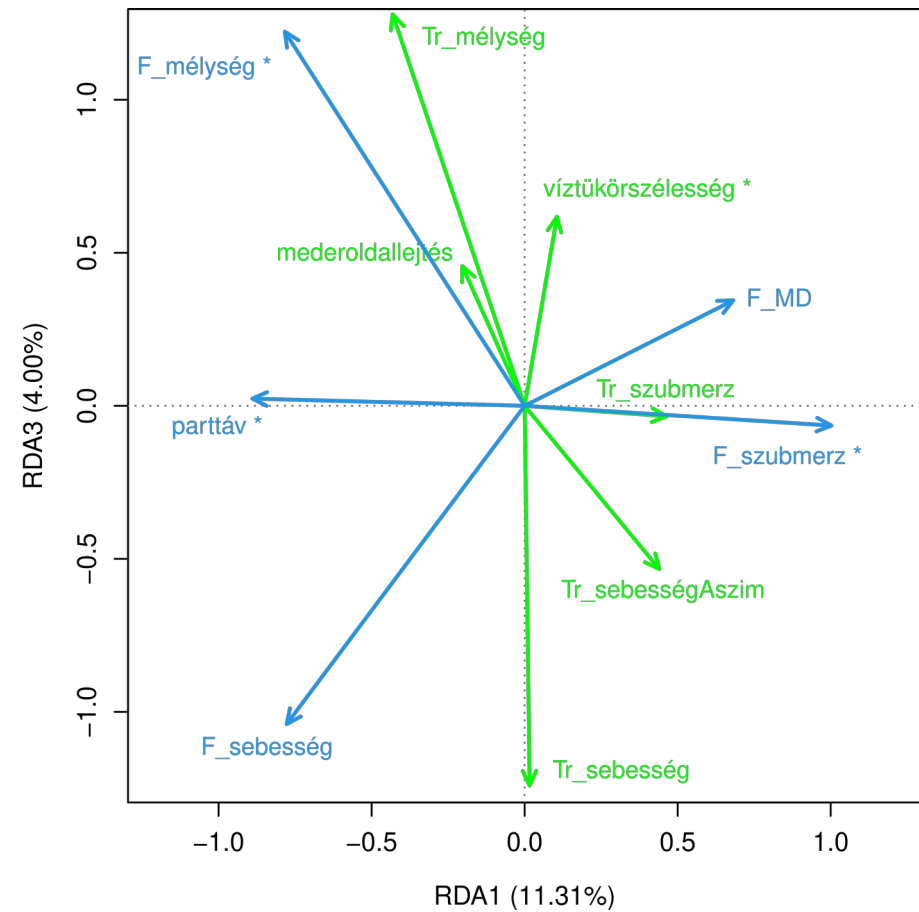
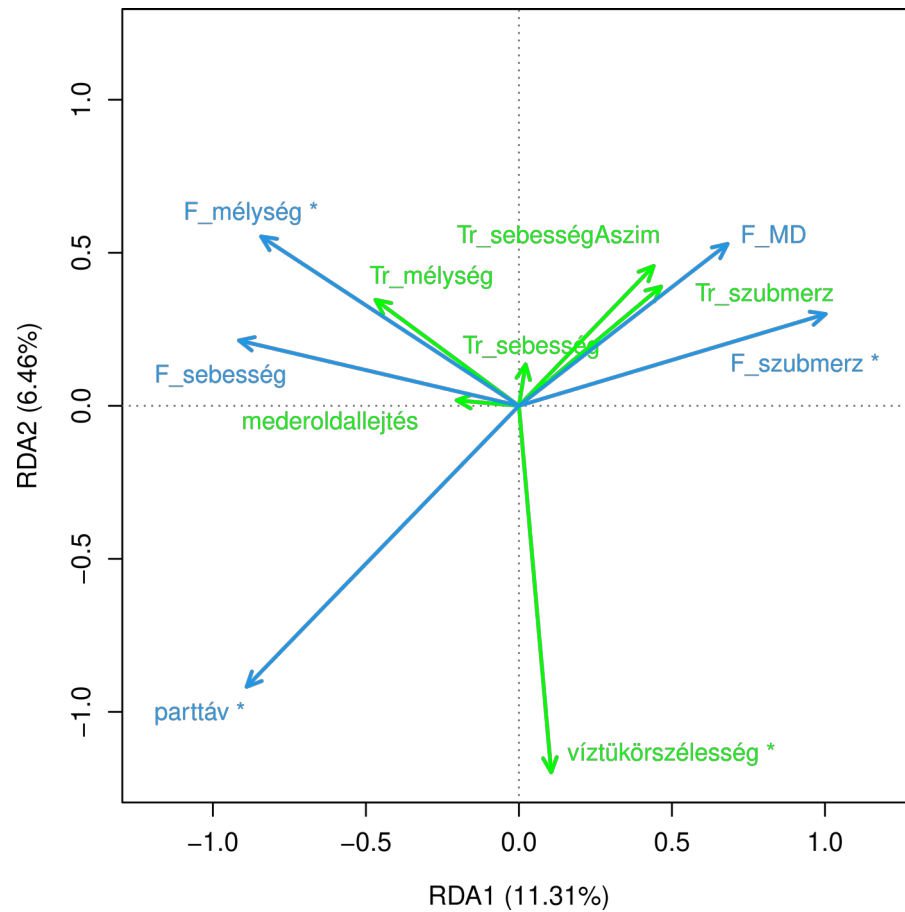


4. ábra: A mezo-térszkálájú, a mikro-térszkálájú és a térbeli kovariánsok faj-méretcsoportok vízfolyásszakaszon belüli térbeli eloszlási mintázatának relatív szerepére végzett varianciaparticionálás eredménye. a) A teljes variancia felosztásának általános ábrája: [a] a mezo-skálájú, [b] a mikro-skálájú, [c] a térbeli kovariánsok, [d] a mezo- és mikro-skálájú változók által együttesen magyarázott, [e] a mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész, [f] a mezo-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész, [g] a mezo-, a mikro-skálájú és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott rész, valamint [h] a teljes variancia nem magyarázott része, a reziduálisok. b) A teljes variancia megoszlása a kápolnai mintavételi helyen. c) A teljes variancia megoszlása a bernecebaráti mintavételi helyen. Az ábra [f]-el jelölt varianciarányánál nem szerepel szám a negatív érték miatt (-0,0004). Megjegyzés: sem Kápolna, sem Bernecebaráti tekintetében nem találtunk szignifikáns időbeli kovariánst. d) A teljes magyarázott variancia aránya (100%) Kápolna esetében 24,4%, Bernecebaráti esetében pedig 23% volt. A varianciarányokat jelölő színek mellett a jelen ábra „a) A teljes variancia felosztásának általános ábrája” részénél található.

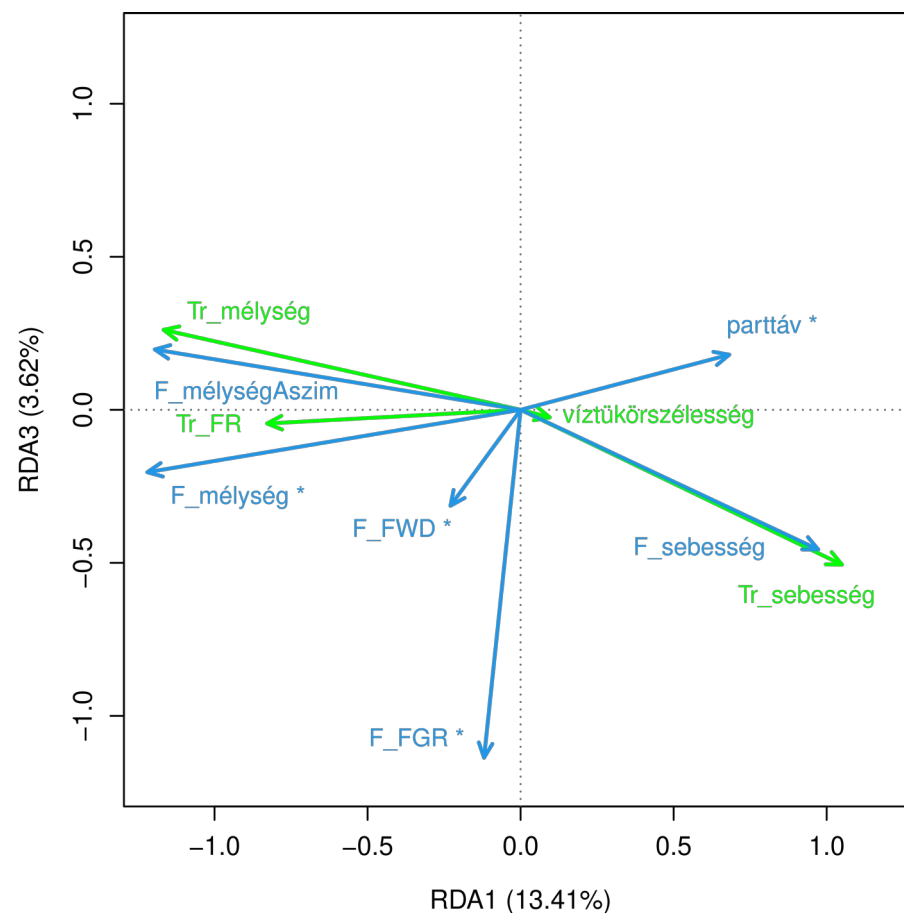
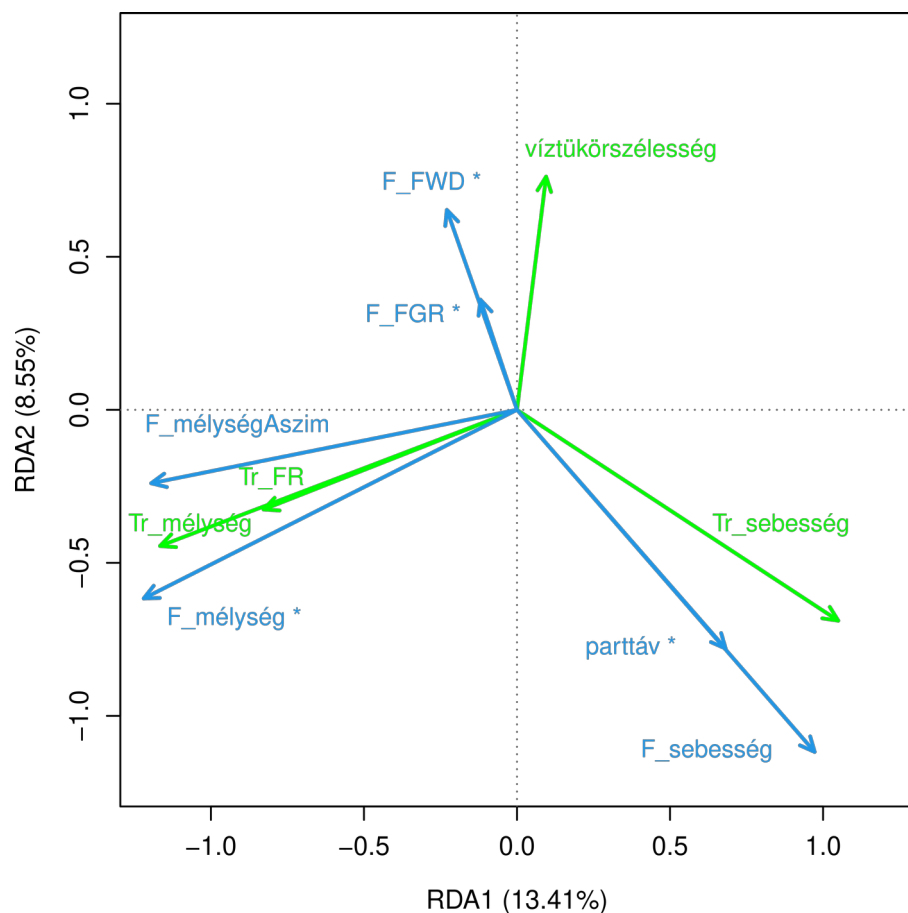
5.3.4. Hal–környezet asszociációk: hasonlóságok és különbségek

A térbeli kovariánsok hatásának kiszűrése után az élőhelyi változók együttesen a teljes variancia 23,7%-át magyarázták Kápolnán (korrigált $R^2 = 0,175$), illetve 28,0%-át Bernecebarátin (korrigált $R^2 = 0,202$). Mindkét helyszínen az RDA1, RDA2 és az RDA3 tengelyek voltak szignifikánsak a randomizációs tesztek szerint ($df = 1$; $4,210 \leq F\text{-statisztika} \leq 15,572$; $0,0002 \leq p\text{-érték} \leq 0,0198$). Kápolnán az RDA1 tengely az élőhelyfolt parttól való távolsága és a folton belüli vízsebesség, valamint a folton belüli szubmerz növényzet és a folton belüli lágyszárú növényi szerves törmelék változók által alkotott élőhelyi gradiensnek felelt meg. Az RDA2 tengelyen a víztükörszélesség és a folt parttól való távolsága alkotta az élőhelyi gradienst. Az RDA3 tengely mentén pedig egy vízsebesség–vízmélység gradiens rajzolódott ki, mely esetben mind a mezo-skálájú, mind a mikro-skálájú élőhelyi változók részt vettek e gradiens kialakításában (5. táblázat, 5. ábra). Bernecebarátin az RDA1 tengelyen egy a folton belüli vízmélység és mélységaszimmetria, valamint a mezo- és mikro-skálájú vízsebesség változók alkotta élőhelyi gradiens reprezentálódott. Az RDA2 tengely mentén az élőhelyi gradienst a folt parttól való távolsága és a foltszíni vízsebesség, valamint a víztükörszélesség változók alkották. Az RDA3 tengelyen pedig a mikroélőhely-folton belüli finom kavics aljzatfrakció gradiens ábrázolódott (5. táblázat, 6. ábra).

Általánosságban sok faj mutatott testméret-függő kapcsolatot az RDA tengelyekkel; vagyis a fajok egyes méretcsoportjai korreláltak egy adott RDA tengellyel, míg mások nem, és ez mindkét helyszínen egyaránt igaznak bizonyult (25. melléklet). A testméret-függő kapcsolatok bizonyos fajok tekintetében határozott (pl. folyami géb, Kápolna; fürge cselle, Bernecebaráti) vagy enyhe (pl. szélhajtó kűsz, Kápolna; kövicsík, Bernecebaráti) szeparációja volt megfigyelhető a fajkon belüli méretcsoportok között az RDA tengelyek alkotta ordinációs térben. Voltak azonban esetek, amikor egy faj minden méretcsoportja hasonló asszociációt mutatott egy adott RDA tengellyel. Például a szivárványos ökle pozitív kapcsolatot mutatott az RDA1 tengellyel Kápolnán, a kárpáti márna pedig negatívan asszociált az RDA1 tengellyel Bernecebarátin. Továbbá egy RDA tengely mentén előfordult fajok közötti szeparációs tendencia is (méretcsoportoktól függetlenül), például a sujtásos kűsz vs. szivárványos ökle RDA1 menti pozíciója, valamint a vágócsík vs. tarka géb és kövicsík RDA1 menti pozíciója a kápolnai mintavételi szakaszon (26. és 27. mellékletek).



5. ábra: A kápolnai mintavételi hely faj-méretcsoportjaira végzett parciális redundanciaanalízis ordinációs ábrái. Az ordinációs ábrákon a modell szerint szignifikáns RDA tengelyek és a zöld nyilakkal jelölt mezo- és a kék nyilakkal jelölt mikro-térszkálájú élőhelyi változók kapcsolata látható. Bal oldalon a változók RDA1 és RDA2, jobb oldalon az RDA1 és RDA3 tengelyekkel való kapcsolata látható. A tengelyek melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. A modell szerint szignifikáns változókat a változó neve mellett csillag jelöli. A változók ordinációs ábrákon feltüntetett nevei és a változók teljes neve az 5. táblázatban található. A faj-méretcsoportokkal készített ordinációs ábrák helytakarékosságra való tekintet okán az 26. mellékletben található



6. ábra: A bernecebaráti mintavételi hely faj-méretcsoportjaira végzett parciális redundanciaanalízis ordinációs ábrái. Az ordinációs ábrákon a modell szerint szignifikáns RDA tengelyek és a zöld nyilakkal jelölt mezo- és a kék nyilakkal jelölt mikro-térszkálájú élőhelyi változók kapcsolata látható. Bal oldalon a változók RDA1 és RDA2, jobb oldalon az RDA1 és RDA3 tengelyekkel való kapcsolata látható. A tengelyek melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. A modell szerint szignifikáns változókat a változó neve mellett csillag jelöli. A változók ordinációs ábrákon feltüntetett nevei és a változók teljes neve az 5. táblázatban található. A faj-méretcsoportokkal készített ordinációs ábrák az 27. mellékletben található.

5. táblázat: A faj-méretcsoportokra és az élőhelyi változókra készített parciális redundanciaanalízis (pRDA) modell eredményei a két mintavételi helyszín szerinti bontásban. Az oszlopokban az élőhelyi változók nevei, a változók modellben használt jelölése, és az adott változó térleptéke szerepel. A további oszlopokban a teljes variancia élőhelyi változók által magyarázott része, az élőhelyi változók által magyarázott varianciarányad marginális hatásainak permutációs tesztheinek p-értékei, a modellből származó szabadsági fokok (df) és F-statisztika értékek vannak. Az RDA1, RDA2 és RDA3 oszlopok az adott élőhelyi változó és az első három RDA tengely közötti Pearson-féle korrelációs koefficiens értékeket tartalmazzák.

Élőhelyi változó	Változó jelölése	Térlepték	Variancia	p-érték	df	F-statisztika	RDA1	RDA2	RDA3
<i>Kápolna (dombvidéki élőhely)</i>									
víztükörszélesség	víztükörszélesség	mezo	0,015	0,002	1	2,855	0,045	-0,438	0,232
mederoldallejtés	mederoldallejtés	mezo	0,009	0,077	1	1,607	-0,087	0,007	0,171
transzekt vízmélység	Tr_mélység	mezo	0,006	0,395	1	1,037	-0,201	0,127	0,522
transzekt vízsebesség	Tr_sebesség	mezo	0,006	0,351	1	1,081	0,009	0,049	-0,621
transzekt vízsebesség-aszimmetria	Tr_sebességAszim	mezo	0,008	0,114	1	1,490	0,188	0,167	-0,200
transzekt szubmerz növényzet	Tr_szubmerz	mezo	0,004	0,641	1	0,817	0,199	0,142	-0,013
parttól való távolság	parttáv	mikro	0,016	< 0,01	1	2,946	-0,381	-0,336	0,009
folt vízsebesség	F_sebesség	mikro	0,009	0,064	1	1,661	-0,391	0,078	-0,459
folt vízmélység	F_mélység	mikro	0,014	0,003	1	2,618	-0,360	0,202	0,493
folt MD	F_MD	mikro	0,008	0,100	1	1,527	0,292	0,193	0,129
folt szubmerz növényzet	F_szubmerz	mikro	0,017	0,001	1	3,156	0,429	0,110	-0,024
<i>Bernecebaráti (középhegységi élőhely)</i>									
víztükörszélesség	víztükörszélesség	mezo	0,006	0,362	1	1,084	0,042	0,307	-0,008
transzekt vízmélység	Tr_mélység	mezo	0,006	0,425	1	1,010	-0,511	-0,179	0,083
transzekt vízsebesség	Tr_sebesség	mezo	0,009	0,110	1	1,571	0,460	-0,278	-0,161
transzekt finom fás gyökérzet	Tr_FR	mezo	0,008	0,202	1	1,317	-0,363	-0,131	-0,014
parttól való távolság	parttáv	mikro	0,015	0,012	1	2,545	0,299	-0,314	0,057
folt vízsebesség	F_sebesség	mikro	0,008	0,150	1	1,449	0,426	-0,450	-0,145
folt vízmélység	F_mélység	mikro	0,023	0,001	1	3,863	-0,594	-0,276	-0,072
folt vízmélység aszimmetria	F_mélységAszim	mikro	0,007	0,241	1	1,279	-0,523	-0,097	0,063
folt finom kavics	F_FGR	mikro	0,016	0,005	1	2,745	-0,052	0,145	-0,361
folt FWD (finom fás törmelék)	F_FWD	mikro	0,014	0,012	1	2,346	-0,100	0,263	-0,099

5.3.5. Eredmények értékelése: Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége

5.3.5.1. Mezo- és mikro-skálájú jellemzők, valamint térbeli és időbeli hatások

Bár a két vizsgált vízfolyás fajkészlete eltérő volt, eredményeink szerint a vizsgált tényezők (mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók, valamint a térbeli kovariánsok) hasonló relatív szerepet játszhatnak a méretstruktúrált halállományok vízfolyásszakaszon belüli eloszlásának alakításában mind a középhegységi, mind a dombvidéki kisvízfolyástípusokban. Mindkét vízfolyástípus esetében a tisztán mezo-skálájú élőhelyi változók hatása alacsonyabb volt mind a tisztán mikro-skálájú élőhelyi változók hatásánál, mind a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók együttes hatásánál. A középhegységi vízfolyástípusnál azonban a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók együttes hatása majdnem kétszeresének mutatkozott, mint a dombvidékinél. A dombvidéki vízfolyásnál a tisztán mikroélőhelyi változók hatása nagyobbak bizonyult a mezo- és mikroélőhelyi változók együttes hatásánál, míg a középhegységi esetben éppen az ellenkezőjét tapasztaltuk. Továbbá a térbeli (szomszédsági) hatások általában kevésbé bizonyultak fontosnak, mint az élőhelyi (azaz környezeti) hatások, különösen a középhegységi kisvízfolyás esetében, ahol nem mutattunk ki jelentős tisztán térbeli hatást. Annak ellenére, hogy vízfolyástípusonként csak egy-egy vizsgálati szakasz volt, úgy véljük, hogy eredményeink megbízható képet adnak a vizsgált tényezők magyarázó jellegéről a két vízfolyástípus tekintetében, mivel a vizsgálati szakaszok kellő hosszúsággal és pontminták általi lefedettséggel megfelelően reprezentálják a vizsgált vízfolyástípusok hidro-geomorfológiai jellemzőit és ezáltal azok jellegzetes élőhelyeit. Hasonlóan Cattaneo et al. (2014) a pénzes pér (*Thymallus thymallus*) ivadékainak élőhelyhasználati vizsgálataihoz egy hosszú, ám reprezentatív mintavételi szakaszon végzett mintavétel megfelelőnek bizonyult.

Összhangban a nagyobb térbeli léptéken végzett vizsgálatokkal, a különböző léptékű élőhelyi jellemzők szerepe a halállományok térbeli szerveződésében változó lehet, még kis térbeli kiterjedésen belül is. Noha a mikro-térléptékű hatások nagyobb befolyással voltak a méretstruktúrált halállományok térbeli eloszlására, mint a mezo-térléptékűek, a mikroélőhelyek sokféleségének jelentős részét a vízfolyásszakasz mezo-térléptékű élőhelystruktúrájának heterogenitása alakítja, amire a mezo- és mikro-térskálájú változók együttes varianciarányának viszonylag magas értékei is utalnak. A két lépték magyarázó hatásai közötti kölcsönhatás valószínűleg erősebb, ha a vízfolyásszakasz jól fejlett hidro-geomorfológiai mederegységek sorozatát tartalmazza, mint például gázlókat, gyors sodrású szakaszokat és medencéket, ahogyan ezt a Bernecebarátinál vizsgált középhegységi típusú Kemence-patakon tapasztaltuk.

Mivel a környezeti változók szelekciója során mindkét mintavételi szakasznál egyaránt kiválasztódott a mezo-skálájú vízmélység, víztükörszélesség, vízsebesség, a mikro-skálájú változók közül pedig a vízmélység, a vízsebesség és a parttól való távolság, így feltételeztük, hogy a víztükörszélesség, a vízsebesség és a vízmélység változók vízfolyástípustól független univerzális élőhelyi jellemzők, amelyek leginkább hatnak a halak vízfolyásszakaszon belüli térbeli eloszlási mintázatára. Ezek a változók, vagy azokkal szorosan összefüggő más jellemzők (pl. vízfolyás rendűsége) nagyobb térléptékű vízgyűjtőn belüli vizsgálatokban is fontosnak bizonyultak (Kautza & Sullivan 2012, Schmera et al. 2018, Smith & Kraft 2005). Feltételezéseinkkel ellentétben azonban a parciális redundanciaanalízis eredményei alapján a dombvidéki élőhelytípusnál a mezo-léptékű változók közül a víztükörszélesség, a mikro-léptékű változók közül pedig a parttól való távolság, a vízmélység és a szubmerz vegetáció bizonyult jelentősnek; míg a középhegységi élőhelytípusnál egyik mezo-léptékű változó sem volt statisztikailag szignifikáns, a mikro-léptékű változók közül pedig a parttól való távolság, a vízmélység, a finom kavics aljzatfrakció aránya és a finom fás növényi törmelék mutatkoztak jelentősnek. Ugyanakkor csupán két olyan élőhelyi változó volt (a mikro-skálájú vízmélység és a parttól való távolság), melyek mindkét vizsgált vízfolyásszakasz (élőhely-típus) méretstruktúrált halegyütteseinek térbeli szerveződése szempontjából meghatározónak tűntek.

A szignifikáns környezeti változókban való eltérés a két vízfolyásszakasz eltérő élőhelyi jellegéből fakadhat. Míg Bernecebarátnál az aljzat szemcseméret-eloszlása sokkal heterogénebb volt (a homokos iszaptól egészen a nagy sziklákig terjedő frakciók) általánosságban nagyobb szemcseméretű frakciók dominanciájával, ellenben Kápolnán az aljzatösszetételt inkább általánosságban kisebb szemcseméretű frakciók jellemzik – iszap, homok és finom kavics keveréke alkotja. Azonban az átlagos szemcseméret és az aljzat osztályozottságának mértéke függ a vízfolyásszakasz vízhálózaton belüli pozíciójától, a vízgyűjtő jellemzőitől és a hidrogeomorfológiai tulajdonságaitól (Wohl et al. 2015). Mivel a két vizsgált vízfolyásszakasz más-más részvízgyűjtőn helyezkednek el, és ezen belül is egymáshoz viszonyított pozíciójuk a maguk vízgyűjtőjén belül eltér, ezért lehetséges hogy az aljzatváltozók jelentősége különbözött a két vízfolyástípusnál. A fásszárú finom növényi törmelék mintázatkialakító jelentőségével kapcsolatos eredményeink alapján úgy tűnhet, hogy ezen változó csak a középhegységi kisvízfolyásoknál lényeges, ugyanakkor Pekárik et al. (2012) kutatási eredményei alapján a dombvidéki kisvízfolyásokban is meghatározó élőhelyi tényező. Az ellentmondás a vizsgálatra kiválasztott kápolnai szakasz partján korábban említett fás vegetáció kiirtásával magyarázható. Ezért feltételezhető, hogy a fás növényi törmelék fontos élőhelyi jellemző egy jó állapotú, fás parti növényzettel rendelkező dombvidéki kisvízfolyás esetén is. A parttól való távolság

ugyancsak meghatározó tényezőnek bizonyult mindkét kisvízfolyástípus esetében, ami összhangban van a korábbi eredményekkel (Manna et al. 2017, Pekárik et al. 2012). Kisvízfolyásokban a parttól való távolság a keresztmetszet mentén lehetővé teszi a halak számára, hogy azok faj- és méretfüggő módon a számukra megfelelő élőhelyet válasszanak a táplálkozáshoz, pihenéshez, rejtőzködéshez, mindezt a vízmélységtől, a vízsebességtől és az aljzatösszetételtől függően (Werner et al. 1983, Yu & Lee 2005).

A halak élőhelyhasználati mintázatát kialakító előzetesen jelentős változónak vélt víztükörszélesség hatása, ellentétben várakozásainkkal, csak Kápolnán volt igazolható. Ennek feltehetően az lehet az oka, hogy Bernecebarátinál lévő mintavételi szakaszon a halak térbeli mintázatát elsősorban a gázló-medence hidro-geomorfológiai egységek határozzák meg, mely egységek legfőképpen a vízsebesség és vízmélység, illetve az aljzatösszetétel szempontjából különböznek. A víztükörszélesség alacsony relatív jelentőségének háttérében valószínűleg a közel azonos szélességű gázlók és medencék előfordulása lehet (vagyis egyaránt előfordultak keskeny gázlók és medencék, illetve széles gázlók és medencék).

Vizsgálatunkban a térbeli változók által magyarázott varianciahányad mindkét vízfolyástípus esetében alacsonyabb volt a környezeti változók által magyarázott varianciahányadnál (a tisztán mikro-skálájú változók, a tisztán mezo-skálájú változók, valamint a mezo- és mikro-skálájú változók által együttesen magyarázott varianciák összessége). Azonban az élőhelyek egymáshoz viszonyított térbeli elhelyezkedése befolyásolja a közöttük lévő anyag- és energiaáramlást a diszperzió révén. Ebből az következik, hogy a térbeli tényezők fontos szerepet játszanak a halak eloszlási mintázatainak értelmezésében (pl. Junqueira et al. 2016, Kautza & Sullivan 2012, Montag et al. 2018, Sály et al. 2011, Stewart-Koster et al. 2007), de azok magyarázó ereje a függő változók típusától (a halak jelenlét-hiány vs. abundancia adatai), a magyarázó környezeti változók számától és jellegétől, a mintavételi elrendezéstől (Sály & Erős 2016), valamint a térbeli léptéktől függően (Nakagawa 2014) eltérő lehet. Ezért meglehetősen nehéz pontosan értelmezni, hogy a mi vizsgálatunkban miért volt alacsonyabb a térbeli magyarázott variancia aránya a környezeti magyarázott varianciához képest. Ez utalhat az egyedek véletlenszerű diszperziójára a vizsgálati szakaszon belül (Vellend 2010). Ellentétben Dala-Corte & De Fries (2018) megjegyzésével, miszerint a szomszédos foltokból történő diszperzió kevésbé befolyásolhatja a halak szakaszon belüli eloszlását, noha a mintázott mikroélőhely-foltok közötti átlagos térbeli távolság befolyásolhatja a diszperzió által kiváltott térbeli változók hatásának kimutathatóságát. Továbbá egy néhány száz méter hosszú vízfolyásszakasz fizikai struktúrájának ökológiai gradiense sokkal szűkebb lehet, mint egy több

tízezer méter hosszú vízfolyáshálózaté, ezért feltételezhető, hogy a térben struktúrált környezeti variancia mértéke növekszik a megfigyelés térbeli kiterjedésének csökkenésével (Nakagawa 2014). További kutatások segíthetnek tisztázni a térbeli lépték és a varianciarányadok kapcsolatának determinisztikus hátterét a vízfolyásokban élő halak térbeli szerveződésében.

Noha jelen esetben nem találtunk statisztikai módszerrel igazolható szignifikáns időbeli mintázatokat a méretstruktúrált halegyüttesek térbeli eloszlásában, sok más kutatás beszámolt napszakos különbségekről – többnyire nappal–éjszaka mintázatokról – a halegyüttesek összetételében vagy a fajok élőhelyhasználatában, főként nagy folyók esetében (Clavero et al. 2005, Copp & Jurajda 1999, Erős et al. 2008, Janáč & Jurajda 2013, Nakagawa 2014, Nowak et al. 2018, Salas & Snyder 2010). Mintavételünk azonban a nappali időszakra korlátozódott, ami lehetséges magyarázata az időbeli hatások hiányának. A sodrásban táplálkozó, vízoszlopban élő fajok a gyors folyású élőhelyfoltokban táplálkozhatnak, és a lassú áramlású foltokban pihenhettek alacsony predációs kockázat mellett (Grossman 2014, Grossman et al. 2002). Feltételezzük, hogy a vízoszlopban élő fajok egyes méretcsoportjai nappal inkább a gyors folyású foltokat részesítik előnyben (pl. sujtásos kűsz, nyúldomolykó), míg éjjel vagy alkonyatkor inkább a lassú folyású foltokat keresik fel. Ugyanakkor a napszakos különbségek a térbeli eloszlásban vagy az élőhelyhasználatban valószínűleg kevésbé kifejezettek a sűrűn benőtt, lassú folyású, síkvidéki kisvízfolyásokban. Ilyen körülmények között a mozgás kevesebb energiát igényel, mint az erős sodrásban, valamint a változatos vízi növényzet számos búvóhelyet kínálhat a ragadozókkal szemben. Továbbá a vízfolyáshálózaton belüli elhelyezkedés (pl. a forrástól való távolság) szintén befolyásolhatja az élőhelyhasználat napszakos dinamikáját (Czeplédi et al. 2016, Janáč & Jurajda 2013). Ezért a napon belüli időbeli mintázatok elsősorban hosszabb (24 órás) megfigyelési időintervallumban végzett mintavétellel tárható fel az általunk vizsgált kisvízfolyástípusok esetén.

Mivel mindkét vízfolyástípusból csupán egy-egy mintavételi szakaszt vizsgáltunk, tehát statisztikai ismétlés nincs, ezért jelen eredmények csupán esettanulmánynak tekinthetőek. Azonban az eredmények megalapozhatják a kutatás célorientáltabb folytatását.

5.3.5.2. Testméret-függő hal–környezet asszociációk

A vizsgálat eredményei alátámasztják a korábbi kutatásokat, amelyek kimutatták a fajok közötti, valamint a fajon belüli, méret- vagy korcsoportokhoz kötődő különbségeket az élőhelyhasználatában (Clavero et al. 2005, Copp 2010, Grossman & Freeman 1987, Grossman &

Ratajczak 1998, Zweimüller 1995). A bodorka kivételével, azoknak a fajoknak az eseteiben, melyeket legalább két méretcsoportba sorolva tudtunk vizsgálni, az alacsony mértékben átfedő vagy át nem fedő konfidencia-ellipszisek (26. és 27. melléklet) gyengébb vagy erősebb méretfüggő mikroélőhely-eltolódást jeleztek (pl. a tarka gébnél és a fenékjáró küllőnél), vagy egy kisebb konfidencia-ellipszisnek egy lényegesen nagyobb általi átfedése méretfüggő niche-szűkülésre utalt (a sujtásos kűsz esetében Bernecebarátinál). A fenékjáró küllő, a fejes domolykó és a kárpáti márna fajoknál (kettőnél több méretcsoporttal rendelkeztek) a testméret növekedésével párhuzamosan fokozatos eltolódás mutatkozott az ordinációs térben, amely alapvetően a vízmélység–vízsebesség gradiens mentén történt. A kisebb egyedek inkább a sekélyebb és lassabb vízfolyású élőhelyeket részesítették előnyben, míg a nagyobb méretcsoportok a mélyebb, gyorsabb áramlású foltokat. Ennek megfelelően a sujtásos kűsz méretcsoportjainál is hasonló eredményt vártunk (Copp 2010), azonban a legkisebb méretcsoport 95%-os konfidencia-ellipszisének nagy kiterjedése arra utal, hogy adatainkban valószínűleg valamilyen zavaró hatás volt, mivel Kápolnánál ezen méretcsoport előfordulási gyakorisága túl alacsony volt ahhoz, hogy a mintázat kimutatható legyen. Ugyanakkor a legkisebb sujtásos kűszök előfordulási gyakorisága Bernecebarátinál magasabb volt, mint Kápolnánál, így egy másik lehetséges magyarázat a fokozatos élőhely-eltolódás hiányára és a sujtásos kűsz niche-szűkülésére az egyedek közötti különbségek okozta változatosság a legkisebb méretcsoport élőhelyválasztásában (Manna et al. 2017). Ennek a feltételezésnek a tisztázásához robusztusabb adatokra és célzott kutatásokra van szükség.

5.4. Halak testméret szerinti kapcsolatai az élőhelyi változókkal középhegyégi kiszívfolyásokban

5.4.1. Fogott halfajok

Összesen 13 faj 1 785 egyede került kézre a terepi mintavételekkor: sujtásos kűsz, szélhajtó kűsz, kövicsík, kárpáti márna, vágócsík, csuka (*Esox lucius*), tiszai ingola (*Eudontomyzon danfordi*), fenékjáró küllő, sügér, fűrge cselle, szivárványos ökle, sebes pisztráng és fejes domolykó (28. melléklet). A 13 fajból csupán hat felelt meg az elemzések elvégzéséhez felállított kritériumoknak, így a továbbiakban csak az alábbi hat faj egyedei lettek testméretcsoportokba sorolva: sujtásos kűsz, kövicsík, kárpáti márna, fenékjáró küllő, fűrge cselle és fejes domolykó (11. melléklet).

5.4.2. Méretsturktúrált halegyüttesek szempontjából releváns élőhelyi változók

A mikroélőhelyfoltok hidro-geomorfológiai diverzitásának leírására végzett PCA elemzés eredményeiből csak az átlagos sajátértéknél (1,000) nagyobb sajátértékkel rendelkező főkomponensek kerültek megtartásra. A kritériumnak a PC1 (1,518) és PC2 (1,172) tett eleget, ezért a további elemzésekhez csak e két tengelyt használtuk fel. A PC1 tengely a vízmélység SD-vel ($r_p = -0,756$), a vízmélység CV-vel ($r_p = -0,841$) és a vízsebesség CV-vel ($r_p = -0,415$) állt korrelációban. A PC2 tengely a vízsebesség SD-vel ($r_p = 0,753$), a vízsebesség CV-vel ($r_p = 0,435$) és az aljzat diverzitásával ($r_p = 0,574$) volt összefüggésben. Bár a vízsebesség CV mindkét tengellyel kapcsolatban állt, azonban a PC2-vel való kapcsolata némiképp erősebb volt. Így az első, PC1 tengely elsősorban a vízmélység gradienst reprezentálta, míg a PC2 tengely az vízsebesség–aljzatdiverzitás gradienst képviselte.

A transzformált élőhelyi változók közül a szelekciós eljárás eredményeképp a további elemzésekhez a következő változókat tartottuk meg: a parttól való távolság, a víztükörszélesség, a vízsebesség átlaga, a vízmélység átlaga, a substr1, substr3 és substr4 aljzat kategóriák, a PC1 és PC2, valamint az LWD és FWD fás törmelék változók. A változószelekciót követően a VIF értékek 2,416 alatt maradtak, és a páronkénti Pearson-korrelációs együtthatók abszolút értékei nem mentek 0,510 érték fölé, ami mérsékelt korrelációt jelez a megtartott élőhelyi változók között.

5.4.3. Mikroélőhely-használati mintázatok, környezeti gradiensek

5.4.3.1. Fajok ordinációs térbeli mintázata

Az M1 modell a véletlentől szignifikánsan eltérő mintázatot írt le (p -érték $< 0,01$; $df = 11$; F -statisztika = 5,515; korrigált R^2 érték = 0,127). A mintavételi helyek zavaró hatása a teljes variancia 28,82%-át, az élőhelyi változók pedig 15,17%-át magyarázták, míg a reziduálisok a teljes variancia 56,01%-át adták. A randomizációs tesztek eredményei szerint az első két kanonikus tengely volt szignifikáns (RDA1: p -érték $< 0,001$; $df = 1$; F -statisztika = 39,831 valamint RDA2: p -érték $< 0,001$; $df = 1$; F -statisztika = 13,505). A két tengely együttesen az teljes magyarázott variancia 85,99%-át fejezte ki. Külön-külön az RDA1 tengely a teljes magyarázott variancia 64,22%-át, míg az RDA2 tengely a 21,77%-át fedte le.

Az M1 modellben a következő négy élőhelyi változó volt szignifikáns: a vízmélység átlaga, a substr1 aljzat kategória, a parttól való távolság és a vízsebesség átlaga. A PC1 és a

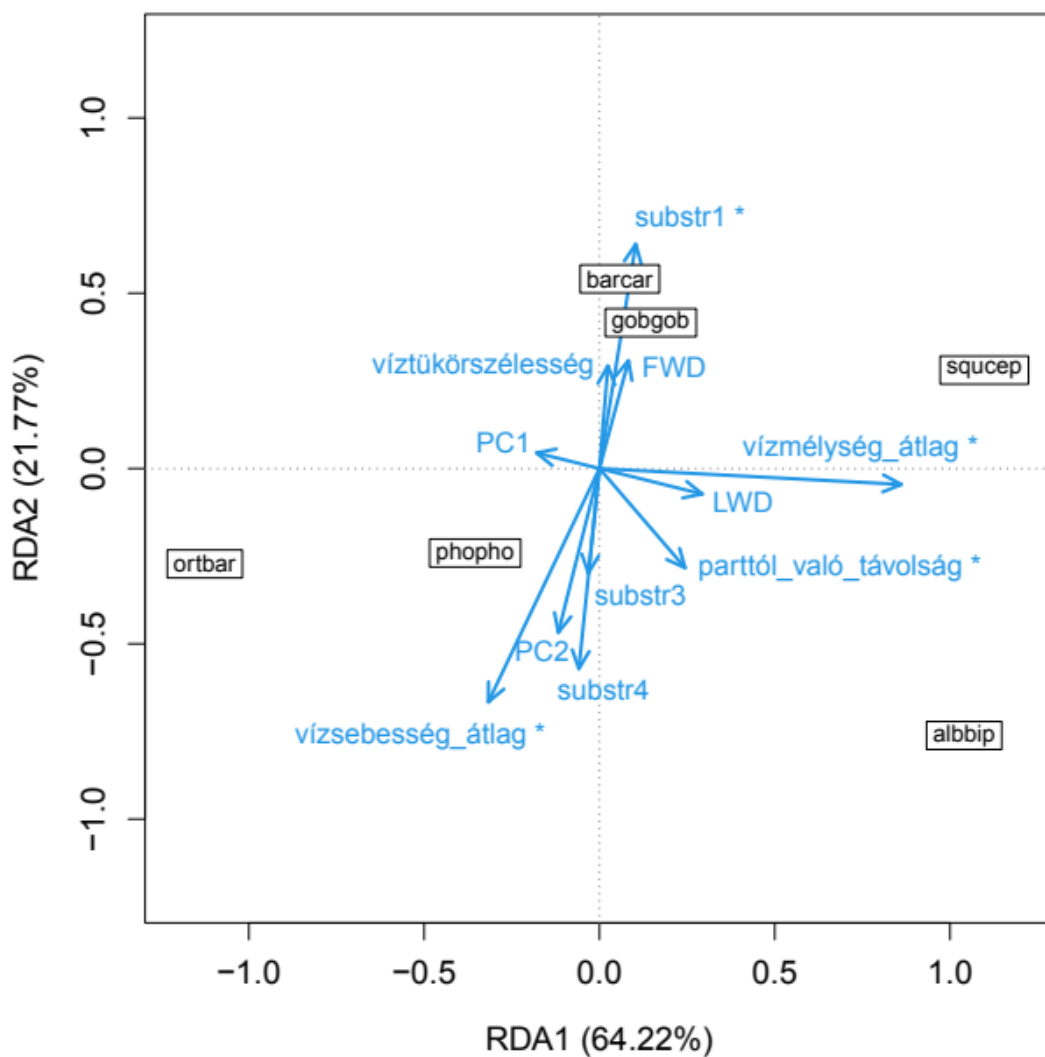
substr4 változók viszont csak marginális szignifikanciát mutattak ($0,05 < p\text{-érték} \leq 0,1$). Az RDA1 tengely kialakításához negatív irányban a vízsebesség átlaga ($r_p = -0,215$), pozitív irányban pedig a vízmélység átlaga ($r_p = 0,585$) járult hozzá leginkább. Az RDA2 tengely kialakításában negatív irányban a vízsebesség átlaga ($r_p = -0,341$), pozitív irányban pedig a substr1 aljzat kategória ($r_p = 0,327$) voltak a legjelentősebb élőhelyi változók. Bár a vízsebesség átlaga mindkét tengely kialakításában részt vett, azonban az RDA2 tengellyel való kapcsolata kissé szorosabbnak bizonyult, mint az RDA1-el való kapcsolata. Ennek megfelelően az RDA1 tengely mentén egy vízmélység gradiens, míg az RDA2 tengely mentén egy vízsebesség–aljzat gradiens reprezentálódott (7. ábra, 6. táblázat).

6. táblázat: A fajokkal végzett parciális redundanciaanalízis (pRDA) (M1) eredményei. Az oszlopokban az élőhelyi változók, a teljes variancia élőhelyi változók által magyarázott része, valamint az élőhelyi változók által magyarázott varianciahányad marginális hatásainak permutációs tesztjeinek p-értékei, továbbá a modelltől származó szabadsági fokok (df) és F-statisztika értékek vannak. Az RDA1 és RDA2 oszlopok az adott élőhelyi változó és az első két RDA tengely közötti Pearson-féle korrelációs koefficiens értékeket tartalmazzák. LWD: durva fás törmelék; FWD: finom fás törmelék; PC1: első főkomponens, mellyel a vízmélység SD-je és CV-je állt a legszorosabb kapcsolatban; PC2: második főkomponens, mellyel a vízsebesség SD-je és CV-je, valamint az aljzatdiverzitás állt a legszorosabb kapcsolatban; substr1: finomszemcsés aljzat kategória; substr3: durva kavics aljzat kategória; substr4: durvaszemcsés aljzat kategória.

Élőhelyi változó	Variancia	p-érték	df	F-statisztika	RDA1	RDA2
vízmélység átlag	0,364	0,001	1	24,266	0,585	-0,023
substr1	0,068	0,002	1	4,526	0,070	0,327
parttól való távolság	0,060	0,005	1	4,011	0,166	-0,145
vízsebesség átlag	0,042	0,013	1	2,807	-0,215	-0,341
PC1	0,034	0,062	1	2,230	-0,122	0,023
substr4	0,029	0,090	1	1,929	-0,040	-0,292
PC2	0,025	0,146	1	1,647	-0,080	-0,239
substr3	0,019	0,254	1	1,267	-0,022	-0,153
FWD	0,015	0,421	1	1,647	0,056	0,157
víztükörszélesség	0,014	0,441	1	0,941	0,016	0,150
LWD	0,009	0,735	1	0,568	0,199	-0,037

A fő környezeti gradiensek tekintetében a halfajok viszonylag jól elkülönültek egymástól. A kövicsík a sekélyebb, durvább aljzatú és kissé nagyobb vízsebességű területeket részesítette előnyben, míg a fejes domolykó a mélyebb, alacsonyabb vízsebességű és finomabb aljzatú területeket kedvelte. Az ürge cselle hasonló mintázatot mutatott, mint a kövicsík, de inkább a mélyebb vizek felé orientálódott. A sujtásos küsz a nagyobb vízmélységű és nagyobb vízsebességű foltokat preferálta a többi fajhoz képest. A kárpáti márna és a fenékjáró küllő

viszonylag hasonló élőhelyi preferenciát mutattok. E két faj a vízmélység gradiens mentén a közbülső pozíciót foglalták el az ordinációs térben, de a többi fajhoz képest sokkal inkább azokat a mikroélőhelyi foltokat kedvelték, amelyek lassabb vízsebességgel és finomabb aljzattal rendelkeztek (7. ábra).



7. ábra: A fajokkal végzett M1 modell pRDA ordinációs ábrája. A nyilak az élőhelyi változókat jelöli, a bekeretezett szövegrész pedig a fajokat (fajok jelölése a 11. mellékletben található). A modell szerint szignifikáns változókat a változó neve melletti csillag jelöli. A tengelyek melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. LWD: durva fás törmelék; FWD: finom fás törmelék; PC1: első főkomponens, mellyel a vízmélység SD-je és CV-je állt a legszorosabb kapcsolatban; PC2: második főkomponens, mellyel a vízsebesség SD-je és CV-je, valamint az aljzatdiverzitás állt a legszorosabb kapcsolatban; substr1: finomszemcsés aljzatkategória; substr3: durva kavics aljzatkategória; substr4: durvaszemcsés aljzatkategória.

5.4.3.2. Faj-méretcsoportok ordinációs térbeli mintázata

Az M2 modell által leírt mintázat is szignifikánsan eltért a véletlentől (p -érték $< 0,01$; $df = 11$; F -statisztika = 3,556; korrigált R^2 -érték = 0,092). A mintavételi helyek zavaró hatása a teljes variancia 15,72%-át tette ki, az élőhelyi változók pedig a 12,53 %-át, míg a reziduálisok a teljes variancia 71,75%-át adták. A randomizációs tesztek eredményei szerint az első két kanonikus tengely bizonyult szignifikánsnak (RDA1: p -érték $< 0,001$; $df = 1$; F -statisztika = 21,505 valamint RDA2: p -érték $< 0,001$; $df = 1$; F -statisztika = 6,923). A két tengely együttesen a teljes magyarázott variancia 72,68%-át fedte le (RDA1 tengely: 54,98%; RDA2 tengely: 17,70%).

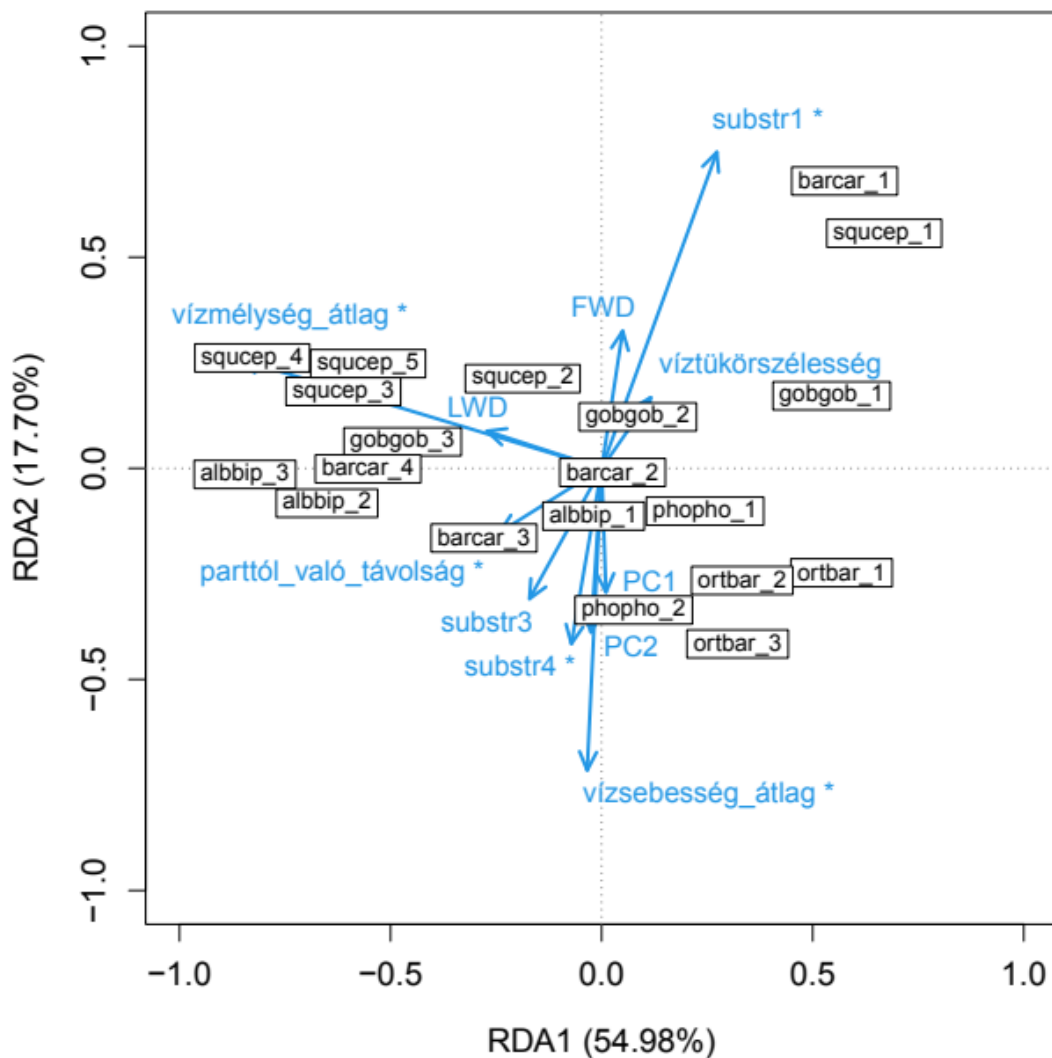
Az M2 modell szignifikáns élőhelyi változói a vízmélység átlaga, a vízsebesség átlaga, a substr1 és a substr4 aljzatkategóriák, valamint a parttól való távolság voltak, illetve a víztükörszélesség marginálisan volt szignifikáns. Az RDA1 tengely kialakításában negatív irányban leginkább a vízmélység átlaga ($r_p = -0,701$), pozitív irányban pedig a substr1 ($r_p = 0,223$) vett részt. Az RDA2 tengely esetében negatív irányban a vízsebesség átlaga ($r_p = -0,450$), pozitív irányban pedig a substr1 ($r_p = 0,471$) voltak a legjelentősebb élőhelyi változók. Bár a substr1 mindkét kanonikus tengelyhez hozzájárult, kapcsolata az RDA2 tengellyel erősebb volt (8. ábra, 7. táblázat). Ennek megfelelően az RDA1 tengely elsősorban a vízmélység gradienst, míg az RDA2 tengely a vízsebesség–aljzat gradienst képviselte, hasonlóan az M1 modellnél kirajzolódott környezeti gradiensekhez.

A hat vizsgált halfaj közül négyenél a legkisebb és a legnagyobb méretcsoportok centroidjai egyértelműen távol helyezkedtek el egymástól az ordinációs térben. E mintázat alól kivétel volt a kövicsík és a fűrge cselle. Az említett két faj méretcsoportjai viszonylag közel helyezkedtek el egymáshoz. A többi faj esetében azonban a legkisebb méretcsoportok („_1”-nel jelölve) az RDA1 tengely, azaz a vízmélység gradiens alacsonyabb értékeinél helyezkedtek el, míg a legnagyobb méretcsoportok a gradiens ellen oldali, magasabb értékei felé orientálódtak. A közbülső méretcsoportok pedig a legkisebb és a legnagyobb méretcsoportok között helyezkedtek el az élőhelyi gradiens mentén. Bizonyos szempontból a sujtásos kűsz is eltért a legtöbb faj által mutatott mintázattól: a faj legkisebb és legnagyobb méretcsoportjai elkülönültek ugyan az RDA1 tengely mentén, azonban a legkisebb méretcsoport közbülső pozícióban helyezkedett el a többi fajhoz képest, amelyek sokkal inkább a gradiens alacsonyabb szélső értékei felé pozicionálódtak. Ez alapján a fiatal sujtásos kűszök általánosságban a valamivel mélyebb mikroélőhelyeket részesítették előnyben a többi faj fiataljaihoz képest (8. ábra).

Az RDA2 tengely, vagyis a vízsebesség–aljzat gradiens mentén a különböző fajok legkisebb méretcsoportjai jóval határozottabban különültek el egymástól, mint az RDA1 tengely mentén. A kárpáti márna, a fejes domolykó és a fenékjáró küllő az RDA2 tengely pozitív pólusánál helyezkedtek el, vagyis az alacsonyabb vízsebességű és finomabb szemcséjű aljzattal jellemezhető élőhelyeket preferálták, míg a fűrges cselle, a kövicsík és a sujtásos kűsz a tengely negatív pólusa felé orientálódtak, azaz a valamivel nagyobb vízsebességű és durvább aljzatú mikroélőhelyek irányába húzódtak. Az RDA2 tengely mentén a fajok legkisebb és legnagyobb méretcsoportjai nem különültek el olyan markánsan egymástól, mint az RDA1 tengely esetében, azonban e mintázat alól kivételt képezett a kárpáti márna és a fejes domolykó. E két faj legkisebb és legnagyobb méretcsoportjai az RDA2 tengely mentén valamelyest élesebben elkülönültek egymástól a többi faj legkisebb és legnagyobb méretcsoportjaihoz képest (8. ábra).

7. táblázat: A faj-méretcsoportokkal végzett parciális redundanciaanalízis (pRDA) (M2) eredményei. Az oszlopokban az élőhelyi változók, a teljes variancia élőhelyi változók által magyarázott része, valamint az élőhelyi változók által magyarázott varianciahányad marginális hatásainak permutációs tesztjeinek *p*-értékei, továbbá a modelltől származó szabadsági fokok (*df*) és *F*-statisztika értékek vannak. Az RDA1 és RDA2 oszlopok az adott élőhelyi változó és az első két RDA tengely közötti Pearson-féle korrelációs koefficiens értékeket tartalmazzák. LWD: durva fás törmelék; FWD: finom fás törmelék; PC1: első főkomponens, mellyel a vízmélység SD-je és CV-je állt a legszorosabb kapcsolatban; PC2: második főkomponens, mellyel a vízsebesség SD-je és CV-je, valamint az aljzatdiverzitás állt a legszorosabb kapcsolatban; substr1: finomszemcsés aljzat kategória; substr3: durva kavics aljzat kategória; substr4: durvaszemcsés aljzat kategória.

Élőhelyi változó	Variancia	<i>p</i> -érték	<i>df</i>	<i>F</i> -statisztika	RDA1	RDA2
vízmélység átlag	1,025	0,001	1	16,002	-0,701	0,1626
vízsebesség átlag	0,191	0,001	1	2,988	-0,028	-0,450
substr1	0,151	0,002	1	2,361	0,223	0,471
substr4	0,126	0,009	1	1,966	-0,059	-0,262
parttól való távolság	0,126	0,012	1	1,961	-0,197	-0,095
víztükörszélesség	0,096	0,077	1	1,504	0,095	0,106
PC1	0,092	0,124	1	1,431	0,008	-0,185
PC2	0,084	0,164	1	1,316	-0,021	-0,244
LWD	0,067	0,420	1	1,048	-0,222	0,056
substr3	0,063	0,466	1	0,985	-0,140	-0,195
FWD	0,054	0,666	1	0,835	0,041	0,205

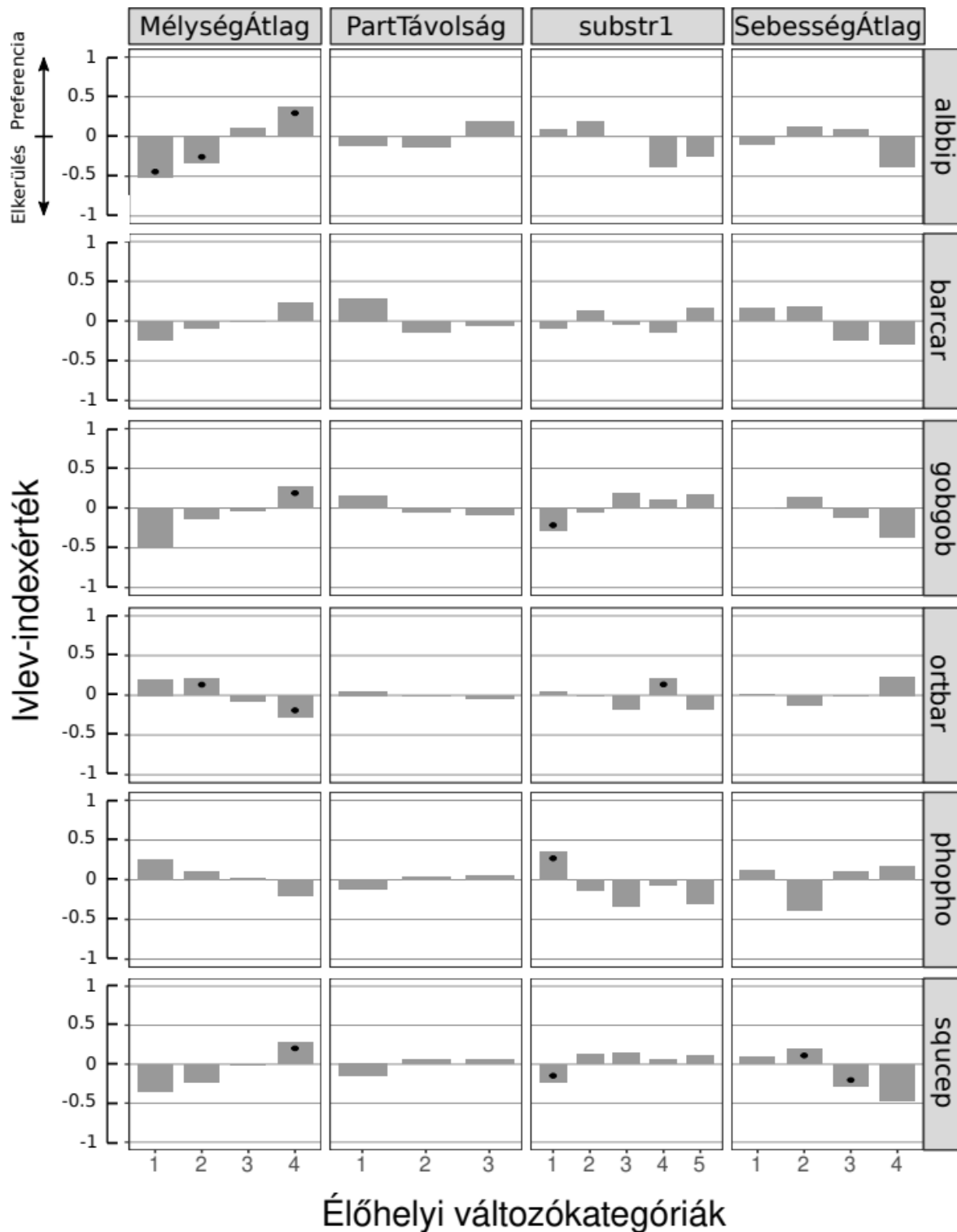


8. ábra: A faj-méretcsoportokkal végzett M2 modell pRDA ordinációs ábrája. A nyilak az élőhelyi változókat jelöli, a bekeretezett szövegrész pedig a fajokat (fajok jelölése a 11. mellékletben található). A modell szerint szignifikáns változókat a változó neve melletti csillag jelöli. A tengelyek melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. LWD: durva fás törmelék; FWD: finom fás törmelék; PC1: első főkomponens, mellyel a vízmélység SD-je és CV-je állt a legszorosabb kapcsolatban; PC2: második főkomponens, mellyel a vízsebesség SD-je és CV-je, valamint az alzatdiverzitás állt a legszorosabb kapcsolatban; substr1: finomszemcsés aljzat kategória; substr3: durva kavics aljzat kategória; substr4: durvaszemcsés aljzat kategória.

5.4.4. Mikroélőhelyi preferencia: halak kapcsolata az élőhelyi jellemzőkkel

5.4.4.1. Fajok mikroélőhelyi preferenciája

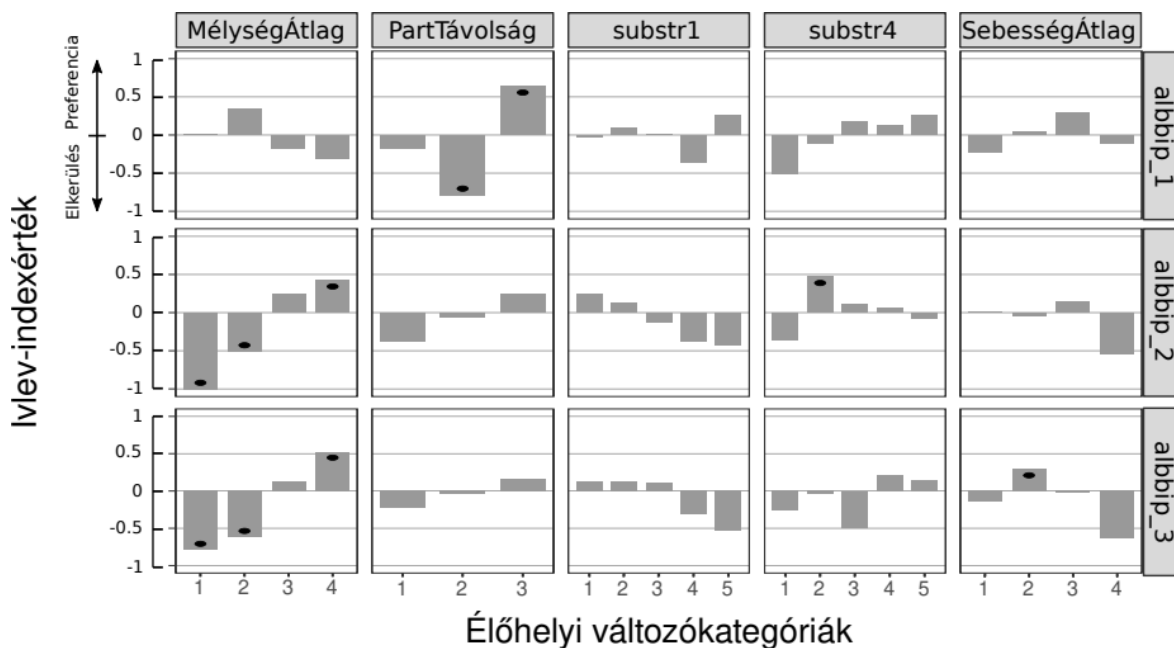
Az Ivlev-féle választási index értékei egyértelmű különbségeket mutattak a halfajok élőhely-preferenciái között. A sujtásos kűsz szignifikánsan csak a vízmélység átlagával volt kapcsolatban. Ez a faj került a változó első és második kategóriáját, és a negyedik kategóriát részesítette előnyben (9. ábra); vagyis a nagy vízmélységű foltokat preferálta, kerülve a sekély vízmélységűeket. A kárpáti márna egyik élőhelyváltozóval sem mutatott statisztikailag jelentős kapcsolatot (9. ábra). A fenékjáró küllő két élőhelyváltozóval mutatott szignifikáns kapcsolatot: a vízmélység átlagának negyedik kategóriáját kedvelte, míg a substr1 első kategóriáját kerülte, azaz preferálta azon élőhelyfoltokat, amelyekre a nagy vízmélység volt jellemző, és kerülte azon foltokat, amelyekben nagyon alacsony volt a finom szemcsés aljzat aránya (9. ábra). Hasonlóan a fenékjáró küllőhöz, a kövicsík is a vízmélység átlagával és a substr1 változóval állt kapcsolatban, ugyanakkor a kövicsík a vízmélység átlagának második kategóriáját preferálta és a változó negyedik kategóriáját kerülte, a substr1 esetében pedig a negyedik kategóriát részesítette előnyben (9. ábra). Tehát ez a faj az olyan élőhelyfoltokat kedvelte, amelyek sekély vízmélységűek nagyon kevés finomszemcsés aljzattal. A fűrges cselle csak a substr1 változóval mutatott szignifikáns kapcsolatot. A változó első kategóriáját preferálta, vagyis előnyben részesítette azon foltokat, ahol a finomszemcsés aljzat alacsony arányban volt jelen (9. ábra). A fejes domolykót tekintve három élőhelyi változó volt szignifikáns. A vízmélység átlagának negyedik kategóriáját és a vízsebesség átlagának második kategóriáját kedvelte, míg a substr1 első kategóriáját és a vízsebesség átlagának harmadik kategóriáját kerülte (9. ábra). Ezek alapján e faj előnyben részesítette a mély, lassú áramlású foltokat, ugyanakkor kerülte a finomszemcsés aljzat alacsony arányával és mérsékelt, valamivel nagyobb vízsebességgel jellemezhető élőhelyfoltokat. A fajok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 29. mellékletben találhatóak.



9. ábra: A fajok Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M1 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatégoóriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatégoória elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatégoóriák a 12. mellékletben találhatóak.

5.4.4.2. Faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciája

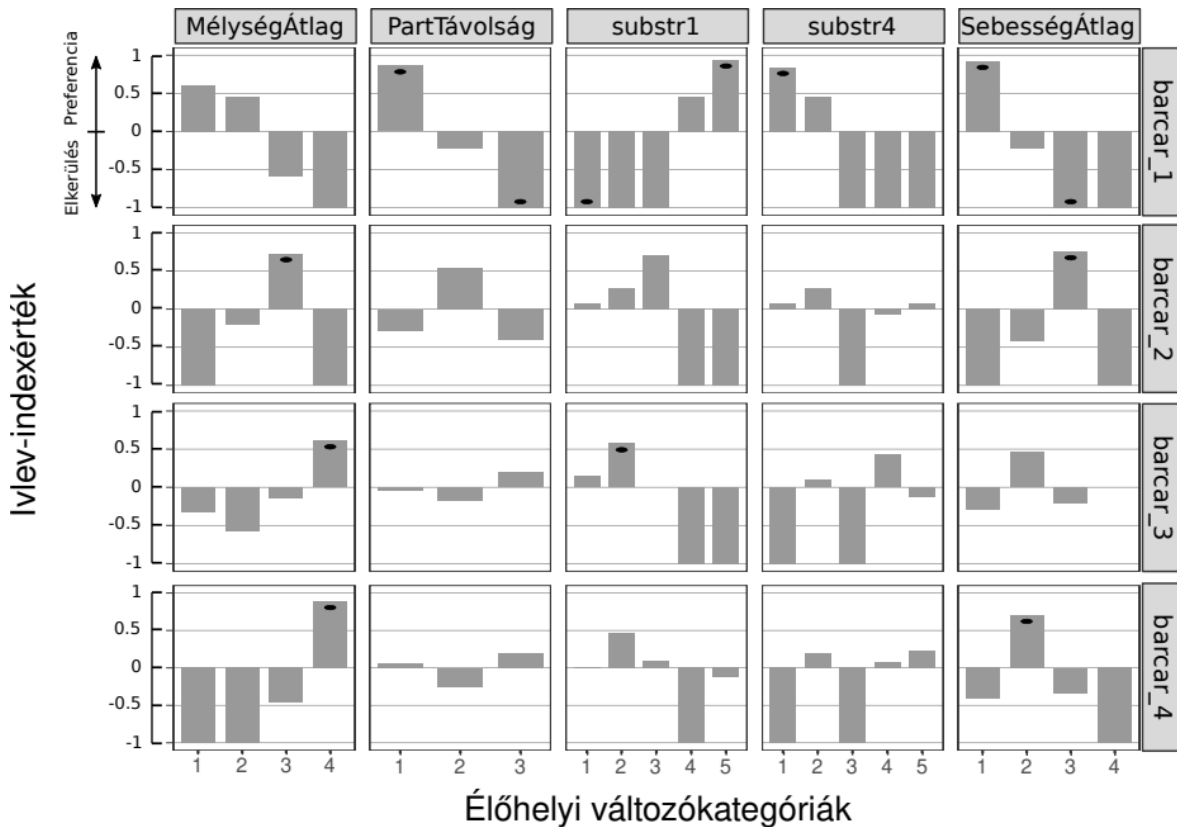
Általánosságban jelentős inter- és intraspecifikus különbségek mutatkoztak a méretcsoportosított halak preferenciamintázataiban (10. ábra). A sujtásos kűsz méretcsoportjai szignifikánsan kapcsolódtak négy élőhelyi változóhoz: a vízmélység átlagához, a parttól való távolsághoz, a substr4 aljzatkategóriához és a vízsebesség átlagához. A legkisebb méretcsoport, albbip_1, a parttól való távolság változókatóriái közül kerülte a változó második kategóriáját, és a harmadik kategóriáját részesítette előnyben. Vagyis a legkisebb egyedek a meder közepén, a parttól legtávolabb eső foltokat részesítették előnyben. A középső méretcsoport, albbip_2, kerülte a vízmélység átlagának első és második változókatóriáit, de a negyedik kategóriát kedvelte, valamint a substr4 változó második kategóriáját is preferálta. Ezek alapján a közepes méretű sujtásos kűszök kerültek a nagyon sekély illetve sekély vízmélységű élőhelyeket, míg a nagy vízmélységgel és durvaszemcsés aljzat alacsony arányával jellemezhető foltokat preferálták. A legnagyobb méretcsoport, albbip_3, a vízmélység átlagának első és második kategóriáját elkerülte, szemben a változó negyedik kategóriájával, hasonlóan a középső méretcsoporthoz. Ezenfelül a vízsebesség átlagának második kategóriája iránt is preferenciát mutatott. Vagyis a faj legnagyobb egyedei a mély, lassú áramlású foltokat kedvelték, és kerültek a nagyon sekély és sekély élőhelyeket. A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyiváltozó-kategóriákra és a khi-négyszet tesztek eredményei a 30. mellékletben találhatóak.



10. ábra: A sujtásos kűsz Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok-méretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatóriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatória elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatóriák a 12. mellékletben találhatóak.

A kárpáti márna méretcsoportjai szignifikáns kapcsolatot mutattak mind az öt élőhelyi változóval: a vízmélység átlagával, a vízsebesség átlagával, a parttól való távolsággal, a substr1 és substr4 aljzatkatóriákkal (11. ábra). A legkisebb méretcsoport, barcar_1, a parttól való távolság első kategóriáját, a substr1 ötödik kategóriáját, a substr4 első kategóriáját és a vízsebesség átlagának első kategóriáját preferálta. Azonban került a parttól való távolság harmadik kategóriáját, a substr1 első kategóriáját, valamint a vízsebesség átlagának harmadik kategóriáját. Ezek alapján a legkisebb kárpáti márnák a parthoz legközelebbi lassú áramlású és közepesen vagy nagy arányban jelenlévő finomszemcsés aljzatú foltokat kedvelték ellenben a parttól távol eső, mederközépi pozíciójú, valamivel mérsékelt, közepes vízáramlású és alacsony arányú finomszemcsés aljzatú foltokkal. A barcar_2 méretcsoport a vízmélység átlagának és a vízsebesség átlagának harmadik kategóriájával mutatott preferenciát; e méretcsoport kedvelte a közepesen mély és mérsékelt vagy közepes vízsebességű mikroélőhelyeket. A barcar_3 méretcsoport a vízmélység átlagának negyedik kategóriáját és a substr1 második kategóriáját preferálta; tehát a nagy vízmélységű és alacsony arányú

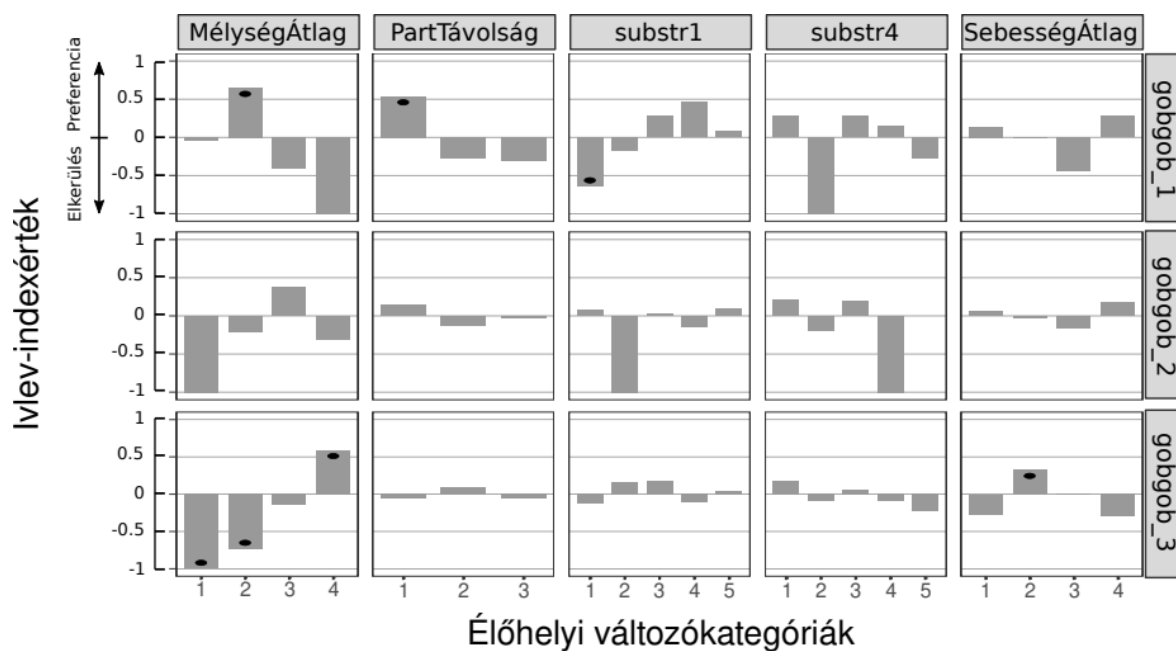
finomszemcsés aljzatú foltokat kedvelte. A legnagyobb méretcsoport, barcar_4, a vízmélység átlagának negyedik kategóriáját, és a vízsebesség átlagának második kategóriáját részesítette előnyben; a nagy vízmélységű és lassú vízáramlású foltokat preferálta. A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyiváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 30. mellékletben található.



11. ábra: A kárpáti márna Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok-méretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatóriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatória elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatóriák a 12. mellékletben található.

A fenékjáró küllő méretcsoportjai négy élőhelyváltozóval mutattak szignifikáns kapcsolatot: vízmélység átlaga, parttól való távolság, vízsebesség átlaga, substr1 (12. ábra). A legkisebb méretcsoport, gobgob_1, a vízmélység átlagának második kategóriáját és a parttól való távolság első kategóriáját részesítette előnyben, de a substr1 első kategóriáját kerülte. Ennek értelmében a faj legkisebb egyedei a parthoz legközelebbi, sekély foltokhoz kötődtek, a

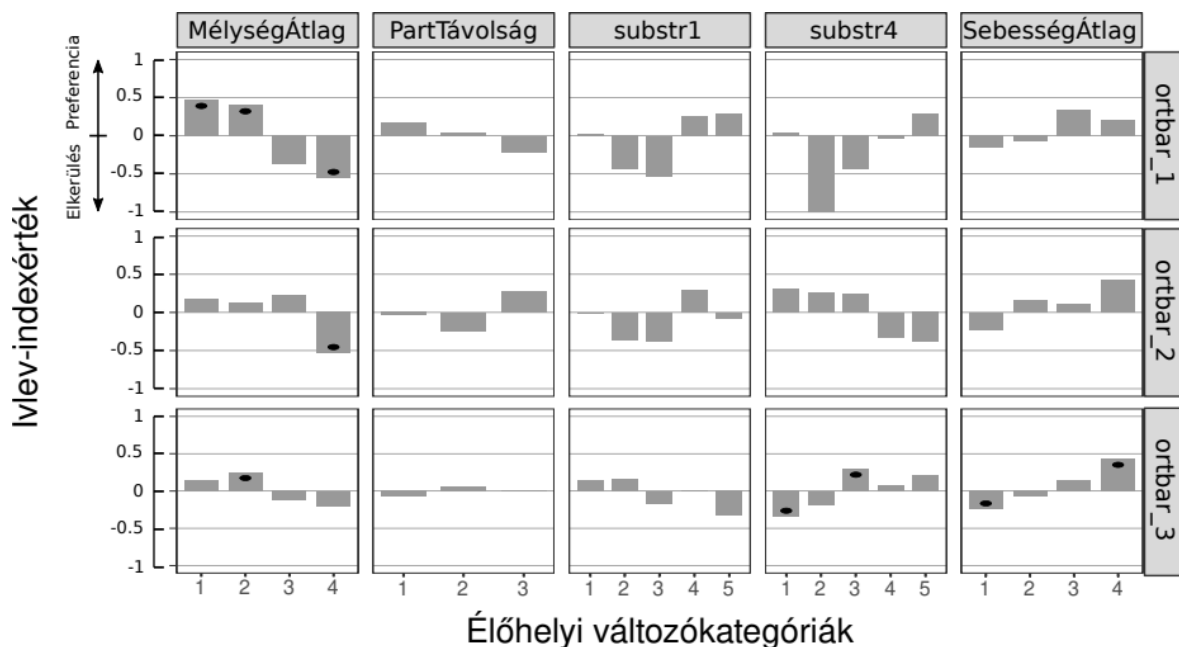
finomszemcsés aljzat alacsony arányú jelenlétét azonban nem kedvelték. A középső méretcsoport, gobgob_2, esetében egyik élőhelyi változó sem volt szignifikáns. A legnagyobb méretcsoport, gobgob_3, a vízmélység átlagának negyedik kategóriáját és a vízsebesség átlagának második kategóriáját preferálta, miközben a vízmélység átlagának első és második kategóriáját kerülte. Következésképpen a legnagyobb fenékjáró küllő egyedek a mély, lassú vízáramlású foltokat részesítették előnyben a nagyon sekély illetve sekély vízmélységű élőhelyekhez képest. A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyiváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 30. mellékletben találhatóak.



12. ábra: A fenékjáró küllő Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok-méretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatéóriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatéória elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatéóriák a 12. mellékletben találhatóak.

A kövicsík méretcsoportjai esetében három élőhelyi változó volt szignifikáns: a vízmélység átlaga, a vízsebesség átlaga és a substr4 aljzatkatéória (13. ábra). A legkisebb méretcsoport, ortbar_1, a vízmélység átlagának első és második kategóriáját (nagyon sekély és sekély) kedvelte, a változó negyedik kategóriát (mély) pedig kerülte; vagyis a kis kövicsíkok a

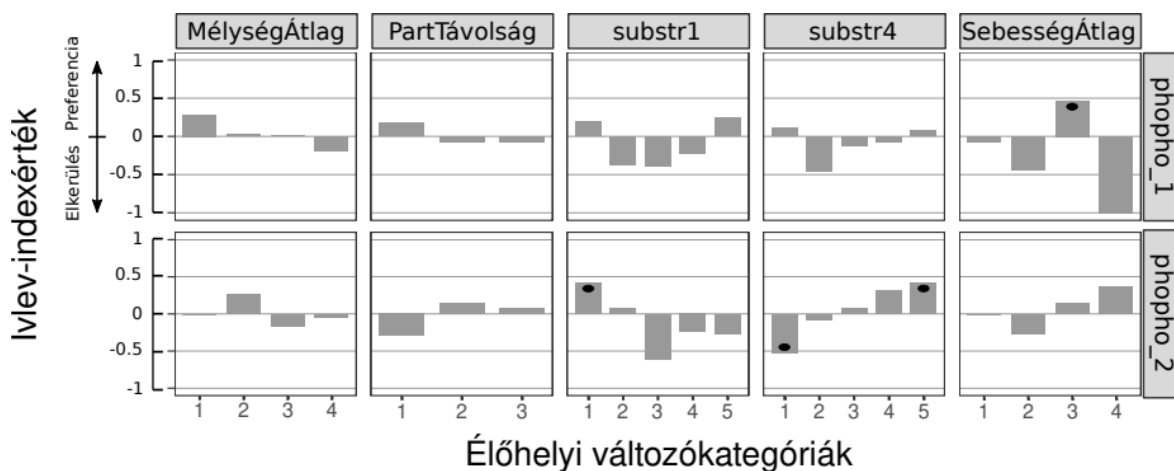
nagyon sekély illetve sekély élőhelyeket preferálták ellenben a nagy vízmélységűekkel. Hasonlóképpen került a középső méretcsoport, ortbar_2, a vízmélység átlagának negyedik kategóriáját, vagyis a nagy vízmélységű foltokat. A legnagyobb méretcsoport, ortbar_3, a vízmélység átlagának második kategóriáját, a substr4 harmadik kategóriáját, és a vízsebesség átlagának negyedik kategóriáját preferálta, míg e méretcsoport került a vízsebesség átlagának és a substr4 aljzatkategóriának első kategóriáit. Ezek alapján a legnagyobb méretű kövicsíkok a sekély, durvaszemcsés aljzat közepes arányát és a gyors vízáramlást kedvelték, míg a nagyon lassú és kevés durvaszemcsés aljzattal jellemezhető élőhelyeket kerültk. A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 30. mellékletben található.



13. ábra: A kövicsík Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok-méretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatégoriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatégoria elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatégoriák a 12. mellékletben található.

A fűg e selle méretcsoportjai három élőhelyi változóval mutattak szignifikáns kapcsolatot: a substr1 és a substr4 aljzatkatégoriákkal, valamint a vízsebesség átlagával (14. ábra). A kisebbik méretcsoport, phopho_1, a vízsebesség átlagának harmadik katégoriáját

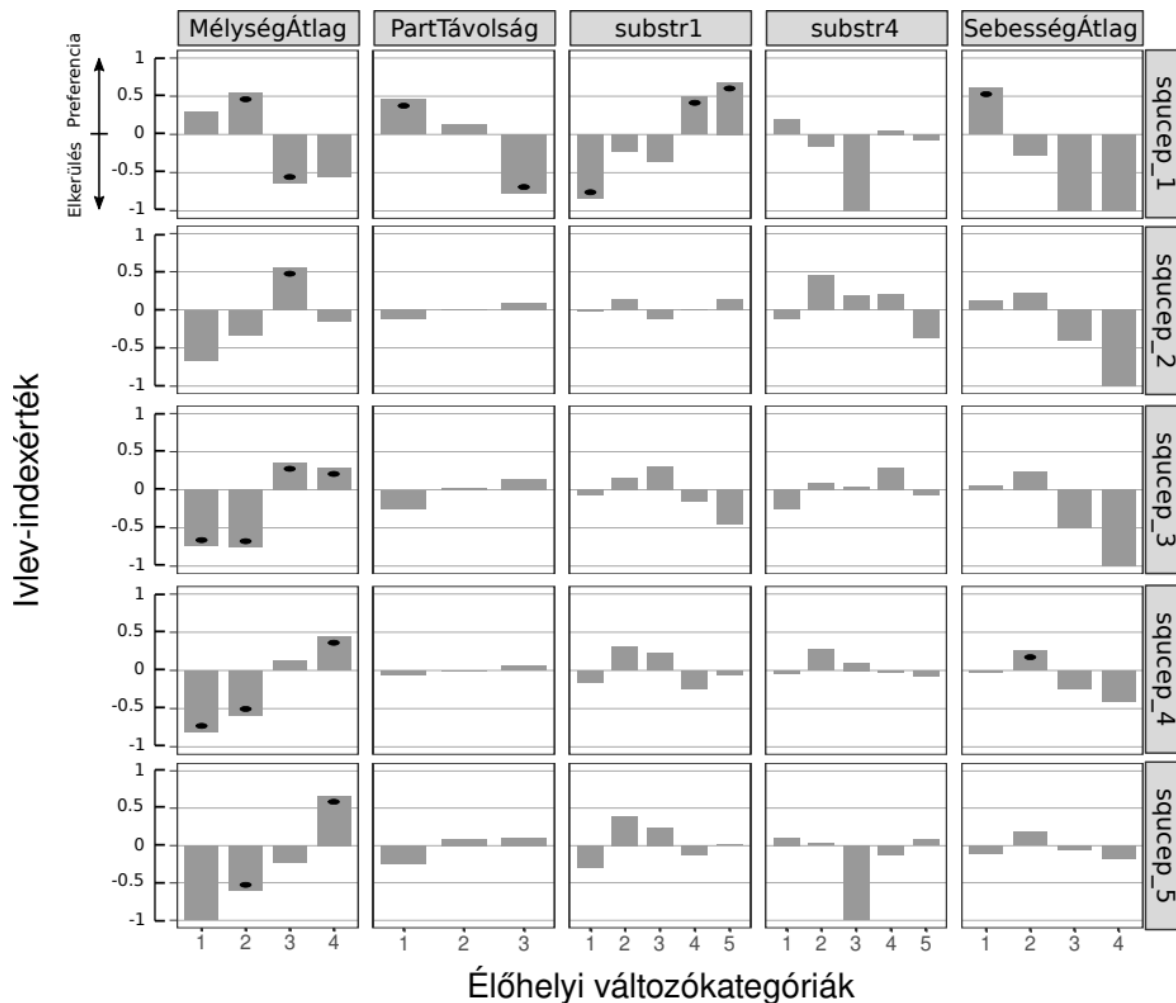
kedvelte, vagyis a kis fürge csellék a mérsékelt vízáramlású élőhelyeket preferálták. A nagyobbik méretcsoport, phopho_2, a substr1 első kategóriáját és a substr4 ötödik kategóriáját preferálta, miközben a substr4 első kategóriáját kerülte, tehát a faj nagy testméretű egyedei azon élőhelyfoltokat részesítették előnyben az aljzatösszetétel szempontjából, ahol a finomszemcsés aljzat nagyon alacsony arányban és a durvaszemcsés aljzat pedig nagy arányban volt jelen. A fajméretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 30. mellékletben található.



14. ábra: A fürge cselle Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajméretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatégoiával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatégoiára elkerülését indikálják. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatégoiák a 12. mellékletben található.

A fejes domolykó méretcsoportjai esetében négy élőhelyi változóval volt szignifikáns: a vízmélység átlaga, a parttól való távolság, a substr1 aljzatkatégoi és a vízsebesség átlaga (15. ábra). A legkisebb méretcsoport, squcep_1, a vízmélység átlagának második kategóriáját (sekély), a parttól való távolság első kategóriáját (partközeli pozíció), a substr1 aljzatváltozó negyedik és ötödik kategóriáját, valamint a vízsebesség átlagának első kategóriáját preferálta, azonban kerülte a vízmélység átlagának és a parttól való távolságnak a harmadik kategóriáját és a substr1 első kategóriáját. Ezek alapján a legkisebb fejes domolykók a sekély, parthoz közel elhelyezkedő, közepes és nagy arányú finomszemcsés aljzatú, nagyon lassú vízsebességű

élőhelyeket részesítették előnyben szemben a közepesen mély, kevés finomszemcsés aljzattal rendelkező, a parttól mérsékelten távolabbi pozíciójú élőhelyekkel. A squence_2 méretcsoport az átlagos vízmélység harmadik kategóriája iránt mutatott preferenciát, vagyis a faj kis egyedei a legkisebbekhez képest már inkább a közepesen mély vizű foltokat kedvelték. A squence_3 méretcsoport az átlagos vízmélység harmadik és negyedik kategóriáját preferálta, miközben az első és második kategóriákat kerülte. A nagyobb méretű egyedek a vízmélység tekintetében már egyértelműen a közepesen mély illetve mély foltokat keresték és elkerülték a kisebb méretcsoportok által kedvelt nagyon sekély illetve sekély élőhelyeket. A squence_4 méretcsoport az átlagos vízmélység negyedik kategóriáját és az átlagos vízsebesség második kategóriáját kedvelte, de az átlagos vízmélység első és második kategóriáit kerülte. E méretcsoport egyedei hasonlóan az előző méretcsoportéhoz, már egyértelműen a mély, lassú áramlású foltokat preferálták, és elkerülték a nagyon sekély illetve sekély vízmélységű területeket. A legnagyobb méretcsoport, squence_5, csak az átlagos vízmélység negyedik kategóriáját részesítette előnyben, és kerülte a változó második kategóriáját; vagyis a legnagyobb fejes domolykók, hasonlóan az előző két méretcsoportéhoz, szintén a nagy vízmélységű élőhelyeket részesítették előnyben szemben a sekély vízmélységűekkel. A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferenciájának vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási index értékek az élőhelyiváltozó-kategóriákra és a khi-négyzet tesztek eredményei a 30. mellékletben találhatóak.



15. ábra: A fejes domolykó Ivlev-index szerinti élőhelyi preferencia mintázata. Jobb oldalon a fajok-méretcsoportok jelölései (11. melléklet), bal oldalon pedig az Ivlev-index értékei láthatók. Felül az M2 modell szerint szignifikáns, ordinális skálájú élőhelyi változó jelölése, alul pedig az adott élőhelyi változó kategóriái láthatók. A pozitív irányú szürke oszlopok a faj adott élőhelyi-változókatóriával szembeni preferenciáját, míg a negatív irányúak az adott élőhelyi-változókatória elkerülését indikálja. A szürke oszlopokon belüli fekete pont jelöli a szignifikanciát. Az ordinális skálájú élőhelyi változók, azok címkéi és az élőhelyi-változókatóriák a 12. mellékletben találhatóak.

5.4.5. Ontogenetikus élőhely-eltolódások: méretcsoportok közötti különbségek, a maximális élőhely-eltolódásnak és a fajok maximális testméretének kapcsolata

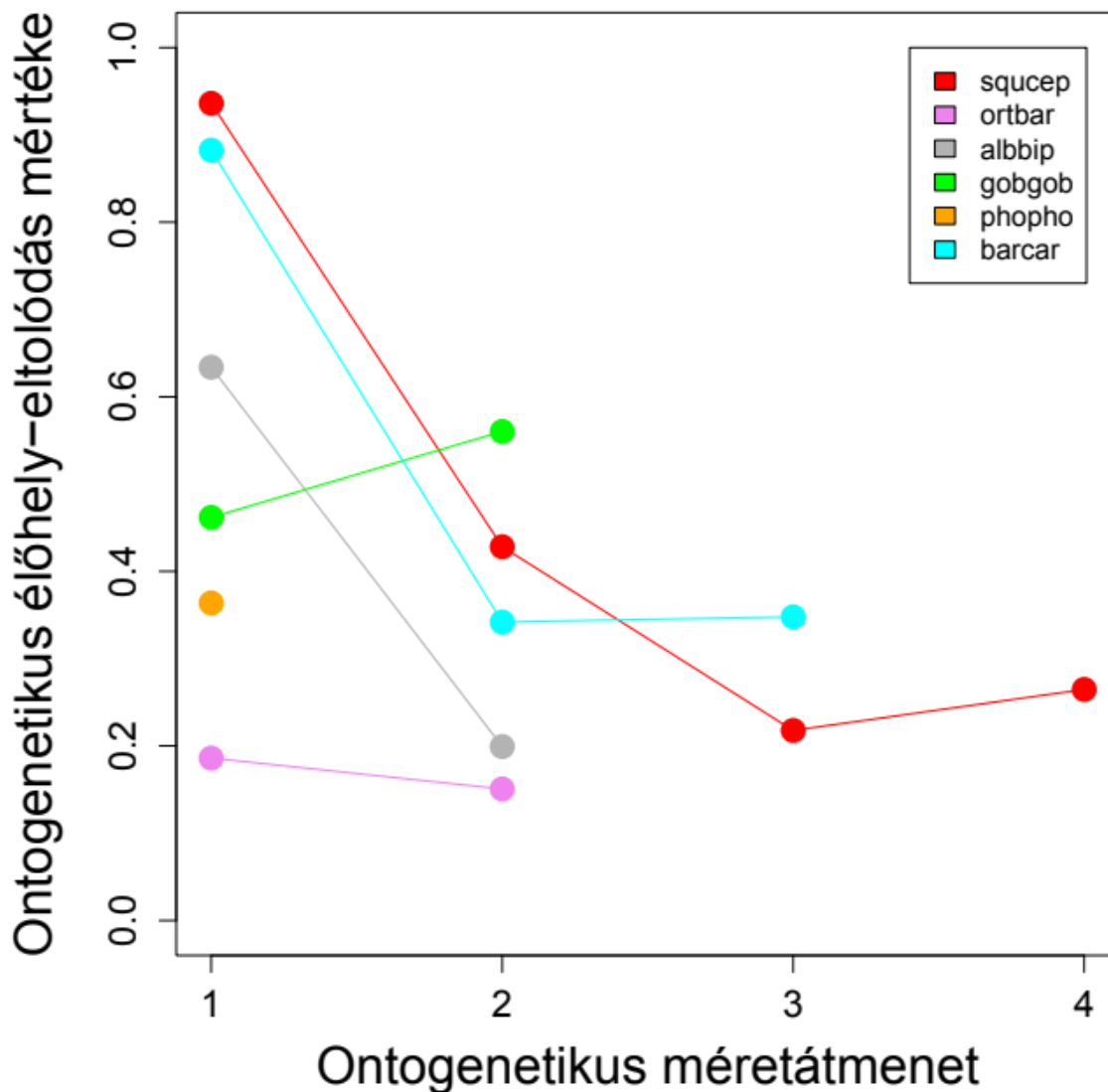
Általánosságban véve a fajon belüli ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás legnagyobb mértéke a fajok legkisebb és az azt követő méretcsoport közötti testméret átmenetnél mutatkozott (16. ábra, 8. táblázat). Az élőhelyváltás mértéke csökkent a következő ontogenetikus méretcsoport átmenetnél, azaz a második méretcsoportból a harmadikba történő átmenetnél. Azonban a fenékjáró küllő volt az egyetlen kivétel, mivel e fajnál a második és harmadik

méretcsoport közötti élőhely-eltolódás nagyobb volt, mint az első és második méretcsoport között.

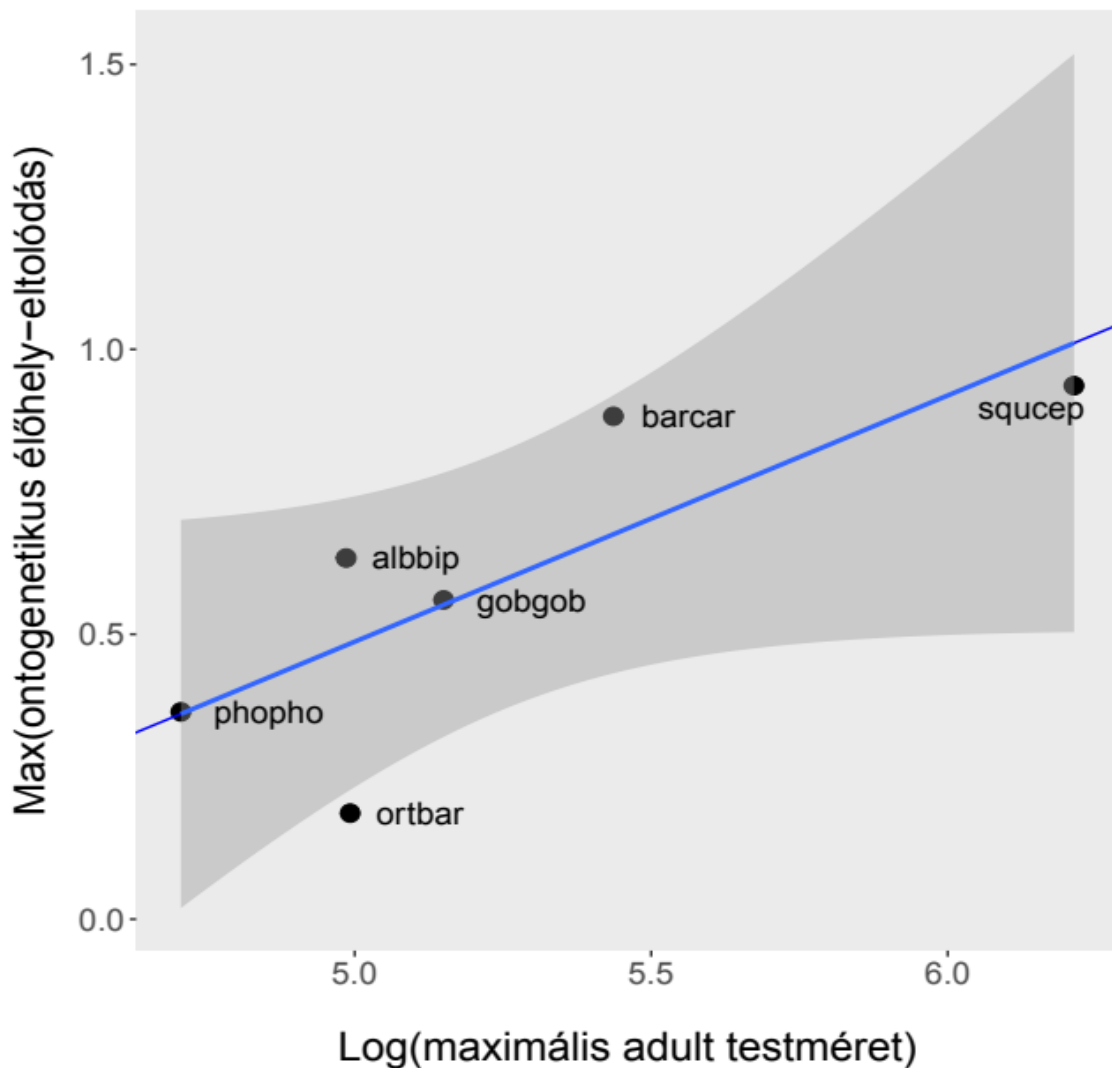
A fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás maximális értéke trendszerűen nagyobb értékeket mutatott azoknál a halfajoknál, amelyeknek nagyobb volt a felnőttkori maximális testmérete (20. ábra, 8. táblázat). A kapcsolat azonban $\alpha = 0,05$ szinten statisztikailag nem volt szignifikáns (F-statisztika = 6,524; df = 4; p-érték = 0,063; korrigált R^2 -érték = 0,525). A modell által becsült egyenes egyenlete: $Y = -1,6733 + 0,4321 \times \log(X)$.

8. táblázat: Az egymást követő faj-méretcsoportok közötti ontogenetikus élőhelyváltás mértéke. Az első oszlopban a fajok nevei találhatóak. A 2–5 oszlopokban az egymást követő méretcsoportok (mcs) közötti élőhelyváltás mértéke van számszerűsítve. Például az első méretcsoport növekedésével a második méretcsoportba való „átlépést” jellemző élőhely-eltolódás mértéke a fejes domolykó esetében 0,936, amely mértékegység nélküli mutató. Az oszlopokban lévő NA-k azt jelzik, hogy az adott fajnak mivel nincs több méretcsoportja, így az ontogenetikus élőhelyváltás mértéke sem volt kiszámítható. A félkövérrel kiemelt értékek az adott fajra vonatkozó élőhely-eltolódás maximális értékét jelölik.

Fajok	1. mcs → 2. mcs	2. mcs → 3. mcs	3. mcs → 4. mcs	4. mcs → 5. mcs
fejes domolykó	0,936	0,428	0,218	0,265
kárpáti márna	0,883	0,342	0,348	NA
kövicsík	0,186	0,151	NA	NA
sujtásos kűsz	0,634	0,199	NA	NA
fenékjáró küllő	0,462	0,560	NA	NA
fürge cselle	0,364	NA	NA	NA



16. ábra: A fajok egymást követő méretcsoportjainak ontogenetikus élőhely-eltolódása. Az x-tengelyen az egyik méretcsoportból az azt követő méretcsoportba való átlépés látható (pl. 1 azt jelenti, hogy a legkisebb méretcsoportból az azt követő méretcsoportba való átlépés, 2 pedig a második méretcsoportból a harmadikba való átlépés), y-tengelyen megfelelő méretcsoportok közötti átmenetekhez tartozó élőhely-eltolódásnak a mértéke látható. A fajokat jelölő címkékhez tartozó teljes fajnevek a 11. mellékletben található.



17. ábra: A fajok belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás maximuma a fajok maximális adult testméretének függvényében. A kék vonal a lineáris modell által becsült várható érték (átlag), a sziürke sáv pedig az átlagra vonatkozó 95%-os konfidencia intervallum. A modell által becsült egyenes egyenlete: $Y = -1,6733 + 0,4321 \times \log(X)$ (korrigált R^2 -érték = 0,5249). A fajok jelölései a 11. mellékletben található.

5.4.6. Eredmények értékelése: Testmérethez kötött hal-környezet asszociációk

A vizsgálat eredményei alapján a középhegységi kisvízfolyások halegyütteseinek mikroélőhely-használatát döntően azok az élőhelyi tényezők magyarázzák, amelyek korábbi, nagyobb térléptékű vizsgálatokban is jelentősnek bizonyultak a halak térbeli eloszlásának és közösség szerkezetének kialakításában (Angermeier & Karr 1984, Copp 1992a, Copp et al. 2010, Erős et al. 2003, 2005, Gosselin et al. 2010, Keller et al. 2019, Vlach et al. 2005, Wilkes et al.

2015, Zweimüller 1995). E kulcsváltozók közé tartozott a vízmélység, a vízsebesség és az aljzatösszetétel, amelyek a medermorfológiai sajátosságokból eredő fizikai élőhely-struktúrát tükrözik. Ugyancsak fontos változónak bizonyult az aljzat szemcseméretének heterogenitása, mivel a különböző méretű kövek és üregek menedéket, búvóhelyeket és táplálkozási lehetőséget biztosítanak különösen a bentikus, többnyire a mederfenéken tartózkodó fajok számára. A parttól való távolság szintén lényeges változónak bizonyult, amely több, egymással összefüggő élőhelyi paraméter – például vízmélység, vízsebesség, aljzatösszetétel – komplex hatását tükrözi, miközben befolyásolja a halak menedékhez, árnyékoláshoz és táplálékforrásokhoz való hozzáférését.

A mikroélőhely-használatot előrejelző élőhelyi változók lényegében ugyanazok voltak függetlenül attól, hogy figyelembe vettük-e az egyedek testméretét vagy sem. Azonban a testméret szerinti megközelítés lényegesen árnyaltabb mintázatokat tárt fel. Például nem méretcsoportosított esetben a kárpáti márna és a fenékjáró küllő mikroélőhely-használata nagyon hasonló volt, nem látszott markáns különbség a két faj között az élőhelyi gradiensek mentén (7. ábra), azonban ha a méretcsoportosítással figyelembe vettük az egyedi testméretet, akkor már azt tapasztaltuk, hogy a két faj legkisebb méretcsoportjai a vízsebesség–aljzat gradiens mentén eltérő élőhelyhasználati mintázattal rendelkeztek, míg a többi méretcsoport mikroélőhely-használata inkább a vízmélység gradiens mentén differenciálódott (8. ábra). Ez a mintázat jól tükrözi, hogy az egyedek életkorral járó morfológiai és ökológiai változásai alapvetően befolyásolják a különböző méretcsoportok élőhelyválasztását. Az élőhelyválasztást meghatározó döntő tényező lehet például az úszási képesség növekedése és a predációs kockázat csökkentése (Harvey & Stewart 1991, Lacey et al. 2012, Müller & van Leeuwen 2004, Peake 2008, Schlosser 1987, 1991).

Az egyedi testméret vonatkozásában elmondható, hogy általánosságban a legkisebb méretcsoportok és a legnagyobb méretcsoportok különböző mikroélőhelyeket használtak, amely összhangban áll más kutatások eredményeivel (Copp & Vilizzi 2004, Copp et al. 2010, Dala-Corte & De Fries 2018, Kumai et al. 2023, Manna et al. 2017, Pekárik et al. 2012, Watkins et al. 1997, Yeager & Hovel 2017, Zweimüller 1995). A kis, első éves (YOY) egyedek túlnyomórészt sekély, partközeli élőhelyeket használnak, de növekedésükkel egyre inkább a mélyebb foltokat részesítik előnyben, ugyanakkor fajonként eltérhet, miként különbözik a legkisebb és a legnagyobb méretcsoportok mikroélőhely-használata. A fiatal halak mikroélőhely-használatának differenciálódását a vízmélységen kívüli azonban más élőhelyi jellemzők is befolyásolják. Például a fiatal kárpáti márnák és fejes domolykók inkább olyan sekély foltokban fordultak elő,

ahol magas volt a finom szemcsés aljzat aránya és lassabb a vízáramlás. Ezzel szemben a kövicsík és a fűrge cselle fiataljai inkább olyan sekély foltokat kedveltek, ahol alacsony volt a finomszemcsés aljzatfrakció aránya és valamivel gyorsabb vízsebesség volt jellemző. Ezenfelül a sujtásos kűsz fiataljai gyakran a mederközépi pozícióban lévő, nagyobb vízsebességű élőhelyeket részesítették előnyben, szemben a többi faj fiatal egyedeihez képest. Figyelemre méltó az is, hogy a kövicsík mikroélőhely-használata nem mutatott egyértelmű fajon belüli különbségeket a méretcsoportok mikroélőhely-használatában. Ennek lehetséges oka feltehetően az, hogy a mederben lévő kisebb-nagyobb kövek között változatos méretű rések és hézagok a faj minden méretcsoportja számára megfelelő élőhelyet kínálnak, mely lehetővé teszi a faj különböző testméretű egyedeinek együttélését a fajtársak közötti kompetíció nélkül.

Külön figyelmet érdemel, hogy a vizsgált fajok esetében az ontogenetikus élőhelyi gradienst preferenciára vonatkozó változások mértéke eltérő volt. A legnagyobb különbségek az egymást követő legkisebb méretcsoportok között jelentkeztek, míg a testméret további növekedésével párhuzamosan ezek a különbségek fokozatosan mérséklődtek. Ennek háttere a halak aszimptotikus növekedésével kapcsolatos ökológiai és növekedésbiológiai elvvel magyarázható, miszerint az egyedek fiatalkori stádiumában a testarányok és funkcionális jellemzőik relatív változása jóval nagyobb, mint felnőttkorban. Következésképpen a fiatal egyedek nagyobb mértékben képesek új élőhelyek felfedezésére és hasznosítására, míg idősebb életstádiumban a mikroélőhely-használat már stabilizálódik. A fenékjáró küllő fajnál ugyanakkor nem a legkisebb és az azt követő méretcsoportok közötti, hanem a középső és az azt követő legnagyobb méretcsoport közötti ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás mértéke volt nagyobb. Erre valószínűleg a kis mintanagyság a magyarázat.

Az ontogenetikus élőhelyváltás mértéke a fajok felnőttkori maximális testméretével is összefüggést mutatott, ami arra utal, hogy a növekedési stratégia és a viselkedéses adaptációk (pl. bentikus vs. pelágikus életmód) együttesen alakítják az élőhelyhasználati mintázatokat. Azonban megjegyezzük, hogy a fűrge cselle méretcsoportjai közötti élőhely-eltolódás mértéke csak az első és az azt követő második méretcsoport között volt értékelhető, melynek oka, hogy az adatok alapján csupán két méretcsoport kialakítására volt lehetőség. Hogy e faj esetében a többi fajhoz hasonló mintázatot tapasztalunk-e, ahhoz további célzott vizsgálatokra van szükség legalább három méretcsoport kialakítását lehetővé tevő adatokkal. Továbbá az ontogenetikus élőhely-eltolódás mértéke és a halfajok növekedési sajátosságai közötti kapcsolat feltárása kis mintanagyság (csupán hat faj 20 méretcsoportja) elemzésén alapult, így további célzott kutatások szükségesek az összefüggések tisztázásához.

Mindezek mellett meg kell említeni a vízfolyásokban gázolással való elektromos mintavétel módszer korlátait. A mintavétel során alkalmazott elektromos halászeszköznek lehet bizonyos fokú szelektivitása, mely fajokként eltérő lehet. A fajok fogási valószínűsége az életmódtól (bentikus vagy vízoszlopbeli), testmérettől, denzitástól, az egyedek viselkedésétől és nemétől függően együttesen befolyásolják a mintavétel hatékonyságát (Mollenhauer et al. 2018, Price & Peterson 2010, Šmejkal et al. 2022, Zalewski 1983). A vízben való gázolás okozta zavaró hatás kiválthat olyan viselkedést, amely arra készíti a halakat, hogy azok elrejtőzzenek vagy meneküljenek. Így előfordulhat, hogy egy adott faj egyede olyan élőhelyről kerül kifogásra, amelyről előzetesen annak előfordulását nem várnánk. Továbbá a bentikus fajok esetében, mint a kövicsík, amely beforog a kövek közé az áram hatására; vagy a kárpáti márna, amely lesüllyed az aljzatra, ahonnan nehezebb az elkábított egyedek kiemelése az elektromos halászgép szájával. E zavaró hatás enyhítésére több méter távolságokat hagytunk egy-egy mintavételi pont között, majd a mintavételi pontra érkezés után kis idő várakozást követően – a halak megnyugvása után – kezdődött a mintavétel. Azonban elképzelhető, hogy ezen óvintézkedés ellenére a nagyobb testméretű egyedek alulreprezentálódnak a mintában. Továbbá a kis testméretű egyedek alulreprezentáltsága sem lehetetlen. A kisebb testméretű egyedek testén kevesebb áramvonal fut át, ellentétben a nagyobb testű egyedekkel, így azok elektromos árammal való kábítása kevésbé hatékony (Dolan & Miranda 2003), továbbá a 6 mm szembőségű hálóból a túlságosan kicsi kb. 28–30 mm alatti egyedek, különösen a megnyúlt testű fajok (pl. kövicsík) esetén már kieshetnek a hálóból.

5.5. Élőhelyhasználatot és közösség szerkezetet befolyásoló egyéb hatások

Halak vízfolyás szakaszon belüli előfordulását, élőhelyhasználatát a dolgozat kutatási fókuszpontján túlmutató számos egyéb tényező befolyásolja, melyek kölcsönhatnak a doktori kutatásban vizsgált élőhelyi tényezők térbeli eloszlást formáló hatásával. A lokális (vízfolyásszakasz-szintű) fajkészlet megváltozásának több oka is lehet, melynek következtében megváltozhatnak a fajok közötti interakciók és a faj–élőhelyhasználat kapcsolatok is. Egyik ilyen tényező, amikor új faj kerül be a halegyüttesbe: emberi tevékenység következtében (véletlen vagy szándékos betelepítés) és természetes módon a fajok új élőhelyekre való aktív terjedése révén (például a ponto-kaszi gébfajok). Piscivor halfaj megjelenése az élőhelyen közvetlenül befolyásolja a prédafajok élőhelyhasználatát azáltal, hogy korlátozza az élőhelyhasználatot: a prédafajok menedéket nyújtó élőhelyekre kényszerülnek, amelyeket a ragadozó hiányában nem biztos, hogy használnának. Megjelenésük közvetlen hatása pedig a

prédafajok egyedszámának csökkenése vagy a faj teljes eltűnése az adott élőhelyről (Gebrekiros 2016). A forrásokért való kompetíció, például a búvóhelyekért való versengés, a közösségbe bekerülő új faj a már ott lévő hasonló élőhelyigényű fajokat számukra kedvezőtlenebb élőhelyre kényszerítheti (Van Kessel et al. 2011). A táplálékért folytatott versengés ugyancsak hatással lehet a közösség összetételére. Míg a kompetitívebb fajra pozitívan, addig a kevésbé kompetitív versenytársra negatívan hat. A kevesebb táplálékhoz jutó egyedek fejlődése hátrányt szenved, amely közvetetten kihat a faj populációjának utánpótlására (Kłosiński et al. 2025, Uzunova & Dashinov 2022), közvetlen módon pedig ha a közösségbe bekerült új faj jelentős ikra- és ivadékfogyasztó (Lutz et al. 2020), amely szintén egyfajta (életstádiumtól függő) predációs nyomás a lokális halegyüttesre nézve.

Az intenzív rekreációs célú horgászati tevékenység több szempontból is hatással lehet halegyüttesre (Burgin 2017). Egyes (főként piscivor) halfajok populációinak megújulását hátráltathatja, valamint méret- és fajfüggő szelekciós hatása révén megváltoztathatja a relatív fajösszetételt és ezzel együtt potenciálisan az ökoszisztéma dinamikáját is (Dainys et al. 2022). A szabadidős horgászat természetközeli kisvízfolyásokra, patakokra való kiterjedése az említett hatások révén potenciális veszélyt jelenthetnek ezen vízfolyások halegyütteseire, továbbá fennállhat az esély arra, hogy a horgászok által preferált zsákmányfajokat (például pisztráng fajokat) telepítenek be olyan vízfolyásokba, ahol az ott lévő halfaunának nem természetes tagjai. A telepítési tevékenységgel a halegyüttesbe bekerülő pisztrángok fiatal egyedei más fajok táplálékkonkurrenciái, felnőtt egyedei pedig már ragadozókként fenyegetik az ott élő többi faj egyedeit (Alexiades & Kraft 2017). Mindezeket figyelembe véve a rekreációs horgászati tevékenység közvetlen (maga a horgászat) és közvetett (pisztrángtelepítés) predációs nyomást jelent a halegyüttesre, valamint a telepítés egy új faj ember általi bekerülését jelenti egy adott vízfolyásszakasz halegyüttesébe.

A vízfolyásokra merőleges, keresztirányú mesterséges és természetes akadályok (barrierék) hatással vannak mind az élőhelyre, mind a halegyüttesre azáltal, hogy megtörik a vízfolyások hosszirányú konnektivitását, azaz a halak hossz-szelvény mentén való szabad mozgását. Nagy folyókon már kimutatták a gátak élőhely- és közösség szerkezet-módosító hatásait. A gátak feletti vízfolyásszakaszon (felvízi szakasz) a gátak alatti vízfolyásszakaszokhoz (alvízi szakasz) képest nagyobb volt a vízmélység, alacsonyabb a vízsebesség és arányaiban a finomszemcsés aljzat dominált ellentétben az alvízi szakasszal, ahol nagyobb vízsebesség, kisebb vízmélység és durvább szemcseméretű aljzatfrakció volt jellemző. Ezen hidrogeomorfológiai változások lényegében a felvízi részen állóvízi élőhelyi viszonyokat eredményez

a természetes folyóvízi viszonyokhoz képest. Az élőhelyi változásokat a halegyüttes változása is tükrözi, az állóvízi viszonyokat kevésbé toleráló fajok (pl. botos kölonte, fejes domolykó, fenékjáró küllő) az alvízi oldalon fordultak elő nagyobb egyedszámmal, míg az állóvízi körülményeket toleráló fajok (pl. bodorka) a felvízi oldalon volt jelen nagyobb egyedszámmal (Mueller et al. 2011). Ilyen barrierék lehetnek kisvízfolyásokon például az esészsökkentő műtárgyak, ún. fenéklépcsők és a hódgátak is, melyek feltehetően a nagy folyókon lévő gátakhoz hasonlóan hathatnak a hidro-geomorfológiára és a közösségszerkezetre, azonban a két barriertípus módosító hatásának mértéke jelentősen eltérhet. A hódok (*Castor* spp.) hatása azonban összetettebb, mint a fenéklépcsőké, amelyek statikus vízügyi műtárgyak. A hódok tevékenységük révén dinamikusan alakítják környezetüket (Grudzinski et al. 2022, Pollock et al. 2003). Gátakat építenek, melyek nem véglegesek, nagyobb áradások elmosásuk azokat. Építési és táplálkozási tevékenységük során kisebb-nagyobb ágakat, gallyakat hordanak a mederbe, esetenként pedig fákat is beboríthatnak. Ezzel megváltoztatva az áramlási viszonyokat, valamint a szerves törmelék behordásával hatással vannak a mikroélőhely-szerkezetre, így közvetett módon a halak térbeli eloszlási mintázatának változásaira is. A parti növényzet tekintetében is van hasonlóság és különbség a fenéklépcsők és a hódtevékenység között. Közös, hogy a vízfolyás mentén a parti fás növényzet megnyílása kedvezhet a meder benövényszerülésének és algásodásának. Míg a fenéklépcsők környezetében általában minden fát kiirtanak, így egy árnyékolástól mentes nyílt rész jön létre, addig a hódok – ha lehetőségük van rá – szelektálnak a fafajok között, így a vízparti fás növényzet nem sérül drasztikusan (Juhász et al. 2023). Ugyanakkor a vizsgálati területen tett saját megfigyelésünk szerint a hódok szelektivitása olykor a természetesen honos puhafák kidöntésére, és az inváziós akác, zöld juhar kerülésére vonatkozóan nyilvánul meg. A mesterséges fenéklépcsők és a természetes hódgátak egyaránt akadályozhatják (vízállástól és a barrier magasságától függően) a halak vízfolyásszakaszok közötti mozgását, például az ívási vándorlást és az aszály okozta vízmélységcsökkenés elől való menekülést az alvíz felől a felvízi irányba, ugyanakkor a barrierék fölött visszatartott víz menedékül is szolgálhat az aszályos időszakokban.

A vízfolyásokba való kommunális szennyvízbevezetésnek szintén barrier hatása lehet a halak számára. A kibocsátott szennyvíz tisztítottságának minősége és mennyisége a szennyvíztisztító-telep korszerűségétől és az adott szennyvíztisztító-telepre jutó népességszámtól függ. Azonban a vízfolyás szennyvizet hígító hatása a vízhozammal áll kapcsolatban, amely nem független az időjárási viszonyoktól és a (rész)vízgyűjtő méretétől. A szennyvíz megváltoztatja a vízfolyás kémiai jellemzőit, amelyekre a halak viselkedésükkel reagálnak, a túlságosan szennyezett vizet kerülnek, így a szennyvízterhelés potenciális barrierhatást fejthet ki a halak

vízfolyásszakaszok közötti vándorlásában (Winter et al. 2023). Azonban a vízszennyező anyagok több forrásból származhatnak, melyek minősége és mennyisége ugyancsak a vízgyűjtőterülettől (lefolysási területek milyensége, pl. fás vagy fátlan területekről, lefolyástalan városi területekről), az időjárási viszonyoktól (aszályok, villámáradások nem csak lokálisan, hanem a vízgyűjtő egész területén), az urbanizáltság mértékétől (betonfelületek aránya, légköri ülepedés, építőanyagok, városi talajok eróziója, emberi népsűrűség) és a területhasználat típusától függ (pl. mezőgazdasági terület, gyárterület, lakóterület). A sokféle szennyezőanyag-forrásból származó, majd később a vízfolyás(ok)ba bemosódott üledék tartalmazhat nehézfémeket (Pb, Zn, Cu, Cd), perzisztens szerves szennyezőket (PAH vegyületek: policiklikus aromás szénhidrogének, PCB vegyületek: poliklórozott bifenilek, gyógyszermaradványokat [Kondor et al. 2022]). Száraz időszakban az üledék feldúsulhat, majd az intenzív csapadék okozta lefolyás révén koncentrált szennyezési impulzust kaphatnak a vízfolyások. Az üledékfelhalmozódás csökkenti az aljzat heterogenitását rontva ezzel a kavicsos aljzatú ívóhelyek minőségét, növeli a víz zavarosságát. Mindezek ökológiai következményekkel járnak. Homogenizálódik az élőhely, csökkenti a mikroélőhely-diverzitást, negatívan hat a vízi makrogerinctelen közösségekre, amelyek a táplálékhálózat révén a halakra is hatással van, továbbá a halállományok kopolyúi is károsodhatnak (Taylor & Owens 2009).

A mérsékelt égövben a különböző évszakok egymástól eltérő időjárási körülményei (pl. hőmérséklet, csapadék) szezonális hatással vannak a halak élőhelyhasználatára. A halak szezonális élőhelyhasználatára az időjárási viszonyoktól és biológiájuktól (szaporodási időszak, téli veremelés, hőmérsékleti preferencia, élelciklus-stratégia) adódóan változik (Scharbert & Borcharding 2013). A melegebb évszakokban a halak aktívabbak, táplálkoznak, szaporodnak, míg a hideg évszakokban aktivitásuk csökken, és olyan élőhelyeket választanak, amely a telelésükre alkalmas és biztosítja túlélésüket a hideg időben. Vannak azonban olyan fajok, amelyek éppen ellenkezőleg, a hideg vízben aktívabbak, valamint a téli időszak alatt is táplálkoznak és szaporodnak (pl. menyhal). Azonban a szezonális élőhely-használatra a klímaváltozás is hatással van. Az extrém nyári meleg miatt a vízhőmérséklet emelkedhet és vele együtt az oldott oxigénszint csökkenhet, amely kedvezőtlen az olyan fajok számára, amelyek az oxigéndús nyáron is hűvösebb vizeket kedvelik (Pelletier & Forrester 2025). Az évszakok hőmérsékleti- és csapadékviszonyai befolyásolják a halak élelciklusát, azáltal, hogy hatással vannak a szaporodási időszakra, a szaporodási időszakban elérhető ívóhelyekre, a táplálkozásra és növekedésre alkalmas helyekre, valamint ezek elérhetőségére. A különböző élettevékenységekhez használt élőhelyek megfelelő időben való rendelkezésre állása, vagyis elérhetősége kihat az egyedek fejlődésére és ezzel együtt hosszabb távon a halfajok

utánpótlására (Kanno et al. 2015). Azonban a lokális halegyüttesekre közvetlenül vagy közvetett módon ható antropogén tényezők terén is tapasztalhatók szezonális eltérések, mint például a horgászati aktivitásban (Boukal et al. 2025), valamint a kibocsátott szennyvíz (relatív) mennyiségében és minőségében (Comber et al. 2020).

Összefoglalva, a halak élőhelyhasználatát egymással közvetlen vagy közvetett módon kapcsolatban álló, több térléptéken ható (vízgyűjtő-szinttől a mikroélőhely foltokig) természetes és antropogén hatásokhoz egyaránt köthető komplex folyamatok határozzák meg.

6. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

6.1. Hosszútávú faunisztikai adatgyűjtés és a monitorozási rendszer kialakításának jelentősége

A nagy időbeli lefedettségű faunisztikai adatok elemzése rávilágíthat a víztestek halfaunájának változásaira. Hosszútávon, akár egymástól független kutatásokban gyűjtött adatok szintetizáló értékelése alapján is láthatóvá válnak fajok terjedési vagy visszaszorulási folyamatai, illetve eltűnésük vagy megjelenésük. Azonban az, hogy egy új faj megjelenése (pl. idegenhonos gébfajok) hogyan hat arra a közösségre, amelybe bekerült, csakis rendszeres monitorozással értékelhető megbízhatóan. Az ilyen szisztematikusan gyűjtött hosszútávú monitorozási adatok elemzése alapján képet kaphatunk arról, hogy melyek azok a fajok, amelyek alapvetően stabilan jelen vannak még annak ellenére is, hogy új faj kerül be a rendszerbe, és melyek azok a fajok, amelyek visszaszorulnak, így felderíthetők a sérülékeny, akár speciális védelmet igénylő fajok, valamint az újonnan bekerülő faj faunába való integrálódása vagy csak alkalmi megjelenési jellege is értékelhető.

A halak megfigyelése és állományaikban bekövetkező változások nyomon követése az emberi szem számára közvetlenül nem látható életmódjuk miatt speciális eszközöket és mintavételt igényel. Következésképpen egy faj állománycsökkenése, esetleges eltűnése, új (idegenhonos, akár inváziós) halfaj megjelenése, illetve egy adott területen lévő víztest halállomány-összetételének és az abban bekövetkező változások milyenségének, dinamikájának nyomon követése hosszú távú, rendszeres időközönként – lehetőleg ugyanazon mintavételi helyeken – elvégzett, megfelelő lefedettségű (azaz térben megfelelő mennyiségű és sűrűségű mintavételi helyek kijelölése) monitorozási rendszer működtetése adhat pontosabb helyzetképet (Sály 2023). A halak esetében egy új idegenhonos faj megjelenéséről többnyire akkor szereznek tudomást a szakemberek, amikor a faj már jelentős egyedszámú populációval rendelkezik (Bíró 1974). A fentebb ismertetett monitorozási rendszert kiegészítheti a faunaintegritási pontérték alkalmazása, mely segítséget nyújthat a szakemberek számára nem csupán egy adott faj, hanem egy lokális halegyüttes változásainak feltárásában is (például az eltűnőben vagy éppen terjeszkedőben lévő fajok azonosítása). Ugyanakkor a faunaintegritási pontérték nem csupán a halakkal, hanem más élőlénycsoportokkal foglalkozó szakemberek számára is hasznos lehet. Az integritási pontérték felhívhatja a figyelmet egy-egy valamilyen szempontból „problémás” fajra, ezáltal a természetvédelmi szakemberek fókuszába kerülve a gyakorlatban célzott természetvédelmi intézkedések kidolgozását segítheti.

6.2. Mezo- és mikro-térszála kapcsolata, hatásuk a halegyüttesek szerveződésére

Az eredmények alapján úgy tőnik, hogy vízfolyástípustól függetlenül mind a mikroélőhelyi változók, mind a mikro- és mezoélőhelyi változók általi együttes közös hatás nagyobb szerepet játszik a halak térbeli eloszlási mintázatának kialakításában, mint a mezoélőhelyi változók önmagukban. Ez arra enged következtetni, hogy a mikro- és a mezo-térléptékű jellemzők egymástól nem független módon hatnak, vagyis az élőhelyi változók mintázatmagyarázó hatékonysága függ az adott változó térszálijától egy adott kisvízfolyásszakaszon belül. A mezo- és mikro-térléptékű környezeti tényezők hatása hierarchikus, ugyanis a mezo-térléptéken értelmezett élőhelyi tulajdonságok (pl. hidrogeomorfológia mederegységek mint a gázlók és medencék) sok esetben megszabják azt, hogy az adott keresztaszelvényben milyen mikroélőhelyi tulajdonságok alakulhatnak ki. Így az élőhelyi hatások a nagyobb térléptéken értelmezett változók felől a kisebb térléptéken értelmezett változók felé irányuló módon hathatnak a halak térbeli eloszlási mintázataira, hasonlóan a nagyobb térléptéken végzett kutatások eredményeihez (Barbosa et al. 2019, Rowe et al. 2009, Wang et al. 2003). A mikroélőhelyi jellemzők közvetlenül befolyásolhatják a halak tartózkodási helyének megválasztását az egyedek faji hovatartozása és testméretük függvényében, ugyanakkor a mikro-szintű élőhelyek variabilitásának jelentős része alapvetően a vízfolyásszakasz mezoszintű jellemzőiből eredhet. Ezért a halak testméretének figyelembevétele a vizsgálatokban ahhoz vezethet, hogy a mikrohabitat-jellemzők relatív fontossága nagyobbban bizonyul a környezeti variancia magyarázatában, mint a mezohabitat-jellemzőké. Azonban a különböző térléptékű változók relatív hatása a halegyüttesek szerveződésére eltérő lehet a vízfolyás típusától és az antropogén hatásoktól függően (Junqueira et al. 2016, Sály et al. 2011).

Mikroélőhelyi szinten a halegyüttesek térbeli szerveződését (a testméret figyelembevétele mellett és annak figyelmen kívül hagyásával is) leginkább a vízmélység, az áramlási sebesség, az aljzatösszetétel és a parttól való távolság együttesen határozzák meg. Mindezt összevetve a nagyobb térlépteken végzett a doktori kutatástól független korábbi kutatások eredményeivel, úgy tőnik, hogy ezeknek az élőhelyi változóknak a fajegyüttes-szerkezetre irányuló mintázatkialakító jelentősége térléptéktől függetlenül érvényesül, tehát e négy kulcsváltozó univerzális prediktora lehet a folyóvízi halak élőhelyhasználatának több térszáliján is (Anglin & Grossman 2013, Erős et al. 2005, Fedorcák et al. 2018). A testméret szerinti elemzés tovább finomította e kapcsolatok értelmezését, és rávilágított arra, és egyben meg is erősítette a korábbi kutatásokat, miszerint a különböző méretcsoportok – különösen a fiatal, első éves (YOY) egyedek – élőhelyigényei jelentősen eltérhetnek a felnőttekétől (Davey et al. 2005, Zweimüller 1995). Emellett a fajok

testméretfüggő élőhelyhasználatát a fajegyüttes összetétele is befolyásolja, azaz hogy milyen fajok élnek együtt egy adott élőhelyen (Pekárik et al. 2012). Továbbá fajon belül az egyedi testméret figyelembe vétele ontogenetikus élőhely-eltolódásokat tárt fel. A fajok közötti és fajon belüli (testméretfüggő) élőhely-differenciációt és az életszakasztól függő élőhelyváltásokat a heterogén élőhelyek támogatják. Mivel az élőhely-használatbeli eltolódások fokozatosan történnek, ezért egy vízfolyásszakasz élőhelyszerkezete minél sokfélébb, annál inkább támogatja az egyedek teljes életciklusához szükséges környezeti feltételeket. Ezzel szemben minél homogénebb egy vízfolyásszakasz, annál inkább elképzelhető, hogy az egyedek testméretfüggő, avagy életciklusbeli állapotfüggő élőhelyváltása kimaradhat vagy késleltetett, ezáltal a különböző testméretű egyedek, révén hogy hasonló élőhelyre kényszerülnek, fejlődésük hátrányt szenvedhet a forrásokért való kompetíció következtében, amely kihat az egyedek túlélési esélyeire (Cantin & Post 2018, Dahlgren & Eggleston 2000, Kimirei et al. 2013). Ezenfelül a kevésbé toleráns fajok kiszorulhatnak a náluk kompetitívebb fajok miatt, így végső soron a halegyüttes faji diverzitása csökkenhet. Ezért a testméretfüggő élőhely-differenciálódás és az azt biztosító heterogén élőhelyek megléte kulcsfontosságú a populációk fennmaradásában és a fajok együttélésében nemcsak a vízgyűjtőt, illetve rész-vízgyűjtőt lefedő nagy, de vízfolyás-szakaszon belüli, kis térléptéken is. Viszont a kis térléptékű élőhelyi változatosság a nagyobb térléptékű környezeti jellemzők függvénye, így a nagyobb térléptékű változók közvetetten hathatnak a lokális (kis térléptékű, vízfolyásszakaszon belüli) halegyüttesek szerkezetére és térbeli mintázatára.

További kutatások szükségesek annak feltárására, hogy a testméret szerinti mikroélőhely-használat szezonálisan miként változik, illetve a hidrológiai viszonyok és a környezeti stresszorok (pl. vízhozam-ingadozás, hőmérséklet, antropogén zavarás) milyen mértékben befolyásolják az ontogenetikus élőhelyváltás dinamikáját. E kutatások a pataklakó halak általános ökológiájáról való ismereteink bővítése mellett hozzájárulhatnak a kisvízfolyások ökológiai állapotának pontosabb értékeléséhez és a célzott természetvédelmi beavatkozások tervezéséhez, ezzel támogatva a természetközeli állapotmegőrzést illetve annak helyreállítását.

6.2.1. Természetvédelmi szempontú javaslatok az élőhelyek természetközeli állapotának megőrzésére és az élőhelyek helyreállítására

A középhegységi és dombvidéki kisvízfolyások számos faj genetikailag izolált populációjának adhatnak otthont. Ennek eredményeként e vízfolyásokban magas a regionális szintű genetikai diverzitás (Finn et al. 2011, Richardson 2019). Az éghajlatváltozás szélsőséges időjárási eseményei veszélyeztetik ezen kisvízfolyások biológiai integritásának fennmaradását. A hosszan tartó aszályok a vízfolyások medrének kiszáradásához vezethet, amely a vízfolyás felszakadozása következtében a halakat a meder mélyebb élőhelyeibe kényszerítik (Magalhaes et al. 2007). Ezen események súlyosságát fokozza a mederbeli fizikai élőhelystruktúra homogén jellege. Korábbi kutatások már hangsúlyozták a mederbeli heterogenitás fontosságát a folyóvízi halpopulációk hanyatlásának elkerülésében (Copp et al. 2010, Yamazaki et al. 2006). A disszertációban bemutatott eredmények felhívják a figyelmet a mezohabitat-jellemzők közvetett hatására a halak testméret-függő vízfolyásszakaszon belüli mikroélőhely-használatában. Ezért a mezohabitat-struktúra (pl. kanyargós futásvonal, medencék és gázlók) heterogenitásának fenntartására és helyreállítására való összpontosítás hatékony természetvédelmi stratégiának tűnik a méretstruktúrált halpopulációk lokális védelmében, mivel a mezo-skálájú hidrogeomorfológiai változatosság magában foglalhat jelentős mértékű mikro-skálájú élőhelyi variabilitást is, amelyre a különböző méretcsoportoknak szükségük van.

A mezohabitat-változatosság megőrzésének és helyreállításának egyik lehetősége a vízfolyásokat kísérő természetes parti erdősávok védelme vagy megújítása, lehetőség szerint az adott vízfolyás természetközeli környezetére jellemző őshonos fák előnyben részesítésével (Sály et al. 2025). A fák gyökerei biztosítják a mederoldal kellő fizikai stabilitását, ugyanakkor a mederoldalból már kimosódott, a vízben szabadon lévő fás gyökérzet egyúttal hozzájárul a mederbeli fizikai élőhely-heterogenitáshoz. A nagyobb fás törmelék (pl. kidőlt fák) szintén a meder morfológiájának változását idézi elő a vízfolyás eltérítésével, a futásvonalban kialakuló kisebb kanyarulatokkal hozzájárulva ezzel az élőhely szerkezetének dinamikus változásához. Emellett a finom fás törmelék (pl. apróbb ágak, gallyak, levelek) közvetlenül hozzájárul a mikroélőhelyek sokféleségéhez (Manzotti et al. 2020). Az őshonos fafajokkal való vízparti fás növényzet utánpótlásának a hódok miatt is jelentősége van, mivel az idegenhonos fajokkal szemben előnyben részesítik az őshonos fafajokat, melyek állományai a hódtevékenység következtében nehezebben újulnak meg (Juhász et al. 2023). A heterogén meder, amely mélyebb, a fák lombkoronája által árnyékolt medencéket is tartalmaz, jobb túlélési esélyt biztosít a halak számára a szélsőséges aszályos időszakok alatt. Ahol a parti erdősávok megőrzése vagy

helyreállítása árvízveszélyt jelenthet a lakott területekre, ott célszerű a rehabilitációt a települések közötti szakaszokra koncentrálni a hosszirányú konnektivitás biztosítása mellett, hogy a halak szabadon mozoghassanak a helyreállított és a módosított mederszakaszok között. A vízfolyások hosszirányú átjárhatóságának biztosítása érdekében a kisvízfolyásokon lévő eséscsökkentő műtárgyak, ún. fenéklépcsők műszaki állapotát és szükségességét felül kell vizsgálni, ha lehetséges azokat el kell bontani, vagy a halak számára átjárhatóbb műtárgyakra, például surrantókra cserélni. Ezenfelül a műtárgyak mezo-térskálán hatással lehetnek a közvetlen környezetük változatosságra, ezáltal a mikroélőhelyi sokféleségre is. Vízgyűjtő szinten a tájhasználat jellege befolyásolhatja a vízfolyások parti növényzetét (keskeny fás parti sáv vagy annak teljes hiánya). A parti zónában végzett mezőgazdasági és/vagy fakitermelési tevékenységek a vízpart állapotát megváltoztathatják. A part menti fák hiánya nemcsak a meder benövényesülését okozhatja, hanem a fás gyökérzet és a fásszárú növényi törmelék hiánya a mikroélőhelyek diverzitás-csökkenéséhez is vezethet. Továbbá a vízparti fás sávok megszűnésével a mederoldal-stabilitás is módosulhat, megnőhet a szárazföldről vízbe történő talajbemosódás, amely ráakódhat a gázlók köves aljzatára és elfedheti azokat. A közvetlen vízpartot is érintő (intenzív) mezőgazdasági tevékenység a műtrágyák alkalmazása révén pedig a mederben fonalas algák megjelenését okozhatja, amelyek jelenléte elsősorban a középhegységi kisvízfolyásokban nem kívánatos. Vízgyűjtő léptéken szemlélve a fakitermelés gyorsítja a csapadék lefolyását, ezáltal csorbul a vízgyűjtőterület vízmegtartó képessége, ami lokális szinten a vízfolyások szélsőséges vízhozam-fluktuációjához vezethet.

Összességében a természetes medermorfológia és az aljzat heterogenitása, valamint a part menti fás vegetáció jelenléte elengedhetetlen a halak számára szükséges vízfolyásszakaszon belüli mezo- és mikro-léptékű élőhelyi diverzitás fenntartásához. Azonban az élőhelyek hatékony megőrzésére és/vagy helyreállítására irányuló, az élőhelyi változatosság elérését célzó természetvédelmi kezeléseket további térskálákra, a vízfolyásokat kísérő vízparti zónára és a vízgyűjtő táji jellemzőire is fontos kiterjeszteni. A hatékony lokális természetvédelmi intézkedésekhez elengedhetetlen a komplex szemlélet, a lokális élőhely tágabb környezetének megismerése és a közöttük lévő kapcsolati viszonyok feltárása (Cunico et al. 2012, Sparks-Jackson et al. 2023).

7. ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK

- 1) A halfajok térbeli és időbeli előfordulási gyakoriságait felhasználva megalkottam egy egyszerű számszerű mutatót – a faunaintegritási értéket –, ami alkalmas arra, hogy térben és időben ismételt szisztematikus felmérések alapján egy terület (pl. vízgyűjtő, részvízgyűjtő) fajainak előfordulási gyakorisági viszonyait tömören és számszerűen jellemezze egy adott tér- és időablakra vonatkozóan.
- 2) Irodalmi adatok és saját faunisztikai felmérés adatai alapján feltártam, hogy melyek a Tarna vízgyűjtő három fő vízfolyásának halfaunájában lévő elsődleges vagy alapfajok. A Tarna (Jászfákóhalma és Sirok között) alapfajai: bodorka, csuka, fejes domolykó, fenékjáró küllő, folyami géb, halványfoltú küllő, karikakeszeg, kövicsík, nyúldomolykó, sujtásos kűsz, sügér, szélhajtó kűsz, szivárványos ökle, tarka géb, vágócsík. A Ceredi-Tarna (Sirok és Cered között) alapfajai: fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík, sujtásos kűsz, vágócsík. A Parádi-Tarna (Sirok és Parádsasvár között) alapfajai: fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík, sujtásos kűsz.
- 3) Feltártam egy dombvidéki és egy középhegységi kisvízfolyás-szakasz méretstruktúrált halegyütteseinek nyár végi időszakra jellemző térbeli szerveződését befolyásoló legfontosabb élőhelyi változókat, melyek mindkét típusú élőhelyen azonosak voltak (folton belüli vízmélység és a folt parttól való távolsága).
- 4) Eredményeim rámutatnak, arra, hogy a vízfolyásszakaszok típusbeli különbségeihez köthető mikroélőhelyi változók is jelentős prediktorai lehetnek a halak testméretéhez között szakaszon belüli térbeli eloszlásának (dombvidéki kisvízfolyásokban a folton belüli szubmerz növényzet, középhegységi kisvízfolyásokban a folton belüli aljzat szemcsemérete és a folton belüli fásszárú növényi törmelék).
- 5) Feltártam a középhegységi kisvízfolyásokban a méretstruktúrált és a nem méretstruktúrált fajegyüttesek vízfolyásszakaszon belüli nyár végi időszakra jellemző térbeli eloszlását leghatékonyabban magyarázó mikroélőhelyi változókat (vízmélység, vízsebesség, aljzatösszetétel, parttól való távolság). Rámutattam arra, hogy a fajon belüli méretcsoportok élőhelyhasználata elsősorban a vízmélység és a parttól való távolság mentén különül el, míg a fajok között a legkisebb méretcsoportok mikroélőhely-használata jellemzően a vízsebesség és az

aljazatösszetétel tekintetében különül el. Eredményeim igazolják, hogy a vízfolyás partjától való távolság a nagy folyókhoz hasonlóan a csupán néhány méter széles gázolható kisvízfolyásokban is jelentős mintázatkialakító tényező.

- 6) Megállapítottam, hogy az ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás mértéke a testméret növekedésével jellemzően csökken. Rámutattam arra, hogy az ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás maximális értéke kapcsolatban állhat a faj felnőttkori maximális testméretével.

8. TUDOMÁNYOS PUBLIKÁCIÓK

A doktori kutatás témájában megjelent tudományos közlemények:

Maroda Á. & Sály P. (2025): Interspecific differences and ontogenetic shifts in body size-related microhabitat use by fishes in small, Central European submountain streams. *Journal of Vertebrate Biology* 74: 25078

Maroda Á. & Sály P. (2023): Relative importance of meso- and microhabitat features in the within-reach spatial distribution of size-structured fish assemblages in small streams. *Ecology of Freshwater Fish* 32: 656–672.

Maroda Á. & Sály P. (2022): Jelenkori és jövőbeni kutatások kapcsolata: halfaunisztikai szakirodalmi áttekintések módszertani nehézségei és az egységes faunisztikai közlés jelentősége. *Pisces Hungarici* 16: 33–44.

Maroda Á. & Sály P. (2022): A Tarna, Ceredi-Tarna és Parádi-Tarna halfaunisztikai áttekintése az 1979 és 2019 közötti időszakra szakirodalomban közölt észlelések és egy 2018. évi terepi felmérés alapján. *Állattani Közlemények* 107/1–2: 21–70.

Maroda Á. & Sály P. (2018): Középhegységi patakok halainak testhossz-függő mikroélelőhely-használata. *Pisces Hungarici* 12: 111–122.

9. ÖSSZEFOGLALÁS

A vízi ökoszisztémák integritása több tényező összetett kölcsönhatásától függ, melyek egy része a vízgyűjtő jellemzőivel, másik részük közvetlenül a víztesttel áll kapcsolatban. A vízfolyásokat többféle élőhely-módosító direkt és indirekt antropogén hatás éri, amelyek a vízi ökoszisztémákat befolyásolják.

A vízfolyások élőhelyei a forrástól a torkolatig tartó hidro-geomorfológiai kontinuumot alkotnak, amely a halközösségek szerveződését alapvetően determinálja. A közösségszerveződés e kontinuum mentén különböző térskálakon vizsgálható a több négyzetkilométeres vízgyűjtő szinttől a vízfolyásszakaszon belüli néhány négyzetméteres foltokig. Ezek a skálák egymással hierarchikus kapcsolatban állnak, és közvetlenül vagy közvetett módon befolyásolják egy adott élőhelyen a halegyüttes térbeli szerveződését.

A halak túlélését, növekedését, szaporodását egymástól lényegesen eltérő tulajdonságokkal jellemezhető élőhelyek biztosíthatják. Ugyanakkor a halak testmérete jelentős, akár több nagyságrendbeli változáson megy keresztül életeciklusuk során, ezért egy adott halegyed számára legmegfelelőbb élőhely nem csak a faji hovatartozás, hanem az egyedi testmérete függvénye is.

A dolgozatban három kutatási téma eredményei kerülnek bemutatásra. Egyrészt a Tarna vízgyűjtő fő vízfolyásainak halfaunáját jellemző fajok feltárását végeztük több évtizedes és saját gyűjtésű adatok alapján a fajok időbeli és térbeli gyakoriságain alapuló hierarchikus osztályozással és egy újonnan megalkotott faunaintegritási pontérték számításával. Másrészt többváltozós statisztikai eljárásokkal feltártuk a halegyüttesek mikroélőhely-használati mintázatait. A mezo- és mikro-térskálájú élőhelyi jellemzők relatív mintázatmagyarázó szerepét a fajon belüli egyedi testméret figyelembe vételével vizsgáltuk egy középhegységi és egy dombvidéki kisvízfolyás egy-egy élőhely-típusra reprezentatív szakaszán, és a két élőhely között összevetettük a fajok különböző testméretű egyedeinek mikroélőhely-használatát. Harmadrészt, feltártuk a legfontosabb élőhelyi preferenciát befolyásoló élőhelyi változókat a fajon belüli egyedi testméret figyelembe vételével és annak figyelmen kívül hagyásával hét középhegységi kisvízfolyásban. Emellett számszerűsítettük a fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódást.

Eredményeink alapján a hosszútávú monitorozási rendszer és az egységes faunisztikai adatközlés segíthet feltárni egy víztest halfaunájában már bekövetkezett vagy éppen folyamatban lévő változást, akár fajok terjedésének vagy visszaszorulásának nyomon követését. Ugyanakkor a megfigyelt változások felhívhatják a figyelmet a mögöttes okok feltárására, amik akár az

élőhely jellemzőinek megváltozása is lehet. A halak testhossz-függő mikroélőhely-használatát a tisztán mikro-skálájú, valamint a mezo- és mikro-skálájú változók együttesen nagyobb mértékben magyarázták, mint a tisztán mezo-skálájú változók, mely arra utal, hogy e két térskála hatása nem független egymástól. A különböző térskálák egymáshoz viszonyított relatív hatása a dombvidéki és a középhegységi vízfolyástípusban kissé eltérő volt. A középhegységi kisvízfolyásokban a halak mikroélőhely-használatát – akár figyelembe vettük a fajon belüli egyedi testméretet, akár nem – a legfőbb mintázatkialakító tényezők a vízsebesség, a vízmélység, az aljzatösszetétel és a parttól való távolság voltak. Ugyanakkor a testméret figyelembevétele rávilágított arra, hogy a vízfolyásszakaszon belül együtt élő fajok mikroélőhely-használatbeli különbségei testmérethez kötöttek. A kutatás során a fajokon belül a testméret növekedésével a főbb élőhelyi jellemzők mentén fokozatos élőhely eltolódásokat figyeltünk meg, melyek nagysága jellemzően a testhossz növekedésével csökkent, valamint a fajon belüli élőhely-eltolódás maximális értéke kapcsolatban állhat a fajok felnőttkori maximális testméretével.

Eredményeink elsősorban a természetvédelmi kezelési tervek készítéséhez járulhatnak hozzá, és megalapozhatják további célzott kutatások elvégzését. A halegyüttesek élőhelyének hatékony védelméhez nem elegendő csupán a vízfolyásszakaszon belüli élőhelyi heterogenitás megóvása avagy helyreállítása, hanem a vízfolyás táji környezete is lényeges tényező. A természetes parti fás vegetáció védelme, illetve annak hiányában az újrafásítás (őshonos, az adott tájra jellemző fajokkal) a medren belüli élőhelyek helyreállításával együtt hatékonyabb természetvédelmi intézkedés lehet, mint csak önmagában a medren belüli viszonyok védelme vagy azok helyreállítása. A vízgyűjtő, illetve táji szintű tervezés hatékonyabban biztosíthatja a megfelelő élőhelyi heterogenitást a méretstruktúrált halegyüttesek fennmaradásához. Emellett szükséges a beavatkozást követő rendszeres időközönként végzett mintavételezéssel való állapot-nyomkövetés is, amelyhez egy alaposan megtervezett monitorozási rendszerre van szükség. A hosszútávú monitorozás során gyűjtött adatokra alkalmazott faunaintegritási pontérték kiegészítheti a halegyüttes változásainak feltárását (pl. fajok visszaszorulása, új fajok megjelenése, illetve terjeszkedése). A halállomány mellett a környezeti változóról gyűjtött adatok is információval szolgálnak az élőhely állapotváltozásának értékeléséhez és az újabb kezelési tervek készítéséhez.

10. SUMMARY

The integrity of aquatic ecosystems depends on the complex interaction of several factors, some of which are related to the characteristics of the catchment area, while others are directly related to the water body itself. Watercourses are affected by various direct and indirect anthropogenic impacts that modify habitats and influence aquatic ecosystems.

The habitats of watercourses form a hydro-geomorphological continuum from the source to the estuary, which fundamentally determines the organization of fish communities. Community organization along this continuum can be examined at different spatial scales, from catchment areas covering several square kilometres to patches of a few square metres within a watercourse section.

The survival, growth, and reproduction of fish can be ensured by habitats with significantly different characteristics. At the same time, fish undergo substantially changes in body size during their life cycle, so the most suitable habitat for a given fish depends not only on its species but also on its individual body size.

The dissertation presents the results of three research topics. First, we explored the fish fauna of the main watercourses of the Tarna watershed based on published data under 50 years. We used hierarchical classification based on the temporal and spatial occurrence frequencies of species and a newly created faunal integrity score calculation. Secondly, we used multivariate statistical methods to explore the microhabitat use patterns of fish assemblages. We examined the relative explanatory role of meso- and micro-scale habitat characteristics, taking into account individual body size within species. The field sampling was done on a representative section of each habitat type in a submountain stream reach and a highland stream reach. We compared the microhabitat use of individuals with different body sizes between the two habitats. Thirdly, we explored the habitat variables influencing the most important habitat preferences of species, taking into account the individual body size (intraspecific case) and disregarding it (interspecific case) in seven small submountain streams. In addition, we quantified ontogenetic habitat shifts within the species.

Based on our results, long-term monitoring systems and standardized faunistical data reporting can help reveal changes in the fish fauna of a water body, such as the spread or decline of species. At the same time, the observed changes may draw attention to the underlying causes, which may even be changes in habitat characteristics. The use of microhabitats by fish

depending on body length was explained to a greater extent by purely micro-scale variables and meso- and micro-scale variables together than by purely meso-scale variables, suggesting that the effects of these two spatial scales are not independent of each other. The relative impact of different spatial scales differed slightly between submountain and highland stream types. In small submountain streams, the main factors shaping fish microhabitat use (we took individual body size within species into account or not) were the water velocity, water depth, substrate composition, and distance from the bank. At the same time, taking body size into account revealed that differences in microhabitat use among species coexisting within reach were related to body size. We observed gradual ontogenetic habitat shifts along the main habitat gradients as body size increased. The degree of habitat shifts typically decreased with increasing body length, and the maximum degree of habitat shifts within species may be related to the maximum adult body size of the species.

Our results can primarily contribute to the preparation of conservation management plans and establishing further targeted research. In order to effectively protect the habitats of fish communities, it is not enough to preserve or restore habitat heterogeneity within stream reach; the landscape environment of the watercourse is also an important factor. The protection of natural riparian vegetation or, in its absence, reforestation (with native species characteristic of the given landscape) combined with the restoration of habitats within stream reach may be a more effective conservation measure than the protection or restoration of habitat conditions alone. Planning at the catchment and landscape levels can more effectively ensure the appropriate habitat heterogeneity for the survival of size-structured fish assemblages. In addition, it is necessary to monitor the status of the system at regular intervals after the intervention, which requires a carefully designed monitoring system. The fauna integrity score applied to the data collected during long-term monitoring can complement the exploration of changes in fish communities (e.g., species decline, emergence, and expansion of new species). In addition to fish assemblages, data collected on environmental variables also provide information for assessing changes in habitat status and preparing new management plans.

11. MELLÉKLETEK

1. melléklet: Irodalomjegyzék

- Alexiades A. V., Kraft C. E. (2017): Effects of stocked trout on stream invertebrate communities. *Journal of Freshwater Ecology* 32(1): 95–102.
- Allan D. (2004): Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257–284.
- Angermeier P. L. & Karr J. R. (1984): Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 716–726.
- Anglin D. R. & Grossman G. D. (2013): Microhabitat use by southern brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a headwater North Carolina stream. *Ecology of Freshwater Fish* 22: 123–133.
- Barbosa H. O., Borges P. P., Dala-Corte R. B., Martins P. T. A., Teresa F. B. (2019): Relative importance of local and landscape variables on fish assemblages in streams of Brazilian savanna. *Fisheries Management and Ecology* 26(2): 119–130.
- Barriga J. P. & Battini M. A. (2009): Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 395–405.
- Bates, D., Maechler, M., Jagan, M. (2022): Matrix: Sparse and dense matrix classes and methods. <https://CRAN.R-project.org/package=Matrix>
- Benaglia T., Chauveau D., Hunter D. R., Young D. (2009): mixtools: An R Package for Analyzing Finite Mixture Models. *Journal of Statistical Software* 32(6): 1–29.
- Bertalanffy von L. (1957): Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology* 32: 217–231.
- Bíró P. (1974): *Neogobius fluviatilis* a Balatonban. *Halászat* 20: 173–174.
- Blanchet F. G., Legendre P., Borcard D. (2008): Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89(9): 2623–2632.
- Boukar D., Lyach R., Kubečka J. (2025): How fishing regulations, free time, seasonality and angler characteristics shape daily fishing pressure and angling success: Insights from Czech recreational fisheries. *Fisheries Research* 292: 107600
- Branigan P. R., Quist M. C., Shepard B. B., Ireland S. C. (2018): Microhabitat use of native fishes in the Kootenai River: A fine-scale evaluation of large-scale habitat rehabilitation efforts. *River Research and Applications* 34(10): 1267–1277.
- Brown B. L., Swan C. M. (2010). Dendritic network structure constrains metacommunity properties in riverine ecosystems. *Journal of Animal Ecology* 79(3): 571–580.

- Buisson L., Grenouillet G. (2009): Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distribution* 15(4): 613–626.
- Burgin S. (2017): Indirect consequences of recreational fishing in freshwater ecosystems: An exploration from an Australian perspective. *Sustainability* 9(2): 280.
- Cantin A., Post J. R. (2018): Habitat availability and ontogenetic shifts alter bottlenecks in size-structured fish populations. *Ecology* 99(7): 1644–1659.
- Cattanéo F., Grimardias D., Carayon M., Persat H., Bardonnnet A. (2014): A multidimensional typology of riverbank habitats explains the distribution of European grayling (*Thymallus thymallus* L.) fry in a temperate river. *Ecology of Freshwater Fish* 23(4): 527–543.
- Cavalcante L. L., Daga V. S., Braga R. R., Padial A. A. (2023): Functional homogenization in aquatic ecosystems: a review and framework proposal. *Hydrobiologia* 850: 1283–1302.
- Clavero M., Blanco-Garrido F., Zamora L., Prenda J. (2005). Size-related and diel variations in microhabitat use of three endangered small fishes in a Mediterranean coastal stream. *Journal of Fish Biology* 67: 72–85.
- Comber S. D. W., Gardner M. J., Ellor B. (2020): Seasonal variation of contaminant concentrations in wastewater treatment works effluents and river waters. *Environmental Technology* 41(21): 2716–2730.
- Copp G. H. (1992a): An empirical model for predicting microhabitat of 0+ juvenile fishes in a lowland river catchment. *Oecologia* 91: 338–345.
- Copp G. H. (1992b): Comparative microhabitat use of cyprinid larvae and juveniles in a lotic floodplain channel. *Environmental Biology of Fishes* 33: 181–193.
- Copp, G. H. (2010): Patterns of diel activity and species richness in young and small fishes of European streams: A review of 20 years of point abundance sampling by electrofishing. *Fish and Fisheries* 11(4): 439–460.
- Copp G. H., Guti G., Rovny B., Cerny J. (1994): Hierarchical analysis of habitat use by 0+ juvenile fishes in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River. *Environmental Biology of Fishes* 40: 329–348.
- Copp G. H., Jurajda P. (1999): Size-structured diel use of river banks by fish. *Aquatic Sciences* 61(1): 75–91.
- Copp G. H., Kovác V., Siryová S. (2010): Microhabitat use by stream-dwelling spiralin *Alburnoides bipunctatus* and accompanying species: implications for conservation. *Folia Zoologica* 59(3): 240–256.
- Copp G. H., Peñáz M. (1988): Ecology of fish spawning and nursery zones in the flood plain, using a new sampling approach. *Hydrobiologia* 169(2): 209–224.
- Copp G. H., Spathari S., Turmel M. (2005): Consistency of diel behaviour and interactions of stream fishes and invertebrates during summer. *River Research and Applications* 21(1): 75–90.

- Copp G. H., Vilizzi L. (2004): Spatial and ontogenetic variability in the microhabitat use of stream-dwelling spined loach (*Cobitis taenia*) and stone loach (*Barbatula barbatula*). *Journal of Applied Ichthyology* 20(6): 440–451.
- Cunico A. M., Ferreira E. A., Agostinho A. A., Beaumord A. C., Fernandes R. (2012): The effects of local and regional environmental factors on the structure of fish assemblages in the Piparó Basin, Southern Brazil. *Landscape and Urban Planning* 105(3): 336–344.
- Csardi G., Nepusz T. (2006): The igraph software package for complex network research. *InterJournal, Complex Systems*, 1695. <https://igraph.org>
- Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy A. S., Erős T. (2016): Do diel variations in stream fish assemblages depend on spatial positioning of the sampling sites and seasons? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 62(2): 175–190.
- Dahlgren C. P., Eggleston D. B. (2000): Ecological processes underlying ontogenetic habitat shifts in a coral reef fish. *Ecology* 81(8): 2227–2240.
- Dala-Corte R. B., De Fries L. (2018): Inter- and intraspecific variation in fish body size constrains microhabitat use in a subtropical drainage. *Environmental Biology of Fishes* 101: 1205–1217.
- Dainys J., Jakubavičiūtė E., Gorfine H., Kirka M., Raklevičiūtė A., Morkvėnas A., Pūtys Ž., Ložys L., Audzijonyte A. (2022): Impacts of recreational angling on fish population recovery after a commercial fishing ban. *Fishes* 7(5): 232.
- Davey A. J. H., Hawkins S. J., Turner G. F., Doncaster C. P. (2005): Size-dependent microhabitat use and intraspecific competition in *Cottus gobio*. *Journal of Fish Biology* 67(2): 428–443.
- Dolan C. R., Miranda L. E. (2003): Immobilization thresholds of electrofishing relative to fish size. *Transactions of the American Fisheries Society* 132: 969–976.
- Doligez B., Boulinier T. (2008): Habitat selection and habitat suitability preferences. 1810–1830. In Jørgensen E., Fath B. D. (Szerk.): *Encyclopedia of Ecology: Behavioral Ecology* (3). Oxford: Elsevier.
- Dormann C. F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., Marquéz J. R. G., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P. J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D., Lautenbach S. (2013): Collinearity: A review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1): 27–46.
- Dray S. (2013): spacemakerR: Spatial modelling. <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- Dray S., Legendre P., Blanchet G. (2016): packfor: Forward selection with permutation (Canoco p.46). <https://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>
- 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(3): 483–493.

- Endes M. (1987a): A Gyöngyös-Tarna hordalékkúp-síkság gerincesállat-világa. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 12: 107–117.
- Endes M. (1987b): A Mátra és a Mátra-alja halfaunája. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 12: 81–85.
- 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(2): 141–150.
- 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(4): 350–357.
- 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., Tóth B., Sevcsik 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(1): 88–105.
- Esselman P. C., Allan J. D. (2010): Relative influences of catchment- and reach-scale abiotic factors on freshwater fish communities in rivers of northeastern Mesoamerica. *Ecology of Freshwater Fish* 19(3): 439–454.
- Európai Unió Tanácsának 92/43/EGK irányelve (1992. május 21.) a természetes élőhelyek, valamint a vadon élő állatok és növények védelméről. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/HU/TXT/?uri=celex%3A31992L0043>
- Európai Unió Tanácsának 2013/17/EU irányelve (2013. május 13.) a környezetvédelem területén elfogadott egyes irányelveknek a Horvát Köztársaság csatlakozására tekintettel történő kiigazításáról. <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/HU/TXT/?uri=CELEX:32013L0017>
- 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: A continuous view of the river is needed to understand how process interacting among scales set the context for stream fishes and their habitat. *BioScience* 52(6): 483–498.
- Fedorcák M., Šimková A., Janko K., Koščo J. (2018): Microhabitat preferences of triploid Cobitis fish and diploid progenitors in two streams in Slovakia (Danube River Basin). *Folia Zoologica* 67: 26–34.
- Fields W. R., Grant E. H. C., Lowe W. H. (2017): Detecting spatial ontogenetic niche shifts in complex dendritic ecological networks. *Ecosphere* 8: e01662.
- Finn D. S., Bonada N., Múrria C., Hughes J. M. (2011): Small but mighty: headwaters are vital to stream network biodiversity at two levels of organization. *Journal of the North American Benthological Society* 30(4): 963–980.
- Fraley C., Raftery A. E. (2002): Model-based clustering, discriminant analysis, and density

- estimation. *Journal of the American Statistical Association* 97: 611–631.
- 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.
- Froese R., Pauly D. (eds) 2025: FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org, version (04/2025).
- Gaudin P., Caillère L. (1990): Microdistribution of *Cottus gobio* L. and juveniles of *Salmo trutta* L. in a first order stream. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 37: 81–93.
- Gebrekiros S. T. (2016): Factors affecting stream fish community composition and habitat suitability. *Journal of Aquaculture & Marine Biology* 4(2): 00076.
- Gosselin M. P., Petts G. E., Maddock I. P. (2010): Mesohabitat use by bullhead (*Cottus gobio*). *Hydrobiologia* 652: 299–310.
- Gozlan R. E., Mastrotillo S., Dauba F., Tourenq J. N., Copp G. H. (1998): Multi-scale analysis of habitat use during late summer for 0+ fishes in the River Garonne (France). *Aquatic Sciences* 60: 99–117.
- Grossman G. D. (2014): Not all drift feeders are trout: A short review of fitness-based habitat selection models for fishes. *Environmental Biology of Fishes* 97(5): 465–473.
- Grossman G. D., Freeman M. C. (1987): Microhabitat use in a stream fish assemblage. *Journal of Zoology* 212(1): 151–176.
- Grossman G. D., Ratajczak R. E. (1998): Long-term patterns of microhabitat use by fish in a southern Appalachian stream from 1983 to 1992: Effects of hydrologic period, season and fish length. *Ecology of Freshwater Fish* 7(3): 108–131.
- Grossman G. D., Ratajczak R. E. Jr., Crawford M., Freeman M. C. (1998): Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68(3): 395–420.
- Grossman G. D., Rincon P. A., Farr M. D., Ratajczak R. E., Jr. (2002): A new optimal foraging model predicts habitat use by drift-feeding stream minnows. *Ecology of Freshwater Fish* 11(1): 2–10.
- Grudzinski B. P., Fritz K., Golden H. E., Newcomer-Johnson T. A., Rech J. A., Levy J., Fain J., McCarty J. L., Johnson B., Vang T. K., Maurer K. (2022): A global review of beaver dam impacts: Stream conservation implications across biomes. *Global Ecology and Conservation* 27: e02163.
- Györe K. 1995: *Vízi természet- és környezetvédelem 1. kötet: Magyarország természetesvízi halai (szervezetten, élettan, ökológia, rendszertan)*. Környezetgazdálkodási Intézet Környezetvédelmi Tájékoztató Szolgálat, 339 p.
- Harka Á. (1989): A Zagyva vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. *Állattani Közlemények* 75: 49–58.

- Harka Á., Sallai Z. (2004): *Magyarország halfaunája*. Nimfea Természetvédelmi Egyesület, 271 pp.
- Harka Á., Szepesi Zs. (2009): Kűzdomolykók (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) a Heves megyei Gyöngyös-patakban, a Zagyvában, a Sajó és a Hernád mentén. *Halászat* 102(4): 139.
- Harka Á., Sály P., Szepesi Zs. (2009): Kűz és domolykó hibridjének (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) előfordulása a Tarnában és a Kis-Sajóban. *Halászat* 102(2): 80–84.
- Harvey B. C., Stewart A. J. (1991): Fish size and habitat depth relationships in headwater streams. *Oecologia* 87: 336–342.
- Henderson J. H., Johnston C. E. (2010): Ontogenetic habitat shifts and habitat use in an endangered minnow, *Notropis mekistocholas*. *Ecology of Freshwater Fish* 19(1): 366–373.
- Henriques-Silva R., Logez M., Reynaud N., Tedesco P. A., Brosse S., Januchowski-Hartley S. R., Oberdorff T., Argillier C. (2019): A comprehensive examination of the network position hypothesis across multiple river metacommunities. *Ecography* 42(2): 284–294.
- Isely J. J., Grabowski T. B. (2007): Age and Growth. In: Guy, C. S. & Brown, M. L. eds., *Analysis and interpretation of freshwater fisheries data*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, pp. 187–228.
- 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.
- Jacobs J. (1974): Quantitative measurement of food selection. A modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oceanologia* 14: 413–417.
- Janáč M., Jurajda P. (2013): Diel differences in 0+ fish samples: effect of river size and habitat. *River Research and Applications* 29(1): 90–98.
- Juhász E., Molnár Zs., Bede-Fazekas Á., Bíró M. (2023): General patterns of beavers' selective foraging: how to evaluate the effects of a re-emerging driver of vegetation change along Central European small watercourses. *Biodiversity and Conservation* 32: 2197–2220.
- Jurajda P. (1999): Comparative nursery habitat use by 0+ fish in a modified lowland river. *Regular Rivers: Research & Management* 15(1–3): 113–124.
- Junqueira N. T., Macedo D. R., Souza R. C. R., Hughes R. M., Callisto M., Pompeu P. S. (2016): Influence of environmental variables on stream fish fauna at multiple spatial scales. *Neotropical Ichthyology* 14(3): e150116.
- Kanno Y., Letcher B. H., Hitt N. P., Boughton D. A., Wofford J. E. B., Zipkin E. F. (2015): Seasonal weather patterns drive population vital rates and persistence in a stream fish. *Global Change Biology* 21: 1856–1870.
- Kateri M. (2014): *Contingency table analysis: Methods and implementation using R*. Birkhäuser, Springer, New York, USA.

- Kautza A., Sullivan M. P. (2012): Relative effects of local- and landscape-scale environmental factors on stream fish assemblages: evidence from Idaho and Ohio, USA. *Fundamental and Applied Limnology* 180(3): 259–270.
- Keller K., Allsop Q., Box J. B., Buckle D., Crook D. A., Douglas M. M., Jackson S., Kennard M. J., Luiz O. J., Pusey B. J., Townsend S. A., King A. J. (2019): Dry season habitat use of fishes in an Australian tropical river. *Scientific Reports* 9: 5677.
- Kimirei I. A., Nagelkerken I., Trommelen M., Blankers P., van Hoytema N., Hoeijmakers D., Huijbers C. M., Mgaya Y. D., Rypel A. L. (2013): What drives ontogenetic niche shifts of fishes in coral reef ecosystems? *Ecosystems* 16: 783–796.
- Kłosiński P., Kobak J., Kakareko T. (2025): Competitive interactions for food resources between invasive Ponto-Caspian gobies and their native competitors in the context of global warming. *NeoBiota* 97: 91–119.
- Koehn J. D., Nicol S. J. (2014): Comparative habitat use by large riverine fishes. *Marine and Freshwater Research* 65(2): 164–174.
- Kondor A. Cs., Molnár É., Jakab G., Vancsik A., Filep T., Szeberényi J., Szabó L., Maász G., Pirger Zs., Weiperth A., Ferincz Á., Staszny Á., Dobody P., Horváthné Kiss K., Hatvani I. G., Szalai Z. (2022): Pharmaceuticals in water and sediment of small streams under the pressure of urbanization: Concentrations, interactions and risks. *Science of the Total Environment* 808: 152160.
- Kottelat M. & Freyhof J. (2007): *Handbook of European Freshwater Fishes*. Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646 pp.
- Kovács N. (2004): A Zagyva-folyó és vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. *XXVIII. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas* 137–140.
- Környezetvédelmi Minisztérium 13/2001. (V. 9.) rendelete a védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelentős növény- és állatfajok közzétételéről. <https://net.jogtar.hu/jogszabaly?docid=a0100013.kom>
- Kumai Y., Kuroki M., Goto A., Takai K., Muramatsu K., Yamakawa T. (2023): Ontogenetic habitat shift of *Anguilla marmorata* and *A. japonica* in the rivers of southern Japan: implications for habitat use evaluation and conservation. *Aquatic Conservation* 33(11): 1295–1308.
- Lacey R. W. J., Neary V. S., Liao J. C., Enders E. C., Tritico H. M. (2012): The IPOS framework: linking fish swimming performance in altered flows from laboratory experiments to rivers. *River Research and Applications* 28(4): 429–443.
- Laffaille P. (2011): Impact of stocked Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on habitat use by the wild population. *Ecology of Freshwater Fish* 20(1): 384–393.
- Legendre P., Gallagher E. D. (2001): Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.

- Legendre P., Legendre L. (1998): *Numerical ecology*. 2nd English ed. Elsevier Science BV, Amsterdam. 870 pp.
- Lutz E., Hirsch P. E., Bussmann K., Wiegleb J., Jermann H. P., Muller R., Burkhardt-Holm P., Adrian-Kalchhauser I. (2020): Predation on native fish eggs by invasive round goby revealed by species-specific gut content DNA analyses. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 30(8): 1566–1577.
- Maechler M., Rousseeuw P., Struyf A., Hubert M., Hornik K. (2021): *cluster: Cluster Analysis Basics and Extensions*. R package version 2.1.2 — For new features, see the 'Changelog' file (in the package source), <https://CRAN.R-project.org/package=cluster>.
- McDermott C. J., Shima J. S. (2006): Ontogenetic shifts in microhabitat preference of the temperate reef fish *Forsterygion lapillum*: Implications for population limitation. *Marine Ecology Progress Series* 320: 259–266.
- Magalhaes M. F., Beja P., Schlosser I. J., Collares-Pereira M. J. (2007): Effects of multi-year droughts on fish assemblages of seasonally drying Mediterranean streams. *Freshwater Biology* 52(8): 1494-1510.
- Magyar Kormány 275/2004. (X. 8.) rendelete az európai közösségi jelentőségű természetvédelmi rendeltetésű területekről. <https://net.jogtar.hu/jogszabaly?docid=a0400275.kor>
- Manna L. R., Rezende C. F., Mazzoni R. (2017): Effect of body size on microhabitat preferences in stream-dwelling fishes. *Journal of Applied Ichthyology* 33(2): 193–202.
- Manzotti A. R., Ceneviva-Bastos M., Teresa F. B., Casatti L. (2020): Short-term response of fish assemblages to instream habitat restoration in heavily impacted streams. *Neotropical Ichthyology* 18(1): e190052
- Mollenhauer R., Mouser J. B., Brewer S. K. (2018): Sampling the stream landscape: improving the applicability of an ecoregion-level capture probability model for stream fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 75: 1614–1625.
- Montag L. F. A., Winemiller K. O., Keppeler F. W., Leão H., Benone N. L., Torres N. R., Prudente B. S., Begot T. O., Bower L. M., Saenz D. E., Lopez-Delgado E. O., Quintana Y., Hoeninghaus D. J., Juen L. (2018): Land cover, riparian zones and instream habitat influence stream fish assemblages in the eastern Amazon. *Ecology of Freshwater Fish* 28(2): 317–329.
- Moraga D., Vivancos A., Ruiz V. H., Rojas O., Díaz G., Manosalva A., Vega P., Habit E. (2022) A century of anthropogenic river alterations in a highly diverse river coastal basin: Effects on fish assemblages. *Frontiers in Environmental Science* 10: 943586.
- Mueller M., Pander J., Geits J. (2011): The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology* 48: 1450–1461.
- Müller U. K., van Leeuwen J. L. (2004): Swimming of larval zebrafish: ontogeny of body waves and implications for locomotory development. *Journal of Experimental Biology* 207: 853–868.

- Nagy D. (1981): Selymes durbincsot fogtam. *Magyar Horgász* 35(12): 27.
- Nakagawa H. (2014): Contribution of environmental and spatial factors to the structure of stream fish assemblages at different spatial scales. *Ecology of Freshwater Fish* 23(2): 208–223.
- Nakazawa T. (2015): Ontogenetic niche shifts matter in community ecology: a review and future perspectives. *Population Ecology* 57(2): 347–354.
- Nanjo K., Kohno H., Nakamura Y., Hornouchi M., Sano M. (2014): Differences in fish assemblage structure between vegetated and unvegetated microhabitats in relation to food abundance patterns in a mangrove creek. *Fisheries Science* 80: 21–41.
- Nowak M., Klaczak A., Szczerbik P., Popek W. (2018): Diel differences in the exploitation of shallow inshore habitats by three small bottom-dwelling fishes with implications for their monitoring in a large lowland river. *Fisheries & Aquatic Life* 26(3): 159–164.
- Oksanen J., Blanchet F. G., Friendly M., Kindt R., Legendre P., McGlinn D., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H., Szoecs E., Wagner H. (2020): Vegan: Community ecology package. <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Oksanen J., Simpson G. L., Blancket F. G., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'hara R. B., Solymos P., Stevens H. M. H., Szöcs E., Wagner H. H., Barbour M., Bedward M., Bolker B., Borcard D., Carvalho G., Chirico M., De Cáceres M., Durand S., Evangelista H., FitzJohn R., Friendly M., Furneaux B. R., Hannigan G., Hill M. O., Lahti L., McGlinn D., Ouelette M. H., Cunha E. R., Smith T. W., Stier A., Braak C., Weedon J. (2022): vegan: Community Ecology Package. R package version 2.6-4. URL <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- Peake S. J. (2008): Swimming performance and behaviour of fish species endemic to Newfoundland and Labrador: A literature review for the Department of Fisheries and Oceans. *Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 2843: 1–58.
- Pekárik L., Kosco J., Svátora M. (2012): Reference conditions for fish microhabitat use in foothill streams: a case study on undisrupted Carpathian streams. *River Research and Applications* 28(3): 369–376.
- Pelletier C., Forrester G. (2025): Brook trout habitat selection and movements in fragmented streams at high temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society* 154(1): 7–16.
- Perdices A., Bohlen J., Šlechtová V., Doadrio I. (2016): Molecular evidence for multiple origins of the European spined loach (Teleostei, Cobitidae). *Plos One* 11(1): e0144628.
- Peres-Neto P. R., Legendre P., Dray S., Borcard D. (2006): Variation partitioning of species data matrices: Estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87(10): 2614–2625.
- Persson L., Crowder L.B. (1998): Fish-habitat interactions mediated via ontogenetic niche shifts. In: Jeppesen E., Søndergaard M., Søndergaard M., Christoffersen K. (eds) *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Ecological Studies 131. Springer, New York, NY.
- Pintér K. (2015): *Magyarország halai* (negyedik átdolgozott és bővített kiadás), Mezőgazdasági

Kiadó, Budapest, 360 pp.

- Podani J. (2000): *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. Leiden: Backhuys
- Pollock M. M., Heim M., Werner D. (2003): Hydrological and geomorphic effects of beaver dams and their influence on fishes. *American Fisheries Society Symposium* 37: 1–21.
- Price A. L., Peterson J. T. (2010): Estimation and modeling of electrofishing capture efficiency for fishes in wadeable warmwater streams. *North American Journal of Fisheries Management* 30(2): 481–498.
- R Core Team (2020) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. www.R-project.org/
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Reichard M. (2008): Microhabitat use by fishes in the middle course of the River Gambia in the Niokolo Koba National Park, Senegal: a unique example of an undisturbed West African assemblage. *Journal of Fish Biology* 72(7): 1815–1824.
- Reid A. J., Carlson A. K., Creed I. F., Eliason J., Gell P. A., Johnson P. T. J., Kidd K. A., MacCormack T. J., Olden J. D., Ormerod S. J., Smol J. P., Taylor W. W., Tockner K., Vermaire J. C., Dudgeon D., Cooke S. J. (2018): Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94(3): 849–873.
- Richardson J. S. (2019): Biological Diversity in Headwater Streams. *Water* 11(2): 366.
- Richardson J. (2020): *selectapref: Analysis of Field and Laboratory Foraging*. R package version 0.1.2. URL <https://CRAN.R-project.org/package=selectapref>
- Romero R. M., Casatti L. (2012): Identification of key microhabitats for fish assemblages in tropical Brazilian savanna streams. *International Review of Hydrobiology* 97(6): 526–541.
- Rowe D. C., Pierce C. L., Wilton T. F. (2009). Physical habitat and fish assemblage relationships with landscape variables at multiple spatial scales in Wadeable Iowa streams. *North American Journal of Fisheries Management* 29(5): 1333–1351.
- Salas A. K., Snyder E. B. (2010): Diel fish habitat selection in a tributary stream. *The American Midland Naturalist* 163(1): 33–43.
- Sály P. (2023): Alapszemlélet halak biodiverzitásának monitorozásához. *Állattani Közlemények* 108(1–2): 57–84.
- Sály P. (2007): A faunakomponens fogalomrendszer és alkalmazása a halfajegyűtesek természetességének minősítésére. *Pisces Hungarici* 1: 93–101.
- Sály P., Erős, T. (2016). Effect of field sampling design on variation partitioning in a dendritic stream network. *Ecological Complexity* 28: 187–199.

- Sály P., Hódi B. K. (2011a): A Tarna felső és középső vízgyűjtőjének pataki halegyüttese. *Pisces Hungarici* 5: 83–94.
- Sály P., Maroda Á., Szepesi Zs. (2025): A Tarna középső szakaszának haltani értékei. Élőhelyi sokféleség és veszélyeztető tényezők. *Természet Világa* 156(6): 298–304.
- Sály P., Takács P., Erős T. (2010): Kűszdomolykók (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) a Zalában. *Halászat* 103(1): 13–14.
- 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(2): 251–262.
- Sály P., Takács P., Specziár A., Erős T. (2021): Capture probability of fishes in Central European (Hungary) wadeable lowland streams. *Population Ecology* 63(4): 313–323.
- Scharbert A., Borchering J. (2013): Relationships of hydrology and life-history strategies on the spatio-temporal habitat utilisation of fish in European temperature river floodplains. *Ecological Indicators* 29: 348–360.
- Schlosser I. J. (1987): The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology* 68(3): 651–659.
- Schlosser I. J. (1991): Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience* 41: 704–712.
- Schmera D., Árva D., Boda P., Bódis E., Bolgovics Á., Borics G., Csercsa A., Deák C., Krasznai E. Á., Lukács B. A., Mauchart P., Móra A., Sály P., Specziár A., Süveges K., Szivák I., Takács P., Tóth M., Várbíró G., Vojtkó A. E., Erős T. (2018): Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology* 63(1): 74–85.
- Scrucca L., Fop M., Murphy T. B., Raftery A. E. (2016): Mclust 5: Clustering, classification and density estimation using Gaussian finite mixture models. *The R Journal*, 8(1), 289–317.
- Šmejkal M., Bartoň D., Brabec M., Sajdlová Z., Souza A.T., Moraes K. R., Blabolil P., Vejřík L., Kubečka J. (2022): Behaviour affects capture probability by active sampling gear in a cyprinid fish. *Fisheries Research* 249: 106267.
- Smith T. A., Kraft C. E. (2005): Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society* 134(2): 430–440.
- Sparks-Jackson B. L., Esselman P. C., Wilson C., Carl L. M. (2023): Using multiscale environmental and spatial analyses to understand natural and anthropogenic influence on fish communities in four Canadian rivers. *Water* 15(12): 2213
- Specziár A., Rezsű E. T. (2009): Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* 75(1): 247–267.

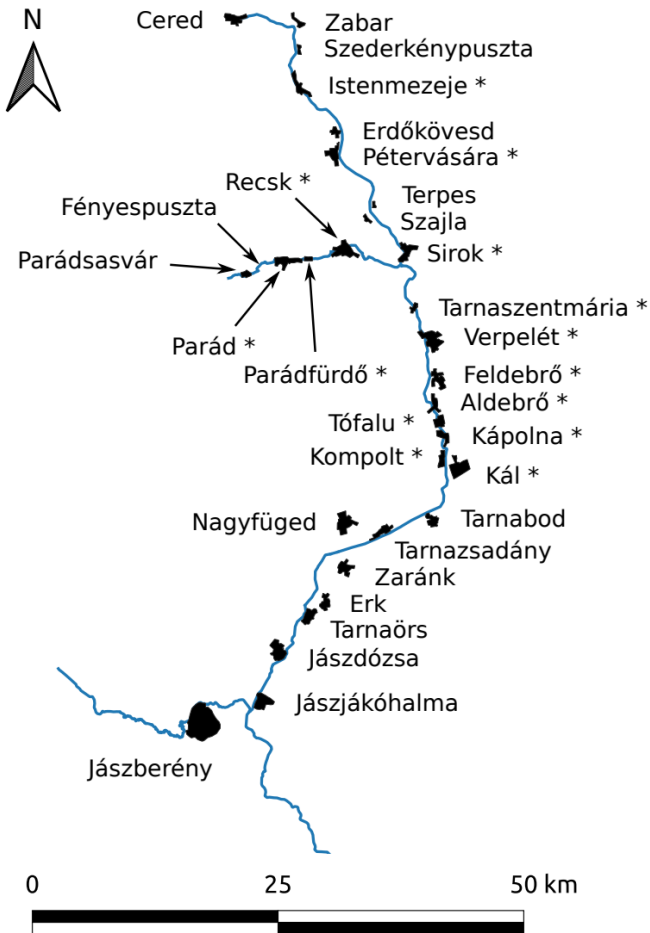
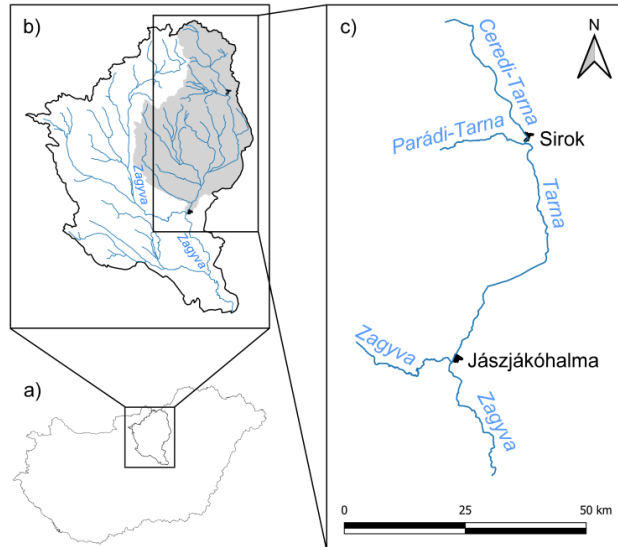
- Stauffer J. C., Goldstein R. M., Newman R. M. (2000). Relationship of wooded riparian zones and runoff potential to fish community composition in agricultural streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57(2), 307–316.
- Stein A., Gerstener K., Kreft H. (2014): Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecology Letters* 17(7): 866–880.
- Stewart-Koster B., Kennard M. J., Harch B. D., Sheldon F., Arthington A. H., Pusey B. J. (2007): Partitioning the variation in stream fish assemblages within a spatio-temporal hierarchy. *Marine and Freshwater Research* 58(7): 675–686.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2002): Adatok a Tarna, a Bene-patak és a Tarnóca halfaunájához. *A Puszta* 1(18): 77–83.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2008). Halfaunisztikai adatok a Zagyva középső és a Tarna vízrendszerének alsó szakaszáról. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 32: 201–213.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2011a): A bolgár törpecsík (*Sabanejewia bulgarica*) állomány nagysága, mobilitása és növekedése a Tarnában. *Pisces Hungarici* 5: 21–36.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2012): Árvizek hatása egy kis folyó, a Tarna halközösségére. *Pisces Hungarici* 6: 39–46.
- Takács P., Bihari P., Erős T., Specziár A., Szivák I., Bíró P., Csoma E. (2014): Genetic heterogeneity reveals on-going speciation and cryptic taxonomic diversity of stream-dwelling gudgeons (Teleostei, Cyprinidae) in the middle Danubian hydrosystem (Hungary). *PLOS ONE* 9: e97278.
- Taylor K. G., Owens P. N. (2009): Sediments in urban river basins: a review of sediment—contaminant dynamics in an environmental system conditioned by human activities. *Journal of Soils and Sediments* 9: 281–303.
- Uzunova E., Dashinov D. (2022): Trophic niche overlap between non-indigenous round goby, *Neogobius melanostomus*, and native fishes in tributaries of the lower Danube River (Bulgaria). *Fisheries & Aquatic Life* 30: 1–13.
- Van Kessel N., Dorenbosch M., De Boer M. R. M., Leuven R. S. E. W., Van Der Velde G. (2011): Competition for shelter between four invasive gobiids and two native benthic fish species. *Current Zoology* 57(6): 844–851.
- Vásárhelyi I. (1961): *Magyarország halai írásban és képekben*. Tudományos Ismeretterjesztő Társulat Borsod megyei szervezete, Miskolc, 134 pp.
- Vellend M. (2010): Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85(2): 183–206.
- Vlach P., Dusek J., Svátora M., Moravec P. (2005): Fish assemblage structure, habitat and microhabitat preference of five fish species in a small stream. *Folia Zoologica* 54(4): 421–431.

- 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, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60(5): 491–505.
- Watkins M. S., Doherty S., Copp G. H. (1997): Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. *Journal of Fish Biology* 50(5): 1010–1024.
- Werner E. E., Gilliam J. F. (1984): The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 15: 393–425.
- Werner E. E., Gilliam J. F., Hall D. J., Mittelbach G. G. (1983): An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64(6): 1540–1548.
- Wilkes M. A., Maddock I., Link O., Habit E. (2015): A community-level, mesoscale analysis of fish assemblage structure in shoreline habitats of a large river using multivariate regression trees. *River Research and Applications* 32: 652–665.
- Williams A. E., Hendry K., Bradley D. C., Cragg-Hine D. (2005): The importance of habitat heterogeneity to fish diversity and biomass. *Journal of Fish Biology* 67: 216–278.
- Winter H. V., van Keeken O. A., Kleissen F., Foekema E. M. (2023): Wastwater plumes can act as non-physical barriers for migrating silver eel. *PLoS ONE* 18(6): e0287189.
- Wohl E., Bledsoe B. P., Jacobson R. B., Poff N. L., Rathburn S. L., Walters D. M., Wilcox A. C. (2015): The natural sediment regime in rivers: Broadening the foundation for ecosystem management. *Bioscience* 65(4): 358–371.
- Wolman M. G. (1967). A cycle of sedimentation and erosion in urban river channels. *Geografiska Annaler: Series A, Physical Geography*, 49(2/4): 385–395.
- Yamazaki Y., Haramoto S., Fukasawa T. (2006): Habitat uses of freshwater fishes on the scale of reach system provided in small streams. *Environmental Biology of Fishes* 75: 333–341.
- Yeager L. A., Hovel K. A. (2017): Structural complexity and fish body size interactively affect habitat optimality. *Oceanologia* 185(2): 257–267.
- Yu S. L., Lee, T. W. (2005): Habitat segregation by fishes in western Taiwan rivers. *Journal of Applied Ichthyology* 21(6): 531–534.
- Zalewski M. (1983): The influence of fish community structure on the efficiency of electrofishing. *Aquaculture Research* 14(4): 177–186.
- Zweimüller I. (1995): Microhabitat use by two small benthic stream fish in a 2nd order stream. *Hydrobiologia* 303: 125–137.

2. melléklet: A Tarnán, Ceredi-Tarnán, Parádi-Tarnán és az Ilona-patakon 2018-ban végzett halfaunisztikai felmérés mintavételi helyei, valamint a Tarna-vízgyűjtő három fő vízfolyásának (Tarna, Ceredi-Tarna, Parádi-Tarna) földrajzi elhelyezkedése. E három fő vízfolyás halainak nagy időintervallumot átfogó faunisztikai vizsgálata a szakirodalmi forrásokban közölt fajok térbeli és időbeli észlelési adatai, valamint a saját faunisztikai adatok alapján lett elvégezve. A három vízfolyáson feltüntetett településnevek azok a lokalizációk, ahonnan faunisztikai információval rendelkezünk az 1970. és 2020. között publikált szakirodalmi források alapján, valamint azon települések nevei melletti csillag jelöli, hogy onnan saját faunisztikai adataink is vannak.

2/a. táblázat: A 2018-ban végzett halfaunisztikai felmérés mintavételi helyei. A táblázat oszlopai a mintázott vízfolyások neveit, a mintavételi szakaszokhoz legközelebb eső településneveket, a mintavételek dátumát, és a mintavételi szakaszok kezdőpontjának EOY koordinátáit tartalmazzák.

Vízfolyás	Mintavételi helyek	Dátum	Kezdőpont koordináták	
			EOV_Y (m)	EOV_X (m)
Tarna	Kál	2018. 09. 24.	739 895	264 786
Tarna	Kompolt	2018. 09. 24.	739 710	267 172
Tarna	Kápolna_1	2018. 09. 24.	739 495	268 021
Tarna	Kápolna_2	2018. 09. 25.	739 679	269 455
Tarna	Tófalu	2018. 09. 24.	739 058	270 300
Tarna	Aldebrő	2018. 09. 26.	738 332	272 291
Tarna	Feldebrő	2018. 09. 25.	737 870	274 358
Tarna	Verpelét_1	2018. 09. 26.	737 758	277 652
Tarna	Verpelét_2	2018. 09. 27.	737 472	279 682
Tarna	Verpelét_3	2018. 09. 26.	736 943	281 246
Tarna	Tarnaszentmária	2018. 09. 29.	736 476	282 444
Tarna	Sirok_1	2018. 09. 27.	736 497	285 471
Ceredi-Tarna	Sirok_2	2018. 09. 28.	735 654	287 666
Ceredi-Tarna	Sirok_3	2018. 09. 27.	735 413	288 289
Ceredi-Tarna	Pétervására	2018. 09. 28.	728 961	297 563
Ceredi-Tarna	Istenmezeje	2018. 09. 28.	726 108	303 322
Parádi-Tarna	Recsk	2018. 09. 27.	727 651	287 510
Parádi-Tarna	Parád_1	2018. 09. 28.	725 181	287 240
Parádi-Tarna	Parád_2	2018. 09. 28.	725 142	287 214
Ilona-patak	Parádfürdő_1	2018. 09. 28.	725 844	287 125
Ilona-patak	Parádfürdő_2	2018. 09. 28.	725 520	286 845



2/b. ábra: A Tarna-vízgyűjtő három fő vízfolyásának (Tarna, Ceredi-Tarna, Parádi-Tarna) földrajzi elhelyezkedése. A települések azokat a térségi lokalizációkat jelölik, ahonnan rendelkezünk faunisztikai információval a szakirodalmi források alapján. Csillaggal azon települések (lokalizációk) vannak jelölve, ahonnan a szakirodalmi forrásokon kívül saját faunisztikai adataink is vannak.

3. melléklet: A Tarna, Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna halfaunájára vonatkozóan érdemi információt közlő 42 forrásmunka, amelyek a felhasználhatósági kritériumoknak megfeleltek. Ezen forrásmunkákból kinyert (és saját faunisztikai felmérés adatai) adatok alapján végeztük a három vizsgált vízfolyás halfaunájára vonatkozó vizsgálatainkat. A forrásmunkák aszerint kerülnek feltüntetésre, amely vizsgálati időszakra vonatkozóan tartalmaztak halfaunisztikai adatokat. Megjegyzés: Egy-egy irodalmi tétel több vizsgálati időszakra vonatkozóan is tartalmazott faunisztikai információkat, ezért több időszak forrásmunkáinak felsorolása között is szerepelhet ugyanazon irodalmi tétel.

I. időszakra vonatkozó forrásmunkák:

Botta I., Keresztessy K. Neményi I. (1984): Halfaunisztikai és ökológiai tapasztalatok természetes vizeinkben. *Állattani Közlemények* 31: 39–50.

Endes M., Harka Á. (1985): *A Jászsági-sík gerincesállat-világa*. Jászsági Füzetek 14. Jász Múzeum, Jászberény, 56 pp.

Endes M. (1987a): A Gyöngyös-Tarna hordalékkúp-síkság gerincesállat-világa. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 12: 107–117.

Endes M. (1987b): A Mátra és a Mátra-alja halfaunája. *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 12: 81–85.

Harka Á. (1989): A Zagyva vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. *Állattani Közlemények* 75: 49–58.

Harka Á., Szepesi Zs., Szitta T. (2006): Törpecsík (*Sabanejewia aurata*) a Tarnából. *Halászat* 99(1): 26.

Nagy D. (1981): Selymes durbincot fogtam. *Magyar Horgász* 35(12): 27.

Szepesi Zs., Harka Á. (2006): A Mátra és környéke halfaunája. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 30: 263–283.

Szepesi Zs., Harka Á. (2011a): A bolgár törpecsík (*Sabanejewia bulgarica*) állomány nagysága, mobilitása és növekedése a Tarnában. *Pisces Hungarici* 5: 21–36.

Szepesi Zs., Harka Á. (2017a): A halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkovi*) terjedése és a tiszai küllő (*Gobio carpathicus*) visszaszorulása a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 59–66.

II. időszakra vonatkozó forrásmunkák:

Diczházy I. (1999): *A Tarna halfaunájának változása és halfauna szerinti zonációja*. Diplomadolgozat. Pécs, 43 p.

Harka Á., Szepesi Zs., Sallai Z. (2015): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*), a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) és a kaukázusi törpegéb (*Knipowitschia caucasica*) terjedése a Tisza vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 9: 19–30.

- Koščo J., Balázs P. (1999): Adatok a Nógrád megyei vidraállomány (*Lutra lutra*) táplálkozásbiológiájához. *A Puszta* 1(16): 139–144.
- Koščo J., Balázs P., Harka Á. (2001): Adatok néhány Nógrád megyei vízfolyás halfaunájának ismeretéhez. *Halászat* 94(2): 77–80.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2002): Adatok a Tarna, a Bene-patak és a Tarnóca halfaunájához. *A Puszta* 1(18): 77–83.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2006): A Mátra és környéke halfaunája. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 30: 263–283.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2017b): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) és a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) terjedése a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 29–34.

III. időszakra vonatkozó forrásmunkák:

- Harka Á., Szepesi Zs. (2004a): A tarka géb (*Proterorhinus marmoratus*) és a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) terjedése a Közép-Tisza jobb parti mellékfolyóiban. *Halászat* 97(4): 154–157.
- Harka Á., Szepesi Zs. (2004b): A tarka géb (*Proterorhinus marmoratus* Pallas, 1811) megjelenése és terjedése a Zagyva vízrendszerében. *Halászat* 97(1): 38–40.
- Harka Á., Szepesi Zs., Koščo J., Balázs P. (2004c): Adatok a Zagyva vízrendszerének halfaunájához. *Halászat* 97(3): 117–124.
- Harka Á., Szepesi Zs. (2009): Küszdomolykók (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) a Heves megyei Gyöngyös-patakban, a Zagyvában, a Sajó és a Hernád mentén. *Halászat* 102(4): 139.
- Harka Á., Szepesi Zs., Szitta T. (2006): Törpecsík (*Sabanejewia aurata*) a Tarnából. *Halászat* 99(1): 26.
- Harka Á., Szepesi Zs., Antal L. (2008): A folyami géb [*Neogobius fluviatilis* (Pallas, 1814)] és a tarka géb [*Proterorhinus marmoratus* (Pallas, 1814)] terjedése a Közép-Tisza vidékén. *Hidrológiai Közlöny* 88(6): 73–75.
- Harka Á., Sály P., Szepesi Zs. (2009): Küsz és domolykó hibridjének (*Alburnus alburnus* × *Squalius cephalus*) előfordulása a Tarnában és a Kis-Sajóban. *Halászat* 102(2): 80–84.
- Harka Á., Szepesi Zs., Csipkés R. (2014): A Heves-Borsodi-dombság és az Upponyi-hegység halfaunisztikai vizsgálata. In: Diczházi I., Schmotzer A. (szerk.): *Apoka – A Heves-Borsodi-dombság és az Upponyi-hegység élővilága*. Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, p. 133–152.
- Kovács N. (2004): A Zagyva-folyó és vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. *XXVIII. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas* 137–140.

- Szepesi Zs., Harka Á. (2002): Adatok a Tarna, a Bene-patak és a Tarnóca halfaunájához. *A Puszta* 1(18): 77–83.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2006): A Mátra és környéke halfaunája. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 30: 263–283.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2007): Egy mesterséges kisvízfolyás, a mátraaljai Cseh-árok halfaunájának jellegzetességei, és az *Alburoides Bipunctatus* (Bloch, 1782) helyi populációjának vizsgálata. *Pisces Hungarici* 2: 117–127.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2008): Halfaunisztikai adatok a Zagyva középső és a Tarna vízrendszerének alsó szakaszáról. *Folia Historico Naturalia Musei Matraensis* 32: 201–213.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2009): A folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) terjedése a Zagyva vízrendszerében. *Halászat* 102(4): 138–139.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2011a): A bolgár törpecsík (*Sabanejewia bulgarica*) állomány nagysága, mobilitása és növekedése a Tarnában. *Pisces Hungarici* 5: 21–36.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2012): Árvizek hatása egy kis folyó, a Tarna halközösségére. *Pisces Hungarici* 6: 39–46.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2016): A nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus*) észlelési adatai a Zagyvából. *Halászat* 109(4): 13.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2017a): A halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkovi*) terjedése és a tiszai küllő (*Gobio carpathicus*) visszaszorulása a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 59–66.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2017b): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) és a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) terjedése a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 29–34.

IV. időszakra vonatkozó forrásmunkák:

- Csipkés R., Koncz D. (2018): Kisvízfolyások halfaunájának helyzete a Bükki Nemzeti Park Igazgatóság működési területén. *Pisces Hungarici* 12: 21–31.
- Füleki R., Harka Á. (2013): Magyar bucó (*Zingel zingel*) a Tarnában. *Halászat* 106(1): 15.
- Harka Á., Szepesi Zs., Csipkés R. (2014): A Heves-Borsodi-dombság és az Upponyi-hegység halfaunisztikai vizsgálata. In: Diczházi I., Schmotzer A. (szerk.): *Apoka – A Heves-Borsodi-dombság és az Upponyi-hegység élővilága*. Bükki Nemzeti Park Igazgatóság, Eger, p. 133–152.
- Harka Á., Szepesi Zs., Sallai Z. (2015): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*), a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) és a kaukázusi törpegéb (*Knipowitschia caucasica*) terjedése a Tisza vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 9: 19–30.

- Maroda Á. (2018): *Halak testhossz-függő mikroélőhely-használata középhegységi patakokban*. Diplomadolgozat, Pécs, 72 pp.
- Molnár J. (2014): *A Bükk Nemzeti Park patakjainak halközösség monitorozása és monitoringfejlesztése (II.)*. Diplomadolgozat, Gödöllő, 51 pp.
- Sály P., Hódi B. K. (2011a): A Tarna felső és középső vízgyűjtőjének pataki halegyüttese. *Pisces Hungarici* 5: 83–94.
- Sály P., Hódi B. K. (2011b): *Halbiológiai kutatások a Tarna középső és felső vízgyűjtőjén. Kutatási jelentés*. Gödöllő, 26 pp.
- Sály P., Hódi B. K. (2012): *Halbiológiai kutatások a Tarna középső vízgyűjtőjén – Faunisztika és testhossz-eloszlás. Kutatási jelentés*. Gödöllő, 17 pp.
- Sály P., Szepesi Zs., Sallai Z. (2011): Menyhal (*Lota lota*) a Tarnában. *Halászat* 104/3-4: 82.
- Staszny Á., Müller T., Takács P., Ferincz Á., Várkonyi L., Szentes K., Urbány B. (2015): A Bükk Nemzeti Park patakjainak halközösség monitorozása. Előadás, XXXIX. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas, 2015. május 20–21.
- Szepesi Zs., Csipkés R. (2020): A 2019 nyarán bekövetkezett vízszennyezés hatása a Bene-patak halfaunájára. *Pisces Hungarici* 14: 91–100.
- Szepesi Zs., Erős T., Sály P., Ferincz Á., Takács P. (2013): Paducok (*Chondrostoma nasus*) és magyar bucók (*Zingel zingel*) a Zagyva vízrendszerében. *Halászat* 106(4): 14.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2010): Változások a Laskó patak halfaunájában. *Pisces Hungarici* 4: 83–88.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2011a): A bolgár törpecsík (*Sabanejewia bulgarica*) állomány nagysága, mobilitása és növekedése a Tarnában. *Pisces Hungarici* 5: 21–36.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2011b): Kösüllő (*Sander volgensis*) a Tarnában. *Halászat* 104(3-4): 81.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2012): Árvizek hatása egy kis folyó, a Tarna halközösségére. *Pisces Hungarici* 6: 39–46.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2016): A nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus*) észlelési adatai a Zagyvából. *Halászat* 109(4): 13.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2017a): A halványfoltú küllő (*Romanogobio vladykovi*) terjedése és a tiszai küllő (*Gobio carpathicus*) visszaszorulása a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 59–66.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2017b): A tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) és a folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) terjedése a Zagyva vízrendszerében. *Pisces Hungarici* 11: 29–34.

4. melléklet: A méretcsoportosított halegyüttesek vízfolyásszakaszon belüli eloszlási mintázatát leíró mezo- és mikro-térleptékű környezeti változók relatív jelentőségének feltárására kiválasztott középhegységi és dombvidéki kisvízfolyásokon kijelölt mintavételi szakaszok.

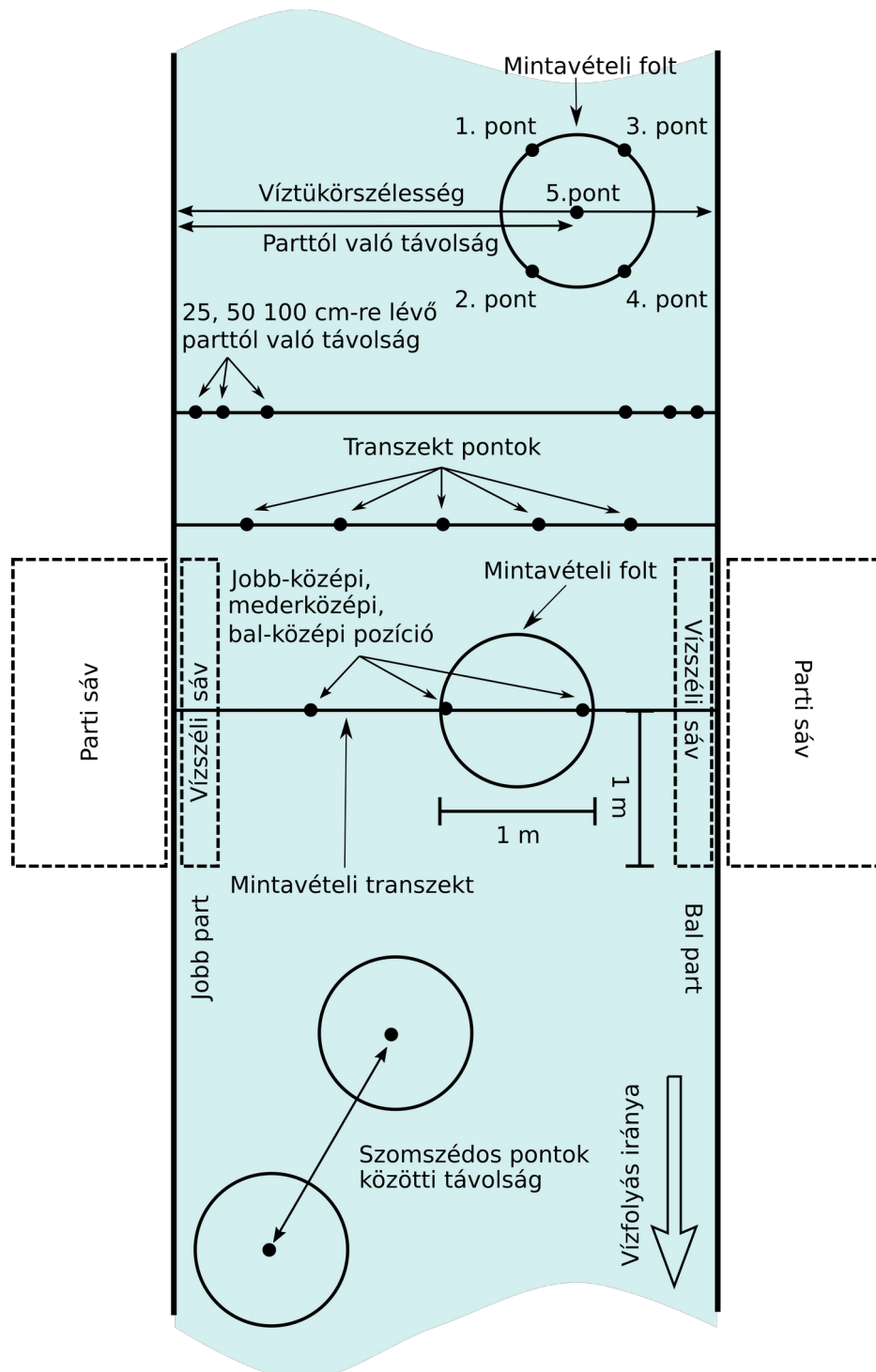


4/a. fotó: A dombvidéki kisvízfolyástípus reprezentálására kiválasztott mintavételi szakasz a Tarnán Kápolna településnél. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)

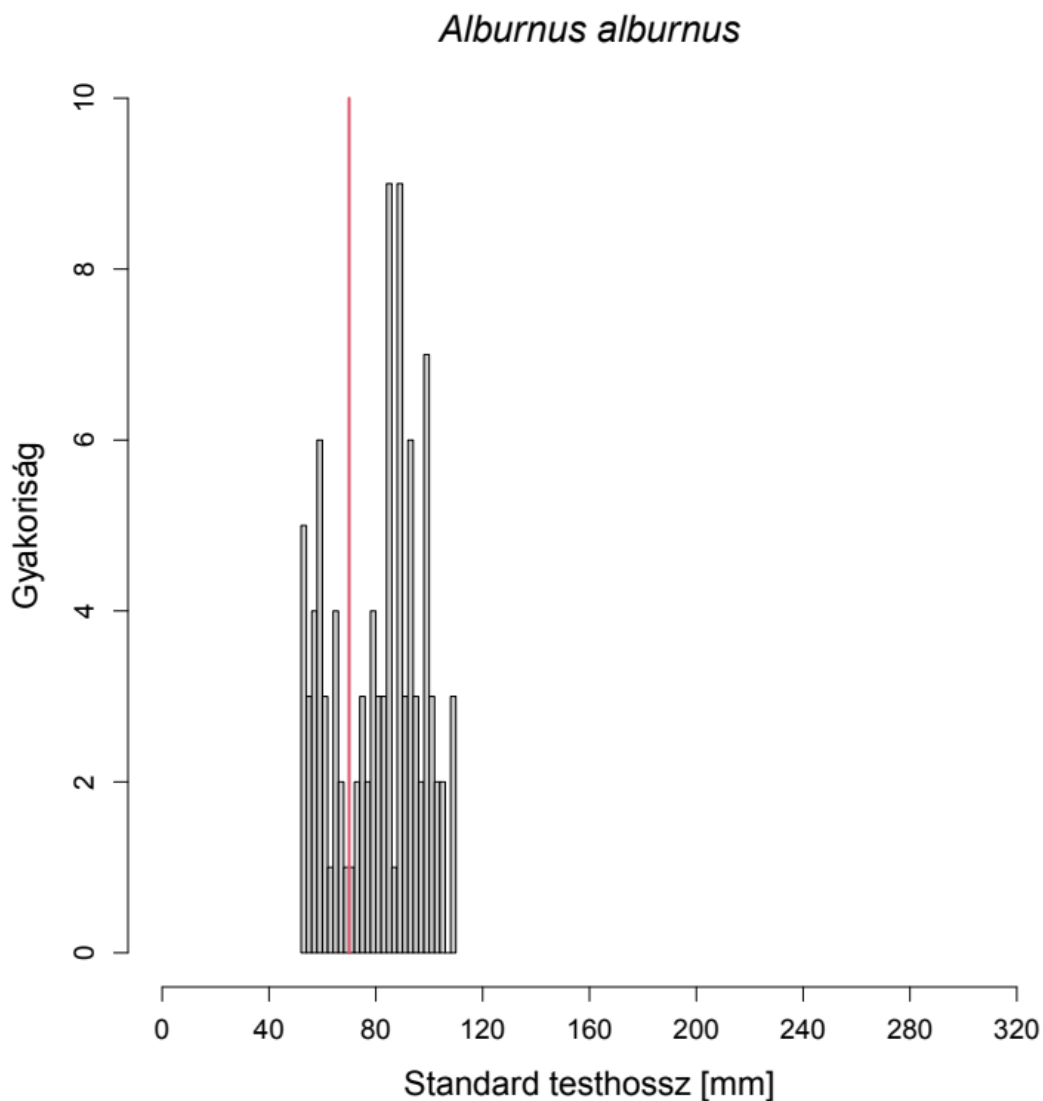


4/b. fotó: A középhegységi kisvízfolyástípus reprezentálására kiválasztott mintavételi szakasz a börsönyi Kemence-patakon Bernecebaráti település közelében. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)

5. melléklet: A méretstruktúrált halegyüttes vízfolyásszakaszon belüli térbeli mintázatot leíró mezo- és mikro-skálájú változók szerepének vizsgálatához végzett terepi adatgyűjtésének mintavételi elrendezése. A körök szimbolizálják azokat a mikro-élőhely-foltokat, amelyen belül a halállomány pont-abundancia mintavételét végeztük, valamint a mikro-skálájú élőhelyi változókat rögzítettük. Az ábra felső részén a mintavételi folton belüli (mikro-térskála) vízmélység-mérési pontok, valamint a folt középpontjának és a parttól való távolságának mérési vonala a vízfolyásra merőleges, a folt középpontját átszelő mintavételi transzекten. A középső részen a mintavételi transzект mentén (mezo-térskála) rögzített változók mérési pontjai a mederre, mederoldalra és a vízparti részre vonatkozóan. Az ábra alsó részén pedig a mintavételi foltok egymástól való távolságának mérési pontjai láthatók.

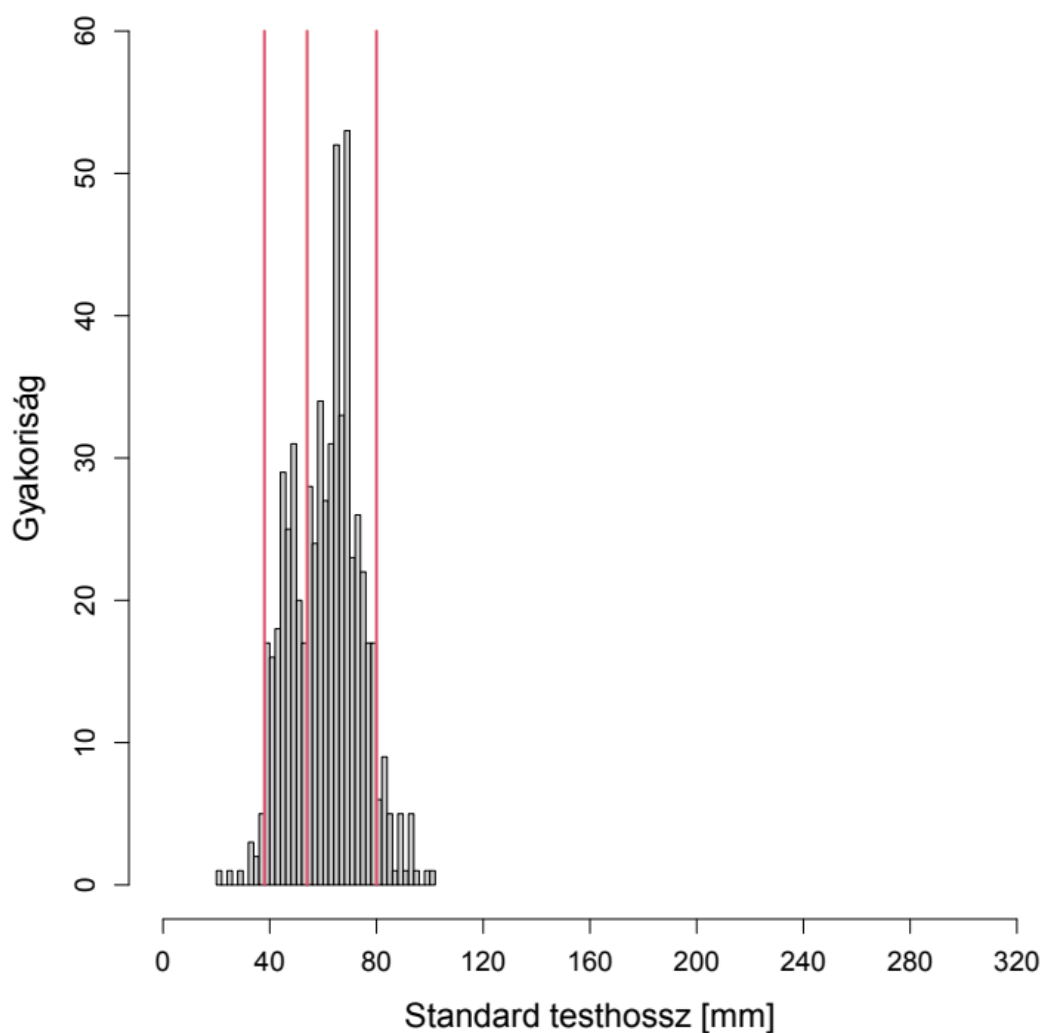


6. melléklet: A kápolnai és a bernecebaráti mintavételi helyeken fogott fajok testhossz-gyakorisági eloszlása. A fajok méretcsoportjai (fajmcsk) elsősorban a testhossz-gyakorisági eloszlásuk vizuális vizsgálatával kerültek megállapításra. Törekedtünk kettőnél több méretcsoport kialakítására, de erre nem minden faj esetében volt lehetőségünk. A fajon belüli méretcsoportok határát a függőleges piros vonal reprezentálja. Az ábrák alatti táblázatokban mintavételi helyenkénti bontásban láthatók a kialakított méretcsoportok és a csoportba tartozó egyedek száma, valamint az adott faj-méretcsoportba sorolt egyedek testhossz-adatainak leíró statisztikái. A faj-méretcsoportok rövidítései a 24. mellékletben találhatóak.



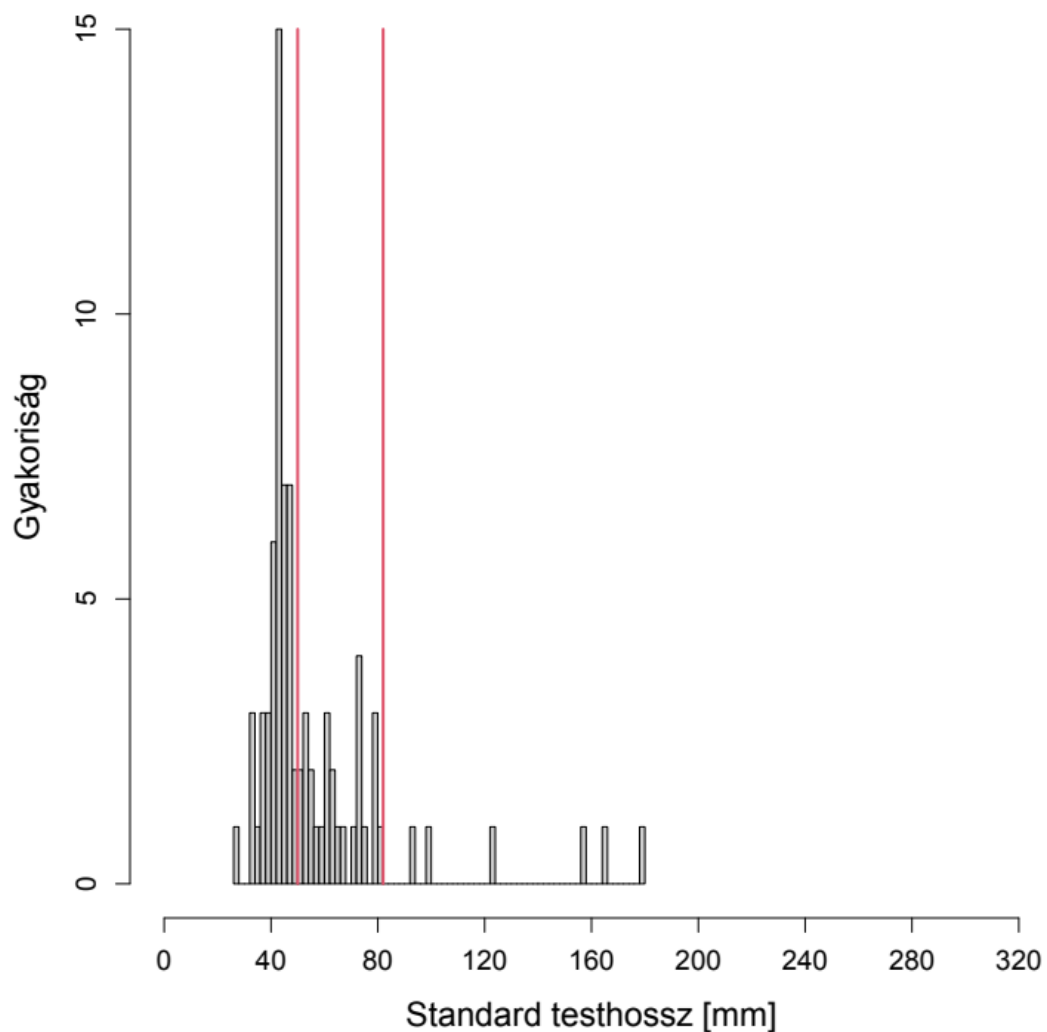
Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	albalb_1	28	59,9	4,8	52	56,5	60,0	64,3	70
	albalb_2	68	90,4	9,5	72	84,0	90,0	98,3	110
Bernecebaráti	albalb_1	1	52,0	–	52	52,0	52,0	52,0	52

Alburnoides bipunctatus



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	albbip_1	4	27,3	5,6	21	24,0	27,0	30,3	34
	albbip_2	16	51,0	2,7	46	49,8	51,5	53,3	54
	albbip_3	171	65,6	8,0	55	59,0	64,0	73,0	80
	albbip_4	26	87,7	5,8	81	83,0	85,5	90,8	102
Bernecebaráti	albbip_1	9	36,2	1,7	34	35,0	37,0	38,0	38
	albbip_2	157	46,4	4,2	39	43,0	46,0	50,0	54
	albbip_3	216	67,4	5,3	55	64,0	68,0	70,0	80
	albbip_4	9	86,2	4,5	82	83,0	84,0	90,0	93

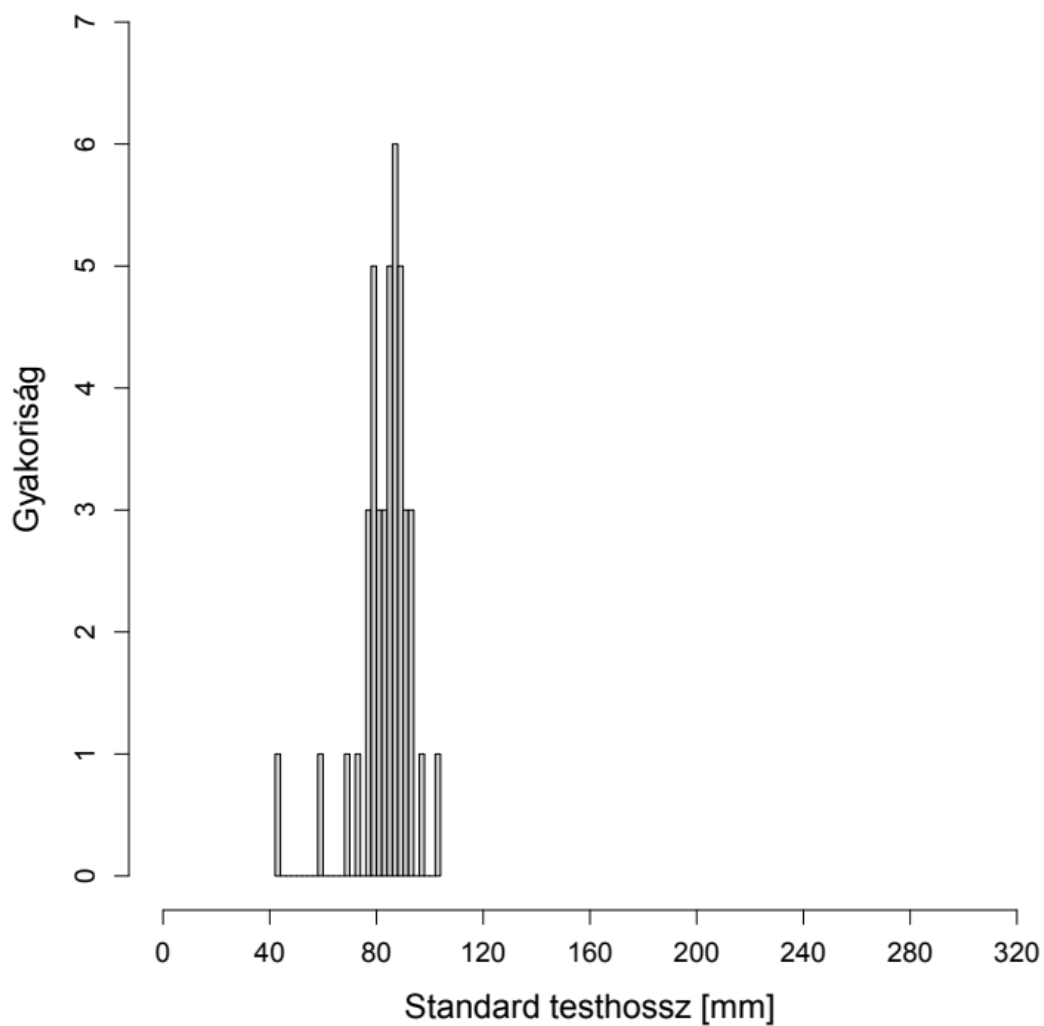
Barbus carpathicus



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Bernecebaráti	barcar_1	48	42,6	4,6	26	41,0	44,0	45,0	50
	barcar_2	26	65,3	9,9	51	56,5	64,0	73,8	82
	barcar_3	6	136,5	36,3	93	105,8	140,5	163,3	180

Megjegyzés: A kápolnai mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

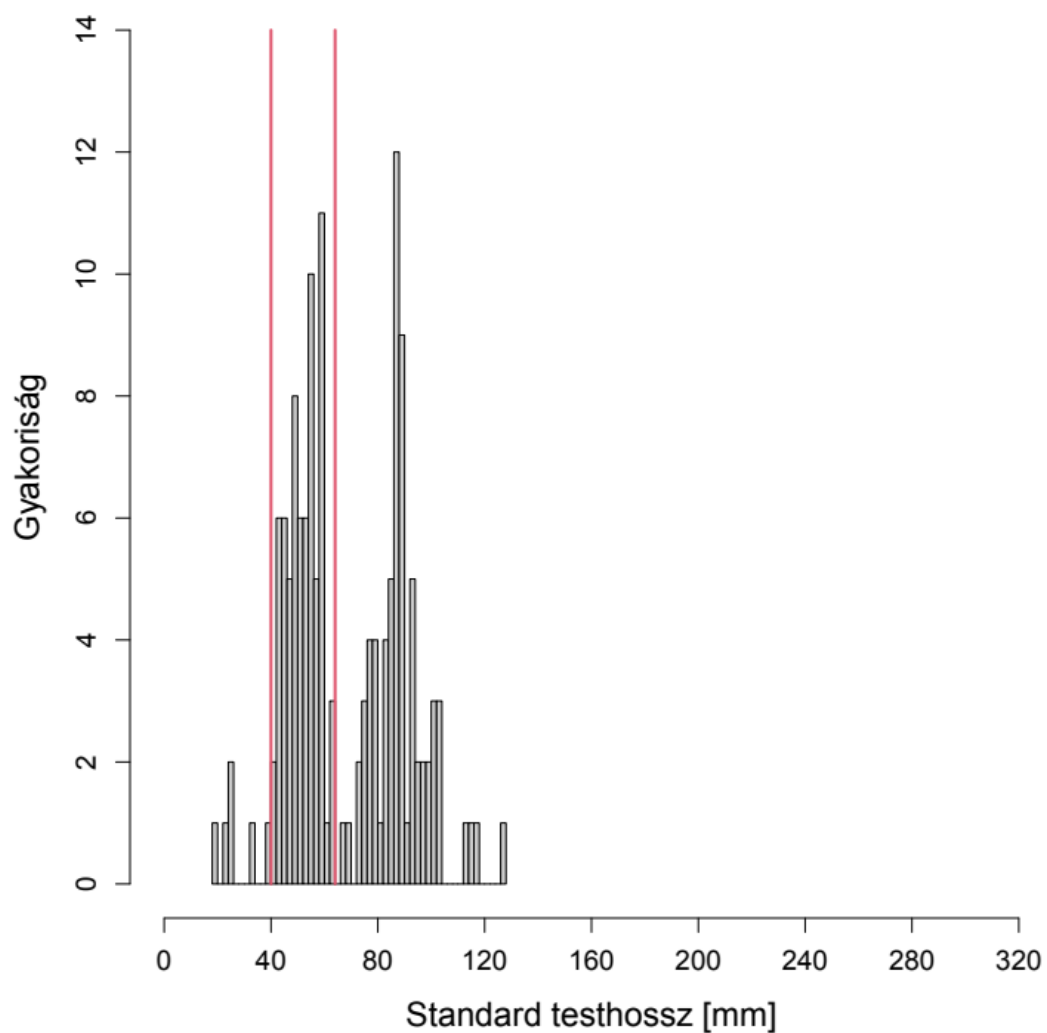
Cobitis elongatoides complex



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	cobelo_1	42	83,9	10,0	43	80,0	85,0	89,0	103
Bernecebaráti	–	–	–	–	–	–	–	–	–

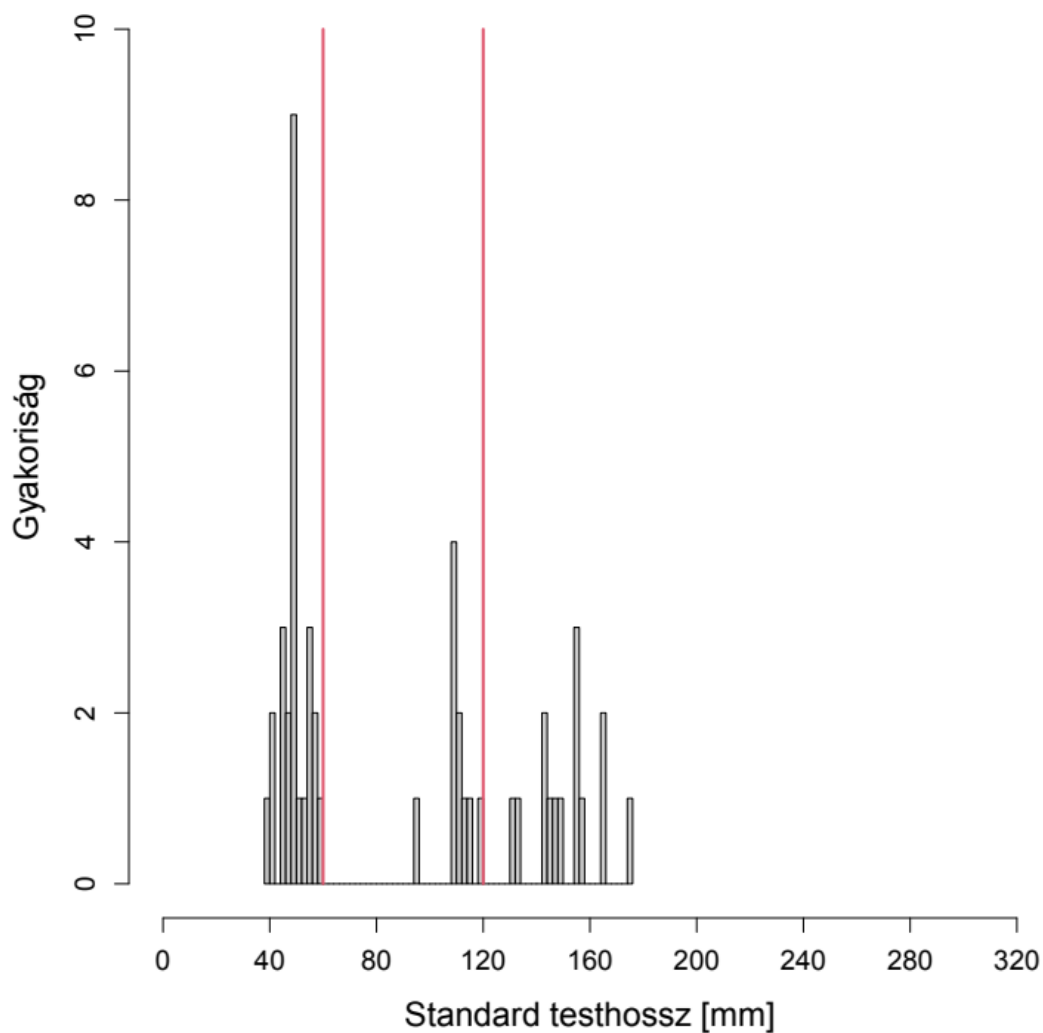
Megjegyzés: A bernecebaráti mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

Gobio gobio complex



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	gobgob_3	5	102,4	24,6	75	77,0	115,0	117,0	128
Bernecebaráti	gobgob_1	6	27,7	7,5	19	24,3	25,0	31,0	40
	gobgob_2	69	52,6	6,0	41	48,0	53,0	57,0	64
	gobgob_3	63	88,1	9,0	67	83,5	88,0	93,0	113

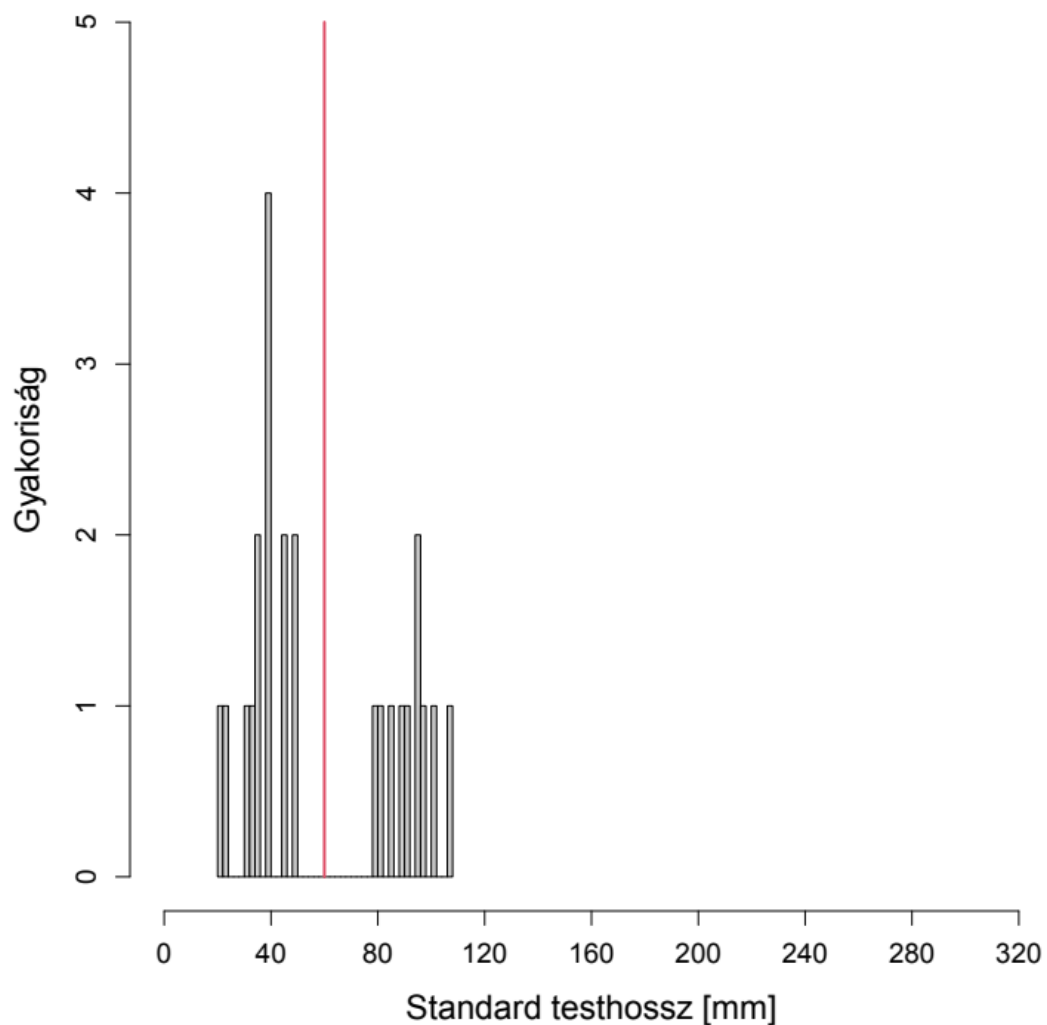
Leuciscus leuciscus



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	leuleu_1	25	50,0	5,3	39	47,0	50,0	53,0	59
	leuleu_2	10	110,0	6,4	95	110,0	110,5	112,8	120
	leuleu_3	14	151,6	12,1	131	144,5	152,5	156,8	175
Bernecebaráti	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Megjegyzés: A bernecebaráti mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

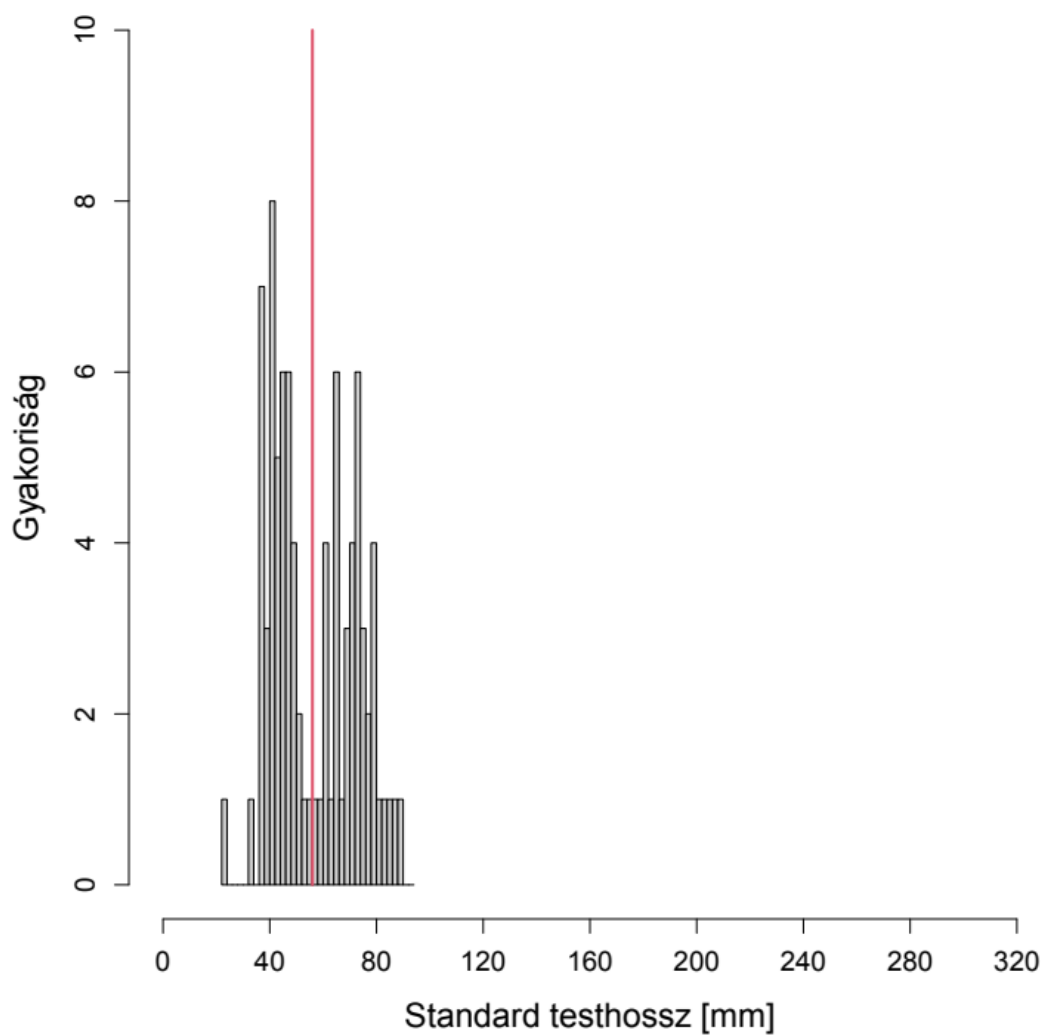
Neogobius fluviatilis



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	neoflu_1	14	37,6	8,8	20	34,3	39,0	43,8	50
	neoflu_2	10	92,3	8,9	80	86,0	93,0	97,3	108
Bernecebaráti	–	–	–	–	–	–	–	–	–

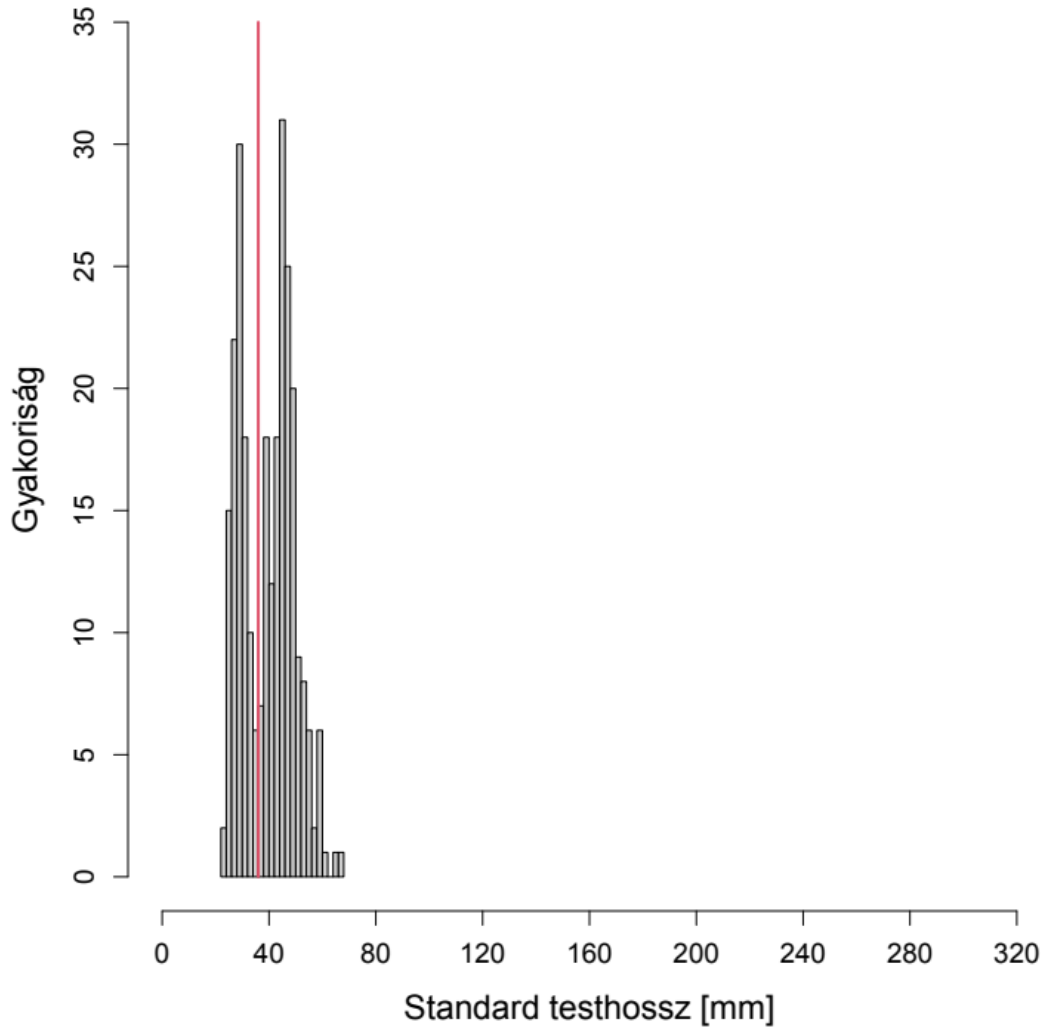
Megjegyzés: A bernecebaráti mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

Barbatula barbatula



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	ortbar_1	5	51,8	2,3	49	51,0	51,0	53,0	55
	ortbar_2	10	67,4	8,9	58	62,0	65,5	68,8	86
Bernecebaráti	ortbar_1	40	42,2	5,0	23	39,8	42,5	45,0	49
	ortbar_2	31	73,5	7,1	62	69,5	73,0	77,5	90

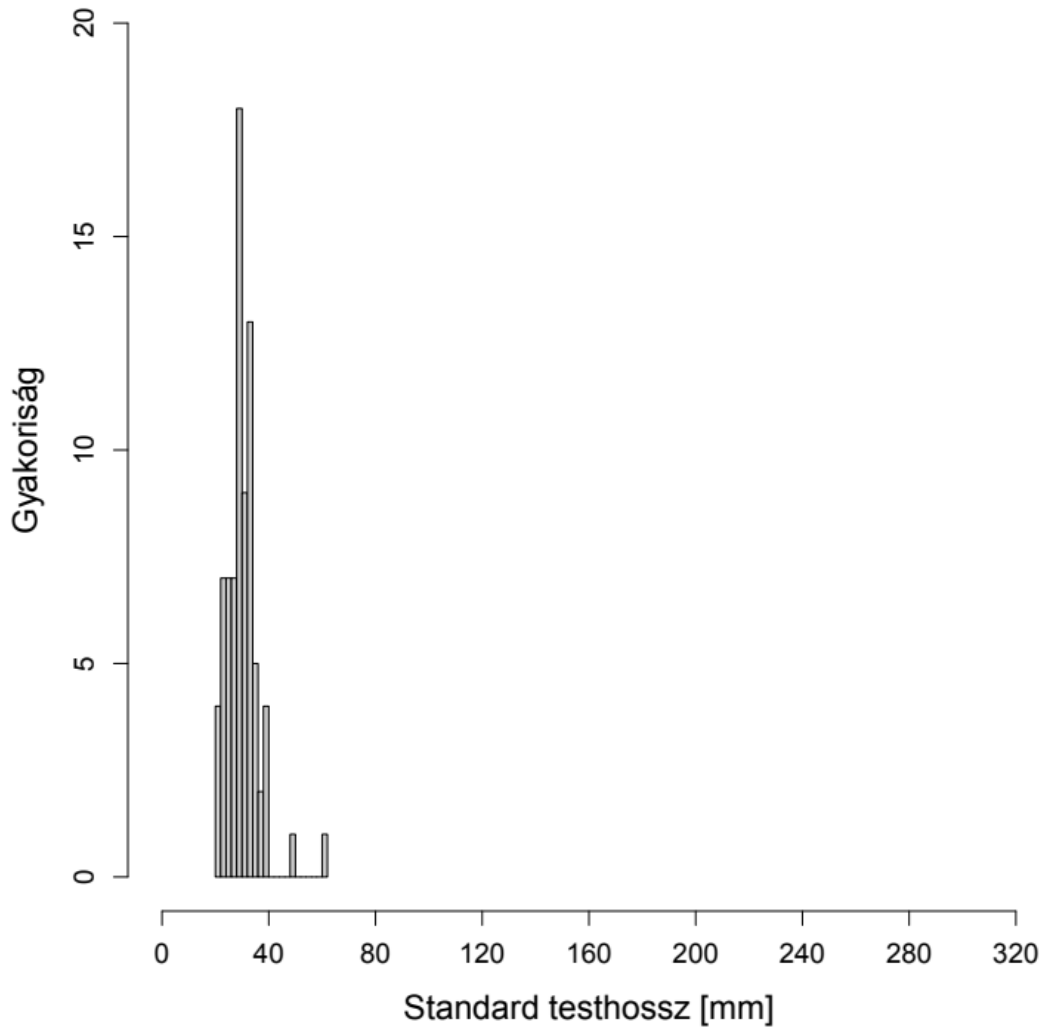
Phoxinus phoxinus



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Bernecebaráti	phopho_1	103	29,4	2,9	22	27,0	29,0	31,0	36
	phopho_2	165	46,9	5,8	37	43,0	46,0	50,0	67

Megjegyzés: A kápolnai mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

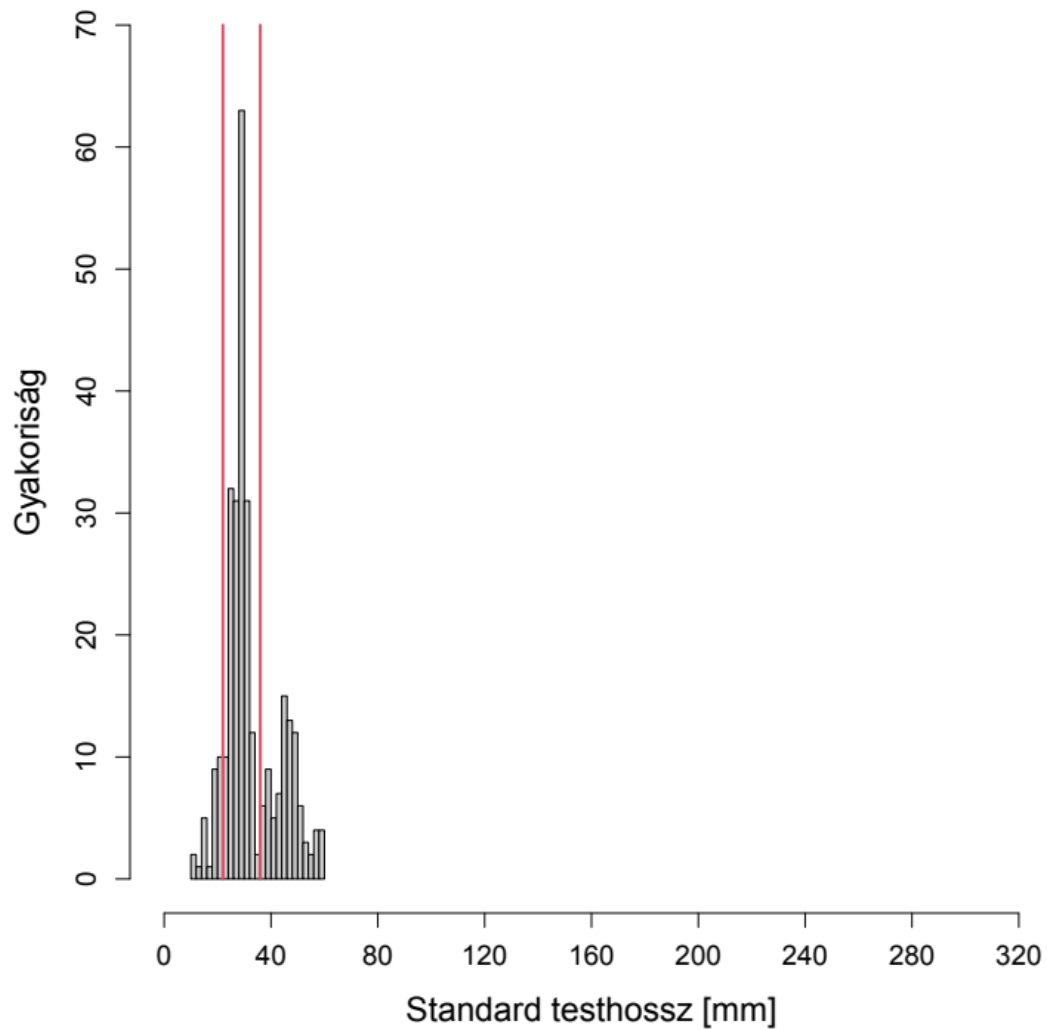
Proterorhinus semilunaris



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	prosem_1	78	30,8	6,2	20	27,0	30,0	34,0	62
Bernecebaráti	–	–	–	–	–	–	–	–	–

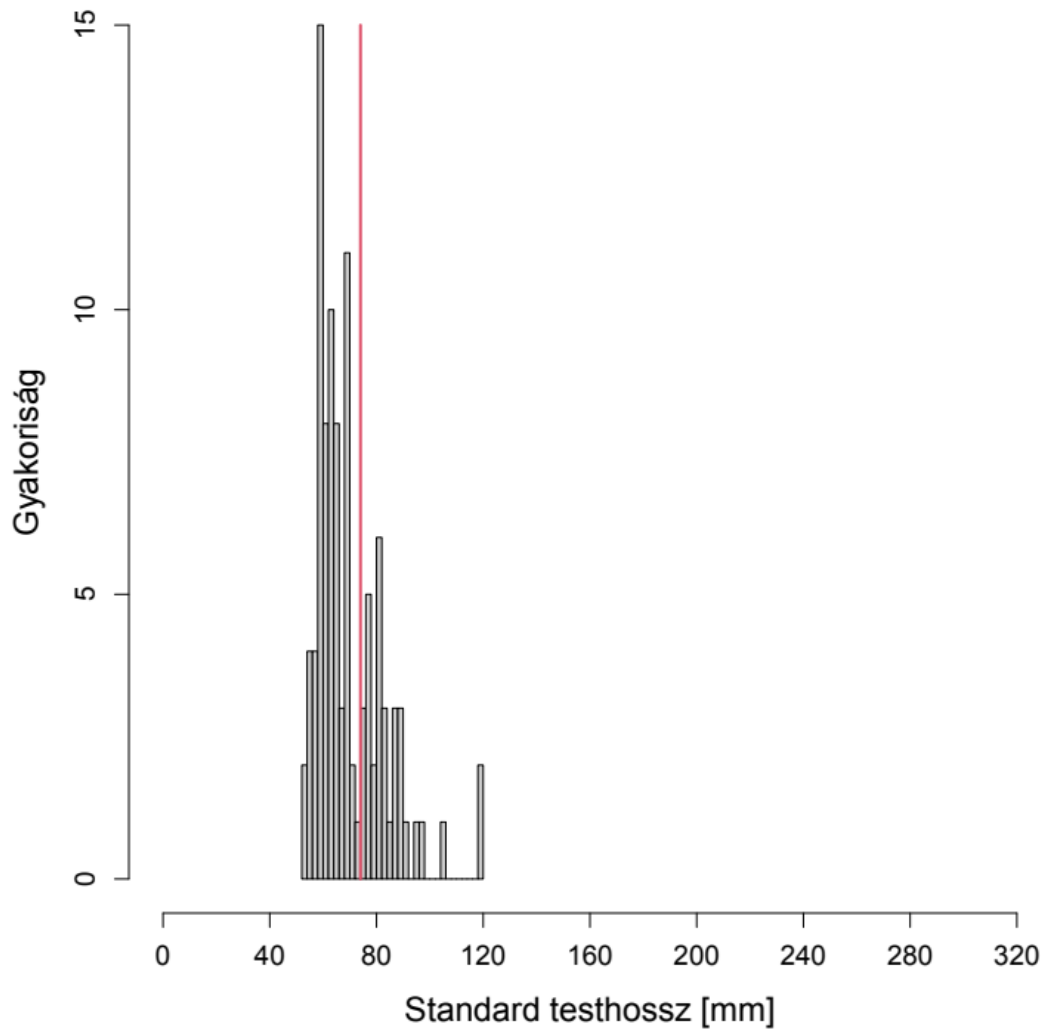
Megjegyzés: A bernecebaráti mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

Rhodeus amarus



Mintavételi hely	fajmsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	rhoama_1	27	18,7	3,4	10	16,0	20,0	21,5	22
	rhoama_2	180	28,7	2,7	23	27,0	29,0	30,3	35
	rhoama_3	63	48,8	5,0	38	45,0	48,0	51,5	60
Bernecebaráti	rhoama_1	1	21,0	–	21	21,0	21,0	21,0	21
	rhoama_2	1	30,0	–	30	30,0	30,0	30,0	30
	rhoama_3	23	41,6	4,6	37	39,0	40,0	43,0	58

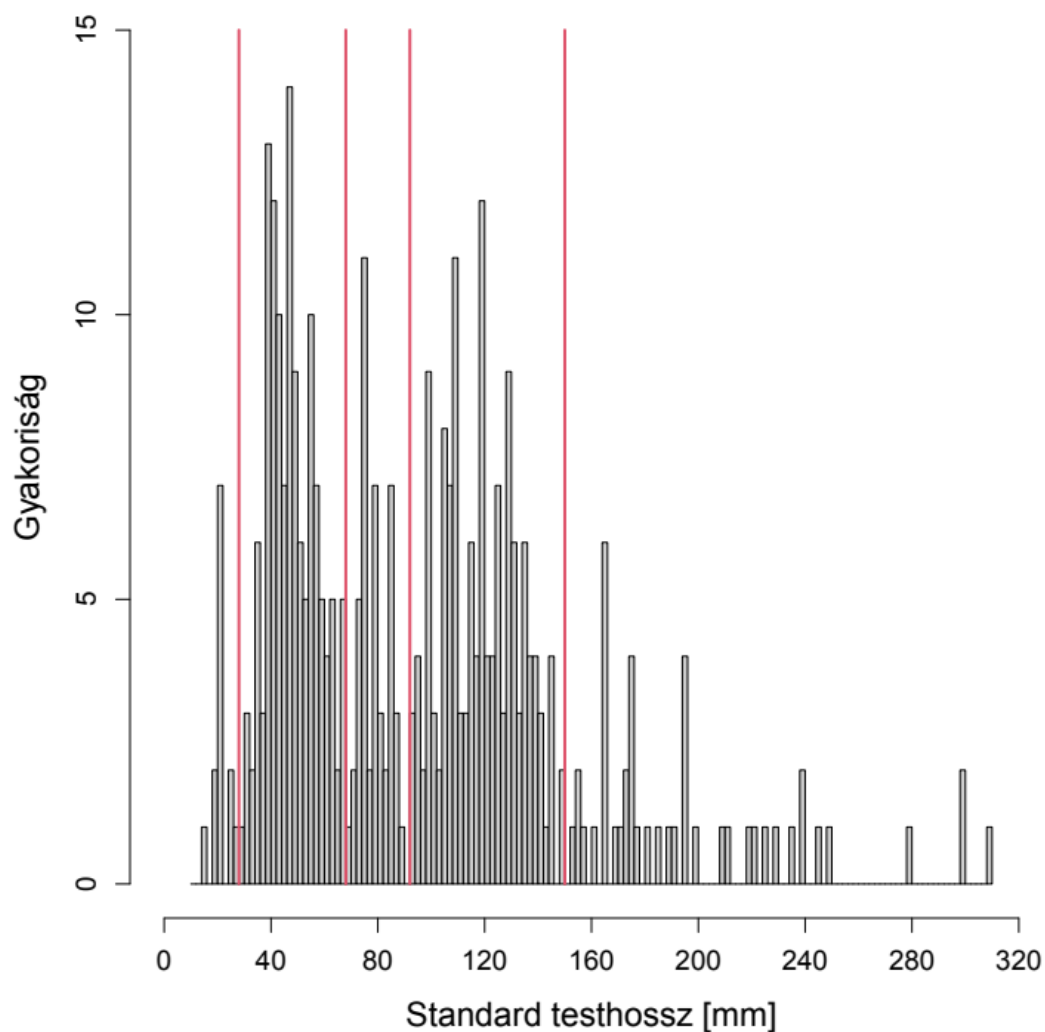
Rutilus rutilus



Mintavételi hely	fajmcsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	rutrut_1	68	63,1	5,0	52	60,0	63,0	66,3	74
	rutrut_2	32	86,2	11,3	75	79,5	82,5	90,0	120
Bernecebaráti	–	–	–	–	–	–	–	–	–

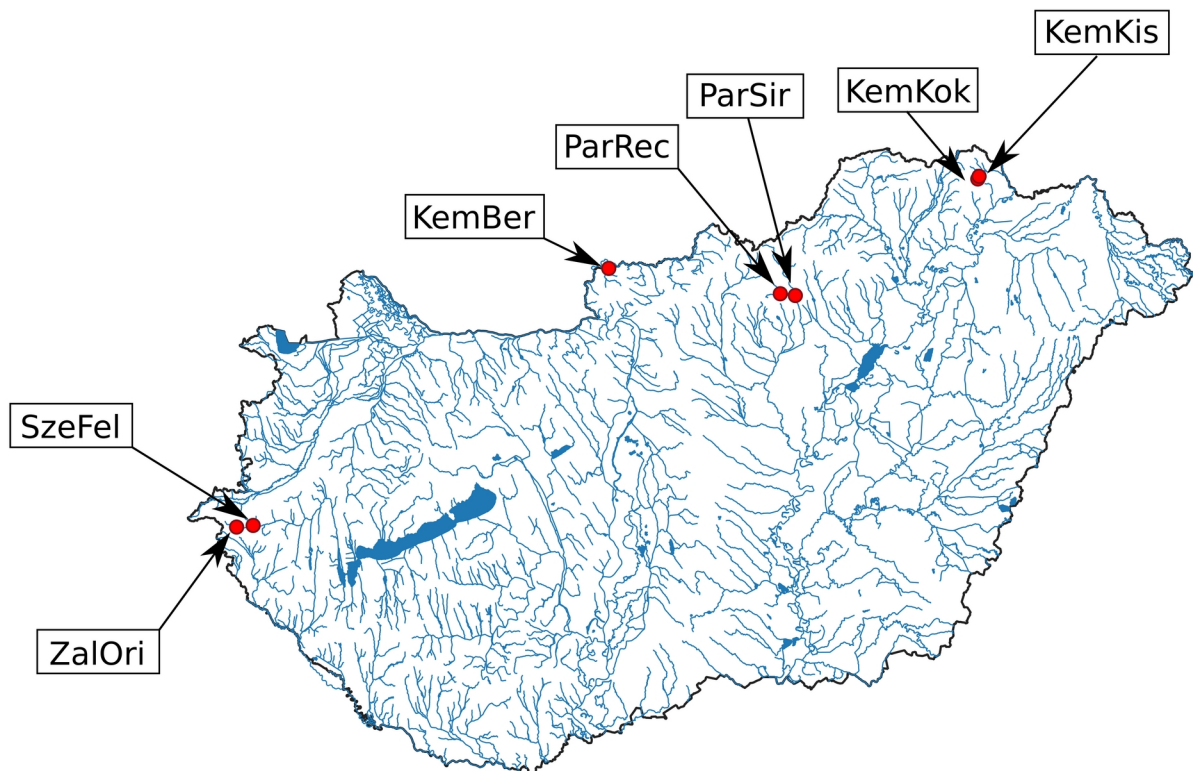
Megjegyzés: A bernecebaráti mintavételi szakasznál a faj méretcsoportjaira vonatkozó adatok nem szerepelnek, mivel ott nem fordult elő a faj.

Squalius cephalus



Mintavételi hely	fajmsk	n	átlag	SD	Min.	Q25	medián	Q75	Max.
Kápolna	squcep_1	7	21,7	4,2	15	19,5	21	25	27
	squcep_2	13	45,1	14,2	30	33	40	60	66
	squcep_3	17	77,2	4,2	71	74	75	80	85
	squcep_4	58	122	14,5	95	110	120	131,8	150
	squcep_5	31	210,5	44,4	154	175	200	237,5	310
Bernecebaráti	squcep_1	6	21,5	0,5	21	21	21,5	22	22
	squcep_2	116	49	8,6	32	42	48	55	68
	squcep_3	27	80,3	5,4	70	75	80	85	89
	squcep_4	79	117	14	93	106	115	130	150
	squcep_5	13	173,8	13,4	155	165	173	182	195

7. melléklet: A halegyüttesek testméret-függő és testmérettől független (faji identitástól függő) mikroélőhely-használatának és élőhelyi preferenciáinak vizsgálatára kiválasztott középhegységi kisvízfolyások és az azokon kijelölt mintavételi szakaszok általános jellemzése: mintavételi szakaszok hossza, mintavételi foltok száma és a vízfolyásokat általánosan jellemző hidrogeomorfológiai paraméterek átlagértéke és szórása mintavételi helyenkénti bontásban, valamint a mintázott vízfolyásszakaszok földrajzi elhelyezkedésének térképes illusztrációja.



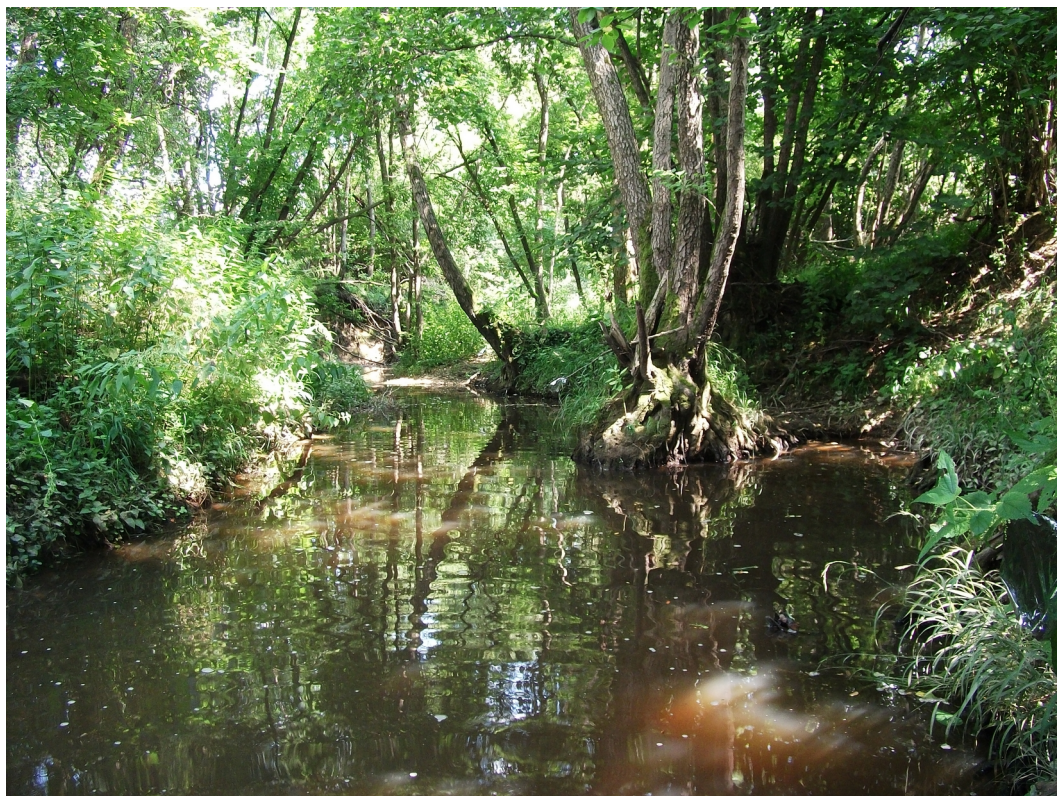
7/a. ábra: A mikroélőhely-használati és mikroélőhelyi preferencia vizsgálatokra kiválasztott középhegységi kisvízfolyásokon kijelölt mintavételi szakaszok földrajzi elhelyezkedése. A mintavételi szakaszok kódjai a 7/a táblázatban találhatóak.

7/b. táblázat: A vizsgált vízfolyásokon kijelölt mintavételi szakaszok jellemzői. Az első oszlop a mintavételi hely azonosítóját tartalmazza, a második a mintázott vízfolyás nevét, a harmadik oszlopban pedig a mintavételi szakasz hossza található. A negyedik oszlopban az adott mintavételi szakaszon felvett összes mintavételi foltok száma, az azt követő oszlopban pedig az üres foltok száma van. Üres mintavételi foltok tekintettük azokat a foltokat, amelyekből a terepi mintavételek során nem fogtunk egyetlen egy halegyedet sem. A „mintavételi foltok száma” oszlop magába foglalja az üres (haltalan) foltok számát is. Az utolsó három oszlop a mintavételi szakaszok hidro-geomorfológiai jellemzőit tartalmazza: a víztükörszélességnek, a vízsebességnek és vízmélységnek átlag- és szórásértékei.

Mintavételi szakasz ID	Vízfolyás neve	Mintázott szakaszhossz [m]	Mintavételi foltok száma	Üres foltok száma	Víztükörszélesség (átlag ± szórás) [m]	Vízsebesség (átlag ± szórás) [cm/s]	Vízmélység (átlag ± szórás) [cm]
ZalOri	Zala	334.2	50	7	3.742 ± 1.578	2.540 ± 6.682	33.832 ± 19.469
SzeFel	Szentjakabi-patak	332	50	13	3.196 ± 0.750	13.952 ± 15.619	32.940 ± 17.718
KemKok*	Kemence-patak	400	50	25	2.934 ± 0.980	18.025 ± 16.061	20.388 ± 12.557
KemKis*	Kemence-patak	286.1	40	5	3.323 ± 1.205	15.463 ± 14.452	25.845 ± 18.421
ParSir	Parádi-Tarna	304	40	0	7.258 ± 1.124	5.162 ± 7.009	26.505 ± 15.880
ParRec	Parádi-Tarna	146.8	25	0	4.640 ± 1.874	15.726 ± 20.293	30.232 ± 25.782
KemBer*	Kemence-patak	247.3	37	0	5.159 ± 1.456	7.751 ± 11.949	27.357 ± 21.620

* Megjegyzés: A KemKok és KemKis azonosítóval ellátott mintavételi szakaszok ugyanazon vízfolyáson voltak egymástól távolabb (Kőkapu illetve Kishuta települések közelében), a zempléni Kemence-patakon. Azonban a KemBer azonosítóval rendelkező mintavételi szakasz a Börzsönyben Bernecebaráti község közelében lévő Kemence-patakon volt (7/b ábra).

8. melléklet: A mikroélőhely-használati és mikroélőhelyi preferencia vizsgálatokra kiválasztott középhegységi kisvízfolyások mintavételi szakaszainak fényképes illusztrációja. A mintavételi szakaszok általános hidro-geomorfológiai jellemzői és földrajzi elhelyezkedésük a 7. mellékletben található.



8/a. fotó: Óriszentpéter település közelében a Zalán lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



8/b. fotó: Felsőjánosfa település közelében a Szentjakabi-patakon lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



8/c. fotó: Kőkapu település közelében a Kemence-patakon lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



8/d. fotó: Kishuta település közelében a Kemence-patakon lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



8/e. fotó: Sirok település közelében a Parádi-Tarnán lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



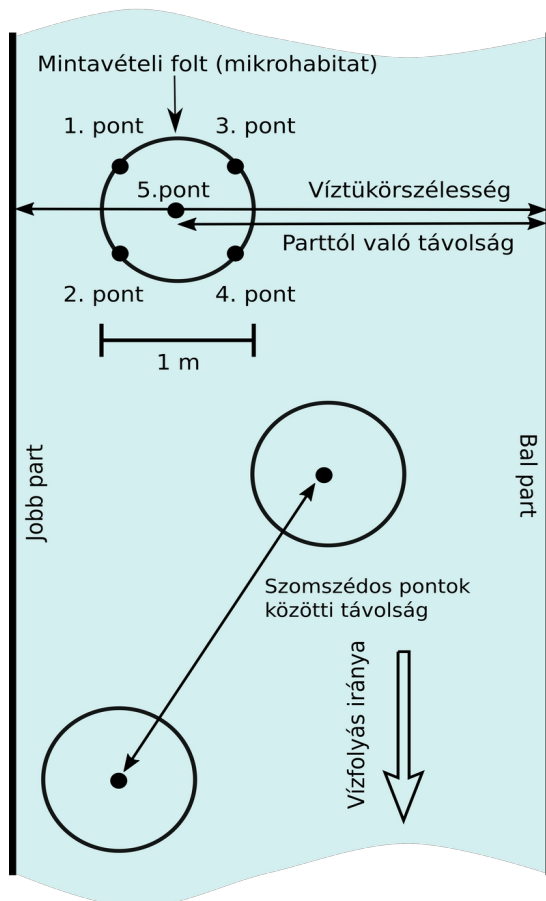
8/f. fotó: Recsk település közelében a Parádi-Tarnán lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)



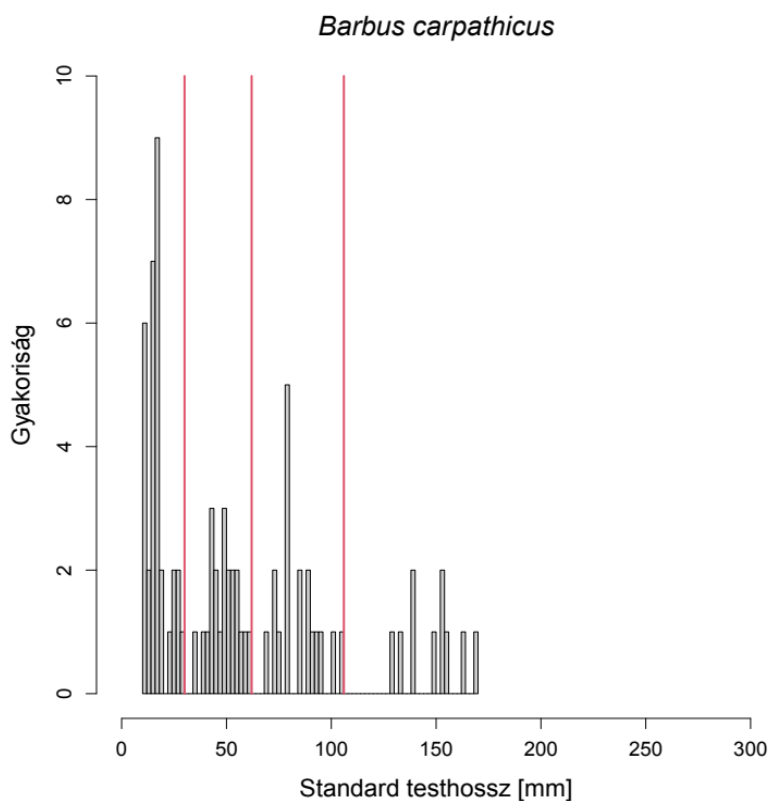
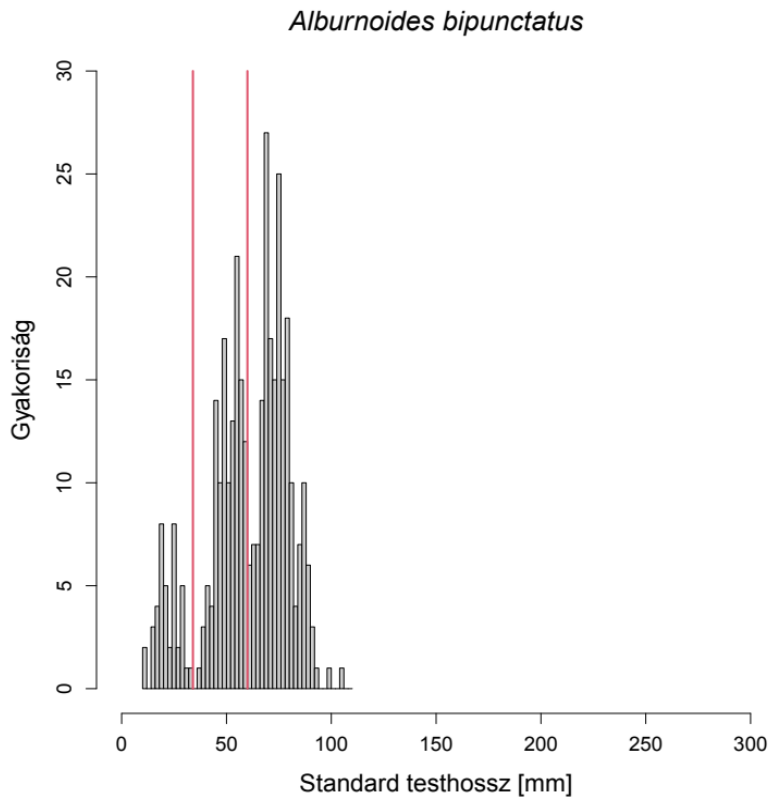
8/g. fotó: Bernecebaráti település közelében a Kemence-patakon lévő mintavételi szakasz. (Képet készítette: Maroda Á. & Sály P.)

9. melléklet: A halegyüttes testméret-függő és testméret-független (faji hovatartozástól függő) vízfolyásszakaszon belüli térbeli mintázatot leíró mikroélőhelyi változók szerepének vizsgálatához végzett terepi adatgyűjtésének mintavételi elrendezése. A bal oldali ábrán a mintavételi elrendezés látható. A halegyüttes mintavételét és a mikroélőhelyi változók mérését kb. 1 m²-es mintavételi foltokban végeztük, melyeket az ábrán a körök reprezentálnak. Ezek a foltok jelentették a vizsgálat mintavételi egységeit, vagyis a mikroélőhely-foltokat. A vízmélység és vízsebesség a mintavételi folt öt pontján került mérésre, valamint a folton belül vizuálisan megbecsültük az aljzatkomponensek százalékos arányait és a különböző szerves növényi törmelékek általi százalékos borítási arányokat. Végül a folt középpontjának a bal parttól való távolságát és a víztükörszélességet a vízfolyásra merőleges transzekt mentén mértük le.

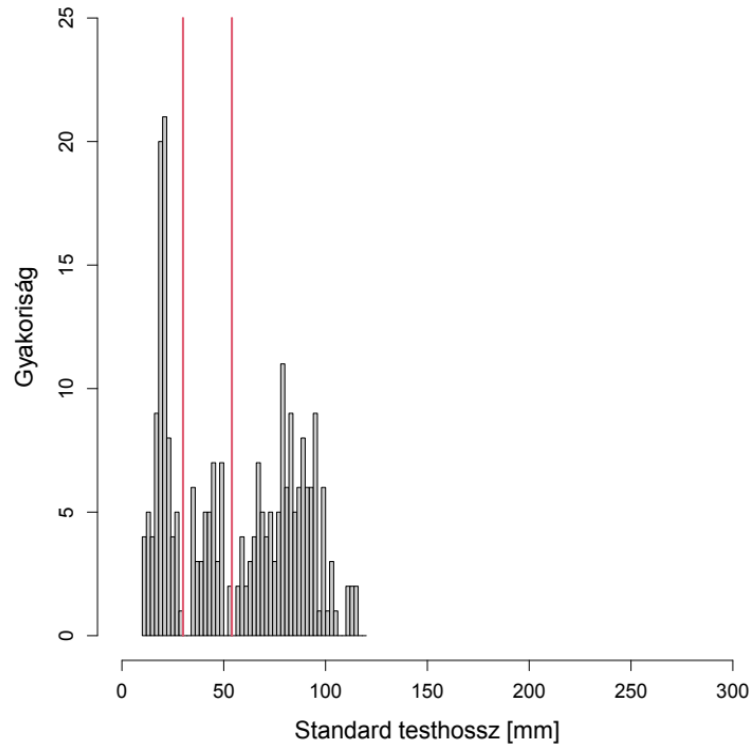
A jobb oldali ábrán a mintavételi foltok középpontjának bójával való megjelölése látható (sárga körben), valamint a növényzetre erősített sorszámozott cetlivel ellátott alumínium fólia (piros körben), mely alapján a halállomány mintavételét követően az élőhelyi változók rögzítése során az egyes mintavételi foltokat egyértelmű azonosítását szolgálta.



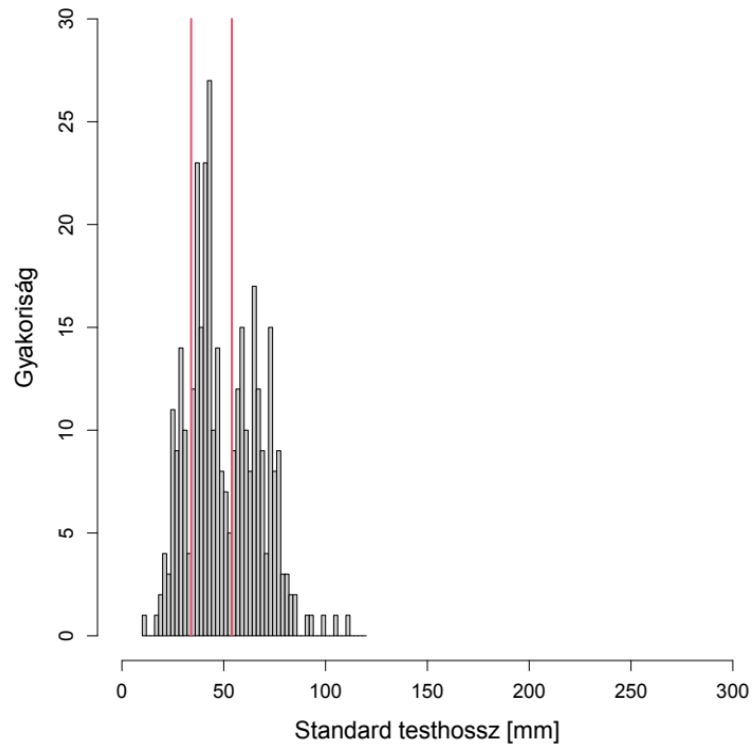
10. melléklet: A testméret-függő és testméret-független (faji hovatartozástól függő) mikroélőhely-használatra kisselektálódott fajok testhossz-gyakorisági eloszlási. A fajonkénti testhossz-gyakorisági eloszlásokat az összes mintavételi szakaszból származó adatok összevonásával készítettük el. A fajon belüli méretcsoportok a fajonkénti testhossz-gyakorisági eloszlások vizuális vizsgálatával kerültek megállapításra. A fajon belüli méretcsoportok határát a függőleges piros vonal reprezentálja.



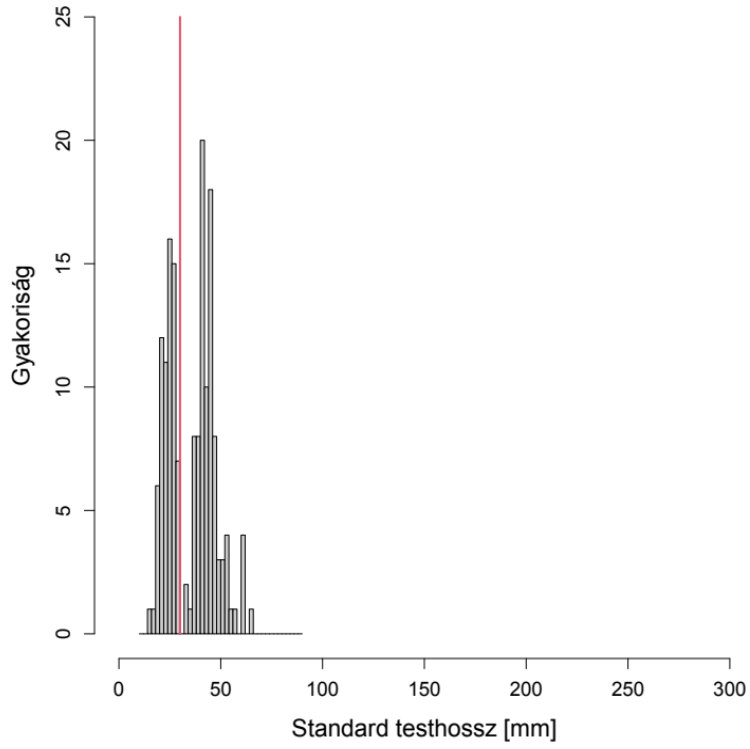
Gobio gobio complex



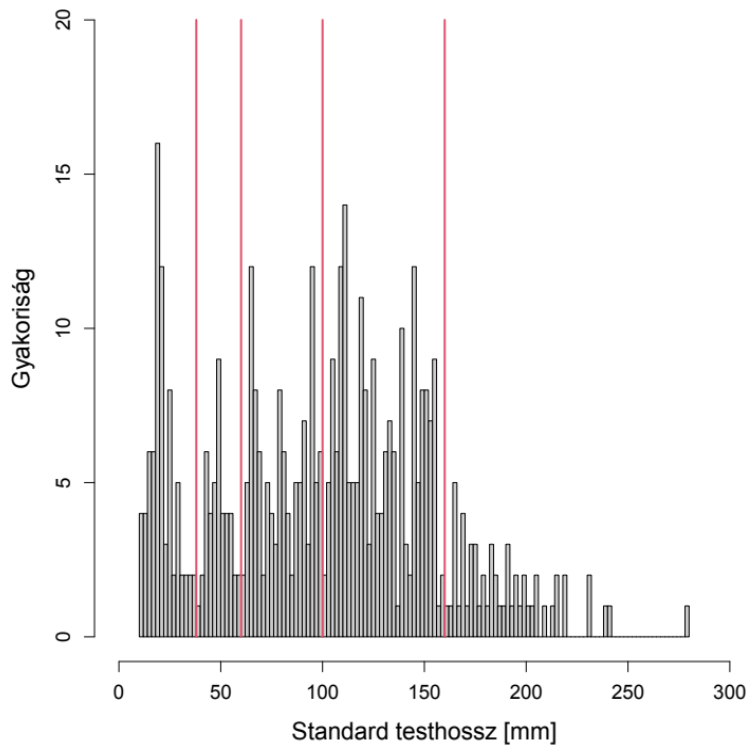
Barbatula barbatula



Phoxinus phoxinus



Squalius cephalus



11. melléklet: A testméret-függő és testméret-független (faji hovatartozástól függő) mikroélőhely-használatra kisselektált hat halfaj és méretcsoportjaik. A fajok tudományos és köznapi nevei mellett feltüntetésre került a fajok és faj-méretcsoportok (fajmcsk) címkéi, a faj-méretcsoportok testméret-tartománya balról zárt, jobbról nyitott intervallumként, valamint az adott faj-méretcsoportba tartozó egyedek száma.

Tudományos név	Köznapi név	Fajok címkéi	Fajmcsk címkéi	Mérettartomán (mm)	Fajmcsk mintanagyság (egyedszám)
<i>Squalius cephalus</i>	fejes domolykó	squecep	squecep_1	(0; 38]	76
			squecep_2	(38; 60]	43
			squecep_3	(60; 100]	110
			squecep_4	(100; 160]	189
			squecep_5	(160; 280]	54
<i>Barbatula barbatula</i>	kövicsik	ortbar*	ortbar_1	(0; 34]	59
			ortbar_2	(34; 54]	144
			ortbar_3	(54; 111]	143
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	sujtásos küsz	albbip	albbip_1	(0; 34]	41
			albbip_2	(34; 60]	125
			albbip_3	(60; 105]	194
<i>Gobio gobio</i> complex	fenékjáró küllő	gobgob	gobgob_1	(0; 30]	81
			gobgob_2	(30; 54]	41
			gobgob_3	(54; 116]	128
<i>Phoxinus phoxinus</i>	füрге cselle	phopho	phopho_1	(0; 30]	102
			phopho_2	(30; 90]	158
<i>Barbus carpathicus</i>	kárpáti márna	barcar	barcar_1	(0; 30]	32
			barcar_2	(30; 62]	21
			barcar_3	(62; 106]	18
			barcar_4	(106; 169]	10

* A fajok címkéit a tudományos nevük első tagjának első három karakteréből és a tudományos nevük második tagjának első három karakteréből képeztük. Ez alól kivétel a kövicsik (*Barbatula barbatula*), melynek az az oka, hogy ha a fent leírt módon képeznénk a faj címkéjét, akkor az „barbar” lenne. Azonban a márna (*Barbus barbus*) esetében a fent leírtaknak megfelelően ugyanazon fajcímkét kapná, mint a kövicsik. Bár a vizsgálat során nem fogtunk márnát (*Barbus barbus*), azonban az egyéb projektjeinknél szükséges volt a két fajt a címkéik alapján elkülöníteni, ezért a kövicsik címkéje a faj egyik korábbi tudományos nevéből (*Orthrias barbatulus*) származik. A már általunk alkalmazott rendszer, valamint az elemzésekben szereplő, már meglévő fajcímkék miatt ebben az esetben megtartottuk az „ortbar” jelölést.

12. melléklet: A középhegységi kisvízfolyásokban élő halfajok és faj-méretcsoportok mikroélőhely-használati profiljuk feltárására Ivlev-féle választási indexszel vizsgált preferenciavizsgálathoz használt ordinális skálájú mikroélőhelyi változók. A táblázat csak a fajok és a faj-méretcsoportok parciális redundancia modellek szerint szignifikáns élőhelyi változókat tartalmazza. Az ordinális skálára váltott változók kategóriáinak értéktartományát balról nyílt és jobbról zárt intervallumként is feltüntettük, és az egyes ordinális változó-kategóriákat rövid leírászerű értelmezéssel láttuk el, továbbá a változók címkéit tartalmazza, amelyeket az eredmények vizuális megjelenítése során használtunk.

Mikroélőhelyi változó	Változók címkéi	Ordinális kategória	Ordinális kategória leírása
Vízmélység átlaga (cm)	MélységÁtlag		
(0; 10]		1	nagyon sekély
(10; 20]		2	sekély
(20; 40]		3	közepesen/mérsékelt mély
(40; 122.4]		4	mély
Vízsebesség átlaga (cm/s)	SebességÁtlag		
(0; 3]		1	nagyon lassú vízáramlás
(3; 9]		2	lassú vízáramlás
(9; 27]		3	mérsékelt vízáramlás
(27; 69]		4	gyors vízáramlás
Parttól való távolság (%)	PartTávolság		
(0; 5]		1	partközeli pozíció
(5; 50]		2	parttól mérsékelt távoli pozíció
(50; 100]		3	mederközépi pozíció
Finomszemcsés aljzat kategória (%)	substr1		
(0; 6.26]		1	nagyon alacsony arány
(6.25; 12.5]		2	alacsony arány
(12.5; 25]		3	közepesen alacsony arány
(25; 50]		4	mérsékelt/közepes arány
(50; 100]		5	nagy arány
Durvaszemcsés aljzat kategória (%)	substr4		
(0; 6.26]		1	nagyon alacsony arány
(6.25; 12.5]		2	alacsony arány
(12.5; 25]		3	közepesen alacsony arány
(25; 50]		4	mérsékelt/közepes arány
(50; 100]		5	nagy arány

13. melléklet: A faj-méretcsoportok ontogenetikus mikroélőhelyi preferenciaeltolódásaik vizsgálatához felhasznált adatok. Hét különböző forrásból származó maximális adult testméret-adata a hat vizsgált halfajnak. Az első oszlop az adat forrását tartalmazza, a második oszlop pedig a forrásból származó testhosszadat paraméterét, a harmadik oszlop pedig a forrásban szereplő testhossz típusát tartalmazza. A negyediktől kezdődő oszlopokban pedig a fajonkénti testhossz értékek láthatóak, míg az alsó két sorban a fajonkénti testhosszadatok átlaga és szórása szerepel. L_{inf} : von Bertalanffy növekedési modellje alapján becsült aszimptotikus testhossz; L_{max} : egy adott faj esetében a valaha megfigyelt és lemért eddigi legnagyobb egyedének adult testhossza; SL (standard length vagyis standard testhossz): a halegyed orrcsúcsától a farokúszó kezdetéig mért testhossz; FL (fork length vagyis villahossz): a halegyed orrcsúcsától a farokúszók bemetszett részéig mért testhossz; TL (total length avagy teljes testhossz): a halegyed orrcsúcsától a farokúszó végéig mért testhossz. A táblázatban szereplő NA azt jelenti, hogy az adatforrás nem közölte a testhossz típusát.

Adatforrás	Testhossz paraméter	Testhossztípus	fejes domolykó (<i>Squalius cephalus</i>)	kövecsik (<i>Barbatula barbatula</i>)	sujtásos küsz (<i>Alburnoides bipunctatus</i>)	fenékjáró küllő (<i>Gobio gobio</i> complex)	fürge cselle (<i>Phoxinus phoxinus</i>)	kárpáti márna (<i>Barbus carpathicus</i>)
Saját adatok	L_{max}	SL	280	111	105	116	90	169
Kottelat & Freyhof, 2007	L_{max}	SL	600	160	130	120	100	270
Pintér, 2015	L_{max}	NA	500	121	150	150	120	250
Györe, 1995	L_{max}	NA	700	130	150	200	120	300
Harka & Sallai, 2004	L_{max}	NA	400	150	150	200	100	200
FishBase 1	L_{inf}	FL, SL, TL	414	149	154	211	105	228
FishBase 2	L_{max}	SL, TL	600	210	185	210	140	190
Átlag			499.143	147.286	146.286	172.429	110.714	229.571
Szórás			44.793	32.689	24.391	42.536	16.938	46.768

14. melléklet: A Parádi-Tarnából, a Ceredi-Tarnából és a Tarnából a teljes vizsgálati időszakra vonatkozóan (1979 és 2019 között) a 42 forrásmunka által közölt és a 2018-as halfaunisztikai felmérés során kimutatott azon halfajok, amelyeknek a vízfolyás hossz-szelvény menti pontos lokalizációja ismert. Az oszlopok a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák a vízfolyásokon lévő mintavételi lokalizációnkénti bontásban. A táblázat nem teljes, az oszlopok további fajokkal a következő oldalakon folytatódik.

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	fejes domolykó	kővicsík	vágócsík	fenékjáró kúlló	sujtásos kűsz	szélhajtó kűsz	bodorka	szivárványos ökle	ezüstkárász	csuka	karikakeszeg	nyúldomolykó	kínai razbóra	stüger
<i>Parádi-Tarna</i>														
Parádsasvár	+	+												
Fényespuszta	+	+		+										
Parád	+	+		+	+									
Parádfürdő	+	+		+	+									
Recsk	+	+	+	+	+	+	+			+	+			+
Sírok	+	+	+	+	+	+			+					+
<i>Ceredi-Tarna</i>														
Cered		+												
Zabar		+												
Szederkénypuszta		+	+	+										
Istenmezeje	+	+	+	+	+				+					
Erdőkövesd	+	+	+	+	+								+	
Pétervására	+	+	+	+	+				+				+	+
Terpes	+	+	+	+	+	+								
Szajla		+												
Sírok	+	+	+	+	+	+			+		+		+	
<i>Tarna</i>														
Sírok	+	+	+	+	+	+	+		+	+			+	+
Tarnaszentmária	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+		
Verpelét	+	+	+	+	+	+		+	+		+	+		
Feldebrő	+	+	+	+	+	+		+			+	+		
Aldebrő	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
Tófalú	+	+	+	+	+	+	+	+		+		+	+	
Kápolna	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Kompolt	+	+	+	+	+	+	+	+				+		
Kál	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tarnabod	+			+										
Tarnasadány	+													
Nagyfüged	+		+	+	+	+	+	+				+		
Zaránk	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Erk	+		+			+	+	+		+		+		
Tarnaörs	+		+		+	+	+	+		+	+	+	+	+
Jászdózsa	+		+			+	+	+	+	+	+		+	+
Jászjákóhalma	+		+		+	+	+	+	+	+	+		+	+
Jászberény	+		+			+	+	+	+	+	+	+	+	+

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	tarka géb	vörösszármáyú keszeg	dévérkeszeg	folyami géb	halványfoltú küllő	jászkeszeg	balin	süálló	fekete törpeharcsa	küszdomolykó hibrid	naphal	bagolykeszeg	kurta baing
<i>Parádi-Tarna</i>													
Parádsasvár													
Fényespuszta													
Parád													
Parádfürdő													
Recsk		+						+			+		
Sirok													
<i>Ceredi-Tarna</i>													
Cered													
Zabar													
Szederkénypuszta													
Istenmezeje													
Erdőkövesd													+
Pétervására		+							+				+
Terpes		+											
Szajla													
Sirok		+	+										
<i>Tarna</i>													
Sirok													
Tarnaszentmária													
Verpelét		+								+			
Feldebrő									+				
Aldebrő	+	+	+	+	+	+	+			+			
Tófalú	+			+							+		
Kápolna	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	
Kompolt	+			+						+			
Kál	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
Tarnabod													
Tarnasadékány													
Nagyfüged	+				+	+							
Zaránk	+	+	+	+	+	+	+	+					
Erk	+		+	+		+	+						
Tarnaörs	+	+	+	+	+	+	+	+					
Jászdózsa	+	+	+	+	+			+	+				
Jászfákóhalma	+	+	+	+	+	+	+					+	
Jászberény	+	+	+		+			+	+		+		

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	menyhal	ponty	széles durbincs	törpecsik	vágó durbincs	harcsa	laposkeszeg	magyar bucó	paduc	kősüllő	sebes pisztráng	selymes durbincs	barna törpeharcsa
<i>Parádi-Tarna</i>													
Parádsasvár													
Fényespuszta													
Parád													
Parádfürdő													
Recsk													
Sirok													
<i>Ceredi-Tarna</i>													
Cered													
Zabar													
Szederkénypuszta													
Istenmezeje													
Erdőkövesd													
Pétervására													
Terpes													
Szajla													
Sirok													
<i>Tarna</i>													
Sirok													
Tarnaszentmária													
Verpelét											+		
Feldebrő													
Aldebrő	+	+											
Tófalu													
Kápolna	+	+											
Kompolt													
Kál		+	+	+			+	+	+				+
Tarnabod				+									
Tarnasadány													
Nagyfüged													
Zaránk								+			+		
Erk													
Tarnaörs	+		+	+			+	+	+				
Jászdózsa					+								
Jászfákóhalma			+		+	+						+	
Jászberény					+								

15. melléklet: A Parádi-Tarnából, a Ceredi-Tarnából és a Tarnából 1979 és 1986 (első időszak) között tíz forrásmunka által közölt 21 halfaj. Az oszlopok a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák a vízfolyásokon lévő mintavételi lokalizációnkénti bontásban. A mínusz jel (-) azon fajokat jelöli, amelyekről van előfordulási adat a három vízfolyás valamelyikéből, azonban a pontos mintavételi lokalizáció nem volt azonosítható.

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	bodorka	vörösszárnnyú keszeg	fejes domolykó	balin	szélhajtó küsz	sujtásos küsz	karikakeszeg	fenékjáró küllő	halványfoltú küllő	kínai razbóra	szivárványos ökle	kővicsík	vágócsík	törpecsík	csuka	sügér	vágó durbincs	selymes durbincs	jászkeszeg	süllő
<i>Parádi-Tarna</i>																				
Parádsasvár												+								
Parád												+								
Recsk			+									+								
Sirok			+									+								
<i>Ceredi-Tarna</i>																				
Istenmezeje								+				+								
Pétervására								+				+	+							
Szajla												+								
<i>Tarna</i>																				
Verpelét			+									+								
Kápolna	+		+		+	+						+	+				+			
Kál			+																	
Tarnabod			+					+												
Tarnasadány			+																	
Nagyfüged			+																	
Tarnaörs	+	+	+		+					+	+		+	+	+					
Jászjákóhalma	+	+		+	+		+		+		+						+	+		
Mintavételi lokalizáció nélkül																			-	-

16. melléklet: A Ceredi-Tarnából és a Tarnából 1988 és 1999 (második időszak) között hét forrásmunka által közölt 22 halfaj. Az oszlopok a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák a vízfolyásokon lévő mintavételi lokalizációnkénti bontásban. A mínusz jel (-) azon fajok jelenlétét jelöli, amelyekről van előfordulási adat a három vízfolyás valamelyikéből, azonban a pontos mintavételi lokalizáció nem volt azonosítható.

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	bodorka	nyúldomolykó	fejes domolykó	szélhajtó küsz	sujtásos küsz	karikakeszeg	fenéjártó küllő	kínai razbóra	kövicsík	vágócsík	barna törpeharcsa	csuka	naphal	tarka géb	vörösszárnnyú keszeg	szivárványos ökle	ezüstkárász	sügér	vágó durbincs
<i>Ceredi-Tarna</i>																			
Istenmezeje							+		+	+									
<i>Tarna</i>																			
Sirok			+						+										
Tófalú	+	+	+	+	+			+				+	+						
Kompolt														+					
Kál	+	+	+	+	+	+					+	+		+					
Mintavételi lokalizáció nélkül															-	-	-	-	-

17. melléklet: A Parádi-Tarnából, a Ceredi-Tarnából és a Tarnából 2000 és 2009 (harmadik időszak) között 19 forrásmunka által közölt 33 halfaj. Az oszlopok a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák a vízfolyásokon lévő mintavételi lokalizációk menti bontásban. A mínusz jel (-) azon fajok jelenlétét jelöli, amelyekről van előfordulási adat a három vízfolyás valamelyikéből, azonban a pontos mintavételi lokalizáció nem volt azonosítható. A táblázat nem teljes, az oszlopok további fajokkal a következő oldalakon folytatódik.

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	bodorka	vörösszárnýú keszeg	nyúl domolykó	fejtes domolykó	jászkeszeg	balin	kurta baing	szélhajtó kűsz	sujtásos kűsz	karikakeszeg	dévékeszeg	laposkeszeg	fenéjára kűllő	halványfoltú kűllő	kínai razbóra	szívárányos ökle	ezüstkárász
<i>Parádi-Tarna</i>																	
Parádsasvár				+													
Parád									+								
Parádfürdő									+								
Recsk	+	+		+				+	+				+				
Sirok				+					+				+				
<i>Ceredi-Tarna</i>																	
Istenmezeje													+				
Pétervására				+									+				
Terpes		+		+				+	+				+				
Sirok		+		+				+	+	+			+				
<i>Tarna</i>																	
Sirok				+				+	+				+				
Tarnaszentmária				+				+	+				+				
Verpelét				+				+	+				+				
Feldebrő				+				+	+	+			+				
Aldebrő	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+		+	+
Kompolt				+	+				+								+
Kál	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Tarnabod													+				
Nagyfüged	+		+	+	+			+	+				+	+			+
Zaránk	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+			+			+
Tarnaörs	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	+	+	+
Jászdózsa	+	+		+				+		+	+			+	+	+	+
Jászfákóhalma	+			+	+	+		+	+	+	+			+		+	+
Jászberény	+	+	+	+				+		+	+			+	+	+	+

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	kövicsík	vágócsík	törpecsík	fekete törpeharcsa	csuka	naphal	sügér	vágó durbincs	széles durbincs	süllő	folyami géb	tarka géb	küszdomolykó hibrid	comnó	ponty	réti csík	barna törpeharcsa
<i>Parádi-Tarna</i>																	
Parádsasvár	+																
Parád																	
Parádfürdő																	
Recsk	+	+				+	+										
Sirok	+	+					+										
<i>Ceredi-Tarna</i>																	
Istenmezeje	+	+															
Pétervására	+	+		+													
Terpes	+	+															
Sirok	+	+															
<i>Tarna</i>																	
Sirok	+	+															
Tarnaszentmária	+																
Verpelét	+												+				
Feldebrő	+	+		+													
Aldebrő		+					+					+					
Kompolt	+	+										+					
Kál	+	+	+		+		+		+	+		+	+				
Tarnabod			+														
Nagyfüged		+										+					
Zaránk		+			+					+	+	+					
Tarnaörs		+	+		+		+		+	+	+	+					
Jászdózsa		+		+	+		+	+		+	+	+					
Jászfákóhalma		+			+				+		+	+					
Jászberény		+		+	+	+	+	+		+		+					
Nem azonosítható se a vízfolyás se a mintavételi lokalizáció														-	-	-	-

18. melléklet: A Parádi-Tarnából, a Ceredi-Tarnából és a Tarnából 2010 és 2019 között (negyedik időszak) 20 forrásmunka által közölt és a 2018-as halfaunisztikai felmérés során kimutatott 35 halfaj. Az oszlopok a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák a vízfolyásokon lévő mintavételi lokalizációkénti bontásban. A táblázat nem teljes, az oszlopok további fajokkal a következő oldalakon folytatódik.

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	bodorka	vörösszármű keszeg	nyúl-domolykó	fejes domolykó	jászkeszeg	balin	kurta baing	szélhajtó kűsz	sujtásos kűsz	karikakeszeg	dévérkeszeg	laposkeszeg	bagolykeszeg	paduc	fenéjártó küllő	halványfoltú küllő	kínai razbóra	szivárványos ökle
<i>Parádi-Tarna</i>																		
Fényespuszta				+														+
Parád				+					+									+
Parádfürdő				+					+									+
Recsk				+				+	+	+								+
Sirok				+				+	+									+
<i>Ceredi-Tarna</i>																		
Cered																		
Zabar																		
Szederkénypuszta																		+
Istenmezeje				+					+									+
Erdőkövesd				+			+		+									+
Pétervására		+		+			+		+									+
Sirok				+					+		+							+
<i>Tarna</i>																		
Sirok	+			+				+	+									+
Tarnaszentmária				+				+	+									+
Verpelét		+	+	+				+	+	+								+
Feldebrő			+	+				+	+									+
Aldebrő	+		+	+	+	+		+	+		+					+		+
Tófalva			+	+				+	+									+
Kápolna	+		+	+	+	+		+	+	+	+		+			+	+	+
Kompolt	+		+	+				+	+									+
Kál	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Zaránk	+		+	+		+		+	+		+					+	+	+
Erk	+		+	+	+	+		+			+							+
Tarnaörs	+			+	+	+		+	+	+	+			+				+
Jászfákóhalma	+	+		+				+		+	+		+			+	+	+
Jászberény			+															

Mintavételi lokalizációk vízfolyásonkénti bontásban	ezüstkárász	ponty	köviész	vágócsík	törpecsík	harcsa	fekete törpeharcsa	csuka	sebes pisztráng	menyhal	naphal	sügér	süllő	kőszüllő	magyar bucó	folyami géb	tarka géb	küszdomolykó hibrid
<i>Parádi-Tarna</i>																		
Fényespuszta			+															
Parád			+															
Parádfürdő			+															
Recsk			+					+					+					
Sirok	+		+	+								+						
<i>Ceredi-Tarna</i>																		
Cered			+															
Zabar			+															
Szederkénypuszta			+	+														
Istenmezeje	+		+	+														
Erdőkövesd			+	+														
Pétervására	+		+	+								+						
Sirok	+		+	+														
<i>Tarna</i>																		
Sirok	+		+	+				+				+						
Tarnaszentmária			+	+														
Verpelét	+		+	+					+									
Feldebrő			+															
Aldebrő	+	+	+	+				+		+		+				+	+	+
Tófalú			+	+												+	+	
Kápolna	+	+	+	+			+	+		+	+	+				+	+	+
Kompolt				+												+	+	+
Kál	+	+	+	+	+			+		+		+	+		+	+	+	
Zaránk	+			+		+		+				+	+	+		+	+	
Erk				+				+								+	+	
Tarnaörs				+				+		+			+		+	+	+	
Jászjákóhalma	+			+		+		+				+				+	+	
Jászberény																		

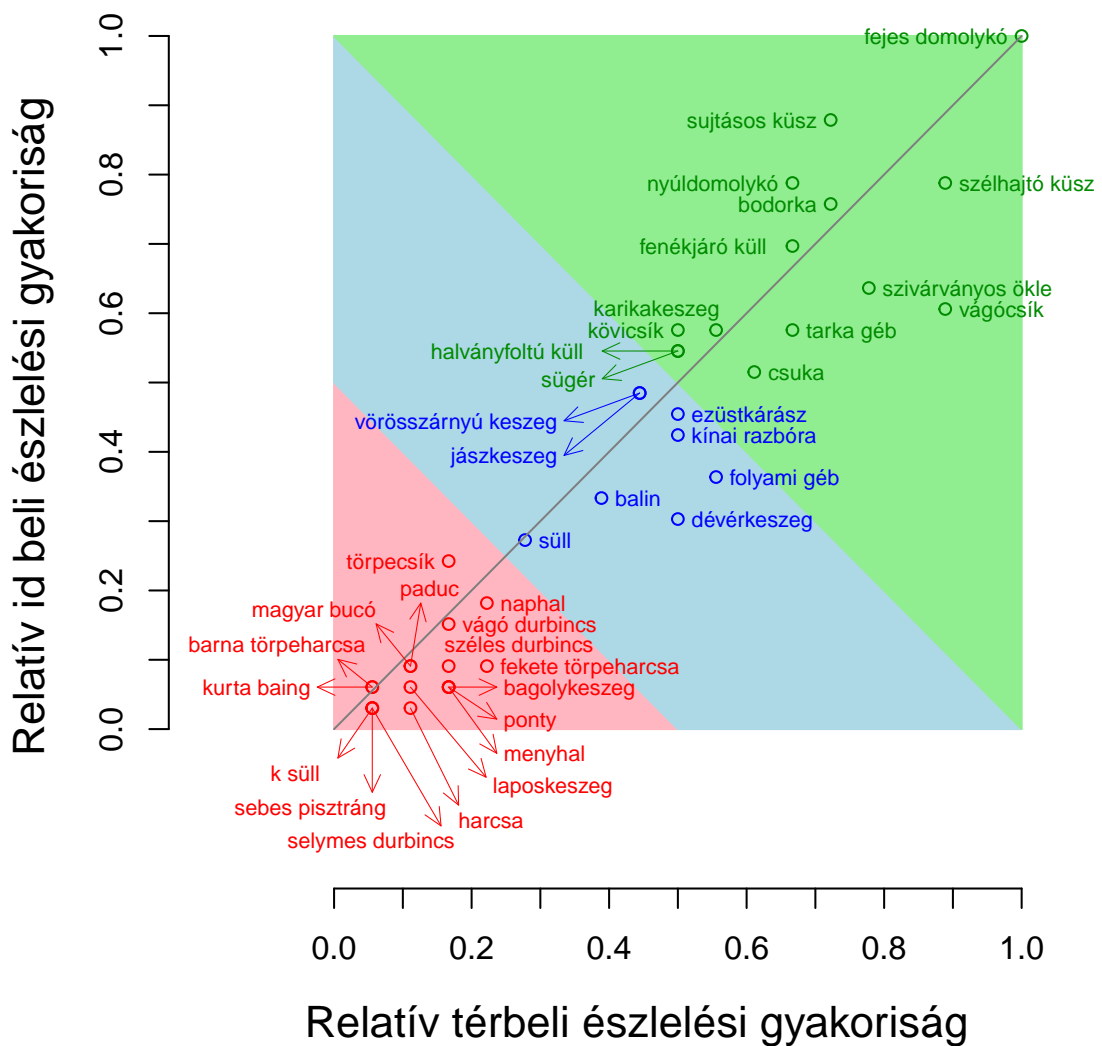
19. melléklet: A Parádi-Tarnából, a Ceredi-Tarnából és a Tarnából 1979 és 2019 között 42 forrásmunka által közölt és a 2018-as halfaunisztikai felmérés során kimutatott halfajok a négy időszak szerinti bontásban. Az oszlopok a fajok neveit és a fajok jelenlét (+) adatait tartalmazzák külön-külön a négy vizsgálati időszakra vonatkozóan.

Fajok	I. időszak 1979-1986	II. időszak 1988-1999	III. időszak 2000-2009	IV. időszak 2010-2019
bodorka	+	+	+	+
vörösszárnyú keszeg	+	+	+	+
nyúldomolykó		+	+	+
fejes domolykó	+	+	+	+
jászkeszeg	+		+	+
balin	+		+	+
kurta baing			+	+
szélhajtó küsz	+	+	+	+
sujtásos küsz	+	+	+	+
karikakeszeg	+	+	+	+
dévérkeszeg			+	+
laposkeszeg			+	+
bagolykeszeg				+
paduc				+
compó			+	
fenékjáró küllő	+	+	+	+
halványfoltú küllő	+		+	+
kínai razbóra	+	+	+	+
szivárványos ökle	+	+	+	+
ezüstkárász		+	+	+
ponty			+	+
kövicsík	+	+	+	+
vágócsík	+	+	+	+
törpecsík	+		+	+
réti csík			+	
harcsa				+
barna törpeharcsa		+	+	
fekete törpeharcsa			+	+
csuka	+	+	+	+
sebes pisztráng				+
menyhal				+
naphal		+	+	+
sügér	+	+	+	+
vágó durbincs	+	+	+	
széles durbincs			+	
selymes durbincs	+			
süllő	+		+	+
kősüllő				+
magyar bucó				+
folyami géb			+	+
tarka géb		+	+	+
küszdomolykó hibrid			+	+

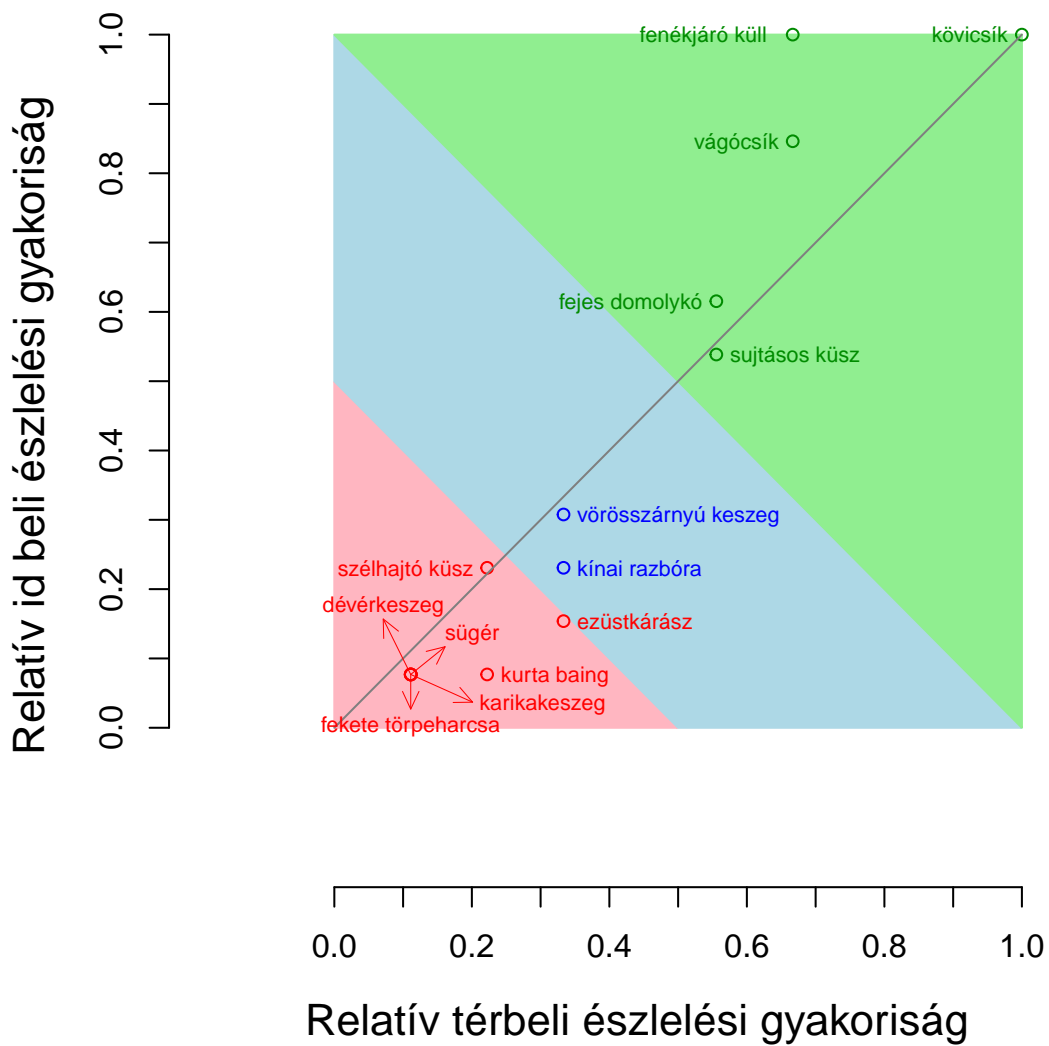
20. melléklet: Az 1979 és 2019 közötti időszakra vonatkozó 40 forrásmunka által közölt, valamint a 2018-as halfaunisztikai felmérés során a Parádi-Tarna, a Ceredi-Tarna és a Tarna vízfolyásokból kimutatott halfajok listája. Az oszlopok a fajok tudományos és magyar neveit, a biogeográfiai és természetvédelmi státuszukat tartalmazzák, valamint azt, hogy a faj megtalálható-e az Európai Unió Tanácsának 92/43/EGK irányelvének (beleértve a Tanács 2013/17/EU módosító irányelv által tartalmazott módosításokat) függelékeiben.

Tudományos név	Magyar név	Biogeográfiai státusz	Természetvédelmi státusz	Habitat direktíva
<i>Rutilus rutilus</i>	bodorka	őshonos		
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	vörösszárnyú keszeg	őshonos		
<i>Leuciscus leuciscus</i>	nyúldomolykó	őshonos	védett	
<i>Squalius cephalus</i>	fejes domolykó	őshonos		
<i>Leuciscus idus</i>	jászkeszeg	őshonos		
<i>Leuciscus aspius</i>	balin	őshonos		Annex II
<i>Leucaspis delineatus</i>	kurta baing	őshonos	védett	
<i>Alburnus alburnus</i>	szélhajtó küsz	őshonos		
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	sujtásos küsz	őshonos	védett	
<i>Blicca bjoerkna</i>	karikakeszeg	őshonos		
<i>Abramis brama</i>	dévérkeszeg	őshonos		
<i>Ballerus ballerus</i>	laposkeszeg	őshonos		
<i>Ballerus sapa</i>	bagolykeszeg	őshonos		
<i>Chondrostoma nasus</i>	paduc	őshonos		
<i>Tinca tinca</i>	compó	őshonos		
<i>Gobio gobio</i> complex	fenékjáró küllő	őshonos	védett	
<i>Romanogobio vladykovi</i>	halványfoltú küllő	őshonos	védett	Annex II
<i>Pseudorasbora parva</i>	kínai razbóra	idegenhonos		
<i>Rhodeus amarus</i>	szivárványos ökle	őshonos	védett	Annex II
<i>Carassius gibelio</i>	ezüstkárász	idegenhonos		
<i>Cyprinus carpio</i>	ponty	őshonos		
<i>Barbatula barbatula</i>	kövicsík	őshonos	védett	
<i>Cobitis elongatoides</i> complex	vágócsík	őshonos	védett	Annex II
<i>Sabanejewia aurata</i>	törpecsík	őshonos	védett	Annex II
<i>Misgurnus fossilis</i>	réti csík	őshonos	védett	Annex II
<i>Silurus glanis</i>	harcsa	őshonos		
<i>Ameiurus nebulosus</i>	barna törpeharcsa	idegenhonos		
<i>Ameiurus melas</i>	fekete törpeharcsa	idegenhonos		
<i>Esox lucius</i>	csuka	őshonos		
<i>Salmo trutta</i>	sebes pisztráng	őshonos		
<i>Lota lota</i>	menyhal	őshonos		
<i>Lepomis gibbosus</i>	naphal	idegenhonos		
<i>Perca fluviatilis</i>	sügér	őshonos		
<i>Gymnocephalus cernua</i>	vágó durbincs	őshonos		
<i>Gymnocephalus baloni</i>	széles durbincs	őshonos	védett	Annex II, IV
<i>Gymnocephalus schraetser</i>	selymes durbincs	őshonos	védett	Annex II, IV
<i>Sander lucioperca</i>	süllő	őshonos		
<i>Sander volgensis</i>	kősüllő	őshonos		
<i>Zingel zingel</i>	magyar bucó	őshonos	fokozottan védett	Annex IV, V
<i>Neogobius fluviatilis</i>	folyami géb	idegenhonos		
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	tarka géb	idegenhonos		

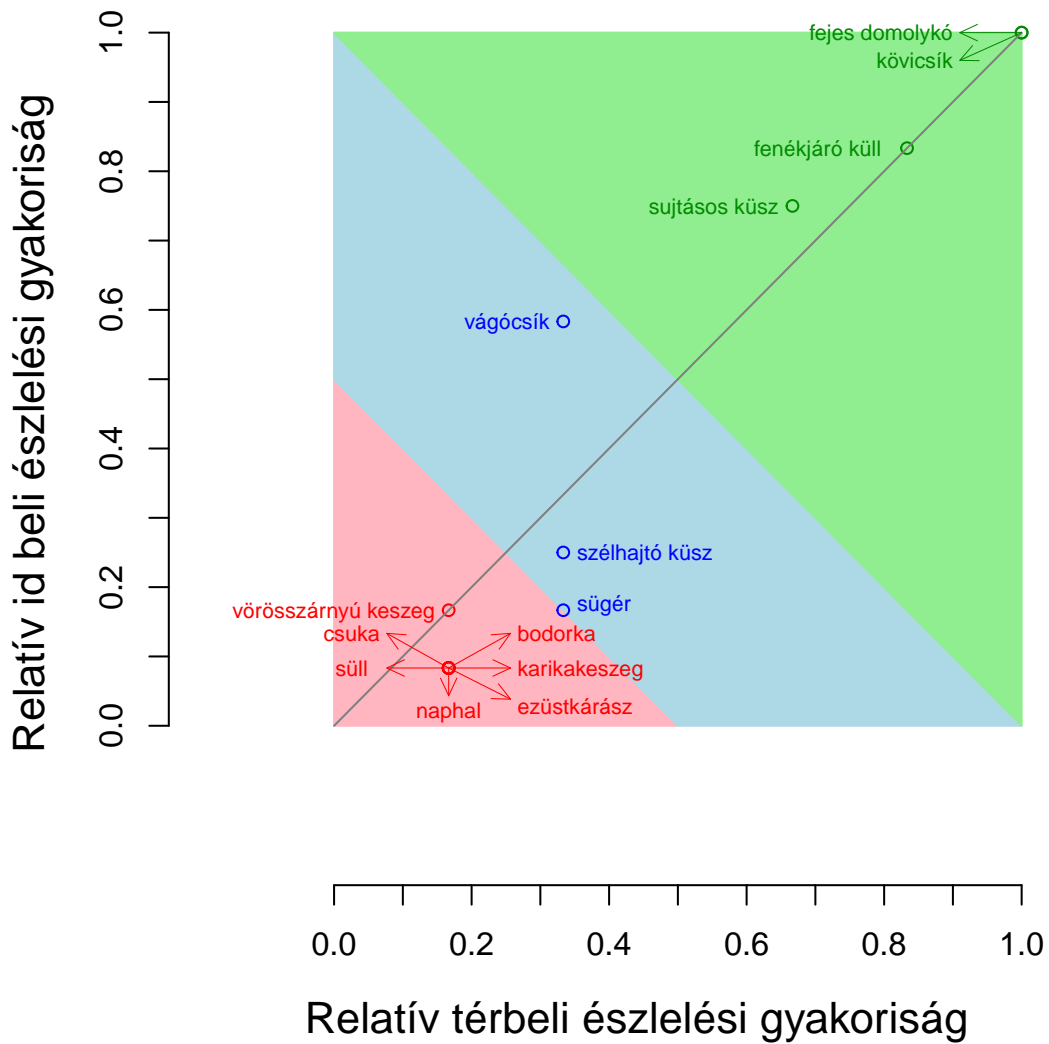
21. melléklet: A Tarna, Ceredi-Tarna, Parádi-Tarna vízfolyások halfaunájának szorosan integrálódott, lazán integrálódott tagjainak, valamint a faunába nem integrálódott fajok ábrázolása a fajok relatív időbeli észlelési gyakorisága és relatív térbeli észlelési gyakorisága alapján. Az ábrák színezése a fajok faunaintegrációs pontértéke (*FIS*) alapján történt. Zöld jelöli a szorosan integrálódott fajokat, valamint a zöld háttérszín azt a vizuális tartományt, amelyen ha belül esnek a fajok az *FIS* érték alapján, akkor még ebbe a kategóriába tartoznak. Kék szín jelöli azokat a fajokat, valamint azt a tartományt, amelyen belül a fajok a faunába lazán integrálódott kategóriába tartoznak, és piros szín jelöli azokat a fajokat, valamint azt a tartományt, amelyen belül a fajok a faunába nem integrálódott, alkalmi előfordulásúak.



21/a. ábra: A Tarna halainak eloszlása a relatív térbeli és időbeli gyakoriságuk alapján. A zölddel jelölt, zöld sávba eső fajok a faunaintegrációs értékük alapján a fauna szorosan integrálódott, állandó tagjai; a kézzel jelölt, kék sávba eső fajok a fauna lazán integrálódott tagjai; és a pirossal jelölt, piros sávba eső fajok pedig a vízfolyáson alkalmi észlelésű fajok.



21/b. ábra: A Ceredi-Tarna halainak eloszlása a relatív térbeli és időbeli gyakoriságuk alapján. A zölddel jelölt, zöld sávba eső fajok a faunaintegrítási értékük alapján a fauna szorosan integrálódott, állandó tagjai; a késsel jelölt, kék sávba eső fajok a fauna lazán integrálódott tagjai; és a pirossal jelölt, piros sávba eső fajok pedig a vízfolyáson alkalmi észlelésű fajok.



21/c. ábra: A Parádi-Tarna halainak eloszlása a relatív térbeli és időbeli gyakoriságuk alapján. A zölddel jelölt, zöld sávba eső fajok a faunaintegritási értékük alapján a fauna szorosan integrálódott, állandó tagjai; a kézzel jelölt, kék sávba eső fajok a fauna lazán integrálódott tagjai; és a pirossal jelölt, piros sávba eső fajok pedig a vízfolyáson alkalmi észlelésű fajok.

22. melléklet: A faunaintegrációs érték (Fauna Integrity Score, *FIS*) a fajok térbeli és időbeli prezencia-abszencia jellegű észlelési adatain alapul. A táblázatban az *FIS* értékek alakulása látható egy faj időbeli és térbeli észlelési adatai alapján. A piros sávba eső értékek azok, amelyek alapján egy adott faj a faunába nem integrálódott, vagyis alkalmi előfordulásúnak tekinthető egy adott víztest szempontjából, a kék sávba eső értékek azok, amelyek alapján egy adott faj a faunába lazán integrálódottnak, a zöld sávba eső értékek pedig azok, amelyek alapján egy adott faj a faunába szorosan integrálódottnak tekinthető. Egy fajnak ha nagyon alacsony az időbeli észlelési gyakorisága (egyetlen egy évben észlelték a jelenlétét), azonban a mintavételi helyek mindegyikén észlelték, akkor a faj a vizsgált víztest faunáját elsődlegesen jellemző, abba szorosan integrálódott fajnak tűnhet. Azonban a faj a magas *FIS* értéke ellenére, amennyiben a további vizsgálati évek során nincs újabb észlelés, valószínűleg egyéb okok miatt jelent meg az összes mintavételi helyen (például nagy árvíz idején a halastavakból való kiszökés esetén). Másik véglet, amikor a egy adott faj csupán egyetlen egy ismert észlelési helye van, azonban ott rendszeresen, minden mintavételkor kézre került, úgy a térbeli minimális észlelése mellett magas időbeli észlelések száma miatt ugyancsak az adott víztest faunájába szorosan integrálódott elemnek tekinthető. Az előbbi fiktív példa valószínűleg csupán egy egyszeri egyedi nagy területen való alkalmi megjelenésre utal, míg utóbbi példa inkább egy olyan fajra utalhat, amely szűk elterjedési területtel rendelkezik, de ott stabil populációval. Mivel egy adott faj faunaintegrációs pontértéke (egy adott víztest tekintetében) nem független más jelenlévő fajok térbeli és időbeli észlelési adataitól, ezért az *FIS* alkalmazását víztestspecifikusan kell kezelni. Továbbá a már említett két fiktív szélsőséges példa jól szemlélteti, hogy annak eldöntését, hogy egy faj melyik integrációs kategóriába is tartozhat valójában a szakértői tapasztalatok alapján való mérlegelés szükséges.

		Időbeli észlelési gyakoriság									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Térbeli észlelési gyakoriság	1	0.2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1
	2	0.3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2
	3	0.4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3
	4	0.5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4
	5	0.6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5
	6	0.7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6
	7	0.8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7
	8	0.9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8
	9	1.0	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9
	10	1.1	1.2	1.3	1.4	1.5	1.6	1.7	1.8	1.9	2.0

23. melléklet: A testméret-függő mikroélőhely-használat, valamint a mezo- és mikro-térleptékű élőhelyi változók relatív jelentőségének feltárására kiválasztott dombvidéki (Kápolna) és középhegységi (Bernecebaráti) kisvízfolyástípusban a terepi mintavételek során fogott fajok és egyedszámuk. Az első oszlopban a fogott fajok tudományos neve, a másodikban a fajok köznapi neve található, az utolsó két oszlopban pedig a fajok fogott egyedszámai mintavételi szakaszonként. A legelső sorban az összes fogott halegyedek száma található a két mintavételi szakaszra külön-külön.

Tudományos név	Köznapi név	Kápolna	Bernecebaráti
<i>Abramis brama</i>	dévérkeszeg	1	0
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	sujtásos kűsz	217	391
<i>Alburnus alburnus</i>	szélhajtó kűsz	96	1
<i>Barbatula barbatula</i>	kövicsík	15	71
<i>Barbus carpathicus</i>	kárpáti márna	0	80
<i>Carassius gibelio</i>	ezüstkárász	4	0
<i>Chondrostoma nasus</i>	paduc	0	1
<i>Cobitis elongatoides complex</i>	vágócsík	42	0
<i>Gobio gobio complex</i>	fenékjáró küllő	5	138
<i>Lepomis gibbosus</i>	naphal	5	0
<i>Leuciscus aspius</i>	balin	1	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	nyúldomolykó	49	0
<i>Neogobius fluviatilis</i>	folyami géb	24	0
<i>Phoxinus phoxinus</i>	fürge cselle	0	268
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	tarka géb	78	0
<i>Pseudorasbora parva</i>	kínai razbóra	1	0
<i>Rhodeus amarus</i>	szivárványos ökle	270	25
<i>Romanogobio vladykovi</i>	halványfoltú küllő	3	0
<i>Rutilus rutilus</i>	bodorka	100	0
<i>Salmo trutta</i>	sebes pisztráng	0	1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	vörösszárnyú keszeg	1	0
<i>Squalius cephalus</i>	fejes domolykó	126	241
Mintavételi helyenkénti összegyedszám		1 038	1 217

24. melléklet: A mezo- és mikro-térleptéken végzett testhossz-függő mikroélőhely-használati vizsgálathoz kiszelektált fajok és azok méretcsoportjai. Az első oszlopban a fajok tudományos neve, a másodikban pedig a fajok köznapi neve található. A harmadik oszlop a méretcsoportok jelölését, a negyedik pedig az adott faj-méretcsoport testhossz-tartományát mutatja. Az utolsó két oszlop pedig az adott faj-méretcsoport előfordulási gyakorisági értékeit tartalmazza mintavételi szakaszonkénti bontásban.

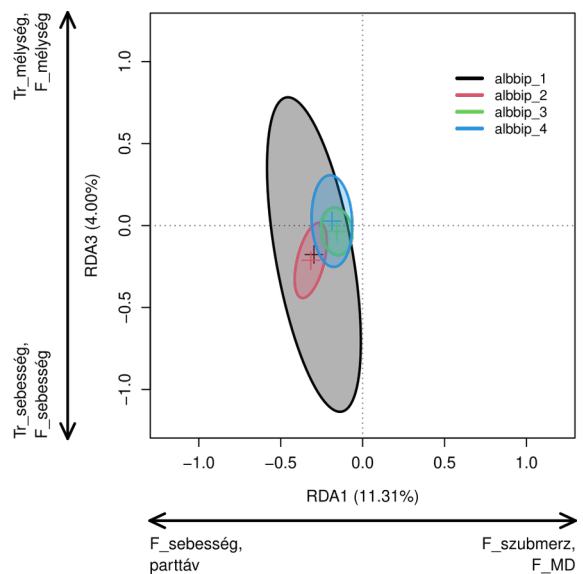
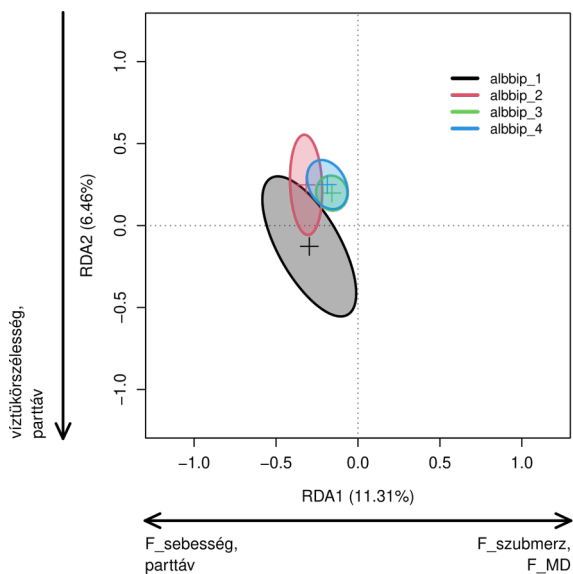
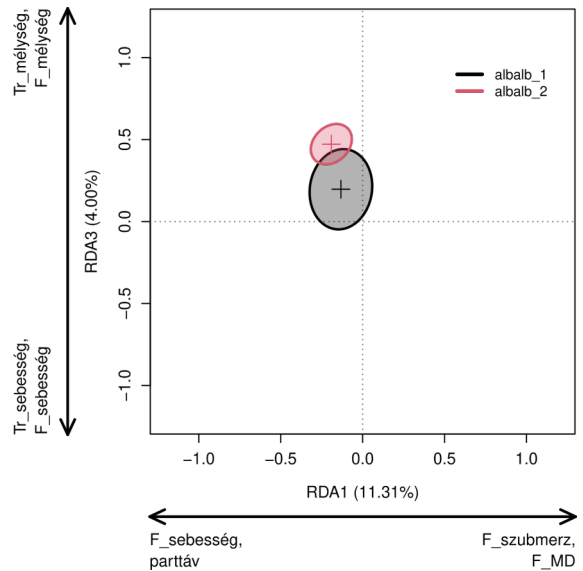
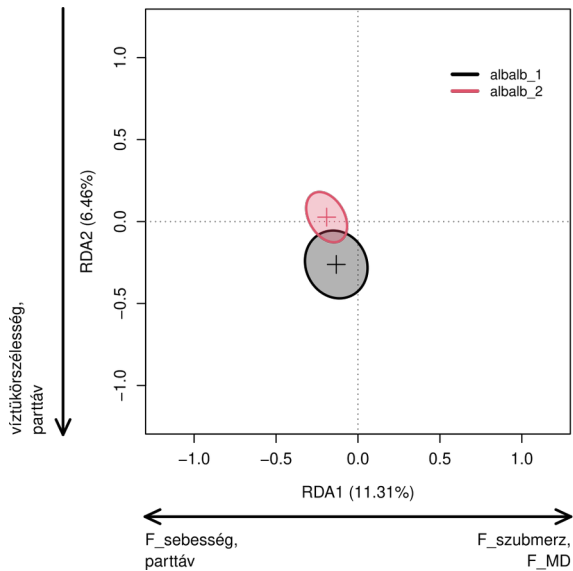
Tudományos név	Köznapi név	Méretcsoport	Testhossz-tartomány [mm]	Előfordulási gyakoriság (Kápolna)	Előfordulási gyakoriság (Bernecebaráti)
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	sujtásos kűsz	albbip_1	[20, 38]	4	8
		albbip_2	(38, 54]	11	39
		albbip_3	(54, 80]	50	37
		albbip_4	(80, 102]	17	8
<i>Alburnus alburnus</i>	szélhajtó kűsz	albalb_1	[52, 70]	20	1
		albalb_2	(70, 110]	22	0
<i>Barbatula barbatula</i> *	kövicsík	ortbar_1	[22, 56]	3	30
		ortbar_2	(56, 94]	8	27
<i>Barbus carpathicus</i>	kárpáti márna	barcar_1	[26, 50]	0	28
		barcar_2	(50, 82]	0	15
		barcar_3	(82, 180]	0	6
<i>Cobitis elongatoides</i> complex	vágócsík	cobelo_1	[42, 104]	24	0
<i>Gobio gobio</i> complex	fenékjáró küllő	gobgob_1	[18, 40]	0	4
		gobgob_2	(40, 64]	0	28
		gobgob_3	(64, 128]	5	20
<i>Leuciscus leuciscus</i>	nyúldomolykó	leuleu_1	[38, 60]	16	0
		leuleu_2	(60, 120]	9	0
		leuleu_3	(120, 176]	10	0
<i>Neogobius fluviatilis</i>	folyami géb	neoflu_1	[20, 60]	9	0
		neoflu_2	(60, 108]	9	0
<i>Phoxinus phoxinus</i>	fűрге cselle	phopho_1	[22, 36]	0	36
		phopho_2	(36, 68]	0	48
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	tarka géb	prosem_1	[20, 62]	40	0
<i>Rhodeus amarus</i>	szivárványos ökle	rhoser_1	[10, 22]	12	1
		rhoser_2	(22, 36]	29	1
		rhoser_3	(36, 60]	20	8
<i>Rutilus rutilus</i>	bodorka	rutrut_1	[52, 74]	37	0
		rutrut_2	(74, 120]	16	0
<i>Squalius cephalus</i>	fejes domolykó	squcep_1	[10, 28]	2	4
		squcep_2	(28, 68]	9	45
		squcep_3	(68, 92]	16	17
		squcep_4	(92, 150]	30	29
		squcep_5	(150, 310]	20	9

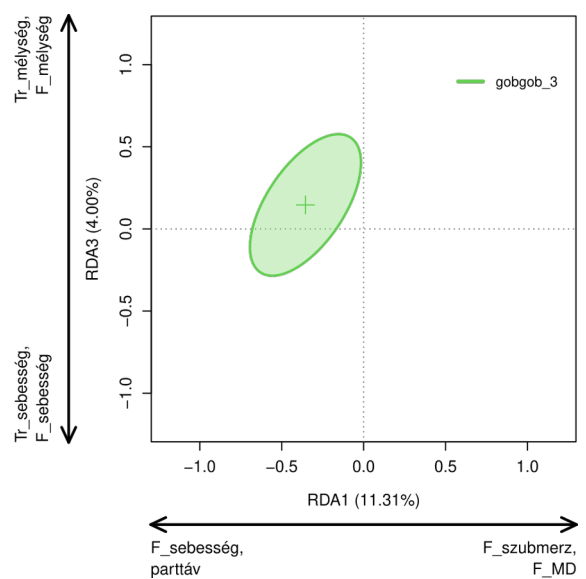
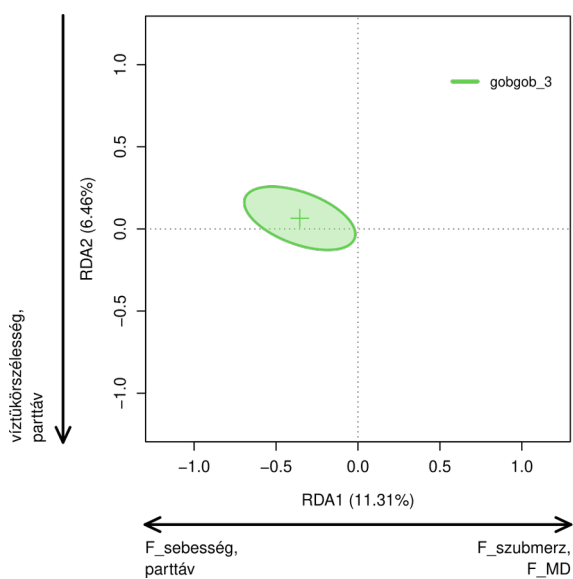
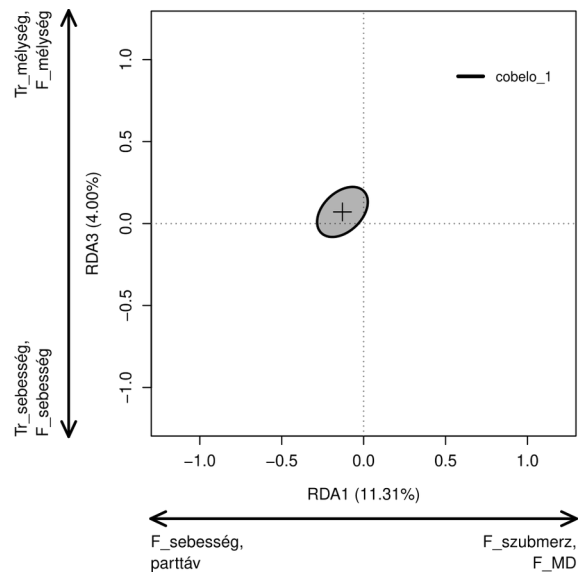
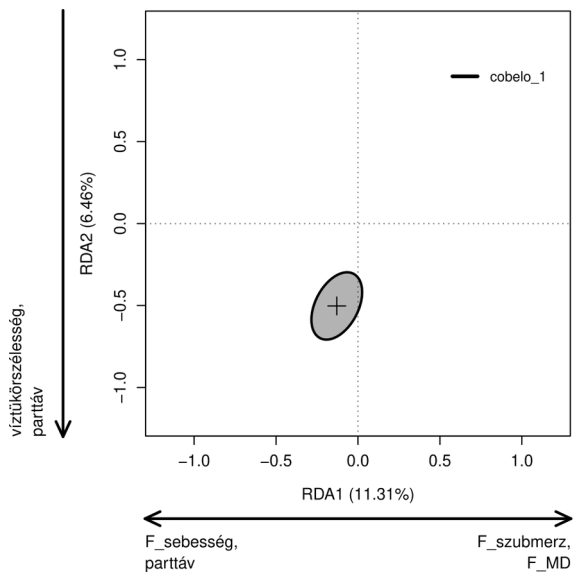
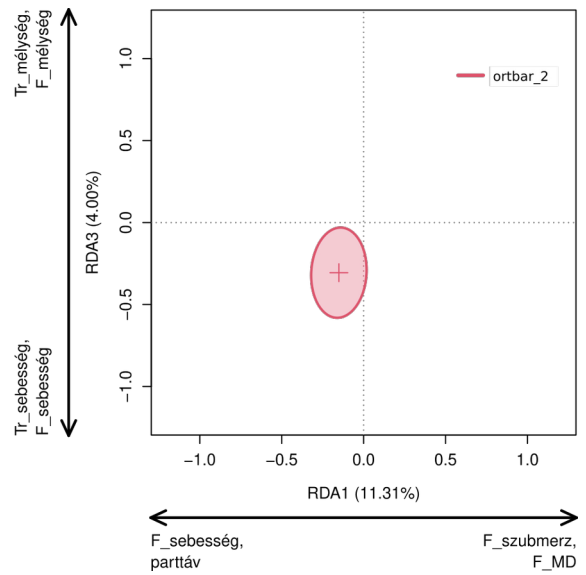
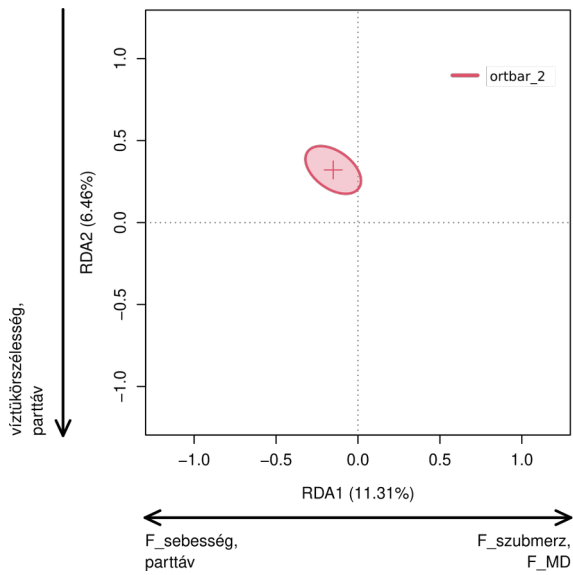
* Az „ortbar_...” jelölés indoklása a 11. mellékletben található.

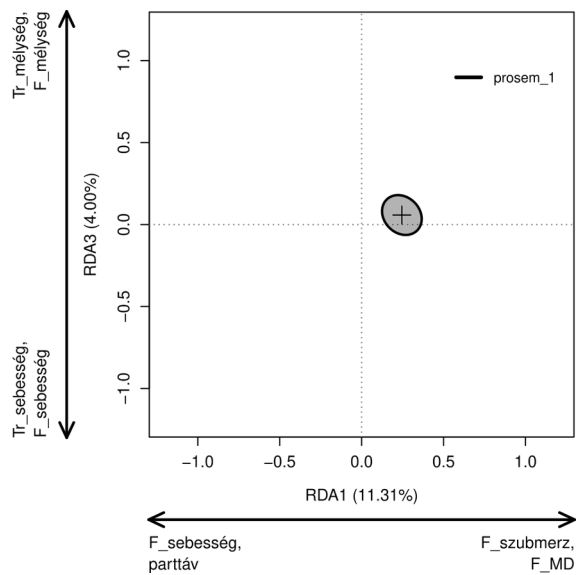
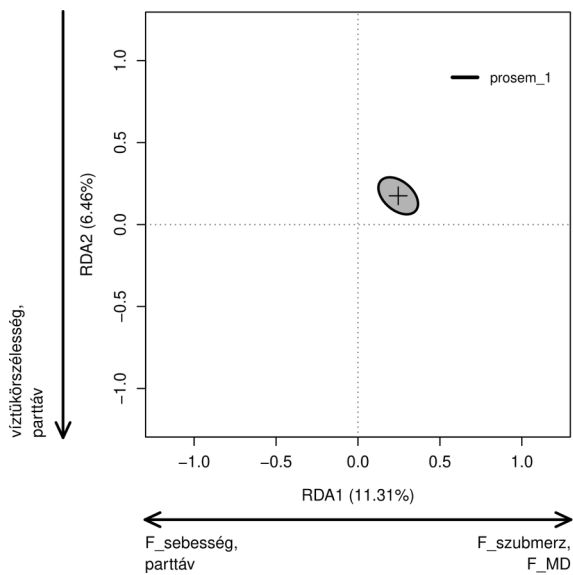
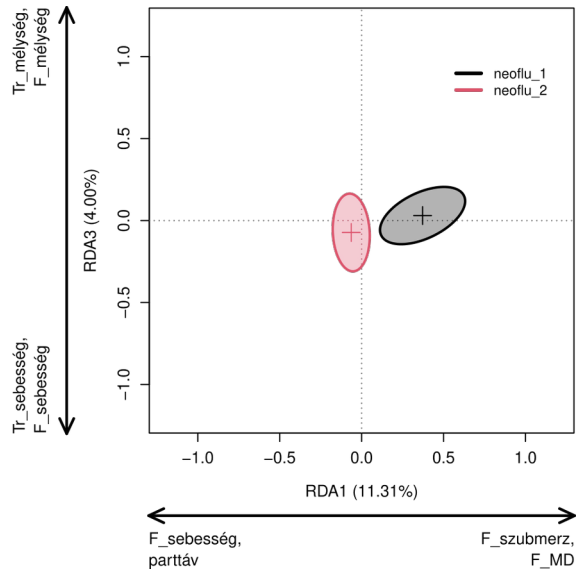
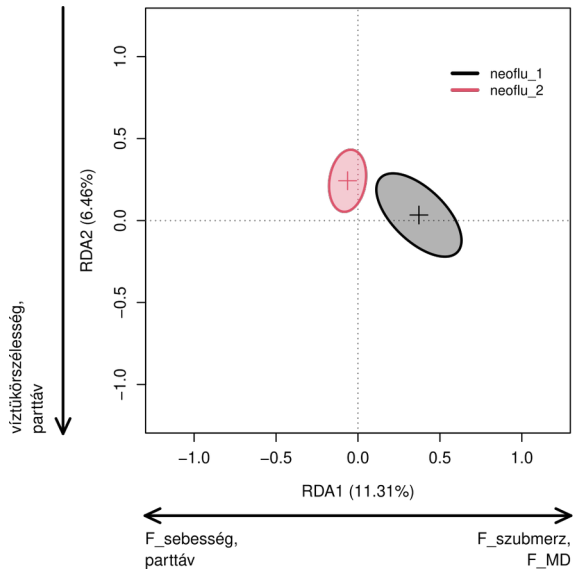
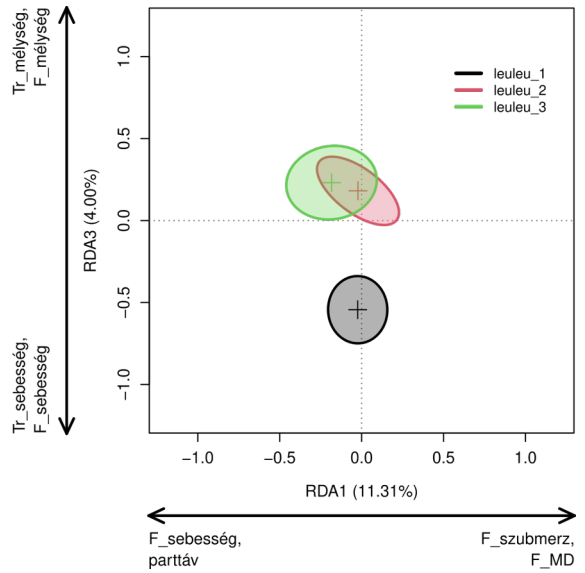
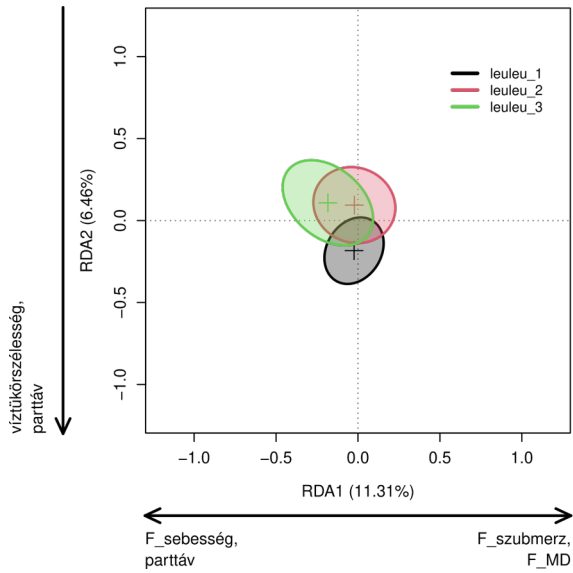
25. melléklet: A testméret-függő mezo- és mikro-térleptékű változókkal kapcsolatos mikroélőhely-használat vizsgálatára végzett parciális redundanciaanalízisek (pRDA) alapján szignifikáns RDA tengelyek és a faj-méretcsoportok közötti Pearson-féle korrelációk együtthatói. A félkövérrel kiemelt értékek $\alpha = 0,05$ szinten szignifikáns kapcsolatot jeleznek az adott faj-méretcsoport és az adott RDA tengely között. Az adatok mintavételi szakaszonkénti bontásban vannak, és amelyik faj-méretcsoport az adott mintavételi szakaszon nem fordult elő, ott az értékek helye ki van húzva.

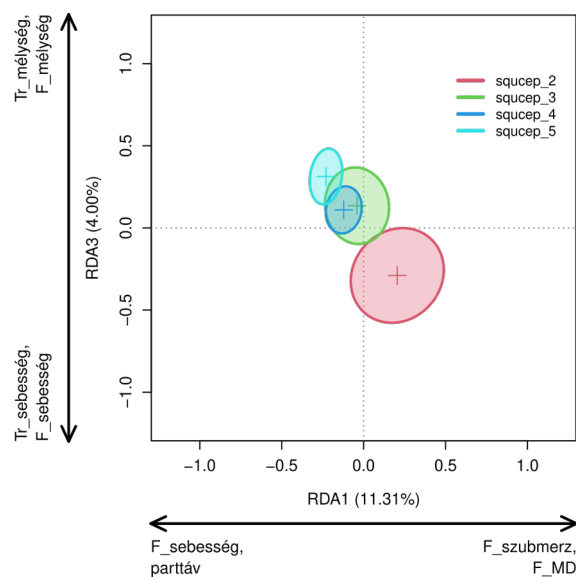
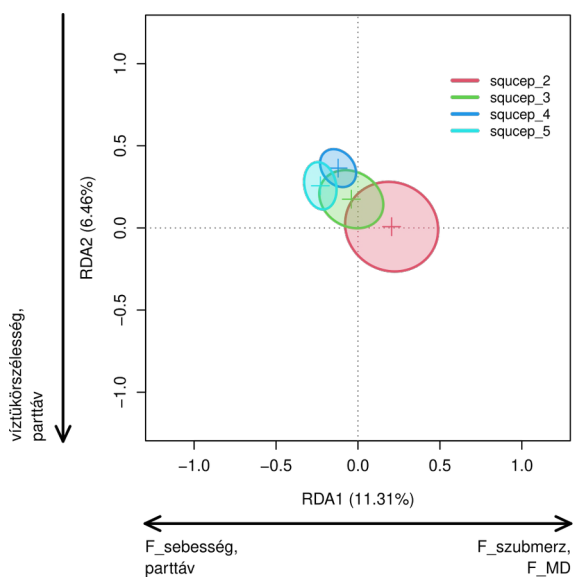
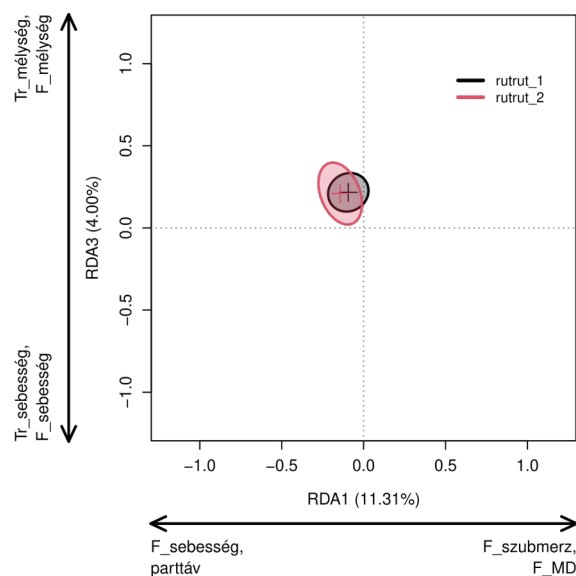
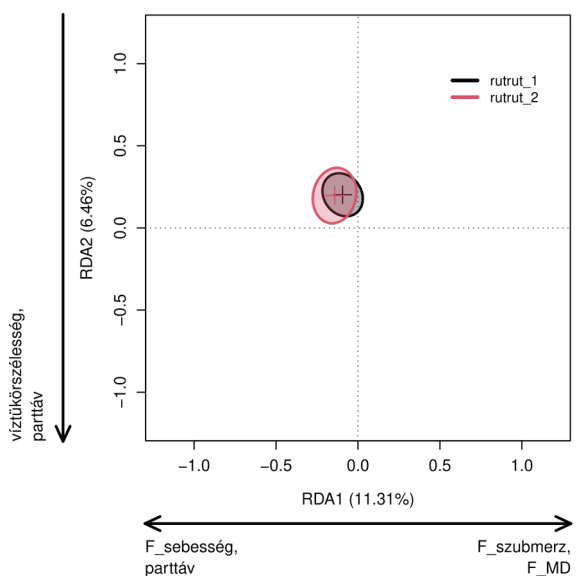
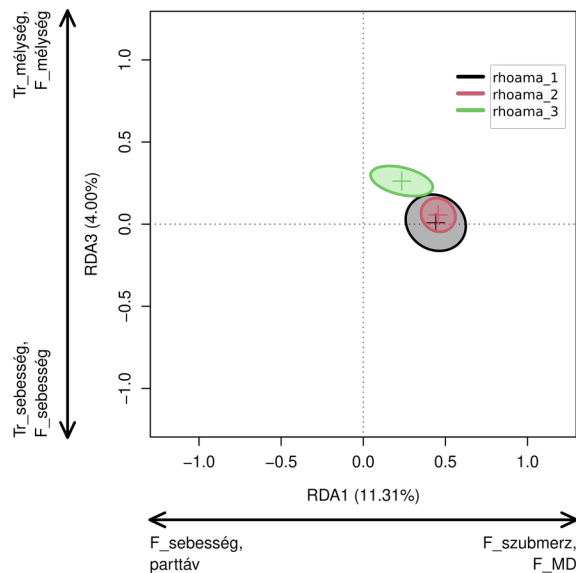
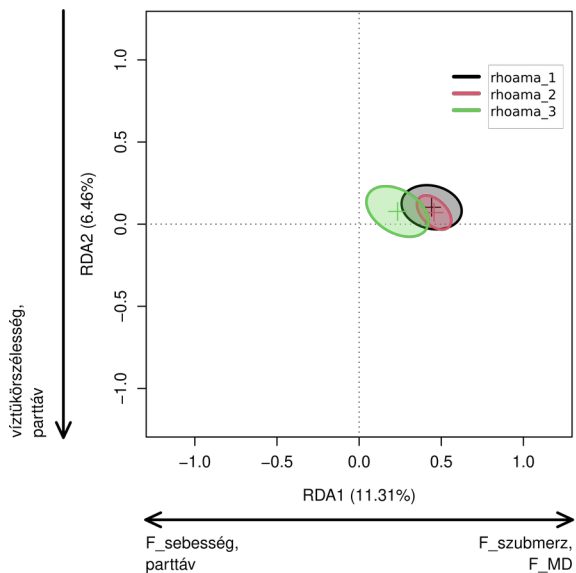
Faj-méretcsoport	Kápolna			Bernecebaráti		
	RDA1	RDA1	RDA3	RDA1	RDA2	RDA3
albbip_1	-0,128	-0,103	-0,187	-0,183	-0,001	-0,039
albbip_2	-0,275	0,117	-0,188	-0,574	-0,306	-0,035
albbip_3	-0,433	0,457	-0,266	-0,585	-0,574	0,130
albbip_4	-0,163	0,196	-0,006	-0,220	-0,127	0,015
albalb_1	-0,183	-0,391	0,190	-	-	-
albalb_2	-0,211	-0,038	0,570	-	-	-
ortbar_1	-	-	-	0,796	-0,358	-0,015
ortbar_2	-0,095	0,153	-0,236	0,347	0,029	0,238
barcar_1	-	-	-	-0,214	0,265	0,185
barcar_2	-	-	-	-0,229	-0,038	-0,162
barcar_3	-	-	-	-0,156	-0,062	-0,010
cobelo_1	-0,275	-0,728	0,035	-	-	-
gobgob_1	-	-	-	0,022	0,297	0,163
gobgob_2	-	-	-	-0,328	0,231	-0,175
gobgob_3	-0,225	0,034	0,077	-0,399	-0,266	-0,074
leuleu_1	-0,058	-0,253	-0,577	-	-	-
leuleu_2	-0,045	0,037	0,125	-	-	-
leuleu_3	-0,156	0,064	0,165	-	-	-
neoflu_1	0,300	0,041	0,017	-	-	-
neoflu_2	-0,055	0,158	-0,085	-	-	-
phopho_1	-	-	-	0,037	0,695	0,434
phopho_2	-	-	-	-0,224	-0,027	-0,860
prosem_1	0,478	0,256	0,066	-	-	-
rhoama_1	0,380	0,064	-0,021	-	-	-
rhoama_2	0,782	0,067	0,055	-	-	-
rhoama_3	0,324	0,089	0,260	-0,103	0,148	-0,098
rutrut_1	-0,211	0,278	0,415	-	-	-
rutrut_2	-0,165	0,154	0,201	-	-	-
squecep_1	-	-	-	0,050	0,196	0,070
squecep_2	0,098	-0,049	-0,217	-0,374	0,614	-0,203
squecep_3	-0,033	0,165	0,135	-0,295	-0,150	-0,003
squecep_4	-0,213	0,544	0,158	-0,334	-0,334	0,075
squecep_5	-0,258	0,293	0,344	-0,207	-0,077	0,017

26. melléklet: A faj-méretcsoportokkal végzett redundanciaanalízis ordinációs ábrái fajonként a kápolnai mintavételi helyen. A bal oldali ábrák a faj-méretcsoportok RDA1 és RDA2 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatják, míg a jobb oldali ábrák ugyanazon faj-méretcsoportok RDA1 és RDA3 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatják. A tengelyfeliratok melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. Az RDA tengelyfeliratok után elhelyezkedő nyilak a mezo- és mikroélőhelyi változók által alkotott gradienseket jelölik. Az élőhelyi változók jelölése az 5. táblázatban található, a faj-méretcsoportok rövidítése pedig a 24. mellékletben.

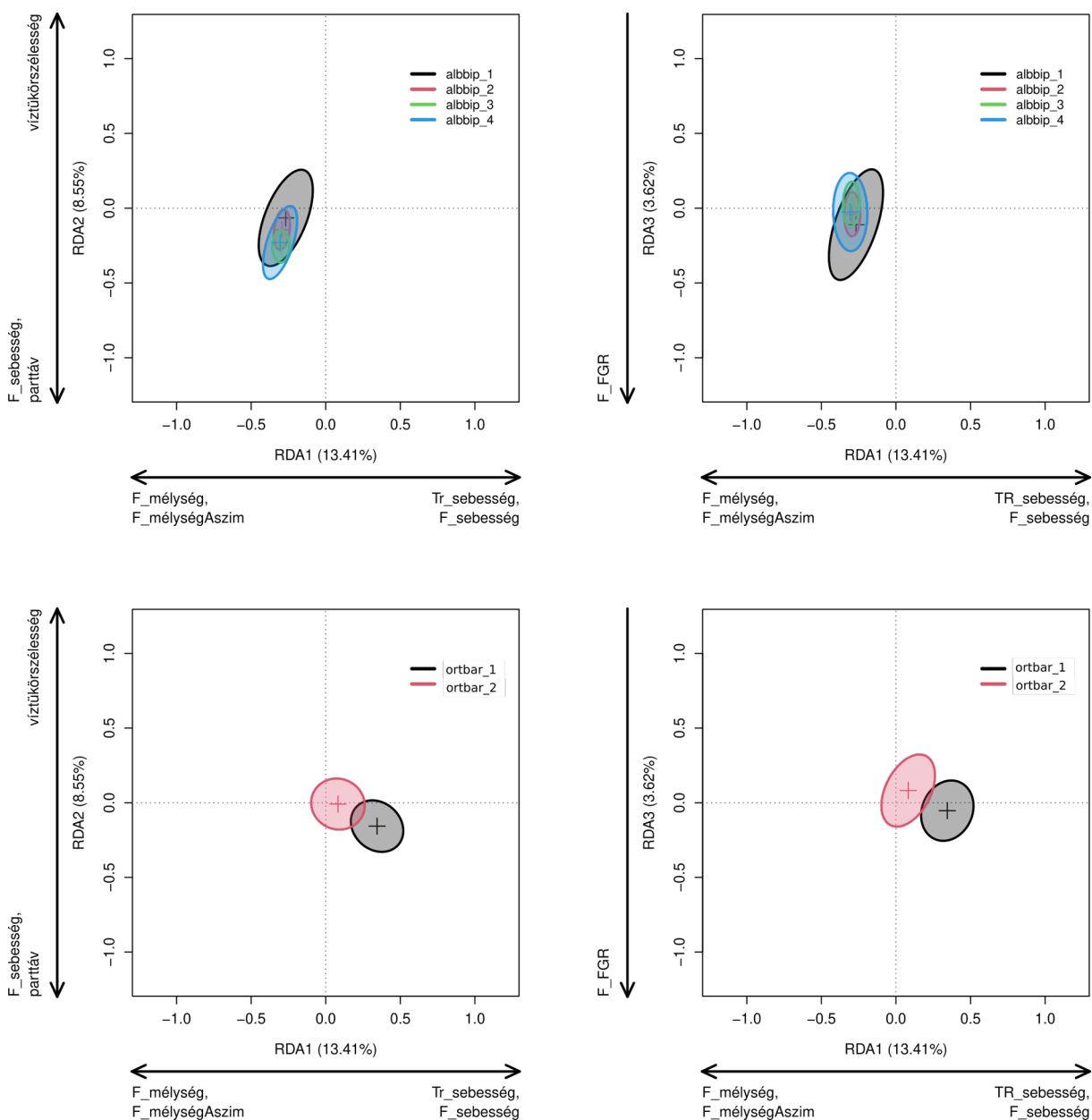


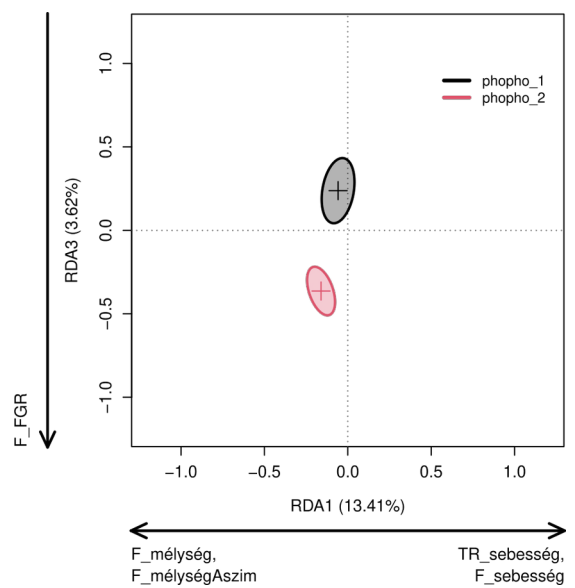
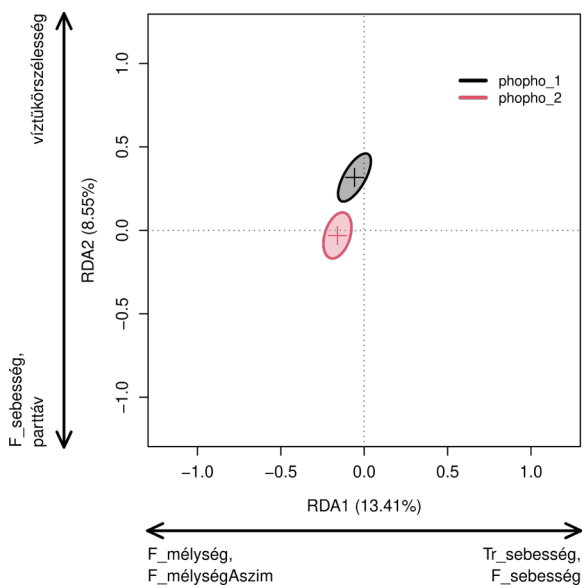
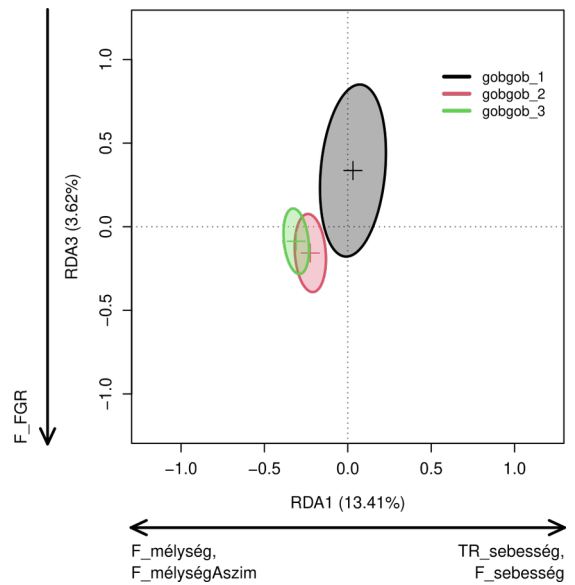
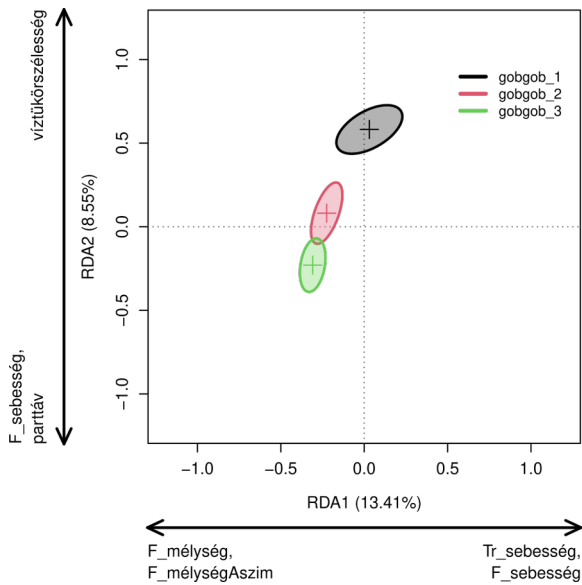
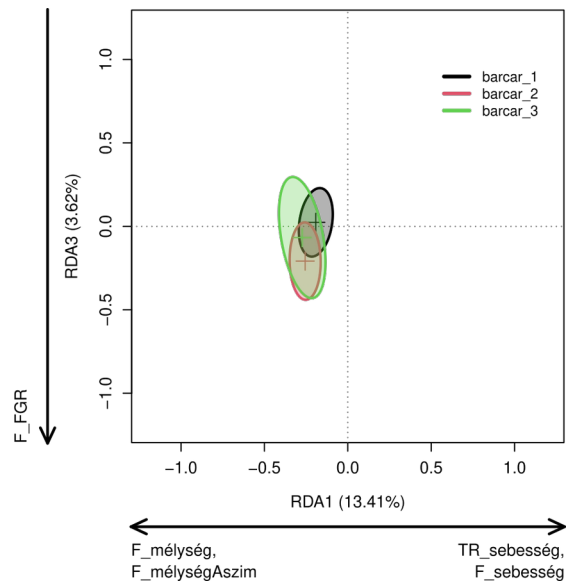
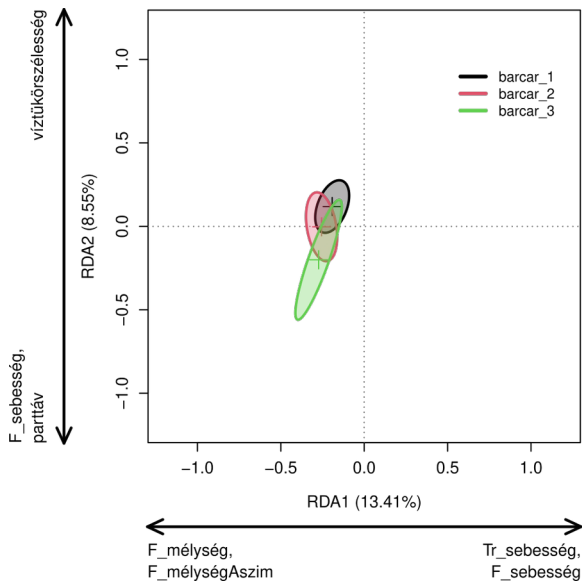


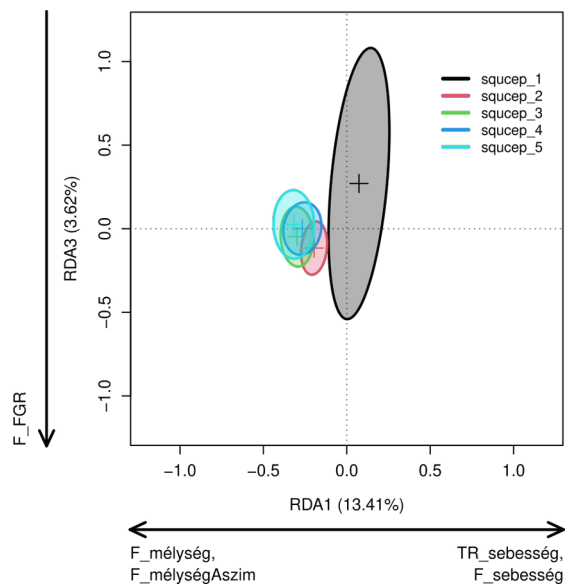
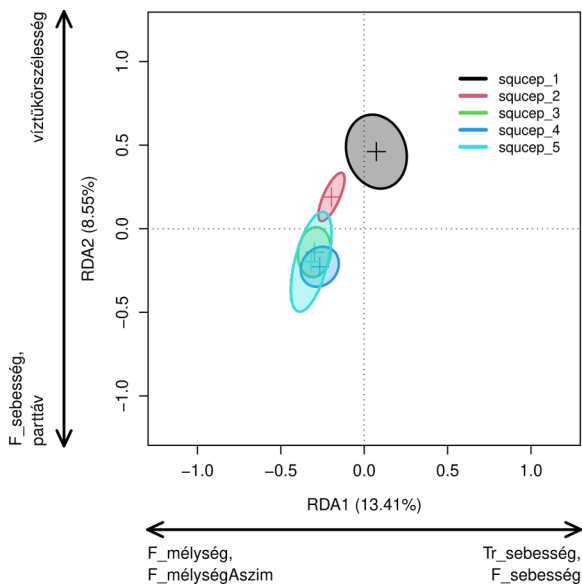
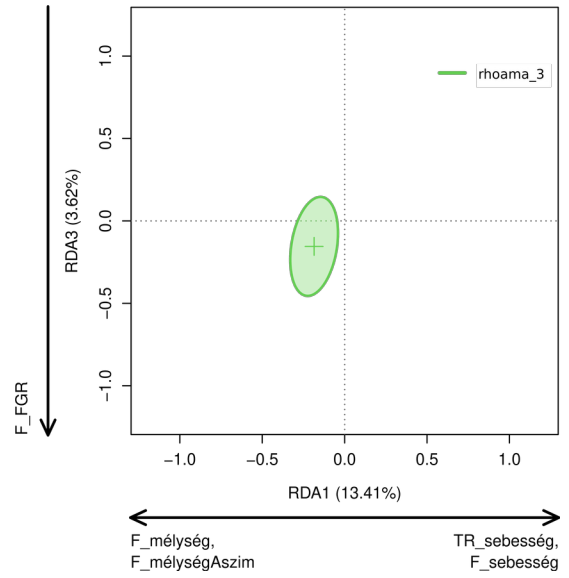
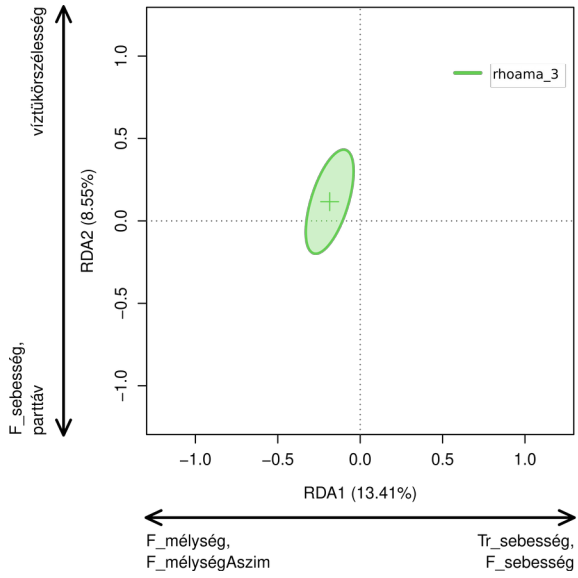




27. melléklet: A faj-méretcsoportokkal végzett redundanciaanalízis ordinációs ábrái fajonként a bernecebaráti mintavételi helyen. A bal oldali ábrák a faj-méretcsoportok RDA1 és RDA2 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatják, míg a jobb oldali ábrák ugyanazon faj-méretcsoportok RDA1 és RDA3 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatják. A tengelyfeliratok melletti zárójelben a százalékos érték azt mutatja, hogy az adott tengely a teljes magyarázott variancia hány százalékát fedi le. Az RDA tengelyfeliratok után elhelyezkedő nyilak a mezo- és mikroélőhelyi változók által alkotott gradienseket jelölik. Az élőhelyi változók jelölése az 5. táblázatban található, a faj-méretcsoportok rövidítése pedig a 24. mellékletben.







28. melléklet: A fajok közötti és fajon belüli mikroélőhely-használati különbségek vizsgálatára kiválasztott hét mintavételi helyen fogott fajok és azok egyedszámai mintavételi helyenkénti bontásban. Az első oszlopban a fajok tudományos neve, a másodikban a fajok köznapi neve, az azt követő hét oszlopban pedig az adott fajból fogott egyedszám található mintavételi helyenként. Utolsó oszlopban a fajonkénti összegyedszám, míg a legalsó sorban a mintavételi helyenkénti összegyedszám található. A mintavételi helyek kódjai a 7. mellékletben találhatók.

Tudományos név	Köznapi név	KemBer	SzeFel	KemKis	KemKok	ZalOri	ParRec	ParSir	Fajonkénti összegyedszám
<i>Barbatula barbatula</i>	kövicsík	29	9	28	18	150	75	37	346
<i>Gobio gobio complex</i>	fenékjáró küllő	41	99	0	0	27	16	67	250
<i>Phoxinus phoxinus</i>	fürge cselle	101	12	0	0	48	0	0	161
<i>Rhodeus amarus</i>	szivárványos ökle	50	0	0	0	1	0	0	51
<i>Squalius cephalus</i>	fejes domolykó	140	79	5	7	29	58	152	470
<i>Alburnus alburnus</i>	szélhajtó küsz	0	17	0	0	0	0	8	25
<i>Perca fluviatilis</i>	sügér	0	3	1	3	0	0	0	7
<i>Barbus carpathicus</i>	kárpáti márna	24	0	46	11	0	0	0	81
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	sujtásos küsz	84	0	56	24	0	73	123	360
<i>Salmo trutta</i>	sebes pisztráng	2	0	10	18	0	0	0	30
<i>Eudontomyzon danfordi</i>	tiszai ingola	0	0	1	1	0	0	0	2
<i>Cobitis elongatoides</i>	vágócsík	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Esox lucius</i>	csuka	0	0	0	0	0	1	0	1
Mintavételi helyenkénti összegyedszám		471	219	147	82	255	223	388	

29. melléklet: A fajok mikroélőhelyi preferencia-vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási indexnek és a khi-négyzet tesztek eredményei. Az első oszlop az élőhelyi változók nevei mellett a khi-négyzet tesztek értékére és a teszt p-értékére vonatkozó sorokat is jelöli. A második oszlopban az élőhelyiváltozó-kategóriák vannak. A további oszlopok a fajokhoz tartozó eredményeket tartalmazzák az alábbiak szerint: először az adott élőhelyiváltozó-kategóriára vonatkozó Ivlev-index értékek vannak, majd az alattuk lévő sorokban a khi-négyzet teszt értéke és a teszt p-értéke található. Ez a sorrend ismétlődik minden élőhelyi változóra a sorokban. A szignifikáns ($\alpha = 0,05$) p-értékek félkövérrel vannak jelölve.

Élőhelyi változók	Változó-kategóriák	albbip	barcar	gobgob	ortbar	phopho	squecp
MélységÁtlag	1	-0,522	-0,248	-0,489	0,200	0,261	-0,345
	2	-0,336	-0,093	-0,141	0,213	0,114	-0,229
	3	0,112	0,003	-0,031	-0,073	0,020	-0,012
	4	0,375	0,225	0,269	-0,269	-0,205	0,283
χ^2 -érték		18,953	2,201	8,217	10,804	2,774	12,640
p-érték (χ^2)		0,001	0,538	0,038	0,013	0,432	0,007
PartTávolság	1	-0,125	0,284	0,151	0,051	-0,121	-0,153
	2	-0,134	-0,147	-0,061	-0,004	0,047	0,055
	3	0,196	-0,057	-0,080	-0,037	0,054	0,055
χ^2 -érték		3,251	2,964	1,644	0,307	0,555	1,778
p-érték (χ^2)		0,209	0,227	0,456	0,850	0,762	0,423
substr1	1	0,099	-0,098	-0,294	0,043	0,350	-0,228
	2	0,195	0,127	-0,057	-0,003	-0,139	0,123
	3	0,000	-0,043	0,190	-0,178	-0,333	0,139
	4	-0,385	-0,141	0,113	0,216	-0,080	0,065
	5	-0,248	0,164	0,168	-0,171	-0,306	0,111
χ^2 -érték		5,671	1,381	7,093	6,266	7,365	6,083
p-érték (χ^2)		0,200	0,859	0,130	0,183	0,105	0,183
SebességÁtlag	1	-0,097	0,157	0,003	0,016	0,130	0,098
	2	0,118	0,182	0,137	-0,117	-0,384	0,191
	3	0,085	-0,233	-0,126	0,001	0,114	-0,283
	4	-0,388	-0,285	-0,376	0,233	0,166	-0,461
χ^2 -érték		3,416	3,451	2,669	3,459	3,856	10,653
p-érték (χ^2)		0,319	0,314	0,447	0,329	0,281	0,012

30. melléklet: A faj-méretcsoportok mikroélőhelyi preferencia-vizsgálatára végzett Ivlev-féle választási indexnek és a khi-négyzet tesztek eredményei. Az első oszlop az élőhelyi változók nevei mellett a khi-négyzet tesztek értékére és a teszt p-értékére vonatkozó sorokat is jelöli. A második oszlopban az élőhelyiváltozó-kategóriák vannak. A további oszlopok a faj-méretcsoportokhoz tartozó eredményeket tartalmazzák az alábbiak szerint: először az adott élőhelyiváltozó-kategóriára vonatkozó Ivlev-index értékek vannak, majd az alattuk lévő sorokban a khi-négyzet teszt értéke és a teszt p-értéke. Ez a sorrend ismétlődik minden élőhelyi változóra a sorokban. A szignifikáns ($\alpha = 0,05$) p-értékek félkövérrel vannak jelölve. A táblázat nem teljes, az oszlopok további faj-méretcsoportokkal a következő oldalakon folytatódik.

Élőhelyi változók	Változó-kategóriák	albbip_1	albbip_2	albbip_3	barcar_1	barcar_2	barcar_3	barcar_4
MélységÁtlag	1	0,009	-1,000	-0,788	0,600	-1,000	-0,329	-1,000
	2	0,340	-0,507	-0,615	0,454	-0,200	-0,571	-1,000
	3	-0,177	0,246	0,135	-0,581	0,728	-0,148	-0,459
	4	-0,315	0,422	0,526	-1,000	-1,000	0,611	0,886
χ^2 -érték		2,361	17,062	28,645	5,011	4,302	7,617	23,907
p-érték (χ^2)		0,539	0,001	< 0,001	0,188	0,259	0,049	< 0,001
PartTávolság	1	-0,171	-0,365	-0,225	0,862	-0,280	-0,048	0,063
	2	-0,782	-0,050	-0,036	-0,230	0,538	-0,176	-0,250
	3	0,636	0,234	0,160	-1,000	-0,404	0,194	0,194
			8,961	3,147	1,880	9,700	2,801	0,494
χ^2 -érték		8,961	3,147	1,880	9,700	2,801	0,494	0,582
p-érték (χ^2)		0,008	0,221	0,410	0,007	0,299	0,808	0,788
substr1	1	-0,017	0,242	0,127	-1,000	0,067	0,148	0,005
	2	0,084	0,126	0,126	-1,000	0,280	0,571	0,466
	3	0,010	-0,130	0,109	-1,000	0,700	0,000	0,100
	4	-0,355	-0,368	-0,313	0,454	-1,000	-1,000	-1,000
	5	0,263	-0,421	-0,537	0,937	-1,000	-1,000	-0,125
χ^2 -érték		1,006	4,230	5,007	25,333	4,875	6,930	2,827
p-érték (χ^2)		0,929	0,378	0,281	0,008	0,265	0,128	0,588
substr4	1	-0,513	-0,351	-0,255	0,840	0,072	-1,000	-1,000
	2	-0,111	0,468	-0,035	0,454	0,280	0,098	0,196
	3	0,168	0,112	-0,491	-1,000	-1,000	-1,000	-1,000
	4	0,118	0,057	0,204	-1,000	-0,067	0,424	0,082
	5	0,261	-0,072	0,137	-1,000	0,072	-0,120	0,222
χ^2 -érték		2,822	7,637	5,796	9,777	0,929	3,936	2,299
p-érték (χ^2)		0,591	0,098	0,197	0,038	1,000	0,367	0,654
SebességÁtlag	1	-0,219	0,015	-0,144	0,920	-1,000	-0,285	-0,411
	2	0,045	-0,039	0,289	-0,230	-0,411	0,461	0,701
	3	0,294	0,141	-0,018	-1,000	0,753	-0,200	-0,333
	4	-0,111	-0,536	-0,633	-1,000	-1,000	0,000	-1,000
χ^2 -érték		1,432	2,005	6,365	18,100	4,750	3,250	9,546
p-érték (χ^2)		0,726	0,563	0,090	0,001	0,188	0,343	0,017

Élőhelyi változók	Változó-kategóriák	gobgob_1	gobgob_2	gobgob_3	ortbar_1	ortbar_2	ortbar_3
MélységÁtlag	1	-0,040	-1,000	-1,000	0,471	0,179	0,142
	2	0,648	-0,200	-0,731	0,401	0,127	0,253
	3	-0,414	0,375	-0,142	-0,368	0,221	-0,127
	4	-1,000	-0,302	0,590	-0,554	-0,534	-0,202
χ^2 -érték		10,779	3,016	27,815	15,304	5,688	7,172
p-érték (χ^2)		0,012	0,400	< 0,001	0,003	0,138	0,069
PartTávolság	1	0,538	0,149	-0,063	0,178	-0,037	-0,075
	2	-0,274	-0,130	0,096	0,039	-0,241	0,056
	3	-0,315	-0,030	-0,055	-0,213	0,267	< 0,001
χ^2 -érték		6,133	0,461	0,440	1,354	2,726	0,415
p-érték (χ^2)		0,045	0,809	0,802	0,528	0,286	0,825
substr1	1	-0,644	0,069	-0,129	0,026	-0,016	0,151
	2	-0,166	-1,000	0,155	-0,435	-0,361	0,165
	3	0,276	0,028	0,175	-0,530	-0,377	-0,166
	4	0,460	-0,142	-0,107	0,252	0,298	0,013
	5	0,075	0,097	0,046	0,295	-0,072	-0,330
χ^2 -érték		6,899	1,056	1,901	5,895	3,977	5,821
p-érték (χ^2)		0,124	0,924	0,767	0,190	0,404	0,207
substr4	1	0,276	0,215	0,185	0,039	0,309	-0,343
	2	-1,000	-0,186	-0,096	-1,000	0,259	-0,184
	3	0,275	0,184	0,057	-0,435	0,246	0,298
	4	0,142	-1,000	-0,085	-0,041	-0,331	0,068
	5	-0,274	NA	-0,234	0,296	-0,386	0,217
χ^2 -érték		3,109	1,894	2,067	5,253	6,961	12,874
p-érték (χ^2)		0,526	0,790	0,729	0,242	0,136	0,014
SebességÁtlag	1	0,136	0,058	-0,270	-0,151	-0,232	-0,246
	2	-0,015	-0,030	0,325	-0,071	0,164	-0,074
	3	-0,442	-0,150	0,009	0,342	0,107	0,146
	4	0,275	0,175	-0,292	0,208	0,431	0,431
χ^2 -érték		1,191	0,298	5,934	2,674	2,751	13,600
p-érték (χ^2)		0,775	0,979	0,115	0,418	0,397	0,001

Élőhelyi változók	Változó- kategóriák	phopho_1	phopho_2	squcep_1	squcep_2	squcep_3	squcep_4	squcep_5
MélységÁtlag	1	0,285	-0,009	0,297	-0,662	-0,738	-0,807	-1,000
	2	0,029	0,260	0,540	-0,330	-0,753	-0,585	-0,605
	3	0,015	-0,168	-0,638	0,554	0,356	0,130	-0,232
	4	-0,192	-0,041	-0,560	-0,157	0,288	0,442	0,665
χ^2 -érték		2,047	2,196	10,230	10,649	18,689	25,794	21,554
p-érték (χ^2)		0,568	0,531	0,014	0,011	0,001	< 0,001	< 0,001
PartTávolság	1	0,178	-0,294	0,454	-0,129	-0,248	-0,066	-0,243
	2	-0,077	0,145	0,123	-0,010	0,031	-0,007	0,086
	3	-0,072	0,077	-0,769	0,092	0,133	0,062	0,102
χ^2 -érték		0,932	1,890	7,243	0,306	1,729	0,308	1,039
p-érték (χ^2)		0,658	0,401	0,027	0,859	0,409	0,860	0,613
substr1	1	0,190	0,421	-0,838	-0,024	-0,066	-0,164	-0,301
	2	-0,375	0,072	-0,230	0,135	0,161	0,311	0,394
	3	-0,391	-0,609	-0,360	-0,129	0,300	0,229	0,243
	4	-0,220	-0,242	0,494	-0,011	-0,150	-0,243	-0,132
	5	0,238	-0,270	0,681	0,135	-0,454	-0,051	0,008
χ^2 -érték		4,310	7,677	23,103	0,543	5,727	7,295	4,841
p-érték (χ^2)		0,371	0,102	0,001	0,976	0,210	0,110	0,298
substr4	1	0,110	-0,528	0,190	-0,129	-0,252	-0,046	0,103
	2	-0,455	-0,080	-0,149	0,461	0,086	0,278	0,029
	3	-0,125	0,072	-1,000	0,185	0,038	0,100	-1,000
	4	-0,072	0,311	0,052	0,212	0,295	-0,027	-0,129
	5	0,072	0,423	-0,078	-0,372	-0,073	-0,067	0,082
χ^2 -érték		1,456	12,740	1,243	6,223	4,731	2,412	1,897
p-érték (χ^2)		0,847	0,013	0,871	0,172	0,325	0,650	0,767
SebességÁtlag	1	-0,078	-0,010	0,607	0,122	0,061	-0,025	-0,105
	2	-0,436	-0,270	-0,272	0,226	0,240	0,253	0,177
	3	0,469	0,144	-1,000	-0,404	-0,505	-0,234	-0,053
	4	-1,000	0,368	-1,000	-1,000	-1,000	-0,412	-0,181
χ^2 -érték		8,650	3,077	6,594	3,897	6,414	5,873	0,897
p-érték (χ^2)		0,040	0,350	0,068	0,276	0,086	0,125	0,815

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Az alábbiakban köszönetemet fejezem ki azon személyek, intézetek iránt, akik nélkül e doktori kutatás nem valósulhatott volna meg.

Elsősorban témavezetőmnek, Dr. Sály Péternek köszönöm az útmutatást, a kutatási tevékenységemben való aktív támogatást, szakmai fejlődésem elősegítését. Nem csak szakmailag, de emberileg is sokat tanultam, és sokat köszönhetek neki.

Köszönöm a MATE Állattani és Állatökológiai Tanszék munkatársainak a támogató, nyugodt légkör biztosítását.

Köszönöm Dr. Erős Tibornak és Dr. Csabai Zoltánnak a terepi adatgyűjtéshez nyújtott támogatást.

Köszönöm Dr. Takács Péternek és Dr. Harka Ákos Tanár Úrnak a szakirodalomhoz való hozzáférhetőség lehetővé tételét.

Köszönöm Szepesi Zsoltnak a szakirodalomhoz való hozzáférhetőségben nyújtott segítségét, a terepi adatgyűjtéseken való részvételét, valamint a tarnai fajok elterjedésével és állomány nagyságával kapcsolatos szakmai beszélgetéseket.

Köszönöm Dr. Szalóky Zoltánnak az aljzatminták frakcionálásához szükséges eszközök (szítasor) biztosítását.

Köszönöm Bodnár Erzsébetnek a terepi munkánk elvégzéséhez nyújtott támogatását a szállás és étkezés biztosításával.

Köszönöm férjemnek, Széles Gábor Jánosnak, hogy mindvégig velem volt és támogatott, valamint a terepi mintavételekben való aktív részvételét.

Köszönöm édesapámnak, ifj. Maroda Sándornak, a terepi munkákban való aktív részvételét, a szükséges terepi eszközök biztosítását, illetve a kutatáshoz szükséges eszközök elkészítésében nyújtott kreatív megoldásait és azok megvalósítását, különösen az aljzatminták feldolgozásához szükséges szitagép elkészítését.

Köszönöm édesanyámnak, ifj. Maroda Sándornénak a terepi eszközök elkészítéséhez szükséges anyagbeszerzésben és az eszközök elkészítésében nyújtott segítségét, valamint az étkezési támogatást.

Köszönöm testvéremnek, Maroda Lászlónak a terepi munkákban való aktív részvételét.

Köszönöm nagypapámnak, id. Maroda Sándornak az aljzatminták feldolgozásához szükséges szitagép elkészítését és az aljzatmintáknak való hely biztosítását a COVID-19 vírushelyzet ideje alatt.

Köszönöm nagymamámnak, id. Maroda Sándornénak az aljzatminták feldolgozásához szükséges hely biztosítását a COVID-19 vírushelyzetben, valamint az étkezési támogatást.

Köszönöm sógoromnak, Széles Szabolesznak és anyósomnak, Széles Antalnénak a terepi eszközök elkészítésében való segítséget és a terepi eszközök tárolását, valamint az étkezési támogatást.