



Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem

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

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

## 1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITŰZÉSEK

A vízfolyások élőhelyi változatossága alapvető szerepet játszik a különböző halfajok együttélésében. Adott élőhelyen a halegyüttesek környezeti és emberi hatásokkal szembeni hosszú távú fennmaradását és integritását az élőhelyminőség jelentősen befolyásolja. A halfajok a különböző élettevékenységeikhez (pl. táplálkozás, veremelés, szaporodás) életstádiumuktól (lárva, ivadék, juvenilis, adult), illetve egyedi testméretüktől függően más-más környezeti körülmények mellett találják meg a túlélés maximalizálását biztosító élőhelyeket (pl. predáció elkerülése, extrém klimatikus eseményekkel szembeni menedékhelyek), azaz más-más élőhelyi jellemzőket preferálnak.

A vízfolyások élőhelyi változatossága (habitat heterogenitás) több térlépték mentén értelmezhető. Táji szinten a vízfolyáshálózat vízgyűjtőjének domborzati és hidrológiai tulajdonságai határozzák meg a hossz-szelvény menti környezeti változatosságot a hegyvidéki forrásoktól a síkvidéki nagy folyók torkolatáig. Mezo-térléptéken a nagy folyók élőhelyi heterogenitását a főág, a mellékágak és a velük kapcsolatban álló potamális élőhelytípusok, középhegységi és dombvidéki kisvízfolyásoknál pedig vízfolyásszakasz szinten a hidrogeomorfológiai mederegységek, a gázlók és medencék, valamint a kettő közötti átmeneti egységek váltakozása adja. A vízfolyásszakaszon belüli, mikro-térléptékű élőhelyi heterogenitást az aljzatösszetétel változatossága, a vízáramlási és vízmélység jellemzők, a fás és lágyszárú növényi törmelékhalmozatok és a növényzeti jellemzők összessége jelenti. Ezzel együtt a halak térbeli eloszlását és élőhelyhasználatát, ezáltal a közösség szerkezetét befolyásoló biotikus és abiotikus tényezők mintázatkialakító hatásának jelentősége is térlépték-függő módon, egymással hierarchikusan kölcsönhatva változik.

A kisvízfolyások vízgyűjtőméretük, mederlejtésük, aljzatösszetételük, áramlási viszonyaik, valamint medermorfológiájuk szerint három fő csoportba sorolhatók: középhegységi, dombvidéki és síkvidéki kisvízfolyások. A kisvízfolyástípusokat az utóbbi években tapasztalt szélsőséges éghajlati és időjárási viszonyok erősen érintik. Mivel számos őshonos, védett és Natura 2000-es fajnak adnak otthont, ezért természetvédelmi szempontból kitüntetett figyelmet érdemelnek.

A halak életciklusuk során akár több nagyságrendbeli növekedésen mennek keresztül, melynek következtében a halegyüttesek méretstruktúráltak. A halak testméretének növekedésével párhuzamosan megváltoznak az ökológiai igényeik, amelyek befolyásolják a táplálkozást és a sikeres predáció elkerülési stratégiát, ezáltal az élőhelyhasználatot is. Ebből fakadóan a testmérethez kötődő táplálkozási és társas viselkedési változások gyakran az élőhelyhasználat változásaival együtt járnak. Ez a jelenség az ontogenetikus élőhelyváltás vagy ontogenetikus élőhely-eltolódás. Az ontogenetikus élőhelyváltások során a halak életkoruk és testméretük növekedésével fokozatosan új optimális élőhelyeket keresnek, melyek egymástól kisebb-nagyobb mértékben eltérnek. Azonban ezek az élőhelyváltások általában nem kontrasztos élőhelyek közötti területhasználati változásként nyilvánulnak meg, hanem fokozatos átmenetek, eltolódások a környezeti gradiensek mentén. Az ontogenetikus élőhelyváltásokkal az egyedek az aktuális szükségleteikhez leginkább illeszkedő környezeti feltételeket keresik. Ha a vízfolyásszakasz élőhelyi változatossága alacsony, kevés lehetőség kínálkozik az ontogenetikus élőhely-váltásokra, így fajtól és testméretcsoporttól függően változhat a lokális halegyüttesben a túlélési esély, végső soron a közösség-összetétel.

Mindezeket figyelembe véve különösen indokolt a hal-környezet asszociációk több térléptékű, méretstruktúrát is figyelembe vevő vizsgálata. Ezzel a megközelítéssel feltárhatók

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

A halegyüttesek térbeli mintázatait kialakító különböző térszkálájú változók relatív hatását jellemzően nagy folyókon már vizsgálták, valamint a különböző testméretű halak és az élőhelyi változók közötti kapcsolatok feltárására is számos tanulmány született. Azonban jelen tudomásunk szerint a térszkálák relatív hatását kisvízfolyások vízfolyásszakasz kiterjedési kontextusában még nem vizsgálták, valamint a halak testméret-függő élőhelyhasználati kutatásait is jellemzően durva méretcsoportosítással (pl. juvenilisek és adultak) végezték. Továbbá nincs tudomásunk arról, hogy vizsgálatok foglalkoztak már az ontogenetikus élőhely-eltolódás számszerűsítésével és azzal, hogy az élőhely-eltolódás mértéke kapcsolatban állhat a fajok felnőttkori maximális testméretével.

A doktori kutatás a halegyüttes-szerkezet környezeti tényezőkkel való kapcsolatának vizsgálatával foglalkozik. Célunk volt, hogy vízfolyásszakaszon belül, finom térszkálán vizsgáljuk a fajegyüttesek térbeli szerveződését, külön figyelmet fordítva a halegyüttesek 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 középső 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, 1979 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 vízfolyásokban 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 idegen honos 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-térszkálájú 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 térszkála élőhelyi változóinak milyen a relatív jelentősége?
- 3.c A két térszkála élőhelyi változóinak hasonló-e a relatív mintázatileíró 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-térszkálájú változók általános relatív mintázatmagyarázó szerepe jelentősebb, mint a mezo-térléptékű változóké. Ugyanakkor a különböző kisvízfolyás-típusokban (dombvidéki és középhegységi) eltérhet, hogy egy adott térszkálához 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 mikroélőhely-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 változókhoz 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 mintázatát, 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 mikroélőhely-használatban?
- 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 nagy testű 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 (testhossz) 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. szájnyílás, 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.

## 2. ANYAG ÉS MÓDSZER

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

A Tarnán, Ceredi-Tarnán, Parádi-Tarnán és az Ilona-patakon összesen 21 mintavételi helyszínen végeztünk általános célú halfaunisztikai felmérést 2018-ban. A mintavételi módszertan a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer ajánlásait követte. A mintavételi szakaszok hossza 150 és 200 m között változott a mintavételi körülményektől függően. A Tarna, Ceredi-Tarna és a Parádi-Tarna halfaunájának szakirodalmi források alapján történő szintetizált áttekintéséhez a faunisztikai felmérés adatait is felhasználtuk (továbbiakban *saját faunisztikai adatok*).

### 2.2. A Tarna, Ceredi-Tarna, és a Parádi-Tarna halfaunisztikai áttekintése az elmúlt 50 évben közölt források valamint egy saját felmérés alapján

#### 2.2.1. Forrásmunkák összegyűjtése és szelekciója, valamint a vizsgált időintervallum tagolása

A vízfolyásokra vonatkozó érdemi információt tartalmazó dokumentumokat (pl. szakfolyóirat cikkek, konferencia-előadások diaszorai, diplomadoltozatok ... stb.) műfaji sokféleségük miatt egységesen *forrásmunkákként* (röviden *forrásokként*) említjük a továbbiakban. A forrásmunkákat az 1970 és 2020 közötti publikációkra fókuszálva gyűjtöttük össze. Az 57 megvizsgált forrásmunkából 47 tartalmazott feldolgozható adatokat: adott faj észlelése (1 = észlelt, 0 = nem észlelt), vízfolyás neve, a faj észlelésének naptári éve vagy időintervalluma, az észlelés hossz-szelvény menti lokalizációja. A faunisztikai észlelések az 1979 és 2019 közötti időszakra terjedtek ki, amely egyben a kutatásunk *teljes vizsgálati időintervalluma*. A fajok észlelési adatainak időbeliségét egyes forrásmunkák napra pontos dátumként közölték, más források pedig csak egy -től -ig időintervallumot adtak meg. Ezért a teljes vizsgálati időszakot négy kisebb időszakra (továbbiakban *időszakok*) tagoltuk. Az első időszak az 1979 és 1986 közötti nyolc év, a második időszak az 1988 és 1999 közötti 12 év (az 1987-es évre vonatkozóan egyik forrás sem tartalmazott halfaunisztikai információt), a harmadik időszak a 2000 és 2009 közötti tíz év, a negyedik időszak pedig a 2010 és 2019 közötti tíz év. A negyedik időszak adatai a saját faunisztikai adatainkkal kiegészülve kerültek elemzésre.

#### 2.2.2. Térbeli és időbeli előfordulások elemzése – A fajok faunaintegritása

A fajok hierarchikus osztályozását a fajok térbeli és időbeli előfordulási adatai alapján a három vízfolyásra külön végeztük el. Az osztályozáshoz felhasznált három változó: (1) a négy vizsgálati időszakra vonatkozó bináris kódolású észlelési adatok (adott fajt hány darab és melyik időszakokban észlelték); (2) térbeli előfordulási gyakoriság, diszkrét kvantitatív változó (adott faj összesen hány helyen volt jelen); (3) időszakon belüli időbeli előfordulási gyakoriság, szintén diszkrét kvantitatív változó (adott fajnak összesen hány naptári évben avagy időintervallumban volt észlelése). A fajok asszociációs mátrixa Gower-index segítségével lett előállítva, az osztályozásra pedig a Ward-féle algoritmust alkalmaztuk.

A fajok előfordulási stabilitását és a faunába való integritási szintjének megállapítására bevezettünk egy egyszerű mutatót: a fajok faunaintegritási pontértékét (*FIS*). Adott faj *FIS*;

értéke a faj relatív térbeli ( $F_{s_i} / F_{s_{max}}$ ) és relatív időbeli ( $F_{t_i} / F_{t_{max}}$ ) észlelési gyakoriságának összege, ahol az  $F_{s_i}$  adott faj észlelési helyeinek száma,  $F_{s_{max}}$  a legtöbb helyről észlelt faj észlelési helyeinek száma,  $F_{t_i}$  az adott faj időbeli észlelési éveinek száma, az  $F_{t_{max}}$  pedig a legtöbb évből (avagy időintervallumból) kimutatott faj észlelési éveinek száma. A *FIS* értéktartománya (0; 2] között van. A *FIS* alapján a fajokat három integritási kategóriába soroltuk: a vizsgálati terület faunájába 1) szorosan integrálódott, állandó, a faunát elsődlegesen jellemző alapfajok, amelyek térben és időben egyaránt gyakori észlelésűek, 2) lazán integrálódott, a faunát másodlagosan jellemző fajok, amelyek csupán térben vagy időben gyakori észlelésűek, és 3) nem integrálódott, alkalmi előfordulásúak, amelyek térben és időben egyaránt ritkán észlelt fajok. A faunaintegritási kategóriák *FIS* pontértéktartományát az alábbiak szerint definiáltuk: szorosan integrálódott fajok pontértéke [1; 2], lazán integrálódottaké [0,5; 1), és a nem integrálódottaké pedig (0; 0,5). A *FIS* mutatókat a három vízfolyásra külön számítottuk ki, mivel a térbeli és időbeli észlelési gyakoriságok maximuma vízfolyásonként eltértek, ezért ugyanazon faj vízfolyástól függően különböző *FIS* értékkel rendelkezett.

## 2.3. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége

### 2.3.1. Terepi adatgyűjtés

A vizsgálatot egy dombvidéki (Tarna, Kápolna községnél) és egy középhegységi (Kemence-patak, Bernecebaráti községnél) kisvízfolyáson kijelölt mintavételi szakaszon végeztük. A mintavételeket Kápolnán 2020. augusztus 24–27. között, Bernecebarátin pedig 2020. augusztus 31. és szeptember 4. között végeztük nappali időszakban. A halak mintavétele egy kb. 1 m<sup>2</sup>-es foltban (*mikroélőhely foltok*) pont-abundancia módszerrel történt vízben való gázolással, hátton hordozható elektromos kutatói halászgéppel.

A mikro-térskálájú élőhelyi változókat a mikroélőhely foltokban (mintavételi foltokban), míg a mezo-skálájú élőhelyi változókat egy, a vízfolyásra merőleges keresztirányú, a mintavételi folt középpontját átszelő mintavételi transzekt mentén rögzítettük. A mikroélőhely-foltokban rögzített élőhelyi változók: mintavételi folt középpontjának parttól való távolsága, vízsebesség, vízmélység a folt öt pontjában, aljzatösszetétel (mintavételt követően utólagos laboratóriumi feldolgozással), vizuálisan megbecsültük a vízi növényzet (emerz, szubmerz, vízfelszínen úszó levelű növényzet, fonalas alga), a 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 arányát. A mintavételi transzekt két végpontjánál rögzített élőhelyi változók: vízparti vegetáció típusa (fás- és lágyszárú növényzet, marginális vegetáció, víz fölé hajló növényzet), medren belüli partalámosás és mederoldalnál jelenlévő fás gyökérzet jelenléte vagy hiánya, víztükörszélesség, partlejtés, mederoldallejtés. A transzekt mentén rögzített változók: egymástól közel egyenlő távolságra lévő öt mintavételi ponton a vízmélység, vizuálisan becsült domináns aljzattípus, valamint a vízi növényzet és a szerves törmelék jelenléte. Jobb középi, bal középi és mederközépi pozícióban a transzektre vonatkozó vízsebesség is rögzítésre került. Ezután lemértük a mintavételi foltok egymástól való távolságát, valamint a mintavételi szakasz hosszát.

### 2.3.2. Élőhelyi változók statisztikai adatfeldolgozása

A következő terepen mért (nem származtatott) és 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 fás- és lágyszárú növényzet, víz fölé hajló növényzet, mederoldalban lévő partalámosás, marginális vegetáció, finom fás és durva fás növényi gyökérzet, transzekt öt pontja alapján számított előfordulási gyakorisága az alapközetnek, a márgának, az agyagnak, a finomszemcsés üledéknek, a homoknak, a finom kavicsnak, a durva kavicsnak, a kőnek, a sziklának, a durva fás és finom fás növényi törmeléknek, a lágyszárú növényi törmeléknek, az emerz vízi növényzetnek, a szubmerz vízi növényzetnek, a vízfelszínen úszó levelű vízi növényzetnek, a fonalas algának, az élő fák durva és finom gyökérzetének.

A következő terepen mért (nem származtatott) és azokból származtatott változók adták a mikro-térleptékű (folt) változókat: a folt középpontjának parttól való távolsága, átlagos vízsebessége és átlagos vízmélysége, mederaszimmetriája, az aljzatfrakciók tömegszázalékban kifejezett aránya, a százalékos borítási aránya a durva és finom fásszárú növényi törmeléknek, a lágyszárú növényi törmeléknek, a durva és finom fás gyökérzetnek, az emerz növényzetnek, a szubmerz növényzetnek, a víz felszínén úszó levelű növényzetnek, és a fonalas algának.

A halak élőhely használata szempontjából lényeges mezo- és mikro-léptékű változók azonosításához, illetve a változók számának csökkentéséhez egy előzetes változószelekciót végeztünk a két mintavételi helyszínre, valamint a két térskálára vonatkozóan külön-külön.

A térbeli autokorrelációt modellező kovariánsok (térbeli MEM-ek) előállításához a térben egymással közvetlenül szomszédos mintavételi foltok távolságát, míg az időbeli kovariánsok (időbeli MEM-ek) előállításához a foltok mintavételének időpontját használtuk fel a Moran-féle sajátvektor térképezés során (MEM).

### 2.3.3. Halak méretcsoportosítása

A ritka fajokat, amelyek a mintavételi foltok kevesebb, mint 10%-ában fordultak elő, kizártuk a további elemzésekből. A többi fajon fajonkénti méretcsoportosítást végeztünk az adott faj két mintavételi helyről származó testhosszadatainak összevonásával előállított testhossz-gyakorisági eloszlások alapján. A csoportosított egyedek alkotta csoportokra a továbbiakban *faj-méretcsoportok*ként utalunk. A ritka faj-méretcsoportokat, amelyek a mintavételi foltok kevesebb, mint 4%-ban fordultak elő, szintén kizártuk a további vizsgálatokból. Végül a faj-méretcsoportok egyedszám adatait Hellinger-transzformáltuk.

### 2.3.4. Fő statisztikai adatelemzések: változószelekció, varianciaparticionálás, parciális redundanciaanalízis (pRDA)

A fő elemzéseket a két vizsgálati helyszínre külön-külön végeztük el. Többváltozós forward szelekciós eljárással azonosítottuk a releváns térbeli, időbeli és élőhelyi (mikro- és mezo-skálájú) változókat.

Ezt követően három magyarázóváltozó-csoportos többváltozós varianciaparticionálást alkalmaztunk (faj-méretcsoportok vs. mezohabitat-változók, mikrohabitat-változók, térbeli és

időbeli kovariáns-változók). Ezzel az eljárással a méretcsoportosított fajgyűttes teljes varianciáját osztottuk fel a mezohabitat változók, a mikrohabitat változók, valamint a térbeli és időbeli kovariánsok által magyarázott varianciahányadokra. Az egyes varianciahányadokra kiszámított korrigált  $R^2$ -értékek segítségével vetettük össze a mezo-skálájú tényezők, a mikro-skálájú tényezők és a kovariánsok relatív fontosságát.

Végül egy olyan pRDA modellt készítettünk, amely lehetővé tette a fajok közötti és fajon belüli hal–környezet asszociációk hasonlóságainak és különbségeinek értékelését. A modell függő változói a faj-méretcsoportok, magyarázó változói a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók voltak, a MEM változók pedig kovariánsokként szerepeltek a modellben. Az élőhelyi változók marginális hatásainak és az ordinációs tengelyeknek a statisztikai szignifikanciáját permutációs tesztekkel, míg az élőhelyi változók ordinációs tengelyekhez való hozzájárulását, valamint a faj-méretcsoportok és az ordinációs tengelyek kapcsolatát Pearson-féle korrelációval vizsgáltuk.

## **2.4. Mikro-térskálájú testméret-függő hal–környezet asszociációk középhegységi kisvízfolyásokban**

### **2.4.1. Terepi mintavételek**

Öt vízfolyáson kijelölt hét mintavételi szakaszon végeztünk adatgyűjtést 2016 és 2017 nyarán: a Kemence-patakon Bernecebarátinál (Börzsöny) a Kemence-patakon Kishutánál és Kókapunál (Zempléni-hegység), a Parádi-Tarnán Recsknél és Siroknál, a Szentjakabi-patakon Felsőjánosfánál, a Zalán Óriszentpéternél. A halállomány mintavételezése és a mintavételi foltok megjelölése a 2.3.1. pontban leírtak szerint történt.

A halállomány mintavételét követően a mintavételi foltok (mikroélőhelyek) élőhelyi változóit rögzítettük: vízsebesség, folton belül öt pontban mért vízmélység, aljzatösszetétel (vizuális becsléssel), a durva és finom fás növény törmelék százalékos borítási aránya (vizuális becsléssel), a folt középpontjának parttól való távolsága, és a közvetlenül szomszédos foltok egymástól való távolsága.

### **2.4.2. Fajok szelekciója és méretcsoportosítása**

Az elemzésekbe azokat a fajokat vontuk be, amelyek legalább három mintavételi szakaszon jelen voltak, és a mintavételi foltok számának legalább tíz százalékában jelen voltak. A kritériumoknak hat faj felelt meg, melyek egyedeit a fajonkénti testhosszgyakorisági eloszlások alapján faj-méretcsoportokba soroltunk a 2.3.3. pontban ismertetett módon. Végül az elemzésekbe vonható hat fajnak, és azok összesen 20 faj-méretcsoportjainak egyedszám adatait Hellinger-transzformáltuk.

### **2.4.3. Terepen rögzített és származtatott élőhelyi változók**

Az alacsony varianciájú változókat vagy kizártuk a további elemzésekből, vagy új, összevont változókat alakítottunk ki a kizárásukból adódó információvesztés elkerülésére. Négy összevont aljzatváltozót hoztunk létre: substr1 (finomszemcsés aljzat kategória), substr2 (finom kavics aljzat kategória), substr3 (durva kavics aljzat kategória), substr4 (nagy szemcséjű aljzat kategória). Az aljzatösszetétel heterogenitását Shannon-diverzitás kiszámításával kvantifikáltuk az összes terepen becsült eredeti aljzat kategória felhasználásával. A

maximumot, minimumot, átlagot, szórást (SD) és variációs együtthatót (CV) a vízmélyiségre és vízsebességre számítottuk ki. Az egymással korreláló változók számának csökkentésére főkomponens-analízist (PCA) alkalmaztunk a vízmélyiség és a vízsebesség átlagértékeire, szórásaira, variációs koefficienseire és az aljzatdiverzitásra. Az elemzésből csak az átlagos sajátértéknél nagyobb sajátértékű főkomponenseket tartottuk meg (PC1, PC2). A PC1 tengellyel a vízmélyiség SD-je és CV-je, a PC2 tengellyel pedig a vízsebesség SD-je és CV-je, valamint az aljzat diverzitás állt szorosabb kapcsolatban. Így a PC1 a vízmélyiség gradienst, míg a PC2 a vízsebesség–aljzatdiverzitás gradienst képviselte. A változók közötti kapcsolatot Pearson-féle korrelációval vizsgáltuk.

Végül tízes alapú logaritmus transzformációt végeztünk a vízmélyiségre és vízsebességre, azok maximumára, minimumára, átlagára, szórására, variációs koefficiensére és a víztükörszélességre. Arcus sinus négyzetgyök transzformációt alkalmaztunk a százalékban kifejezett változókra: parttól való távolság, aljzatfrakciók, összevont aljzat kategóriák, LWD, FWD. A PC1 és PC2 változók értékeihez hozzáadtuk azok minimális értékük abszolút értékét a negatív értékek elkerülése érdekében. A változók közötti multikollinearitást páronkénti szórásdiagramokkal, Pearson-féle korrelációs értékekkel és VIF-értékekkel vizsgáltuk.

#### **2.4.4. Fő adatelemzések: pRDA, élőhelyi-preferencia, ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás**

A hal–környezet mintázatok élőhelyi gradiensek menti feltárására két pRDA modellt építettünk: az első modellben a halfajok adatai (modell 1, M1), míg a második modellben a faj-méretcsoportok adatai (modell 2, M2) voltak a függő változók. Mindkét pRDA modellben a magyarázó változók a parttól való távolság, víztükörszélesség, vízsebesség átlaga, vízmélyiség átlaga, substr1, substr3, substr4 aljzatváltozók, PC1, PC2, LWD, FWD változók voltak. Kovariánsokként pedig a mintavételi helyek szerepeltek a modellben, hogy kiszűrjük a helyek közötti halállomány-különbségekből fakadó zavaró hatást. Az élőhelyi változók marginális hatásainak és a kanonikus tengelyek szignifikanciáját permutációs tesztekkel vizsgáltuk. A kanonikus tengelyek és az élőhelyi változók közötti kapcsolatokat pedig Pearson-féle korrelációval vizsgáltuk.

Ivlev-féle választási indexet használtunk annak értékelésére, hogy a pRDA modellek szerint szignifikáns élőhelyi változók és az egyes fajok, illetve faj-méretcsoportok között milyen közvetlen kapcsolat áll fenn. Az M1 modellben szignifikáns élőhelyi változók a vízmélyiség átlaga, a parttól való távolság, a substr1 és substr4, és a vízsebesség átlaga voltak, az M2 modellben pedig az előbb felsorolt változók mellett a substr4 aljzat kategória is szignifikáns volt. A felsorolt élőhelyi változók nyers adatait ordinális skálára konvertáltuk át, majd kiszámítottuk a fajoknak és faj-méretcsoportoknak az ordinális változókat kategóriákra irányuló választási index értékeit. Az adott élőhelyi változókat kategóriával szembeni preferencia avagy elkerülés szignifikanciáját khi-négyzet tesztekkel tártuk fel.

A fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás mértékét fajonként, az egymást követő szomszédos méretcsoportok (pl. első méretcsoport és az azt követő második méretcsoport) M2 modell RDA1 és RDA2 tengelyek mentén elhelyezkedő centroidjaik közötti Euklideszi távolságokkal számszerűsítettük. 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, független változónak pedig a fajonkénti maximális felnőttkori testhosszértékek természetes alapú logaritmus adatait.

### 3. EREDMÉNYEK ÉS AZOK MEGBESZÉLÉSE

#### 3.1. A vízfolyások kutatottságának változásai és azok aktuális halfaunája az osztályozás és a faunaintegrítási érték alapján

A teljes vizsgálati időszakra vonatkozóan a három vízfolyásból összesen 42 faj észlelésére találtunk adatokat, és összesen 33 észlelési helyet azonosítottunk (Tarna: 39 faj, 18 lokalizáció; Ceredi-Tarna 14 faj, kilenc lokalizáció; Parádi-Tarna 14 faj, hat lokalizáció). A kutatási intenzitás időbeli növekedésével emelkedett a három vízfolyásból kimutatott fajok száma is. A 2000. év előtt 25, majd az ezredfordulót követően már 40 volt az igazoltan kimutatott fajok száma. A kimutatott fajok számának növekedése vélhetően a faunisztikai vizsgálatok számának és a mintavételi helyek általi lefedettség növekedésének, valamint az alkalmazott mintavételi módszerek változásának együttes eredménye.

A hierarchikus osztályozás alapján a Tarnából kimutatott halfajok két nagycsoportba rendeződtek, melyeken belül további hat alcsoport különült el. Az első nagycsoport nagyrészt az állandó fajokat foglalta magába, míg a második nagycsoportba jellemzően a nem integrálódott fajok tartoztak. A lazán integrálódott fajok pedig vegyesen helyezkedtek el a két nagycsoportban. Állandó fajoknak tekinthetők a bodorka (*Rutilus rutilus*), csuka (*Esox lucius*), fejes domolykó (*Squalius cephalus*), fenékjáró küllő (*Gobio gobio complex*), folyami géb (*Neogobius fluviatilis*), halványfoltú küllő (*Romanogobio vladykovi*), karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*), kövicsík (*Barbatula barbatula*), nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus*), sujtásos kűsz (*Alburnoides bipunctatus*), sügér (*Perca fluviatilis*), szélhajtó kűsz (*Alburnus alburnus*), szívárványos ökle (*Rhodeus amarus*), tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) és a vágócsík (*Cobitis elongatoides complex*). Lazán integrálódottak tekinthető fajok a balin (*Leuciscus aspius*), dévérkeszeg (*Abramis brama*), ezüstkárász (*Carassius gibelio*), jászkeszeg (*Leuciscus idus*), kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), süllő (*Sander lucioperca*), törpecsík (*Sabanejewia aurata*), vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*). Nem integrálódott fajok pedig a bagolykeszeg (*Ballerus sapa*), barna törpeharcsa (*Ameiurus nebulosus*), fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*), harcsa (*Silurus glanis*), kősüllő (*Sander volgensis*), kurta baing (*Leucaspius delineatus*), laposkeszeg (*Ballerus ballerus*), magyar bucó (*Zingel zingel*), menyhal (*Lota lota*), naphal (*Lepomis gibbosus*), paduc (*Chondrostoma nasus*), ponty (*Cyprinus carpio*), sebes pisztráng (*Salmo trutta*), selymes durbincs (*Gymnocephalus schraetser*), széles durbincs (*Gymnocephalus baloni*) és a vágó durbincs (*Gymnocephalus cernua*).

A Ceredi-Tarna halai is két nagycsoportba rendeződtek, amelyek további négy alcsoportra tagolódtak. Az első nagycsoportba csak a faunába szorosan integrálódott fajok tartoztak, míg a második nagycsoportot a faunába nem integrálódott fajok jellemezték, de szorosan és lazán integrálódott fajokat is tartalmazott. A vízfolyás halfaunájába szorosan integrálódott fajok a fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík, sujtásos kűsz és a vágócsík. Ténylegesen lazán integrálódott elemei nem voltak a vízfolyás faunájának. A nem integrálódott kategóriába pedig a dévérkeszeg, ezüstkárász, fekete törpeharcsa, karikakeszeg, kínai razbóra, kurta baing, sügér, szélhajtó kűsz, vörösszárnyú keszeg tartozik.

A halfajok a térbeli és időbeli észlelési mintázatok alapján a Parádi-Tarna esetben is két nagycsoportra különültek el, amelyeken belül további két-két alcsoport körvonalazódott. Az első nagycsoportba a szorosan és a lazán integrálódott fajok, míg a második nagycsoportba a nem integrálódott fajok kerültek. A faunába szorosan integrálódott a fejes domolykó, fenékjáró küllő, kövicsík és a sujtásos kűsz. A lazán integrálódott kategóriába csak a vágócsík

tartozik ténylegesen. A faunába nem integrálódtak pedig a bodorka, csuka, ezüstkárász, karikakeszeg, naphal, sügér, süllő, szélhajtó kűsz és a vörösszárnyú keszeg.

### **3.2. Mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók relatív jelentősége**

#### **3.2.1. Méretcsoportosított halegyüttesek szempontjából releváns környezeti változók**

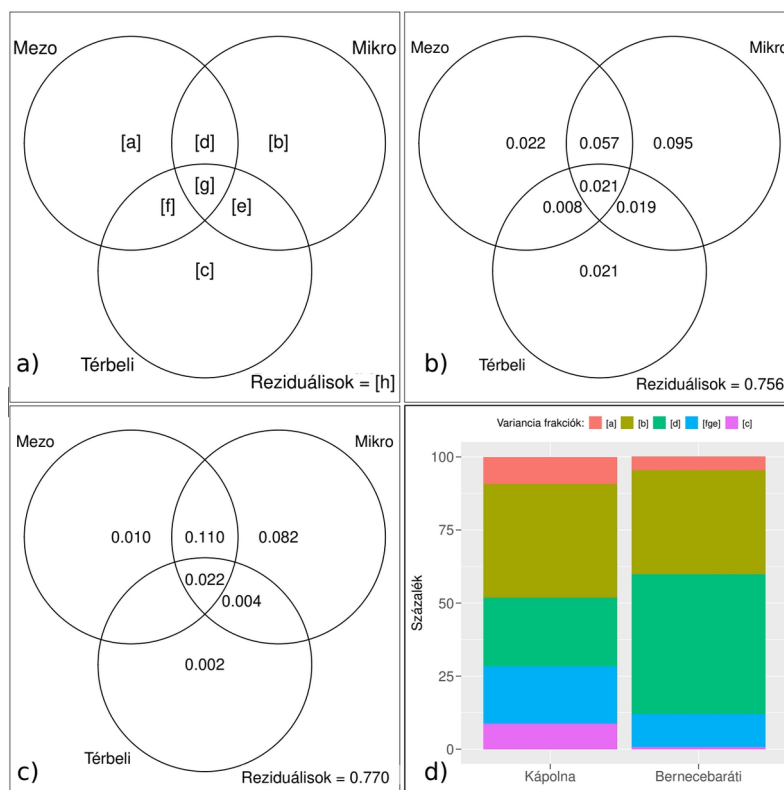
A változószelekció eredményeképpen Kápolnán nyolc térbeli MEM-változó, hat mezo-skálájú változó (vízmélység átlaga, víztükörszélesség, vízsebesség átlaga, vízsebesség aszimmetriája, szubmerz növényzet, partdallejtés) és öt mikro-skálájú változó (vízmélység átlaga, vízsebesség átlaga, szubmerz növényzet, parttól való távolság, lágyszárú növényi törmelék) bizonyult jelentősnek. Bernecebaráti esetében kettő térbeli MEM-változó, négy mezo-skálájú változó (vízmélység átlaga, vízsebesség átlaga, fák finom gyökérzete, víztükörszélesség) és hat mikro-skálájú változó (vízmélység átlaga, vízsebesség átlaga, finom kavics aljzatfrakció, vízmélység aszimmetriája, parttól való távolság, finom fás növényi törmelék) volt szignifikáns. Szignifikáns időbeli MEM-változókat egyik vizsgált szakasz esetében sem találtunk.

#### **3.2.2. Mezo-skálájú tényezők, mikro-skálájú tényezők és kovariánsok hatása**

A teljes variancián belüli magyarázott variancia aránya mindkét vizsgált szakaszon nagyon hasonló volt. 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. A teljes variancia három változócsoport által nem magyarázott része pedig 75,6% volt (1. ábra). 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%, a mezo-skálájú, a mikro-skálájú változók és a térbeli kovariánsok által együttesen magyarázott varianciarész pedig 9,58% volt. A teljes variancia három változócsoport által nem magyarázott hányada pedig 77,0% volt (1. ábra).

Bár a középhegységi és a dombvidéki szakasz fajkészlete eltérő volt, a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók, valamint a térbeli kovariánsok hasonló relatív szerepet játszottak a két vízfolyástípus méretstruktúrált halállományuk vízfolyásszakaszon belüli eloszlásának kialakításában. Mindkét vízfolyástípus esetén 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, azonban a középhegységi mintavételi szakasznál a mezo- és mikro-skálájú változók együttes hatása jóval nagyobb volt, mint a dombvidéki mintavételi szakasz esetében. Továbbá a dombvidéki vízfolyásnál a tisztán mikroélőhelyi változók hatása nagyobbak bizonyult a mezo- és mikroélőhelyi változók együttes hatásánál, míg a középhegységi esetében éppen az ellenkezőjét tapasztaltuk. Jelentős tisztán térbeli hatást egyik esetben sem mutattunk ki. Noha a mikro-térleptékű hatások nagyobb befolyással voltak a méretstruktúrált halállományok térbeli eloszlására, mint a mezo-térleptékűek, a mikroélőhelyek sokféleségének jelentős részét a vízfolyásszakasz mezo-térleptékű élőhelystruktúrájának heterogenitása alakítja, amire a mezo- és mikro-térskálájú változók együttes varianciahányadának viszonylag magas értékei is utalnak.



1. ábra: A mezo-térskálájú, a mikro-térskálájú és a térbeli kovariánsok fajméretcsoportok 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 varianciahányadánál 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

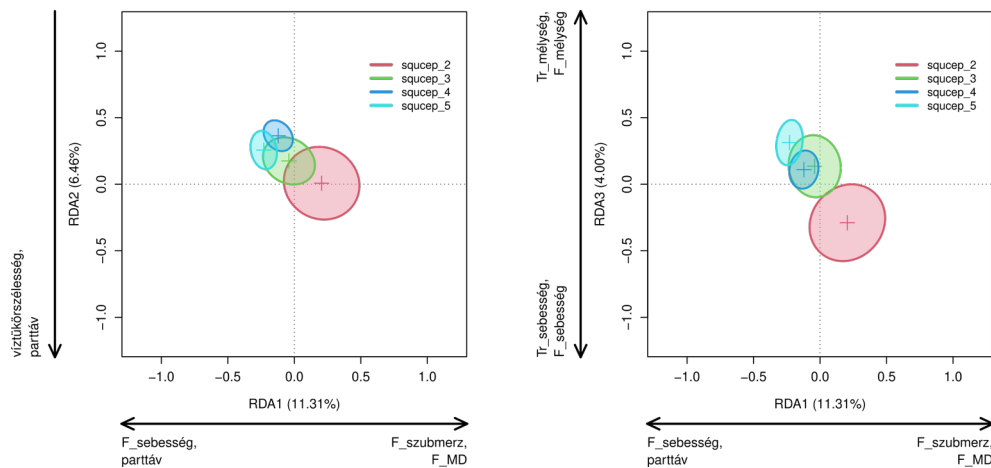
*esetében pedig 23% volt. A varianciarányokat jelölő színek mellett a betűkódok leírása a jelen ábra „a) A teljes variancia felosztásának általános ábrája” részénél található.*

### **3.2.3. Hal–környezet asszociációk, élőhelyi gradiensek**

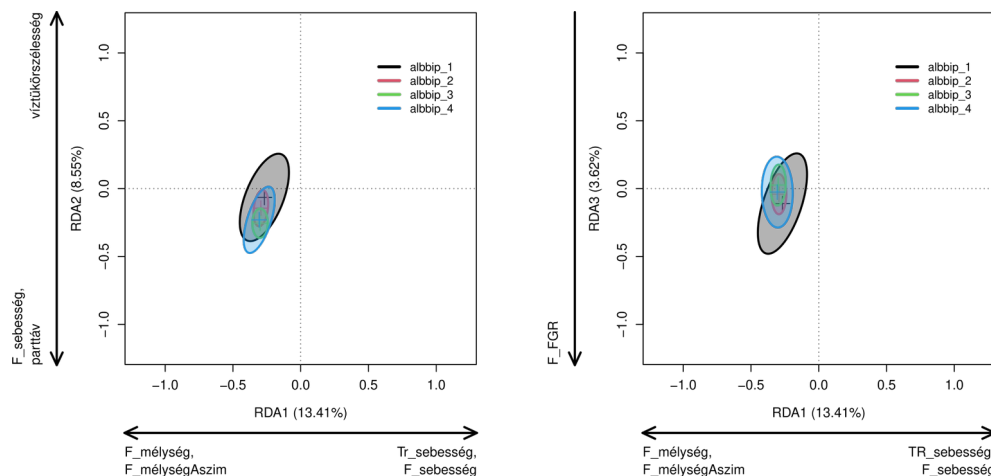
A térbeli kovariánsok hatásának kiszűrése után az élőhelyi változók a teljes variancia 23,7%-át magyarázták Kápolnán (korrigált  $R^2 = 0,175$ ), illetve 28,0%-át Bernecebarátin (korrigált  $R^2 = 0,202$ ). Mindkét helyszínen az RDA1, RDA2 és RDA3 tengelyek voltak szignifikánsnak ( $df = 1$ ;  $4,210 \leq F\text{-statisztika} \leq 15,572$ ;  $0,0002 \leq p\text{-érték} \leq 0,0198$ ). Kápolnán az RDA1 tengely az élőhelyfolt parttól való távolsága és a folton belüli vízsebesség, valamint a folton belüli szubmerz növényzet és 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 kialakításában a mezo- és mikro-skálájú élőhelyi változók egyaránt részt vettek (2. 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 foltbeli vízsebesség, valamint a víztükörszélesség változók alkották. Az RDA3 tengelyen pedig a mikroélőhely-folton belüli finom kavics aljzatfrakció gradiens ábrázolódott (3. ábra).

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. 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. 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 voltak jelentősek. Csupán két olyan élőhelyi változó volt (a mikro-skálájú vízmélység és a parttól való távolság), melyek mindkét vizsgált szakasz méretstruktúrált halegyütteseinek térbeli szerveződése szempontjából meghatározó. A jelentős környezeti változókban való eltérés a két vízfolyásszakasz eltérő jellegéből fakadhat.

Általánosságban mindkét helyszínen sok faj mutatott testméret-függő kapcsolatokat az RDA tengelyekkel, azonban bizonyos fajok tekintetében a fajokon belüli méretcsoportok határozott vagy enyhe szeparációja volt megfigyelhető (2. ábra), míg egyes esetekben egy adott faj minden méretcsoportja hasonló asszociációt mutatott az élőhelyi gradiensek mentén. Azon fajoknál, amelyek több méretcsoporttal rendelkeztek, jellemzően a testméret növekedésével az élőhelyi igényeik fokozatos eltolódását figyeltük meg (2. ábra). Ugyanakkor egyes fajoknál, melyek méretcsoportjai ugyancsak élőhelyi átfedést mutattak, a kisebb méretcsoportok valamivel szélesebb niche-el rendelkeztek az élőhelyi gradiensek mentén és a testméret növekedésével ez a niche szélesség fokozatosan csökkent, így egyfajta niche beszűkülést tapasztaltunk (3. ábra).



2. ábra: Példa a faj-méretcsoportokkal végzett parciális redundanciaanalízis ordinációs ábráira a kápolnai mintavételi helyen. Jelen példa ábrán a fejes domolykó méretcsoportjai láthatók, a méretcsoportok jelölésében található szám a testméret vagy méretcsoport növekedésével növekvő sorrendben van a legkisebbtől (squcep\_2) a legnagyobbig (squcep\_5). A bal oldali ábra a faj-méretcsoportok RDA1 és RDA2 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatja, míg a jobb oldali ábra ugyanazon faj-méretcsoport RDA1 és RDA3 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatja. Az RDA 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 mikr-skálájú változók által alkotott gradienseket jelölik. Mezo-skálájú változók: víztükörszélesség, Tr\_sebesség, Tr\_mélység. Mikro-skálájú változók: parttáv, F\_sebesség, F\_szubmerz, F\_MD, F\_mélység.



3. ábra: Példa a faj-méretcsoportokkal végzett parciális redundanciaanalízis ordinációs ábráira a bernecebaráti mintavételi helyen. Jelen példa ábrán a sujtásos küsz méretcsoportjai láthatók, a méretcsoportok jelölésében található szám a testméret vagy méretcsoport növekedésével növekvő sorrendben van a legkisebbtől (albbip\_1) a legnagyobbig (albbip\_4). A bal oldali ábra a faj-méretcsoportok RDA1 és RDA2 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatja, míg a jobb oldali ábra ugyanazon faj-méretcsoport RDA1 és RDA3 tengelyek alkotta ordinációs térbeli elhelyezkedését mutatja. Az RDA 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 mikr-skálájú változók által alkotott gradienseket jelölik. Mezo-skálájú változók: víztükörszélesség, *Tr\_sebesség*. Mikro-skálájú változók: *parttáv*, *F\_sebesség*, *F\_mélység*, *F\_mélységAszim*, *F\_FGR*.

Mivel mind a középhegységi, mind a dombvidéki kisvízfolyástípusból csupán egy-egy mintavételi szakaszt vizsgáltunk, tehát statisztikai ismétlés nincs az élőhelyekből, ezért jelen eredmények csupán esettanulmánynak tekinthetők. Azonban az eredmények megalapozhatják a kutatás célorientáltabb folytatását.

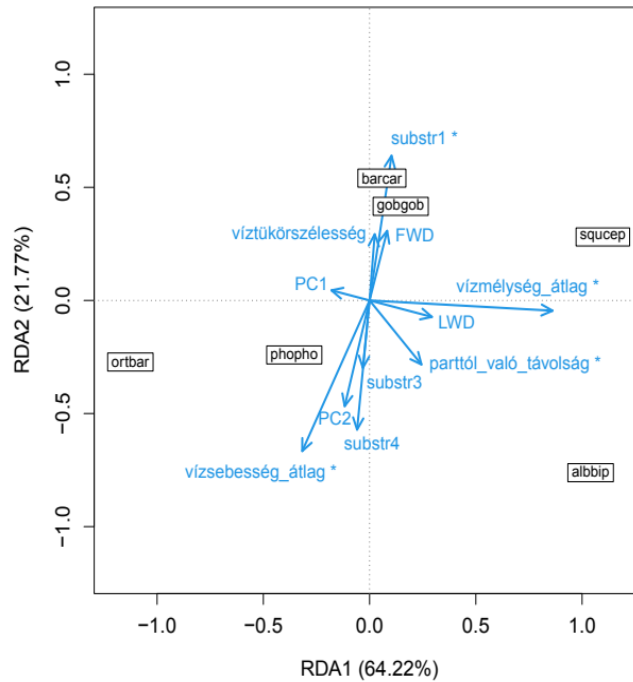
### **3.3. Halak testméret szerinti kapcsolatai az élőhelyi változókkal középhegységi kisvízfolyásokban**

#### **3.3.1. Fajok ordinációs térbeli mintázata**

Az M1 modell esetében a teljes variancia 28,82%-át a mintavételi helyek zavaró hatása, 15,17%-át az élőhelyi változók, és 56,01%-át a reziduálisok adták. A két szignifikáns tengely (RDA1:  $p$ -érték < 0,001;  $df = 1$ ; F-statisztika = 39,831; RDA2:  $p$ -érték < 0,001;  $df = 1$ ; F-statisztika = 13,505) együtt a teljes magyarázott variancia 85,99%-át fejezte ki: az RDA1 a 64,22%-át, míg az RDA2 a 21,77%-át.

A modell szerint szignifikáns élőhelyi változók a vízmélység átlaga, *substr1* aljzatkategória, *partt*ól való távolság és a vízsebesség átlaga voltak. Az RDA1 tengelyhez a vízmélység átlaga ( $r_p = 0,585$ ), míg az RDA2 tengelyhez a vízsebesség átlaga ( $r_p = -0,341$ ) és a *substr1* aljzatkategória ( $r_p = 0,327$ ) kötődött, így az első tengely egy vízmélység, míg a második tengely egy vízsebesség–aljzat gradienst reprezentált.

A fő környezeti gradiensek mentén a halfajok viszonylag jól elkülönültek egymástól: mindkét gradiens mentén három-három csoport látszott. A vízmélység alacsony értékeinél a kövicsík volt, köztes pozícióban a fenékjáró küllő, fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*) és kárpáti márna (*Barbus carpathicus*), míg a vízmélység nagy értékeinél a fejes domolykó és a sujtásos kűsz helyezkedtek el. A vízsebesség–aljzat gradiens mentén a nagy vízsebességű és durvább aljzatú részek felé orientálódott a sujtásos kűsz, közbülső részen a fürge cselle és a kövicsík, és az alacsony vízsebességű és finom aljzatú részeken pedig a fejes domolykó, fenékjáró küllő és a kárpáti márna helyezkedtek el (4. ábra).



4. ábra: A fajokkal végzett M1 modell pRDA ordinációs ábrája. A nyilak az élőhelyi változókat jelölik, a bekeretezett szövegrészek pedig a fajokat. Az élőhelyi változók melletti csillag a változó modell szerinti szignifikanciáját 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 aljzat kategória; substr3: durvakavics aljzat kategória; substr4: durvaszemcsés aljzat kategória. Fajok jelölése: albbip (sujtásos kűsz), barcar (kárpáti márna), gobgob (fenékjáró küllő), ortbar (kövicsík), phopho (füрге cselle), squence (fejes domolykó).

### 3.3.2. Faj-méretcsoportok ordinációs térbeli mintázata

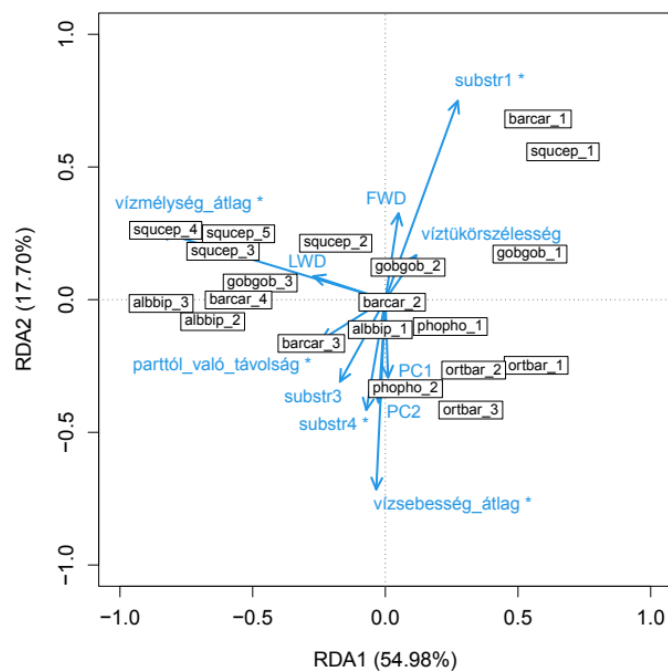
Az M2 modell esetében a teljes variancia 15,72%-át a mintavételi helyek zavaró hatása, 12,53%-át az élőhelyi változók, és 71,75%-át a reziduálisok adták. A két szignifikáns tengely (RDA1:  $p$ -érték  $< 0,001$ ;  $df = 1$ ; F-statisztika = 21,505; RDA2:  $p$ -érték  $< 0,001$ ;  $df = 1$ ; F-statisztika = 6,923) együtt a teljes magyarázott variancia 72,68%-át fedte le: az RDA1 54,98%-át, míg az RDA2 a 17,70%-át.

A modell szerint szignifikáns élőhelyi változók a vízmélység átlaga, a substr1 és substr4 aljzat kategóriák, parttól való távolság és a vízsebesség átlaga voltak. Az RDA1 tengelyhez a vízmélység átlaga ( $r_p = -0,701$ ), míg az RDA2 tengelyhez a vízsebesség átlaga ( $r_p = -0,450$ ) és a substr1 aljzat kategória ( $r_p = 0,471$ ) kötődött, így az első tengely egy vízmélység, míg a második tengely egy vízsebesség–aljzat gradienst reprezentált.

A legtöbb faj esetében a legkisebb méretcsoportok a vízmélység gradiens alacsonyabb értékeinél helyezkedtek el, míg a legnagyobb méretcsoportok a gradiens magasabb értékei felé orientálódtak. A közbülső méretcsoportok pedig a legkisebb és a legnagyobb méretcsoportok között voltak. A gradiens alacsony vízmélységű pólusánál helyezkedett el a kárpáti márna, a fejes domolykó, a fenékjáró küllő és a kövicsík fajok legkisebb

méretcsoportja. A fűrge cselle és a sujtásos küsz legkisebb méretcsoportja a gradiens mentén a többi faj legkisebbjeihez képest valamelyest a mélyebb vizek felé orientálódott, a legnagyobb vízmélység értékeknél pedig a fejes domolykó, a kárpáti márna, a fenékjáró küllő és a sujtásos küsz fajok legnagyobb méretcsoportjai helyezkedtek el. A mintázat alól kivételt jelentett a kövicsík és a fűrge cselle, mivel a kis és nagy méretcsoportjaik egymáshoz közel helyezkedtek el a vízmélység gradiens mentén. A vízsebesség–aljzat gradiens mentén pedig inkább a különböző fajok legkisebb méretcsoportjai különültek el egymástól. Az alacsony vízsebesség és finom aljzat felé orientálódott a kárpáti márna, fejes domolykó legkisebb méretcsoportja, a fenékjáró küllő legkisebb egyedei már valamelyest a nagyobb vízsebesség és kissé durvább aljzat felé húzódtak, de még az előbb említett két fajhoz állt közelebb, a fűrge cselle és a sujtásos küsz legkisebb méretcsoportja már a gradiens közbülső pozíciójánál helyezkedett el. A kövicsík legkisebb egyedei pedig a gradiens nagyobb vízsebességű és durvább aljzatú pólusánál helyezkedtek el (5. ábra).

Az eredmények alapján a középhegységi kisvízfolyások halegyütteseinek mikroélőhelyhasználatát befolyásoló kulcsváltozók a vízmélység, a vízsebesség és az aljzatösszetétel, amelyek a medermorfológiai sajátosságokból eredő fizikai élőhely-struktúrát tükrözik. Az élőhelyhasználatot előrejelző élőhelyi változók lényegében ugyanazok voltak függetlenül attól, hogy figyelembe vettük-e az egyedek testméretét vagy sem, azonban a testméret szerinti megközelítés lényegesen árnyaltabb mintázatot tárt fel.



5. ábra: A faj-méretcsoportokkal végzett M2 modell *p*RDA ordinációs ábrája. A nyilak az élőhelyi változókat jelöli, a bekeretezett szövegrész pedig a fajokat. Az élőhelyi változók melletti csillag a változó modell szerinti szignifikanciáját 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 aljzat kategória; substr3: durvakavics aljzat kategória; substr4: durvaszemcsés aljzat kategória. Fajok jelölése:

*albbip (sujtásos küsz), barcar (kárpáti márna), gobgob (fenékjáró küllő), ortbar (kövicsík), phopho (füрге cselle), squence (fejes domolykó). A faj-méretcsoportok jelöléseiben lévő szám a testméret növekedésével nő, vagyis a legkisebb méretcsoporttól (pl. squence\_1) a legnagyobb méretcsoportig (pl. squence\_5).*

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

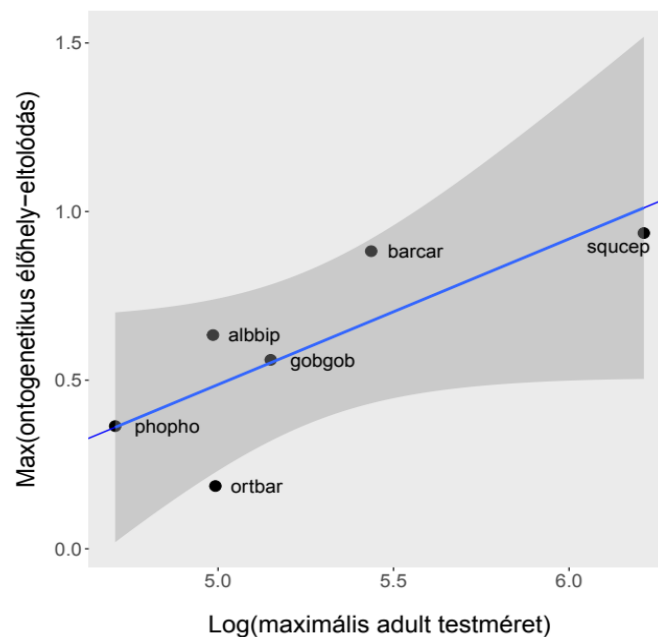
Általánosságban véve a fajon belüli ontogenetikus mikroélőhely-eltolódás legnagyobb mértéke a fajok legkisebb és az azt követő méretcsoport közötti testméret átmenetnél mutatkozott. Az élőhelyváltás mértéke csökkent a következő ontogenetikus méretcsoport átmenetnél, azaz a második méretcsoportból a harmadikba történő átmenetnél (1. táblázat). 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.

*1. 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 testméretük növekedése okán a második méretcsoportba való „átlépés” és ezzel együtt a második méretcsoport által kedvelt 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	<b>0,936</b>	0,428	0,218	0,265
kárpáti márna	<b>0,883</b>	0,342	0,348	NA
kövicsík	<b>0,186</b>	0,151	NA	NA
sujtásos küsz	<b>0,634</b>	0,199	NA	NA
fenékjáró küllő	0,462	<b>0,560</b>	NA	NA
füрге cselle	<b>0,364</b>	NA	NA	NA

A fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás maximális értéke trendszerűen nagyobb értékeket mutatott azoknál a halfajoknál, amelyeknek nagyobb volt a felnőttkori maximális testmérete. A kapcsolat azonban statisztikailag nem volt szignifikáns (F-statisztika = 6,524; df = 4; p-érték = 0,063; korrigált R<sup>2</sup>-érték = 0,525). A modell által becsült egyenes egyenlete:  $Y = -1,6733 + 0,4321 \times \log(X)$  (6. ábra). Az ontogenetikus élőhelyváltás mértéke és a fajok felnőttkori maximális testmérete közötti összefüggés arra utalhat, hogy a növekedési stratégia és a viselkedéses adaptációk (pl. bentikus vs. pelágikus életmód) együttesen alakítják az élőhelyhasználati mintázatokat. Megjegyezzük, hogy mivel 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.



6. ábra: A fajon belüli ontogenetikus élőhely-eltolódás maximuma a fajok maximális adult testméretének függvényében. A kék vonal a lineáris modell által becsült várható érték (átlag), a szürke 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). Fajok jelölése: albbip (sujtásos kűsz), barcar (kárpáti márna), gobgob (fenékjáró küllő), ortbar (kövicsík), phopho (füрге cselle), squence (fejes domolykó).

## 4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

### 4.1. Hosszútávú faunisztikai adatgyűjtés és a monitorozási rendszer kialakításának jelentősége

A megfelelően megtervezett és végrehajtott monitorozás rávilágíthat a víztestek halfaunájának változásaira. 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. A monitorozási rendszert kiegészítheti a faunaintegrítási 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). Az integrítási pontérték felhívhatja a figyelmet egy-egy valamilyen szempontból „problémás” fajra, ezáltal a természetvédelmi szakemberek fókuszába kerülve a gyakorlatban célzott természetvédelmi intézkedések kidolgozását segítheti.

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

Eredményeink szerint a vízfolyástípustól függetlenül mind a mikroélőhelyi változók, mind a mikro- és mezoélőhelyi változók általi együttes közös hatás nagyobb szerepet játszott 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 térszálajától egy adott kisvízfolyásszakaszon belül. A mezo- és mikro-térléptékű környezeti tényezők hatása jellemzően hierarchikus: a mezo-térléptéken értelmezett élőhelyi tulajdonságok behatárolják azt, hogy az adott keresztmetszelyben milyen mikroélőhelyi tulajdonságok alakulhatnak ki. Más szavakkal, bár a mikroélőhelyi jellemzők közvetlenül befolyásolhatják a halak tartózkodási helyének megválasztását az egyedek faji hovatartozása és testméretük függvényében, a mikro-szintű élőhelyek variabilitásának jelentős része alapvetően a vízfolyásszakasz mezoszintű jellemzőiből ered.

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 a doktori kutatástól független korábbi kutatások eredményeivel, úgy tűnik, hogy ezeknek az élőhelyi változóknak a fajegyüttes-szerkezetre irányuló mintázatkialakító jelentősége térléptéktől függetlenül érvényesül, tehát e három kulcsváltozó univerzális prediktora lehet a folyóvízi halak élőhelyhasználatának több térszálán is. A testméret szerinti elemzés tovább finomította e kapcsolatok értelmezését, és rávilágított arra, hogy a különböző méretcsoportok – különösen a fiatal, első életévükben járó egyedek – élőhelyigényei jelentősen eltérhetnek a felnőttektől. 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 minél sokfélebb, annál inkább

támogatja az egyedek életciklusának teljes körű végbemenetelét a kedvező életfeltételek révén. 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.

Az éghajlatváltozás szélsőséges időjárási eseményei és más közvetlen emberi hatások is veszélyeztetik a középhegységi és dombvidéki kisvízfolyások halegyüttesinek biológiai integritását. Ezen események súlyossága fokozódhat ha a mederbeli fizikai élőhelystruktúra homogén. 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 hidro-geomorfológiai 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 őshonos fák előnyben részesítésével. 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 funkciójának betöltését felül kell vizsgálni, ha lehetséges azokat elbontani, vagy a halak számára átjárhatóbb műtárgyakra, például surrantókra cserélni.

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.

## 5. 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, szívárványos 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 fajok 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 aljzatösszetétel 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.

## 6. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT PUBLIKÁCIÓK

- 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 mikroélőhely-használata. *Pisces Hungarici* 12: 111–122.