



Vándorlási folyamatok jelentősége vízfolyások halegyütteseinek szerveződésében

Egyetemi doktori (Ph.D.) értekezés

Czeglédi István

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex, egyetemi docens
Dr. Erős Tibor, tudományos főmunkatárs

Debreceni Egyetem
Természettudományi Doktori Tanács
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2016

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (Ph.D.) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2016-04-13

.....
Czeplédi István
jelölt

Tanúsítom, hogy Czeplédi István doktorjelölt 2012-2015 között a fent megnevezett Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2016-04-13

.....
Dr. Nagy Sándor Alex
témavezető

Tanúsítom, hogy Czeplédi István doktorjelölt 2012-2015 között a fent megnevezett Doktori Iskola Hidrobiológia programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2016-04-13

.....
Dr. Erős Tibor
témavezető

Vándorlási folyamatok jelentősége vízfolyások halegyütteseinek
szerveződésében

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében,
Környezettudomány tudományágban

Írta: *Czeplédi István* okleveles biológus/hidrobiológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Hidrobiológia programjának keretében.

Témavezetők: Dr. Nagy Sándor Alex
Dr. Erős Tibor

A doktori szigorlati bizottság:

elnök:	Dr. Vasas Gábor	
tagok:	Dr. Grigorszky István	
	Dr. Kiss Béla	

A doktori szigorlat időpontja: 2016. február 12.

Az értekezés bírálói:

Dr. Simon Edina	
Dr. Várbíró Gábor	

A bírálóbizottság:

elnök:	Dr.
tagok:	Dr.
	Dr.
	Dr.
	Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 200... .

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
2. Célkitűzések	9
3. Irodalmi áttekintés	11
3.1. A vándorlási folyamatok és térbeli tényezők jelentősége vízfolyások halegyütteseinek szerveződésében	11
3.2. A halak migrációs folyamatainak napszakos dinamikai vízfolyásokban	15
3.3. Kolonizációs folyamatok jelentősége vízfolyások halegyütteseinek szerveződésében	18
3.3.1. A vörösiszap-szennyezés a Marcalon	22
4. Anyag és módszer	24
4.1. A Marcal folyó és a vizsgált mellékvízfolyások vízgyűjtőjének jellemzése ..	24
4.2. A mintavételi elrendezés és a mintavételi módszerek	29
4.2.1. A mellékvízfolyások halegyütteseinek felmérése különböző térbeli szinteken	29
4.2.2. A halegyüttesek napszakos dinamikájának vizsgálata egy síkvidéki kisvízfolyásban	33
4.2.3. A halállomány rekolonizációjának vizsgálata a Marcal vörösiszap- szennyezése után	35
4.3. Az adatelemzés során alkalmazott statisztikai módszerek	41
4.3.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán	41
4.3.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikai egy síkvidéki kisvízfolyásban	44
4.3.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap- szennyezést követően	45
5. Eredmények	49
5.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán	49
5.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikai egy síkvidéki kisvízfolyásban	59

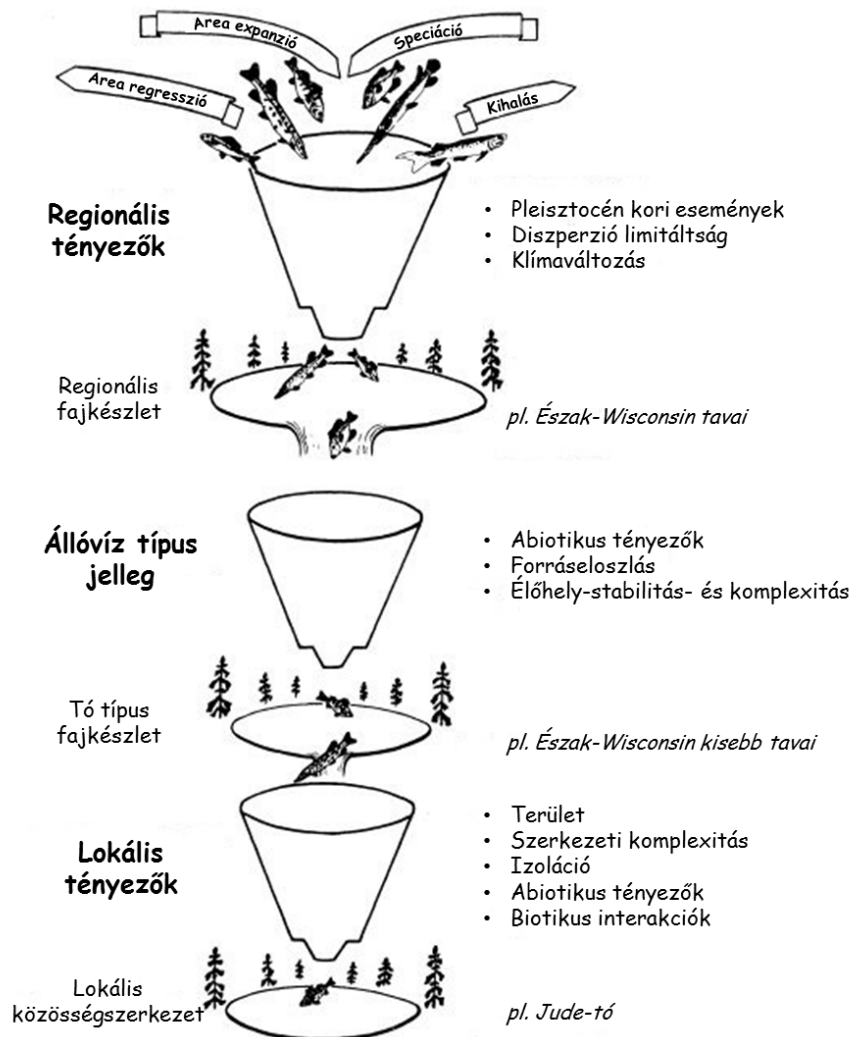
5.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap- szennyezést követően	66
6. Diskusszió	74
6.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán	74
6.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikái egy síkvidéki kisvízfolyásban.....	79
6.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap- szennyezést követően	83
7. Új tudományos eredmények.....	91
8. Összefoglalás	93
9. Summary	99
10. Köszönetnyilvánítás	105
11. Függelékek	106
12. Irodalomjegyzék	108
13. Tudományos tevékenység jegyzéke.....	123

1. Bevezetés

A Föld biodiverzitásának csökkenése napjainkban minden eddiginél aggasztóbb mértékű (Sala et al. 2000, Cardinale et al. 2012). Elsősorban összetett eredetű emberi tevékenységek hatására fajok (sőt magasabb rendszertani kategóriák) sokasága tűnik el bolygónk felszínéről, gyakran anélkül, hogy valaha is tudomást szereztünk volna létezésükről. Bár a biodiverzitás csökkenésének kutatása és a fajok kihalási ütemének mérséklése elsősorban szárazföldi (terresztris) élőhelyeken valósul meg (Allan & Flecker 1993, Rundle et al. 2000), az emberiség természetátalakító tevékenysége a vízi ökoszisztémákra is jelentős mértékű hatással van (Dudgeon et al. 2006). Különösen igaz ez az édesvízi rendszerek esetében, melyek igen nagymértékben vannak kitéve humán eredetű behatásoknak (Saunders et al. 2002, Clavero et al. 2004). Az elsősorban vízfolyásokat érintő vízszabályozási beavatkozások mellett (pl. vízlépcsők építése), a kémiai eredetű szennyezések, illetve az idegenhonos fajok megjelenése és terjedése jelentik a legnagyobb veszélyt az adott víztest élővilágára (Niemi et al. 1990, Allen & Flecker 1993, Kati et al. 2015). Az élőhelyek ökológiai állapot leromlásának megállítása (ezen keresztül pedig a biológiai sokféleség csökkenésének megfékezése) érdekében tudományosan megalapozott természetvédelmi kezelésekre van szükség, melyek végrehajtásához és fejlesztéséhez nélkülözhetetlen a természetes élőlényközösségek szerveződésének minél pontosabb megismerése, illetve azok tér- és időbeli változékonyságának kutatása.

A klasszikus közösségökológiai modellek elsősorban a lokális szabályozó tényezők jelentőségét hangsúlyozzák vízfolyások élőlényközösségeinek szerveződésében (Vanotte 1980, Schlosser 1982, Power et al. 1985, Poff & Ward 1990). E tényezőkön belül egyaránt

meghatározó szerepe van az adott élettér élőhelyi tulajdonságainak (minden abiotikus [pl. élőhelyméret, hőmérséklet] és biotikus [növényborítottság] tulajdonság, mely meghatározza a halegyüttesek szerveződését), illetve az egyes fajok közötti biotikus kölcsönhatásoknak, melyek legfontosabb típusai a kompetíció és a predáció. A közösségek kialakulásában, fenntartásában és szabályozásában azonban nem csupán a lokális tényezők, hanem a nagyobb léptékű (pl. regionális, táji, globális) térbeli és időbeli tényezők (folyamatok) is egyaránt meghatározó jelleggel bírnak (1. ábra) (Cornell & Lawton 1992, Angermeier & Winston 1998, Huston 1999, Jackson et al. 2001, Cottenie 2005).



1. ábra: Különböző térbeli és időbeli léptékű tényezők halegyüttesek kialakulására és fenntartására gyakorolt hatása észak-amerikai tavak példáján (Tonn et al. 1990 nyomán)

A nagyobb tér- és időbeli léptékű kutatások elsődleges céljai között szerepel az élőhelyen belüli folyamatok kutatása mellett, az élőhelyek közötti kapcsolatok vizsgálata. Az élőhelyek közötti kapcsolatok legfontosabb meghatározói az adott élettér topológiai helye a tájban és a közöttük levő, ún. mátrix élőhelyek jellemvonásai (Erős & Grant 2015), valamint a fajok vándorlását befolyásoló tényezők (pl. vízhőmérséklet, barrierek, kompetítorok jelenléte).

A vándorlási folyamatokat meghatározó tényezők közül a legjelentősebbek közé tartoznak a vándorlást akadályozó barrierek. Különösen igaz ez vízi ökoszisztémákban, ahol az élőlények mozgási tere a teresztris rendszerekkel szemben a körülhatárolt víztérre korlátozódik. A különböző vizekben lévő barrierek kialakulásáért felelős tényezők lehetnek természetes (pl. bedőlt fa, kiszáradt vízfolyásszakasz, hódgát) vagy pedig antropogén (pl. duzzasztók, kisvízfolyásokon létesített halastavak) eredetűek. Jelenlétük az egyes ökoszisztémákban általában azon élőlények életmenetét befolyásolja leginkább, melyek a különböző életstádiumokban eltérő élőhelyeket keresnek fel és ehhez hosszabb utakat kell megtenniük (Brown and Mackay 1995, Swanberg 1997). Hazai vízfolyásokban elsősorban ember által létesített barrierek felelősek az élőhelyi fragmentáció kialakulásáért. Jó példa erre a különböző céllal létesített duzzasztók és eséscsökkentő műtárgyak, melyek átjárhatatlanságuknál fogva megakadályozzák az egymástól elszigetelt halak populációinak találkozását vagy a szaporodási helyek elérését (1. kép). Az emberi hatások által okozott élőhelyi fragmentáció és a barrierek létesítése tehát a populációk túlélési esélyeit jelentős mértékben csökkenthetik (Rieman & Dunham 2000) azáltal, hogy az egyedek teljes életciklusuk során nem képesek elérni azokat a kritikus élőhelyeket, melyek szükségesek a populációk hosszantartó fennmaradásához (Schlosser 1995).



1. kép: Eséscsökkentő műtárgy a Tarnán. A halak felfelé történő vándorlása nem lehetséges ekkora vízállásnál. Fotó: Dr. Sály Péter

Ahhoz, hogy az élőlények vándorlási és terjedési folyamatait, illetve az ezt gátló tényezők hatásait pontosabban megérthessük, szükséges kiemelnünk és tisztáznunk a lényegesebb vándorlási formákat, még akkor is, ha azokat az eltérő szerzők különböző aspektusokban használják (Szentesi & Török 1997).

A legfontosabb típusok:

- Diszperzió: a térbeli szétterjedést, az egyedek egymástól való eltávolodását jelenti általában meghatározott irány nélkül.
- Migráció: a populáció egyedei (vagy azok egy része) időlegesen vagy véglegesen új élőhelyre kerülnek (Begon et al. 1986) és a vándorlás sokszor két élőhely között rendszeresen történik. A migráció egy speciális típusa lehet a transzlokáció, mely során a populáció egészének áthelyeződése történik egy másik élőhelyre (pl. vándorló madarak).
- Kolonizáció: új területek meghódítását vagy a korábban elfoglalt élőhelyek kihalás utáni újranépesítését jelenti.

A továbbiakban e fogalmakat az itt leírtaknak megfelelően használom.

A tájökológiai kutatásokban, illetve a metapopulációk működésének tanulmányozásában egyaránt kulcsszerep jut az élőlények vándorlási folyamatainak (Taylor et al. 1993, Leibold et al. 2004). Táji szinten a vándorlási folyamatok meghatározzák a nyelő „sink” populációk fennmaradásának esélyeit (Dias 1996), a populációk foltok közötti interakcióit és keveredését, illetve a mozaikszerűen elhelyezkedő források kihasználásának mértékét (McIntyre & Wiens 1999). A lokális tényezők mellett a regionális és táji folyamatok jelentőségét egyaránt felölelő kutatások előretörésével előtérbe került a vándorlási folyamatoknak a biodiverzitás fenntartásában betöltött és lokális élőlényközösségekre gyakorolt hatásainak szerepe (Kerr et al. 2002, Davidson et al. 2004). Kérdés ugyanis, hogy a lokálisan tapasztalható diverzitás értékek, valamint a közösségek jellemzése során használt változók (pl. előfordulási adatok, abundancia viszonyok) mennyiben befolyásoltak az élőhelyi tulajdonságok és biotikus kölcsönhatások által, illetve mekkora mértékben határozzák meg azokat a vándorlási folyamatok. A migrációs és diszperziós folyamatok táji szemléletű kutatása kapcsán fontos kiemelni, hogy az egyes élőhelyfoltok közötti vándorlási folyamatok meghatározottak a táj jellemzői által (Gustafson & Gardner 1996, Tischendorf & Fahrig 2000). Dunning et al. (1992) szerint az egyes fajok biológiai tulajdonságai és sajátosságai mellett a foltok közötti távolság a legfontosabb tényező, mely befolyásolja a források elérhetőségét. Taylor et al. (1993) az elméletet továbbfejlesztve rávilágít, hogy a távolság mellett kiemelkedő szerepe van a foltok közötti útvonalak átjárhatóságának is.

Vízfolyásokban a regionális és táji folyamatokat (tényezőket) figyelembe vevő tanulmányok a legtöbb esetben egész vízfolyáshálózatokat és vízgyűjtőket vesznek vizsgálatuk alapjául (pl. Heino 2002, Grenouillet et

al. 2004, Hitt & Angermeier 2008a). Az ilyen kutatások fontos részét képezi az egyes vízfolyások közötti kapcsolatok közösségszerveződésben betöltött szerepének vizsgálata (pl. Beckmann et al. 2005, Hitt & Angermeier 2008b). Ezek elsősorban a vízfolyásokban előforduló élőlényközösségek szerveződésének térbeli függőségeit (Grenouillet et al. 2004, Erős & Schmera 2010, Czeglédi et al. 2014b, 2016a), valamint az élőhelyek közötti vándorlási folyamatok vizsgálatát tűzték ki célul (Hohausová et al. 2003, Beckmann et al. 2005, Thornbrugh & Gido 2010, Czeglédi et al. 2014a, 2016b). Számos publikáció számol be a vízfolyáshálózatok szerkezete által meghatározott, eltérő fajokhoz tartozó populációkat érintő vándorlási szokásokat illetően (pl. Osborne and Wiley 1992, Lowe & Bolger 2002), melyek pontosabb megértése nélkülözhetetlen például a különböző természetes vagy humán eredetű zavarások utáni rekolonizációs folyamatok tanulmányozásában (Erős et al. 2015).

Összességében elmondható tehát, hogy az élőlényközösségek szerveződésében a lokális és a nagyobb térléptékű folyamatok – így az élőlények vándorlásai is – jelentős szerepet játszanak. Következésképpen az egyes élőhelyfoltok belső tulajdonságainak fenntartása és rehabilitációja mellett, a hatékonyabb természetvédelmi eljárások fejlesztésében, a közösségszerveződés térbeli variabilitásának és függőségeinek szélesebb körű ismerete, illetve a vízfolyások közötti vándorlási útvonalak, ezáltal pedig az egymáshoz kapcsolódó vízfolyások közötti összeköttetések folytonosságának fenntartása kulcsfontosságú (Morita & Yamamoto 2002, Limburg & Waldman 2009).

Bár a vándorlási folyamatok jelentőségének kutatása egyre nagyobb hangsúlyt kap az ökológiában, tényleges szerepe a közösségek szerveződésében még nem kellően ismert, különösen vízfolyásokban (Erős & Grant, 2015, Heino et al., 2015). Doktori értekezésemben ezért vízfolyások

halegyütteseinek térbeli és időbeli szerveződését, valamint a halak főfolyó és mellékvízfolyások közötti vándorlási dinamikáit vizsgáltam a Marcal vízgyűjtőjén, különös tekintettel a kisvízfolyások halegyütteseinek szerkezetét meghatározó térbeli tényezőkre, illetve a Marcal vörösiszap-szennyezés utáni rekolonizációjára.

2. Célkitűzések

Munkám során halak vándorlási folyamatainak időbeli és térbeli dinamikáját vizsgáltam folyó-mellékvízfolyás kapcsolatrendszerekben, kitérve a súlyos természeti katasztrófát szenvedett Marcal folyó halak általi rekolonizációjára is. A vizsgálatok három fő kérdéscsoport köré épülnek, melyek a következők:

- 1) Hogyan határozzák meg a főfolyóból a befolyóba történő migrációs folyamatok és a mellékvízfolyások torkolati szakaszainak környezeti szűrő szerepe a befolyók halegyütteseinek szerkezetét, illetve tér és időbeli dinamikáit?
 - Melyek a legfontosabb térbeli léptékek, amelyek meghatározzák a halegyüttesek szerveződését mellékvízfolyások torkolati szakaszain?
 - Hogyan változik a befolyók halegyütteseinek szerkezete a torkolattól vett távolság függvényében?
- 2) Vannak-e napszakos különbségek egy folyóba torkolló kisvízfolyás halegyütteseinek szerkezetében?
 - Hogyan határozza meg a mintavételi hely mellékvízfolyáson belüli térbeli pozíciója az esetleges napszakos dinamikát?

Tudomásom szerint vizsgálatom nemzetközi szinten is az első, mely egy kisvízfolyás halegyütteseinek napszakos dinamikáját vizsgálja a mintavételi szakasz térbeli pozíciójának függvényében.

- 3) A súlyos természeti katasztrófát szenvedett Marcal folyó esetében hogyan zajlott a halak természetes úton történő visszatelepülése a szennyezés utáni első három évben?

- Hogyan változott a rekolonizáció sebessége az egyes taxonómiai és funkcionális csoportok között?
- Hogyan határozta meg a mintavételi hely vízfolyáson belüli térbeli pozíciója a rekolonizáció sebességét, illetve a visszatelepülő halegyüttesek összetételét és abundancia viszonyait?

Az elvégzett vizsgálatok eredményei hatékonyabb természetvédelmi eljárások fejlesztéséhez járulhatnak hozzá, illetve alapvető ökológiai kérdések megválaszolását segíthetik elő.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. A vándorlási folyamatok és térbeli tényezők jelentősége vízfolyások halegyütteseinek szerveződésében

A halak vándorlási szokásait vizsgáló tanulmányok döntő többsége a szaporodási időszakban bekövetkező migrációs folyamatokkal foglalkozik (Hall 1972, Schlosser 1982). A nagyobb folyókból számos halfaj vándorol ívni a kisebb vízfolyásokba, ahol az ikra, a kikelő lárva, illetve ivadék megfelelő, a ragadozóknak kevésbé kitett nevelkedési területet találhat (Schlosser 1995). Az ívőhelyek felé történő migrációs folyamatokon túl a halak helyváltoztatását elsősorban a táplálkozási helyek felkeresése, a lokálisan alkalmatlanná váló élőhelyfeltok elhagyása (pl. predátor megjelenése, kémiai szennyezés), illetve új területek kolonizálása indukálja (Schlosser 1990, Fagan 2002). Nagyobb vízfolyások esetében, ahol nem csak a hosszirányú, hanem az oldalirányú kapcsolatok is számottevő jelentőséggel bírnak, számos tanulmány írja le a halak időszakosan (döntően diurnálisan) történő laterális irányú habitatváltásait (Sanders 1992, Copp & Jurajda 1993, Arrington & Winemiller 2003, Erős et al. 2008). A különböző migrációs folyamatokat tekintve, az elmozdulás irányának szempontjából a harmadik típusnak a víztestben vertikálisan történő vándorlási folyamatok számítanak, melyeket édesvízi ökoszisztémákat figyelembe véve elsősorban állóvízi rendszerekben vizsgáltak (Neverman & Wurtsbaugh 1994, Appenzeller & Leggett 1995).

A regionális folyamatok megértésében kiemelt szerep jut a vízfolyások között végbemenő időszakos migrációk és habitatváltások tanulmányozásának. Míg kisebb térbeli skálán (pl. mezohabitat feltok között) a migrációs folyamatok a pillanatnyi túlélési esély növelését és a források kihasználásának maximalizálását teszik lehetővé (Gowan & Fausch 2002),

addig a nagyobb skálákon a kis létszámú populációk összeomlásának megfékezése, a különböző életstádiumban lévő egyedek élőhely keresése, illetve a még el nem foglalt foltok kolonizációja válik meghatározóvá (Peterson & Bayley 1993, Northcote 1997). Regionális skálán a nagyobb folyókból (főfolyó) kisebb befolyókba, és e mellékvízfolyásokból főfolyóba történő migrációs folyamatok meghatározó jelentőséggel bírnak a fajkompozíciót illetően (Gorman 1986, Osborne & Wiley 1992, Hitt and Angermeier 2008b), illetve csökkentik a halegyüttesek szenzitivitását és függőségét a lokális szabályozó tényezőkkel szemben (Angermeier & Schlosser 1989, Hitt & Angermeier 2008b). E vándorlási és terjedési folyamatok az emberi hatásokon túl azonban nagymértékben befolyásoltak a vízfolyáshálózat szerkezete, a különböző vízfolyások mérete és az összeköttetések száma által (Campbell-Grant et al. 2007). Az egyes vízfolyások összekapcsoltságának következtében például az egymással kapcsolatban álló vízfolyások fajösszetétele általában hasonlóbb egymáshoz, mint azokhoz, melyekhez nem kapcsolódnak közvetlenül (pozitív autokorreláció, Wilkinson & Edds 2001, Grenouillet et al. 2004). Másrésről azok a kisvízfolyás-szakaszok, melyek közelebb helyezkednek el egy nagyobb vízfolyáshoz vagy főfolyóhoz általában több fajjal rendelkeznek, mint a hasonló méretű, de a főfolyóhoz való kapcsolattal nem rendelkező kisvízfolyás-szakaszok (Osborne & Wiley 1992, Smith and Kraft 2005, Hitt and Angermeier 2006). Az elmélet ellentmond a korábban Vanotte et al. (1980) által kifejlesztett River Continuum Concept (RCC) elméletnek, mely elsősorban a lokális szabályozó tényezők és főleg az adott vízfolyás méretének (mederszélesség, vízmélység) jelentőségét hangsúlyozza. Az RCC szerint az azonos régióban lévő hasonló méretű vízfolyások közösségei hasonlóbbak egymáshoz, míg a regionális folyamatok szerepét előtérbe helyező tanulmányok szerint két azonos méretű vízfolyás élőlényközösségei

is nagymértékben különbözhetnek a vízgyűjtőn belüli pozíció és a más vízfolyásokhoz való kapcsolatok mértékétől függően (Hitt & Angermeier 2008a). A térbeli tényezők jelentőségét tovább hangsúlyozva Fagan (2002) rámutat, hogy a vízgyűjtőn elfoglalt térbeli pozíció befolyásolhatja az adott élőhelyen élő populációk bevándorlási és kihalási dinamikáját. Franssen et al. (2006) például kimutatta, hogy a bevándorlási ráta magasabb lehet olyan élőhelyi foltokban, melyek a vízgyűjtő alsóbb szakaszain helyezkednek el, ugyanakkor a felsőbb szakaszokon és azokon a helyeken, melyek izoláltabbak más vízfolyásoktól a kihalási ráta lehet a magasabb. A halegyüttesek szerveződésében ezért a vízfolyások átjárhatósága mellett jelentős szerepe van a mintavételi hely vízgyűjtőn belüli pozíciójának is (Thornbrugh & Gido 2010, Erős et al. 2011). Ezen regionális tényezők azonban nem csupán a lokális fajszámot és abundancia viszonyokat befolyásolják, hanem a halegyüttesek időbeli változékonyságát is (Schaefer & Kerfoot 2004). Általánosságban elmondható, hogy a folyókba torkolló kisebb vízfolyások torkolati szakaszain időben változékonyságban gazdag halegyüttesek találhatók, mint a vízfolyások felsőbb szakaszain (Erős & Schmera 2010, Roberts & Hitt 2010). A tendencia elsősorban a halak élőhelyhasználati szokásaival hozható összefüggésbe és két fontosabb tényezővel magyarázható. Egyrészt, a vízfolyások alsóbb szakaszai stabilabb környezeti feltételeket és térben heterogénebb élőhelyeket biztosítanak a halak számára. E vízfolyásszakaszok így kedvezőbb élőhelyet nyújthatnak a potenciális kolonizálók számára, míg a felsőbb szakaszok ennél jóval változékonyságban gazdag tulajdonságokkal rendelkeznek (pl. áramlási viszonyok drasztikus változékonysága) (Schlosser 1982, Taylor & Warren 2001). Másrészt a főfolyóban előforduló halak gyakran csak időszakosan használják a mellékvízfolyások torkolati szakaszát (pl. menedékként ragadozók elől), azonban nem vándorolnak tovább a vízfolyások felsőbb szakaszaira.

A már említett regionális tényezőkön, illetve az egyes vízfolyások között végbemenő vándorlási folyamatokat meghatározó tér és időbeli tényezőkön túl, a migrációs folyamatokat alapvetően meghatározzák a két vízfolyás kapcsolódási pontjainak élőhelyi tulajdonságai (pl. vízmélység, növényborítottság). A vízfolyások találkozásánál kialakuló torkolati szakaszok a vízi ökoszisztémák egyik legismertebb szegély élőhelyeinek (ökoton) számítanak (Ward & Wiens 2001). A főfolyóhoz viszonyítva a befolyók torkolati szakaszain ugyanis gyakran igen jelentős különbségek tapasztalhatóak az élőhelyi tulajdonságok (pl. mederszélesség, vízmélység, vízsebesség) értékeiben (Rice et al. 2008). A csökkenő mederszélesség és a vízmélység számos faj vándorlását korlátozhatja. A főfolyóból a mellékvízfolyásokba történő migrációs folyamatok elsődleges kérdései közé tartozik annak megismerése, hogy mely fajok használják a befolyókat, mint időszakos élőhelyeket, azaz mely fajok képesek átjutni a befolyók torkolati szakaszain, mint ún. környezeti szűrőkön. Thornbrugh & Gido (2010) például jelentős változásokat mutatott ki egy főfolyó és a folyó mellékvízfolyásainak halállományai között (igazolva a torkolati szakaszok környezeti szűrő szerepét), majd a befolyókon felfelé haladva a halfauna grádiens szerű változását írták le, azaz a már mellékvízfolyásokba jutott halaknak csak egy meghatározott része folytatta vándorlását a forrás irányába. A vízgyűjtők egészét tekintve a vízfolyások torkolati szakaszai tehát kis térbeli kiterjedésük ellenére jelentős mértékben határozhatják meg a vízfolyások halegyütteseinek szerkezetét. Ennek ellenére hiányos ismeretekkel rendelkezünk a főfolyó és mellékfolyók között lejátszódó vándorlási folyamatokat, a torkolati szakaszok környezeti szűrő szerepét, illetve a kisvízfolyások torkolati szakaszán előforduló halegyütteseket meghatározó térbeli és időbeli folyamatokat (tényezőket) illetően.

3.2. A halak migrációs folyamatainak napszakos dinamikái vízfolyásokban

Az élőlényközösségek szerkezetét leíró változók pontos becslése alapvető a közösségökológiában (Maher et al. 1993, Cao et al. 2003, Meador et al. 2003, Kennard et al. 2006). A különböző változók (pl. fajszám, relatív abundancia szerkezet) azonban általában nagyfokú térbeli és időbeli variabilitást mutatnak. A vízfolyások halegyütteseinek időbeli dinamikáiról született tanulmányok döntő többsége elsősorban a halegyüttesek szerkezetében mutatkozó évszakos különbségeket vizsgálja, a kisebb időbeli skálán mérhető változások dinamikái kevésbé ismertek. A halegyütteseket érintő kutatások eredményei döntő többségben kizárólag nappal gyűjtött mintákra hagyatkoznak, annak ellenére, hogy számos tanulmány írja le az állatok, így a halak különböző mértékű aktivitását az egyes napszakok vagy akár rövidebb időperiódusok (pl. órák) között is (Craig 1977, Pierce et al. 2001, Anderson et al. 2007). Az élőlények aktivitásával szoros összefüggésben, az egyes élőhelyi foltok közötti migráció intenzitása is különbözhet éjszaka és nappal (Nielsen 1984, Helfman 1993, David and Closs 2003, Railsback et al. 2005). E tényezők nagymértékben meghatározhatják a vizsgált élőlénycsoport összetételére, szerkezetére vonatkozó becsléseinket. Az elsősorban napkeltekor és napnyugtakor bekövetkező (aktív mozgási időszak, Rechencq et al. 2011), különböző mértékű migrációs folyamatokat az egyes élőhelyi foltok között, legfőképp a táplálékfelvétel maximalizálása, illetve a forráshasználat és a ragadozók elkerülése közötti „trade-off” indukálja (Hall et al. 1979, Gliwicz & Jachner 1992). A napszakok váltakozása által előidézett élőhelyváltások dinamikái azonban számos tényező által befolyásoltak (pl. faj, kor, élőhelyi tulajdonságok) (Baras & Nindaba 1999) és jelentősen változhatnak egy adott

éven belül az egyes évszakok között. Craig (1977) a sügér (*Perca fluviatilis*) aktivitását tanulmányozva kimutatta, hogy a faj télen leginkább az éjjeli órákban, míg nyáron főleg nappal aktívabb. Cunjak et al. (1988), illetve Heggenes et al. (1993) hasonló napszakos különbségeket mutatott ki az atlanti lazac (*Salmo salar*) esetében. A faj nyáron elsősorban nappal táplálkozik, míg télen a nappali órákban kerüli a napfényt és megfelelő méretű kövek alatt keres menedéket, melyeket csak éjszaka hagy el táplálkozás céljából.

Édesvizekben a halegyüttesek napszakos dinamikáit leíró tanulmányok döntően nagyobb vízfolyások és állóvizek halállományairól születtek. A publikációk jelentős része számol be a napnyugta utáni és éjszakai órákban tapasztalható nagymértékű egyedszám, fajszám és biomassza növekedésről, illetve az abundancia viszonyok napszakok közötti eltéréseiről. Az éjszaka végzett mintavételnél a fajok előfordulását is nagyobb hatékonysággal lehet igazolni, mint a nappali gyűjtéseknél (Erős et al. 2008). Vízfolyásokban a kutatások nagyobb része a litorális (partmenti) zónára irányul és elsősorban a fogáshatékonyság növekedésével (éjjel a hal később érzékeli a kutató jelenlétét, így kevesebb esélye marad a menekülésre), számos faj napnyugta után lezajló, parti zóna felé történő migrációjával és a halak megváltozott aktivitásával magyarázza a tendenciát (Sanders 1992, Copp and Jurajda 1993, Arrington and Winemiller 2003, Erős et al. 2008). Habár állóvizekben elsősorban a halak vertikális migrációját vizsgálták (pl. Narver 1970, Begg 1976, Mehner et al. 2007, Rechencq et al. 2011), néhány szerző kitér a halakkal kapcsolatos horizontális irányú élőhely-váltásokra is. A vízfolyásokkal ellentétben azonban az állóvízi rendszerek esetén nem állíthatunk fel hasonlóan általános trendet a halak napszakos, horizontális irányú migrációit illetően. Hasonlóképpen a vízfolyásokhoz Tonn & Paszkowski (1987) a halak éjjelre megnövekedő aktivitását írja le állóvizek

partközeli régiókban. Vízterétől függően elfogadottabb azonban az a nézet, amely szerint a halak nappal húzódnak ki a nagyobb biztonságot nyújtó partközelségbe, míg éjjel, elsősorban táplálkozási célból a pelágikus (nyíltvízi) élettér felé húzódnak (Bohl 1980, Jacobsen & Berg 1998, Lewin et al. 2004). A part közelében felnövő sűrű makrovegetáció búvóhelyet nyújthat a ragadozó fajok elől, illetve nappal ez a zóna magasabb oxigéntartalommal rendelkezik, így növelve a litorális zónában való tartózkodás előnyeit (Bohl 1980). Összességében elmondható, hogy nagyobb víztestek (főleg nagy folyók) halállományának felméréséhez a reprezentativitás érdekében egyaránt szükségesek a nappal és éjjel vett minták (Wolter & Freyhof 2004, Baumgartner et al. 2008).

A kisvízfolyások halegyütteseinek napszakos dinamikájával foglalkozó kutatások különösen ritkának számítanak a szakirodalomban és ezek is elsősorban észak-amerikai patakokban élő pisztrángfélékkel (*Salmonidae*) foglalkoznak (pl. Alanärä & Brännäs 1997, Cunjak et al. 1998, Hiscock et al. 2002). Az ok valószínűleg a kisvízfolyások viszonylag egyszerű, reprezentatívnak tartott nappali mintázása a nagyobb vízfolyásokkal és állóvizekkel szemben (Murphy & Willis 1996, Matthews 1998). Ennek ellenére azonban kisvízfolyásokban élő halak aktivitása is változhat napszakosan, illetve előfordulhatnak a napszakok váltakozása által indukált habitatváltások (Reebs 2002, Salas & Snyder 2010). Cunjak et al. (1988), valamint Hiscock et al. (2002) pisztrángfélékkel végzett kutatásai például igazolták, hogy a halak különböző élőhelyi foltokat használnak búvóhelyként és táplálkozási helyként, illetve, hogy a foltok közötti mozgást meghatározza mind az évszakok mind pedig a napszakok váltakozása. Kevésbé ismertek azonban a halegyüttesek napszakos változásai kisvízfolyásokban, illetve ezek tér- és időbeli dinamikái.

A vízfolyások halegyütteseinek szerkezete alapvetően meghatározott a mintázott szakasz vízfolyáson belüli térbeli pozíciója által (Matthews 1998). Különösen igaz ez a nagyobb vízfolyásokba torkolló befolyók esetében, melyek halfaunája nagymértékben befolyásolt a főfolyó halfaunája által. Ha a főfolyó halai 24 órán belül más és más időperiódusban használják a befolyókat, mint ivó-, búvó- vagy táplálkozási helyeket, akkor feltételezhető, hogy a napszakos dinamika is meghatározott a mintavételi hely mellékfolyón belüli térbeli pozíciója által, azaz a torkolat közelében variábilisabb a halegyüttesek összetétele és abundancia viszonyai a nappali és éjjeli minták között, mint a forráshoz közelebbi szakaszokon. A feltételezett mintázat oka az, hogy a főfolyó halai intenzívebben használják a befolyók torkolati szakaszait, mint a felsőbb szakaszokat (Osborne & Wiley 1992; Schlosser & Angermeier 1995, Thornbrugh & Gido 2009)

3.3. Kolonizációs folyamatok jelentősége vízfolyások halegyütteseinek szerveződésében

Az élőlényközösségek szerveződésének folyamatairól szerzett ismeretek döntő többsége a természetes (pl. Turner & Dale 1998, del Moral & Bliss 1993) vagy humán eredetű (pl. Kubach et al. 2011, Antal et al. 2013, Erős et al. 2015) zavarások utáni élőhelyeket érintő kolonizációs folyamatok vizsgálatából származik (Nyström et al. 2000, Turner 2010). Zavarás alatt értjük az olyan természetes vagy antropogén eredetű folyamatokat, melyek az adott élőhelyen előforduló populációkat kipusztítják, veszélyeztetik, vagy a terület elhagyására kényszerítik (Sousa 1984). A zavarás hatásának mértéke függ annak gyakoriságától, intenzitásától, időtartamától és megjósolhatóságától (Poff 1992).

Vízfolyásokban a legismertebb természetes eredetű zavarásokat a vízjárás változásai, vagyis az áradások és az ezzel ellentétes kiszáradások okozzák (Resh et al. 1988, Lake 2000). Az élőlényeket érintő természetes eredetű zavarásokban azonban közös, hogy azokhoz a fajok többsége képes volt adaptálódni (Schlosser 1990), így ritkán járnak az egész élővilág kipusztulásával. Ilyen esetekben a zavarás utáni természetes visszatelepülés egyaránt történhet az adott vízfolyáson belül (refúgium területekről) vagy pedig egyéb vizekből. Kevésbé ismertek azonban a humán eredetű fizikai zavarások (pl. mederkotrás) és kémiai szennyezések élőlényközösségekre kifejtett hatásai, illetve az ilyen események utáni rekolonizációs folyamatok dinamikai vízfolyásokban. Niemi et al. (1990) több mint 150 tanulmányt összegezve rámutatott, hogy a közvetlenül a medret érintő beavatkozások (pl. kanalizáció) után – az élőhelyek degradációja miatt – szükséges a leghosszabb idő (akár >52 év) a zavarást megelőzően jelenlévő makrogerinctelen közösség és a halegyüttesek abundancia- és denzitás viszonyainak korábbi állapotokhoz hasonló visszaállásához. A fizikai zavarásokkal szemben a kémiai szennyezések után általában magának az élőhelynek a szerkezete nem sérül, így a szennyezés levonulása után a rekolonizáció megkezdődhet. A fizikai behatásokkal ellentétben (melyek elől a halak általában képesek elmenekülni) azonban a nagymértékű kémiai szennyezések sok esetben az egész, vagy közel az egész élővilág kipusztulását eredményezhetik. Ilyen eseményekre volt példa hazánkban a 2000. évi cianidszennyezés a Szamosban és a Tiszán (Michnea & Gherheş 2001, Soldán et al. 2001, Nagy et al. 2002, Antal et al. 2013), illetve a 2010-ben történt vörösiszap-katasztrófa a Marcal folyón (Takács et al. 2012, Sallai 2013, Erős et al. 2015). Mivel gyakran az adott vízfolyáson belüli refúgium területeket is érinti a szennyezés, az élőlényközösség természetes úton történő visszatelepüléséhez ilyen esetekben általában az érintett folyóba

torkolló kisebb vízfolyásokból történő kolonizációs folyamatok jelentik az egyetlen lehetőséget. Az élőlények rekolonizációjának sebessége és a korábbi vagy közel korábbi állapotok (pl. fajgazdagság, abundancia viszonyok) helyreállása azonban számos tényező által meghatározott (Meade 2004). Magának az élőhelynek a tulajdonságait szem előtt tartva, a szennyezés levonultával a vízminőség általában csak hosszabb idő után áll vissza arra a szintre, hogy az megfelelő kémiai tulajdonságokkal (pl. pH, nehézfém-tartalom) rendelkezzen az élőlények szempontjából. A víz különböző paraméterei mellett fontos tényezőként kell megemlítenünk továbbá, hogy a sikeres rekolonizációhoz és a populációk adott élőhelyen történő, hosszantartó fennmaradásához az élőlények által használt forrásoknak (pl. táplálékszervezetek) is jelen kell lenniük. Halak esetében a makrogerinctelen táplálékalkotók elszaporodása kulcsfontosságú a visszatelepülés folyamatában (Meade 2004). E tényezőkön kívül természetesen jelentős szerepe van az egykori bűvő és szaporodó helyek újbóli hozzáférhetőségének is. Az élőhelyet jellemző tulajdonságok mellett a visszatelepülési dinamikában azonban egyaránt meghatározó szerep jut az adott forráspopulációk mobilitásának, rekolonizációs képességeinek, illetve életmenet-stratégiáinak, valamint a nem zavart élőhelyek hozzáférhetőségének (Williams and Hynes 1976, Kubach et al. 2011, Bergerot et al. 2015) és egyéb természetes vagy humán eredetű tényezőknek (pl. habitat fragmentáció és degradáció [Niemi et al. 1990, Pringle 2003]). A visszatelepülési dinamikát meghatározó tényezőket térben hierarchikus szinteken is vizsgálhatjuk (Detenbeck et al. 1992). Az egyes tényezők más és más paraméterét befolyásolják a rekolonizáció menetének, de összességében egyaránt jelentősek lehetnek a visszatelepülési dinamikában. Regionális skálán például a hidrogeomorfológiai változatosságnak, míg lokális szinten a

megüresedett élőhelyek forráspopulációktól vett távolságának vagy az esetlegesen jelenlévő, vándorlást akadályozó barriereknek lehet jelentősége.

A rekolonizációs folyamatokat befolyásoló nagyszámú tényező ellenére számos szerző számol be a vízfolyások zavarást ért szakaszainak viszonylag gyors visszatelepüléséről halak és egyéb vízi élőlénycsoportok esetében (Niemi et al. 1990). Larimore et al. (1959) egy kisvízfolyás halfaunájának kiszáradás utáni visszatelepülését vizsgálva kimutatta, hogy a vízszint újbóli jelentős megemelkedése után a korábbi halfauna 72 %-a két hét után ismét jelen volt a zavart szakaszon. Olmsted & Cloutman (1974) egy súlyos peszticid szennyezés után vizsgálta a halegyüttesek rekolonizációját egy észak-amerikai patakban. A fajok többsége három hónap után visszatért a korábban szennyezett területre. A korábbi publikációkat összefoglalva Peterson & Bayley (1993) szerint a halak képesek a korábban zavart területek gyors újranépesítésére, illetve a korábbi fajszerkezet és abundancia viszonyok elérésére feltéve, ha az adott területhez való hozzáférés nincs gátolva, valamint a víz minősége megfelelő az egyes fajok számára. Egy ezen vizsgálatoknál komplexebb tanulmányban Ensign et al. (1997) a szennyezett területeken kívül – az összehasonlíthatóság végett – referencia területeket is bevont a vizsgálatba. A kutatás szerint 8-11 hónappal a szennyezés után a korábban a területről kimutatott tizenegy halfaj közül öt esetében hasonlóak voltak az abundancia viszonyok a zavart területen, mint a referenciaterületeken. Négy faj esetében a populációk regenerálódása nem vagy csak részlegesen történt meg. A két csoport közötti különbséget a szerzők szerint elsősorban az egyes halfajok ivadékgondozási szokásai közötti eltérések adták. A gyorsabban regenerálódó populációk olyan fajokhoz tartoztak, melyek valamilyen módon gondozzák az ivadékat (pl. fészekörzés), míg a másik csoportban ellentétes tendencia volt megfigyelhető. Összességében elmondhatjuk tehát, hogy a korábban

megüresedett élőhelyek újranevelése általában nem véletlenszerű (sztochasztikus), hanem a regionális fajkészletet ismerve, a lokális élőhelyszerkezet alapján valamilyen szinten időben megjósolható (determinisztikus) (Meffe & Sheldon 1990).

A kolonizációs folyamatok pontosabb megismeréséhez fontos információval szolgálhat a visszatelepülési dinamika taxonómiai szempontú megközelítése mellett, a fajok funkcionális csoportokba (guildekbe) történő csoportosítása (Detenbeck et al. 1992, Vaughn 2012, Czeglédi & Erős 2013, Bergerot et al. 2015). A különböző funkcionális csoportok tanulmányozásával pontosabb képet kaphatunk a visszatelepülési folyamatokat meghatározó tényezőkről. Előnye emellett, hogy a különböző biogeográfiai régiókban lévő vízfolyások élőlényközösségeinek visszatelepülési dinamikája összehasonlíthatóvá válik, áthidalva az eltérő régiókban előforduló fajok közötti esetleges különbségeket.

3.3.1. A vörösiszap-szennyezés a Marcalon

2010. október 4-én a Kolontár község határában található timföldgyár zagyártározójának gátszakadása miatt mintegy 1 millió m³ súlyosan mérgező, erősen lúgos (pH~13) vörösiszap ömlött a Torna patakba (Schiermeier and Balling 2010, Takács et al. 2012) (2. kép). A szennyezéssel, sok más nehézfémrel együtt több, mint 50 tonna arzén is a vízfolyásba került. A hatalmas mennyiségű vörösiszap több településen áthaladva tíz ember halálát és több mint 150 ember súlyos sérülését okozta. A mérgező anyag néhány órán belül elérte a Marcalon keresztül a Rábát később pedig a Dunát, felbecsülhetetlen károkat okozva a vízfolyások élővilágában. A szennyezést követően az illetékes hatóságok elsődleges céljai között szerepelt a pH csökkentése, melyet gipsz vízbe való adagolásával valósítottak meg. Ennek

köszönhetően a pH-t tartósan 10,5 alatt lehetett tartani (Renforth et al. 2012). A vörösiszap-szennyezés a Torna és a Marcal érintett szakaszán vélhetően a teljes halfaunát kiirtotta, de számos egyed pusztulását okozhatta a Marcalt befogadó Rábában, emellett nagy mennyiségben találtak kábult dunai halakat a Rába torkolatától távoli területeken is (Erős et al. 2015).



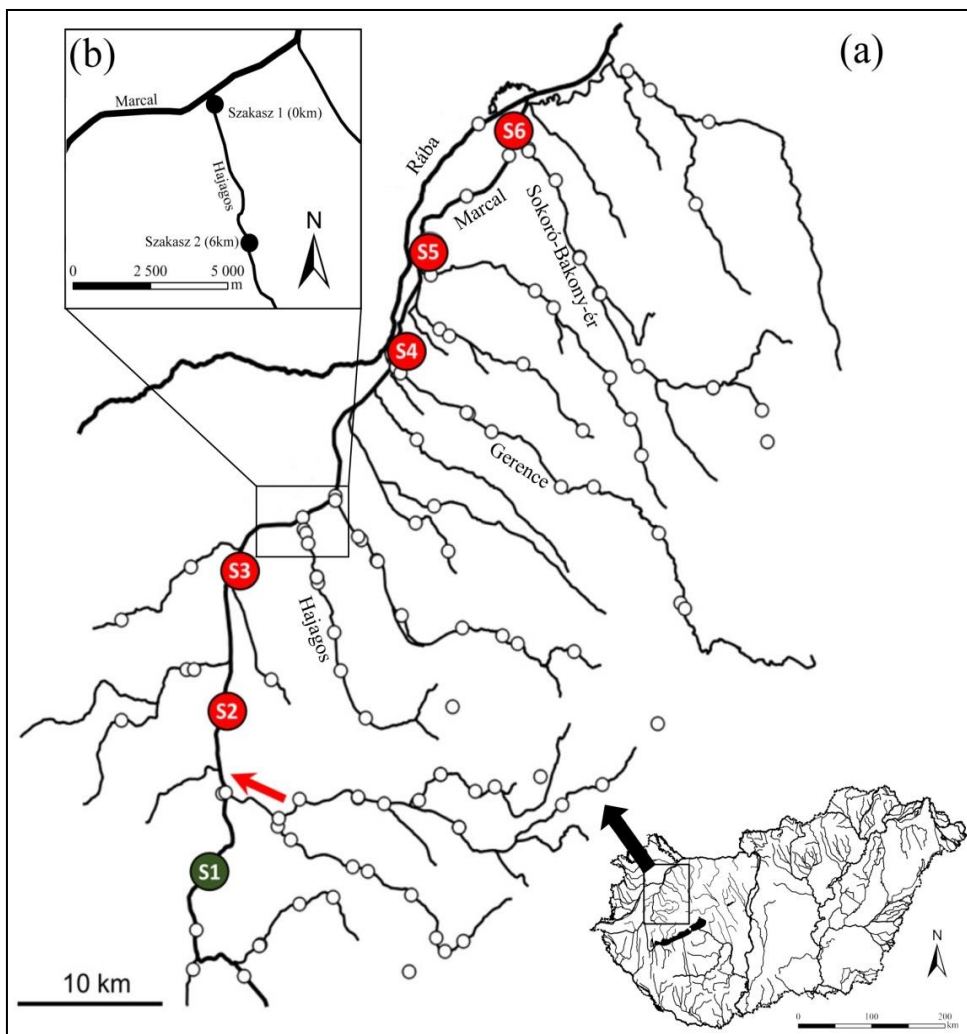
2. kép: A Marcal a vörösiszap-szennyezés után néhány nappal. Fotó: Dr. Takács Péter

4. Anyag és módszer

4.1. A Marcal folyó és a vizsgált mellékvízfolyások vízgyűjtőjének jellemzése

Vizsgálataimat a Marcal folyón és annak három mellékvízfolyásán, a Sokorói-Bakony-éren, a Gerencén és a Hajagoson végeztük (2/a ábra). A Marcal számos befolyóval rendelkezik. E három kisvízfolyás kiválasztását elsősorban az állandó vízellátottság, illetve az indokolta, hogy feltételezéseink szerint e kisvízfolyások potenciális időszakos élőhelyet jelenthetnek a Marcal halainak, kiváló vizsgálati teret nyújtva a vándorlási folyamatok kutatásához.

A Marcal a Rába jobb oldali mellékfolyója, nagyjából a Marcal-völgyben, míg kisebb részt a Pápa-Devecseri síkon és a Bakony-vidéken belül a Tátika-csoport kistájon helyezkedik el (Dövényi 2010). A vízfolyás több kisebb patak összefolyása után a Bakonyban, Sümegprága közelében ered és röviddel Győr előtt torkollik a Rábába. A Marcal-Zala ösfolyó kialakulása kb. 1,5 millió évvel ezelőttre tehető. Később, a középső pleisztocén idején különböző eróziós és éghajlati viszonyoknak köszönhetően a Felső-Zala elhagyta korábbi medrét és déli irányba fordult. Ezáltal az ösmeder alsó szakasza – a mai Marcal – elveszítette felső folyásszakaszát, illetve vízgyűjtőterületének jelentős részét. Ekkortól kezdve számíthatjuk a mai Marcal meder kialakulását, mely kb. 350 ezer évvel ezelőttre tehető. A felső folyás elvesztésével a Marcal már túlnyomó többségben csak a Bakony-vidékről érkező kisvízfolyások vizét gyűjti magába. A Bakony-vidék kistájainak vízgyűjtő területei döntően a Marcalhoz tartoznak, melyek – bár a vízjárás erősen ingadozó – jelentős mennyiségű vízzel látják el a folyót.



2. ábra: (a) A Marcal vízgyűjtője a vizsgált vízfolyásokkal. S1-S6: A Marcalon kijelölt mintavételi szakaszok. A piros nyíl a szennyezés kezdőpontját, a zölddel telített kör a nem érintett, a pirossal telített az érintett szakaszokat jelöli. ○: a kisvízfolyásokon Harka et al. (2011) által vizsgált mintavételi szakaszok, és az MTA, ÖK, BLI Hal és bentosz munkacsoportjának adatai. (b) a Hajagoson kijelölt vízfolyásszakaszok a halegyüttesek napszakos dinamikájának kutatásához.

A Marcal hossza 100,4 km, átlagos esése 0,24 m km⁻¹, vízgyűjtőterülete 3084 km². A víz enyhén lúgos (8,1-8,3), vezetőképessége 850-1140 μS cm⁻¹ (Speziár et al. 2012). A mederaljzatot döntően agyag, homokos-agyag, iszapos homok és foltokban finom kavics alkotja. A vegetációs periódusban egyaránt jellemzőek az emerz (pl. közösséges nád *Phragmites australis*,

gyékény *Typha spp.*), a szubmerz (pl. hínárfélék), valamint a felszínen kiterülő levelű (pl. vízitők *Nuphar lutea*) makrovegetáció alkotók (Specziár et al. 2012). A Marcal az elsősorban 19. századi folyószabályozásoknak köszönhetően árterületei nagyobb részét elvesztette. A folyót keskenyebb mederbe terelték, kanalizálták, melynek következtében napjainkban igen kis mértékben meanderezik.

A Sokorói-Bakony-ér, a Gerence és a Hajagos a Marcal jobboldali, síkvidéki jellegű befolyói (2/a ábra). A Sokorói-Bakony-ér a Bakony északi peremén Lázi község közelében ered és a Marcal torkolatától kb. 3 km-re csatlakozik a folyóhoz (3. kép). Hossza 45,4 km, átlagos esése $2,55 \text{ m km}^{-1}$, vízgyűjtő területe 349 km^2 . A Gerence a Marcal leghosszabb mellékvízfolyása. (4. kép) Több forrásból ered a Bakony központi részén, Zirc környékén. Síkvidéki részén erősen szabályozott, a meder több helyen kiegyenesített. Vízjárása nagymértékben ingadozó. A Marcalba Malomsok és Marcaltő között torkollik. Hossza 57,1 km, átlagos esése $5,65 \text{ m km}^{-1}$, vízgyűjtő területe $310,3 \text{ km}^2$. A Hajagos a Marcal torkolatától legtávolabbra eső vizsgált mellékvízfolyás (5. kép). A Bakony peremvidékén, Noszlop környékén ered és Vinár község határában torkollik a Marcalba. Hossza 33,3 km, átlagos esése $4,29 \text{ m km}^{-1}$, vízgyűjtő területe $236,9 \text{ km}^2$.

Az általam vizsgált kisvízfolyások torkolatai egymástól átlagosan 27 km távolságban helyezkednek el a Marcal mentén. Mindhárom befolyóban közös, hogy elsősorban alföldi szakaszaik nagymértékben szabályozottak (pl. mederkotrás), mely beavatkozásokra főleg árvízvédelmi és mezőgazdasági (leginkább öntözési) célok miatt van szükség. A mederaljzatot elsősorban növényi törmelékkel borított finomabb szemcseméretű partikulumok (jellemzően iszap, homokos iszap, apró kavics) alkotják (1. táblázat).



3. kép: A Sokorói-Bakony-ér torkolati szakasza. Fotó: Dr. Takács Péter



4. kép: A Gerence torkolati szakasza. Fotó: Czeglédi István



5. kép: A Hajagos torkolati szakasza és a Marcal. Fotó: Czeglédi István

A három kisvízfolyás síkvidéki szakaszai döntően mezőgazdasági területeken keresztül futnak, így az elsősorban trágyából és műtrágyából származó szervesanyag-tápelemek a földből való kimosódás következtében könnyedén a vízbe juthatnak, így fokozva a primer produkciót. A vízfolyásokat a parton csak elvélve kísérik fásszárú növények, így az árnyékoltság és az allochton eredetű szervesanyag-hozzájárulás igen kismértékű. Kivétel ez alól a Gerence alsóbb, torkolat közeli szakasza, melynek partjait fasor, esetenként pedig nyílt erdő követi. A vegetációs periódusban (elsősorban kora nyártól késő őszig) a makrovegetációs borítás igen nagymértékű, egyes szakaszokon akár a 100 %-os borítottság értéket is elérhet (1. táblázat). A növényzetet egyaránt jellemzik emerz (nád, gyékény, sásfajok *Carex spp.*) és a felszínen lebegő levelű növények (pl. békalencse fajok *Lemna spp.*), illetve fonalas- és kovaalgák. Ezen alföldi vízfolyásszakaszokon a gázló-medence foltszerkezet a középhegységi és hegylábi patakokkal ellentétben nem jellemző.

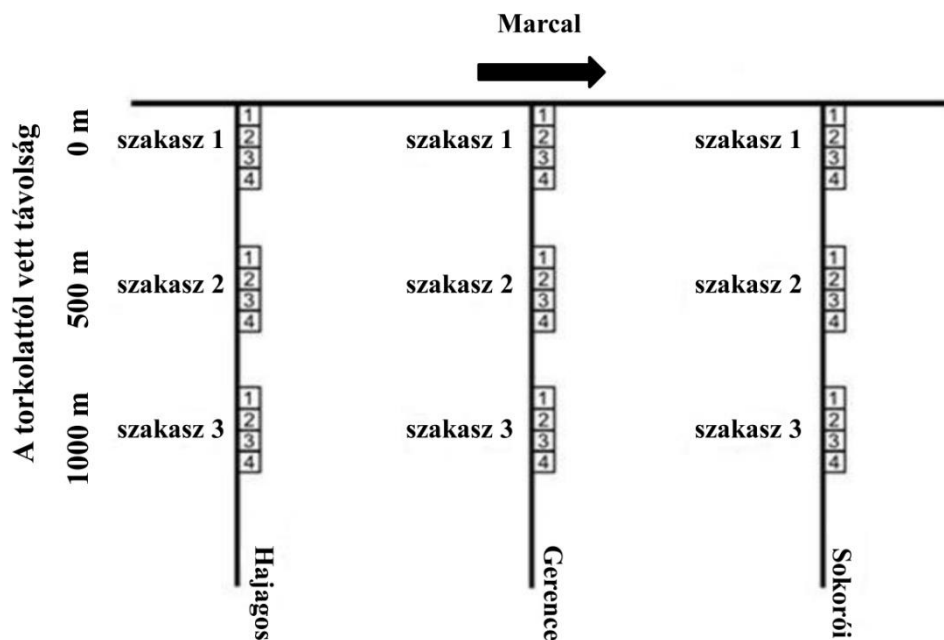
1. táblázat: A vizsgált kisvízfolyás-szakaszok élőhelyi tulajdonságai, évszakok között átlagolva (zárójelben a szórás értékek, SD)

	Hajagos			Gerence			Sokorói		
	H1	H2	H3	G1	G2	G3	S1	S2	S3
Mederszélesség (m)	4,90 (1,35)	4,00 (0,17)	3,98 (0,38)	5,19 (1,14)	3,56 (0,62)	2,89 (0,79)	4,98 (0,76)	3,90 (0,21)	3,66 (0,47)
Vízmélység (cm)	72,7 (25,9)	50,7 (10,3)	43,5 (7,8)	76,0 (22,4)	44,8 (18,0)	47,3 (19,8)	88,1 (10,1)	71,9 (10,1)	54,6 (17,0)
Vízsebesség (cm s ⁻¹)	8,1 (4,9)	7,7 (7,7)	10,4 (8,8)	6,1 (4,9)	13,4 (12,6)	9,7 (6,2)	6,6 (4,4)	9,8 (4,6)	7,5 (6,1)
Homokos iszap (%)	49,1 (23,5)	38,7 (23,4)	28,1 (7,0)	46,3 (18,4)	47,6 (28,2)	81,9 (13,4)	81,3 (23,5)	77,1 (28,0)	56,3 (16,4)
Homok (%)	0,4 (1,4)	-	-	-	1,1 (1,7)	3,2 (9,6)	2,1 (4,5)	4,6 (5,4)	8,3 (12,3)
Finom kavics (%)	30,1 (16,7)	16,1 (10,8)	25,2 (13,2)	35,6 (15,5)	25,9 (16,3)	12,4 (11,9)	8,3 (12,3)	18,3 (23,0)	30,8 (21,7)
Durva kavics (%)	8,9 (10,3)	45,2 (15,8)	46,7 (10,9)	11,4 (17,9)	25,4 (25,2)	2,5 (3,2)	8,3 (12,3)	-	4,6 (7,8)
Kő (%)	9,6 (12,9)	-	-	5,4 (14,4)	-	-	-	-	-
Szikla (%)	1,9 (5,8)	-	-	1,3 (3,1)	-	-	-	-	-
Emerz növényzet (%)	52,3 (40,1)	61,9 (40,8)	67,7 (35,8)	23,7 (21,6)	27,5 (26,5)	53,1 (22,2)	15,6 (9,2)	26,6 (10,9)	69,2 (24,0)
Szubmerz növényzet (%)	24,9 (31,0)	22,9 (34,1)	17,1 (26,7)	2,1 (5,8)	15,2 (18,2)	9,8 (14,8)	14,0 (6,8)	16,7 (11,2)	6,5 (7,5)
Lebegő levelű növényzet (%)	4,4 (6,0)	8,5 (15,9)	4,3 (8,2)	20,6 (35,6)	0,1 (0,3)	-	17,1 (27,8)	3,1 (6,1)	-
Fonalas alga (%)	-	-	-	-	0,2 (0,4)	-	4,6 (6,9)	13,3 (20,6)	2,2 (3,6)

4.2. A mintavételi elrendezés és a mintavételi módszerek

4.2.1. A mellékvízfolyások halegyütteseinek felmérése különböző térbeli szinteken

A célkitűzések fejezet első részében megfogalmazott kérdések megválaszolásához a kiválasztott kisvízfolyások mindegyikén három darab 200 méteres szakaszt jelöltünk ki. A befolyókon az első szakaszok kezdőpontjai minden esetben közvetlenül a torkolatnál voltak (3. ábra). Az első szakaszok végpontjai után 300 méter távolságot hagytunk el, és itt jelöltük ki a 2. szakaszok kezdőpontjait (500 méterre a torkolattól), majd ismét 300 métert elhagyva a harmadik szakaszok kezdőpontjait (1000 méterre a torkolattól). Minden egyes szakaszon, 2013 tavaszán (április vége – május eleje), nyarán (kora július) és őszén (kora október) végeztük a halászatokat, illetve a kisvízfolyások élőhelyi tulajdonságainak (környezeti háttérváltozók) felmérését. A vizsgálatokat különböző, térben hierarchikus szinteken végeztük (3. ábra). A fokozatosan csökkenő vizsgálati szinteket maga a három kisvízfolyás, a vízfolyásokon belül pedig a három 200 méteres szakasz adta. Az élőhelyi tulajdonságok, illetve a térbeliség még finomabb léptékű hatásának vizsgálatához minden 200 méteres szakaszt négy darab 50 méteres egységre bontottunk (3. ábra). A felmérést így összesen 108 minta adta (3 évszak x 3 mellékvízfolyás x 3 szakasz x 4 egység). A halászatok hatékonyságának növelése érdekében minden egyes mintavétel előtt az 50 méteres egységek alsó és felső végpontjait rekesztőhálóval (szembőség: 2 mm) zártuk le (6. kép). A rekesztőhálók alin (alsó) része lánccal volt megerősítve, így az aljzaton rögzült. Ennek segítségével megakadályoztuk, hogy az áramlás felhúzza az alint, ami által a halak átfértek volna a rekesztés alatt. A háló mindkét végét minden esetben teljesen a partig húztuk ki, ahol vasrudak segítségével rögzítettük.



3. ábra: A kisvízfolyások vizsgálatának térben hierarchikus elrendezése



6. kép: A rekesztőháló rögzítése. Fotó. Dr. Takács Péter

A háló felin (felső) része a levegővel teli műanyag részeknek, valamint a víz áramlásának köszönhetően minden esetben a vízfelszínen maradt, így az

adott egységben elzártuk a halak ki- és bevándorlásának esélyét. A rekesztőhálók kihelyezése után az adott egység kezdőpontjánál kezdtük meg a halászatot. A mintavételekhez minden esetben háton hordozható, akkumulátoros elektromos halászgépet (Hans Grassl IG200/2B, PDC, 50-100 Hz, 350-650 V, max. 10 kW) használtunk. A halászgép beállításánál törekedtünk a mintavételi hatékonyság növelésére, ugyanakkor igyekeztünk minél kisebb stresszhatásnak kitenni a halakat. A halak gyűjtése pulzáló egyenárammal történt, 75-100 Hz és 200-300 V beállításon. Az anód 2 méteres volt, melyhez egy 40 cm átmérőjű szákfejet rögzítettünk (szembőség: 6 mm). A mintavétel kevés kivételtől eltekintve, gázolva történt, vízfolyással szemben. Tavasszal az áradások miatt a közvetlenül torkolatnál lévő első 50 méteres egységeket a megnövekedett vízmélység miatt csónakból kellett mintázni. A halászatokban négy személy vett részt. A halászgépkezelő, aki a kábult halakat gyűjtötte össze, a segédszákos, aki 1-2 méteres távolságban követte a gépkezelőt és fogta be a maradék bódult halat, valamint két további segéd, akik nagyméretű vízzel teli műanyag kádakban gyűjtötték össze az összes fogott egyedet. A gázolást cikkcikkban haladva végeztük, melynek lényege, hogy a vízfolyáson felfelé haladva egyik parttól a másikig mintázzuk az adott egységet annak érdekében, hogy maximalizáljuk a fogáshatékonyságot és bejárjuk a lehető legtöbb mikrohabitatot. Minden egyes egység halászata után a halakat faji szinten határoztuk meg, lemértük azok standard testhosszát, majd ezek feljegyzése után az alsó rekesztés alatt visszaengedtük őket az adott kisvízfolyásba. A halakat a mérés idejéig a vízzel teli műanyag kádakban tartottuk.

A későbbi adatelemzési munkálatokhoz (pl. ökológiai távolság a Marcal és a befolyók halállománya között, ld. később) ismernünk kellett a kisvízfolyások torkolati szakaszaihoz közel eső Marcal szakaszok halegyütteseinek szerkezetét. A Marcal bár nem tartozik hazánk

legrészletesebben kutatott vízfolyásai közé, a szakirodalomban fellelhetők a vízfolyással kapcsolatos halfaunisztikai adatok (Harka et al. 2009, Takács et al. 2012, Specziár et al. 2012), melyek közül az elemzésekhez a legkésőbbi adatsort vettük alapul (Specziár et al. 2012). Ennek az adatsornak az előnye, hogy hat 400 méteres Marcal szakasz mintázását foglalja magába, melyekbe beletartoznak a mellékvízfolyások torkolati szakaszaihoz közel eső részek is. Ezt az adatsort később kiegészítettük a további vizsgálatok adatsoraival (Erős et al. 2015), mely teljes adathalmaz így lehetővé tette számunkra a Marcal és a kisvízfolyások halegyütteseinek összehasonlítását (a Marcalon történő mintavételek leírása részletesebben a 4.2.3. fejezetben található).

A három kisvízfolyás lehalászását követően feljegyeztük az egyes mintavételi egységek élőhelyi tulajdonságait. Egy egységen belül négy transzszektet vettünk fel egymástól azonos távolságra, a vízfolyás hosszára merőlegesen. Minden transzszektnél mértük a nedvesített mederszélességet, illetve a transzszekteken belül öt egymástól azonos távolságban lévő pontban (parthoz közel, a meder közepén, illetve ezek között) a vízmélységet, illetve a vízáramlási sebességet (vízsebességmérő, FP101 Global Flow Probe, Global Water Instrumentation Inc., Gold River, CA, USA) (1. táblázat). Ezen kívül szintén minden egyes transzszekten belüli pontban feljegyeztük a mederaljzat-alkotók és a növényzet (emerz, szubmerz, lebegő levelű, fonalas alga) mintavételi egység alapterületére vonatkoztatott becsült százalékos arányát. Ezen értékeket később az adatelemzések során mindig az adott 50 méteres mintavételi egységen belül, évszakok között átlagoltuk.

4.2.2. A halegyüttesek napszakos dinamikájának vizsgálata egy síkvidéki kisvízfolyásban

A célkitűzések második részében szereplő napszakos dinamika vizsgálatát a Hajagoson végeztük (2/b ábra). A kisvízfolyás kiválasztását a vizsgálathoz az indokolta, hogy a Hajagoson egyébként is vizsgáltuk a halfauna szerkezetét a fentebb már említett kutatási téma kapcsán, így egy jelentős adathalmaz rendelkezésünkre állt a vizsgálatok ezen részéhez. Ezen kívül, a három mellékvízfolyás közül a Hajagos torkolati szakasza volt a leginkább természetközelinek tekinthető, így feltételeztük, hogy a vándorlási folyamatok a két vízfolyás között itt kevésbé befolyásoltak antropogén eredetű tényezők által.

A vizsgálathoz két 150 méteres szakaszt jelöltünk ki, melyek közül az első közvetlenül a torkolathoz helyezkedett el (a 150 méteres szakasz része a fentebb kutatók során kijelölt 200 méteres szakasznak), míg a másik kezdőpontját a torkolattól számítva 6 km-re jelöltük ki. A vizsgálatban szerepelt egy korábbi 150 méteres vízfolyásszakasz is a két említett szegmens között, azonban a jelentős makrovegetációs borítás miatt e szakasz effektív halászatára nem volt lehetőségünk, így azt végül kihagytuk az adatelemzésből. A 150 méteres szakaszokat, az előzőekhez hasonlóan, 50 méteres egységekre bontottuk és rekesztőhálós zártuk le azokat. A halakat hátán hordozható akkumulátoros elektromos halászgéppel gyűjtöttük (a halászgép típusa és a mintázási technika megegyezik a 4.2.1. fejezetben leírtakkal). A mintavételeket 2013 nyarán (kora július) és őszén (kora október), illetve 2014 tavaszán (április közepe) végeztük éjjel és nappal egyaránt (7. kép). Az éjszakai és nappali mintavételek között minden esetben legalább 6 óra szünetet tartottunk és igyekeztünk úgy beosztani az egyes szakaszok meghalászását, hogy ugyanazt a szegmenst ne egymást követően, 24 órán belül kelljen éjjel és nappal is mintázni.



7. kép: Éjszakai mintavétel a Hajagoson. Fotó: Dr. Takács Péter

Minden egyes 50 méteres egységet háromszor halásztunk meg egymás után, annak érdekében, hogy az ott fellelhető lehető legtöbb egyedet összegyűjtsük. Az éjszakai mintavételeknél fejlámpát használtunk. Az egyes mintavételek között legalább 15 perces szünetet tartottunk. Ennyi idő alatt a finomabb mederalfzat-alkotók (iszap, szerves törmelék) is leülepedtek, így ismét átláthatóvá vált a víz. A halakat a meghatározás és a standard testhosszmérést követően az alsó rekesztés alatt engedjük vissza a vízfolyásba, így elkerülve azt, hogy a második és harmadik mintázásnál ismét visszafogjuk őket.

A vizsgált szakaszok élőhelyi tulajdonságainak rögzítése a fentebbi fejezetben (4.2.1. fejezet) leírtak szerint történt (2. táblázat).

2. táblázat: A Hajagos vizsgált szakaszainak élőhelyi tulajdonságai, mintavételi egységek között átlagolva

	Nyár		Ősz		Tavaszi	
	0 km	6 km	0 km	6 km	0 km	6 km
Mederszélesség (m)	5,9	3,2	3,6	3,6	4,9	4,7
Vízmélység (cm)	78,1	23,9	50,1	27,2	73,3	50,0
Vízsebesség (cm s ⁻¹)	5,1	5,2	5,1	5,1	19,3	20,7
Iszapos homok (%)	31,7	20,0	50,0	10,7	13,0	3,3
Homok (%)	1,7	1,7	-	7,7	-	-
Finom kavics (%)	40,0	6,7	16,7	25,0	61,3	33,3
Durva kavics (%)	10,0	71,7	18,3	56,7	22,3	63,3
Kő (%)	16,7	-	8,3	-	3,3	-
Szikla (%)	-	-	6,7	-	-	-
Emerz növényzet (%)	63,3	60,0	92,3	78,3	31,7	51,7
Szubmerz növényzet (%)	6,7	-	5,0	4,0	16,7	16,7
Lebegő levelű növényzet (%)	11,7	1,7	2,7	0,2	-	-
Fonális alga (%)	-	16,7	-	-	-	-

4.2.3. A halállomány rekolonizációjának vizsgálata a Marcal vörösiszap-szennyezése után

A vizsgálathoz hat darab vízfolyásszakaszt választottunk ki a Marcal folyón (2/a ábra). A hat szakasz közül az első (S1) és egyben legfelsőbb a szennyezés eredete fölött 7,5 km-rel található, Megyer község közelében. A maradék öt szakasz (S2-S6) mindegyikét érintette a szennyezés. Sorban 6,6; 19,0; 43,8; 52,5; és 67,0 km-re jelöltük őket a szennyezés forrásától. A kijelölésnél fontos szempont volt a vízfolyásszakaszok megközelíthetősége, illetve igyekeztünk úgy elosztani a mintázandó helyeket, hogy azok reprezentálják az egész folyón végbemenő rekolonizációs folyamatokat. A vizsgált szakaszokon a mederszélesség 3,2 és 18 m, a vízmélység 0,3 és 1,4 m, míg a vízáramlási sebesség 3,0 és 31,8 cm s⁻¹ között változott.

A halászatokat a szennyezés után két héttel kezdtük 2010. október 19-én. Ezután minden tavasszal (április vége – május eleje), nyáron (július –

augusztus eleje) és ősszel (október), 2013 októberéig folytattuk a vizsgálatokat (összesen 10 alkalom). Az S1-t 200 méteres szakasznak jelöltük ki. Itt a mintavétel minden esetben a vízfolyáson felfelé gázolva történt, háton hordozható akkumulátoros elektromos halászgép segítségével (a halászgép típusa megegyezik a fentebbi fejezetekben leírtakkal). A gázolásos mintavételt a sekély vízmélység, illetve a nád által nagymértékben benőtt élőhelyek indokolták. A módszer meghatározásánál figyelembe vettük, hogy ez a mintavételi ráfordítás reprezentatív eredményeket nyújt az ilyen jellegű (sekély, gázolható) vízfolyások szakaszszintjén (Erős 2007, Sály et al. 2009). A maradék öt szakasz (S2-S6) 400 méteres volt. Ezeket gumicsónak (Yamaha 300S) segítségével halásztuk ugyanazzal az elektromos halászgéppel, mellyel a referenciaszakaszt. A csónakból történő halászatokhoz 2,5 méteres száknyelet használtunk, melyre 40 cm átmérőjű szákfejet rögzítettünk (szembőség: 6 mm). A szákfejet a mintázott szakaszokon kb. ugyanolyan távolságonként (~2 m) merítettük a vízbe. A kisméretű csónakkal, evező segítségével hatékonyan lehetett manőverezni a sekély, makrovegetációval dúsan benőtt vízfolyáson. A mintavételben két fő vett részt, akik közül az egyik kormányozta a csónakot, míg a másik végezte a halászatot. A kábult halakat nagyméretű műanyag kádakban tároltuk a fajmeghatározásig, illetve a standard testhosszak leméréséig.

Bár a Marcal halállományáról hiányos ismeretekkel rendelkezünk a szennyezés előtti időkből, Harka et al. (2009) publikációja megfelelő adatsort szolgáltat a katasztrófa előtti és utáni állapotok összehasonlításához. A tanulmányban elektromos halászgép és húzóháló segítségével összesen hét szakaszt vizsgáltak a Marcalon és kettőt annak befolyóin, 2008 nyarán. A hétből négy hely közel (3 km-en belül) esett négy általunk vizsgált szakaszhoz (S1, S2, S3, S6), így ezeket a halak visszatelepülési dinamikájának pontosabb megértéséhez felhasználtuk referenciaterületként.

Az S1 szakaszt bár nem érintette a szennyezés, nem használtuk fel referenciaterületként, annak eltérő topológiai helye (felső szakasz) és élőhelyi tulajdonságai miatt. Ennek ellenére ez a szakasz, mint potenciális visszatelepülési forrás funkcionálhatott a szennyezés után, így az adatelemzési eljárásokban és a rekolonizációval kapcsolatos következtetések levonásánál figyelembe vettük azt.

A fajok vízgyűjtőn belüli előfordulási gyakoriságainak és relatív abundanciájuknak meghatározásához Harka & Szepesi (2011) munkáját, illetve az MTA ÖK BLI, Hal és Bentosz munkacsoportjának korábbi eredményeit vettük figyelembe, melyek megbízható adatokkal szolgálnak a Marcal számos befolyóját és a befogadó Rábát illetően (3. táblázat, 2/a ábra). A vízgyűjtőn élő halak kvantitatív adatainak ismeretében a visszatelepülési dinamika vizsgálatához így egy meglehetősen nagyméretű adathalmaz állt rendelkezésünkre a potenciális rekolonizációs forrásokat illetően. A mintázott kisvízfolyások mindegyike gázolható volt, hasonlóan a S1 szakaszhoz. A vízfolyások lehalászására elektromos halászgép és húzóháló segítségével került sor különböző évszakokban (tavasz, nyár, ősz) 2008-tól 2013-ig (Harka & Szepesi 2011; MTA ÖK BLI, Hal és Bentosz munkacsoport korábbi adatai). Az összesített adatsor 93 hely 149 felmérését tartalmazza, ahonnan összesen 42 faj 31.259 egyede került elő (3. táblázat).

3. táblázat: A Marcal vízgyűjtőjén fogott fajok, azok rövidítései, illetve a szerkezeti és funkcionális változók. Rövidítések: P: periodikus, O: opportunist, EO: ekvilibrium; B: bentikus, NB: nem bentikus; INV:invertivor, OMN:omnivor, PL: planktivor, PIS: piscivor, HERB: herbivor. A táplálkozási csoportok között kombinációk is előfordulnak. N: őshonos, NN: nem őshonos

Fajnév	Rövidítés	Relab. (%)	Előf. gyak. (%)	Életmenet str.	Élőhely	Táplálkozás	Státusz
<i>Abramis brama</i> (Linnaeus, 1758)	abrbra	0,112	10,738	P	B	INV	N
<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch, 1782)	albbip	0,288	4,698	O	NB	OMN	N
<i>Alburnus alburnus</i> (Linnaeus, 1758)	albalb	6,462	51,007	O	NB	PLINV	N
<i>Ameiurus melas</i> (Rafinesque, 1820)	amemel	0,054	8,054	E	NB	INVPIS	NN
<i>Leuciscus aspius</i> (Linnaeus, 1758)	aspasp	0,019	2,013	P	NB	PIS	N
<i>Babka gymnotrachelus</i> (Kessler, 1857)	babgym	0,013	0,671	EO	B	INV	NN
<i>Ballerus ballerus</i> (Linnaeus, 1758)	balbal	0,317	6,711	P	NB	PLINV	N
<i>Ballerus sapa</i> (Pallas, 1814)	balsap	0,010	0,671	P	B	INV	N
<i>Barbatula barbatula</i> (Linnaeus, 1758)	ortbar	3,298	34,228	O	B	INV	N
<i>Barbus barbus</i> (Linnaeus, 1758)	barbar	0,006	0,671	P	B	INV	N
<i>Blicca bjoerkna</i> (Linnaeus, 1758)	blibjo	3,401	32,886	P	B	INV	N
<i>Carassius carassius</i> (Linnaeus, 1758)	carcar	0,026	2,013	P	B	OMN	NN
<i>Carassius gibelio</i> (Bloch, 1782)	cargib	1,324	34,228	P	B	OMN	NN
<i>Chondrostoma nasus</i> (Linnaeus, 1758)	chonas	0,003	0,671	P	B	HERB	N
<i>Cobitis elongatoides</i> (Băcescu & Maier, 1969)	cobelo	1,472	53,691	O	B	PLINV	N
<i>Cyprinus carpio</i> (Linnaeus, 1758)	cypcar	0,413	5,369	P	B	OMN	N
<i>Esox lucius</i> (Linnaeus, 1758)	esoluc	1,804	48,322	P	NB	PIS	N
<i>Gasterosteus aculeatus</i> (Linnaeus, 1758)	gasacu	0,230	2,013	EO	NB	INV	N
<i>Gobio sp.</i> (Linnaeus, 1758)	gobgob	2,780	34,228	O	B	INV	N
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (Linnaeus, 1758)	gymcer	0,035	4,698	O	B	INV	N
<i>Lepomis gibbosus</i> (Linnaeus, 1758)	lepgib	0,912	23,490	E	NB	INV	NN
<i>Leucaspis delineatus</i> (Heckel, 1843)	leudel	0,320	10,738	EO	NB	PLINV	N
<i>Leuciscus idus</i> (Linnaeus, 1758)	leuidu	0,665	13,423	P	NB	OMN	N
<i>Leuciscus leuciscus</i> (Linnaeus, 1758)	leuleu	1,116	32,886	P	B	INV	N
<i>Misgurnus fossilis</i> (Linnaeus, 1758)	misfos	0,256	20,805	O	B	PLINV	N
<i>Neogobius fluviatilis</i> (Pallas, 1814)	neoflu	0,883	29,530	EO	B	INV	NN
<i>Neogobius melanostomus</i> (Pallas, 1814)	neomel	0,310	12,081	EO	B	INV	NN
<i>Perca fluviatilis</i> (Linnaeus, 1758)	perflu	1,788	34,228	P	NB	INVPIS	N
<i>Phoxinus phoxinus</i> (Linnaeus, 1758)	phopho	6,101	12,752	O	NB	INV	N
<i>Ponticola kessleri</i> (Günther, 1861)	ponkes	0,006	1,342	EO	B	INV	NN
<i>Proterorhinus semilunaris</i> (Pallas, 1814)	prosem	0,969	28,188	EO	B	INV	NN
<i>Pseudorasbora parva</i> (Temminck & Schlegel, 1842)	psepar	1,052	28,188	EO	NB	PLINV	NN

<i>Rhodeus sericeus</i> (Pallas, 1776)	rhoser	27,003	65,101	EO	NB	OMN	N
<i>Romanogobio vladkovi</i> (Lukash, 1933)	romalb	0,038	2,013	O	B	INV	N
<i>Rutilus rutilus</i> (Linnaeus, 1758)	rutrut	29,492	76,510	P	NB	OMN	N
<i>Sander lucioperca</i> (Linnaeus, 1758)	sanluc	0,019	1,342	P	NB	PIS	N
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (Linnaeus, 1758)	scaery	0,883	32,886	P	NB	OMN	N
<i>Silurus glanis</i> (Linnaeus, 1758)	silgla	0,003	0,671	P	B	PIS	N
<i>Squalius cephalus</i> (Linnaeus, 1758)	squcep	5,998	64,430	P	NB	OMN	N
<i>Tinca tinca</i> (Linnaeus, 1758)	tintin	0,038	4,027	P	B	OMN	N
<i>Vimba vimba</i> (Linnaeus, 1758)	vimvim	0,070	7,383	P	B	INV	N
<i>Zingel zingel</i> (Linnaeus, 1758)	zinzin	0,006	0,671	P	B	INV	N

4.2.3.1. A funkcionális csoportok

A visszatelepülési dinamika guild alapú nyomon követéséhez a mintavétel során fogott fajokat funkcionális csoportokba soroltuk (3. táblázat). A guildek kiválasztásának alapjait, a kolonizációs folyamatokat és az élőlények zavarások utáni újraszerveződését meghatározó főbb tulajdonságok adták (Detenbeck et al. 1992, Hitt & Roberts 2012, Vaughn 2012). A csoportosító tényezők a következők voltak:

- életmenet-stratégia
- a vízoszlop vertikális tengelyén elfoglalt hely
- táplálkozás

Az életmenet-stratégia alapú felosztást a szakirodalomban széles körben idézett Winemiller & Rose (1992), illetve Winemiller (1992) tanulmányok alapján készítettük el. A felosztásban a periodikus fajok nagy testméretűek, illetve késői ivaréretűek. Magas fekunditással, alacsony fiatalkori túlélési esélyekkel és fejletlen utódgondozással rendelkeznek. Olyan fajok tartoznak ide általában, melyek csak adott időperiódusban (például valamelyik évszakban) fordulnak elő, amikor ideiglenesen alkalmas élőhelyi körülmények állnak számukra rendelkezésre. Mivel nagyobb testméretet érnek el, általában képesek hosszabb utakat megtenni (10^1 - 10^2

km) rövidebb időperiódus alatt (néhány hét, esetleg hónap). Az életmenet-stratégia alapú felosztásban a másik csoportot az opportunisták alkotják. Ezek többnyire kisebb testméretűek, korai ivarérettel, alacsony fekunditással és szintén alacsony fiatalkori túlélési esélyekkel rendelkeznek. Általában időben változó környezeti tulajdonságokkal rendelkező élőhelyeken fordulnak elő. A két csoport között meghatározhatunk egy átmeneti „ekvilibrium” csoportot is, melybe kis vagy közepes testméretű fajok tartoznak. Ivarérett idejük a két fentebb említett csoport között van. Alacsony fekunditással, viszont magas fiatalkori túlélési esélyekkel és fejlett utódgondozással rendelkeznek. Általában az időben kevésbé változó, azaz állandó élőhelyeket kedvelik. Az általunk fogott és korábban kimutatott halfajokat a három különböző csoportba Erős (2005), valamint Erős et al. (2012) munkái alapján soroltuk be.

A vízoszlopban vertikális irányban elfoglalt pozíció alapján két robosztusabb csoportot különítettünk el. Az egyikbe a bentikus (aljazathoz kötődő), míg a másikba a nem bentikus fajok kerültek. Ez a szempontú elkülönítés szoros összefüggésben áll a halak táplálkozási módjával.

A táplálkozási csoportok közötti különbségek meghatározóak a rekolonizációban, illetve a zavarások, szennyezések utáni közösségszerveződésben és a fajok közötti kölcsönhatásokban (Mackay 1992, Czeglédi & Erős 2013). A fajokat, más publikációkhoz hasonlóan (Frimpong & Angermeier 2010, Heino et al. 2013), négy kategóriába osztottuk főbb táplálékcsoportjuk alapján: herbivor (növényevő), omnivor (mindenevő), invertivor (makrogerinctelen fogyasztó) és piscivor (hal fogyasztó).

4.3. Az adatelemzés során alkalmazott statisztikai módszerek

4.3.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán

Ökológiai különbözőségi értékeket számoltunk a Marcal és a mellékvízfolyások halegyütteseinek között annak érdekében, hogy átfogó képet kapjunk a kisvízfolyások esetleges torkolati szűrő szerepéről. Az elemzésnél kíváncsiak voltunk arra, hogy a térben hierarchikus vizsgálati szintek és az egyes évszakok hogyan határozzák meg a kisvízfolyások fajgazdagságát (fajszám), illetve a főfolyó (Marcal) és a mellékvízfolyók halegyütteseinek között számolt indexértékeket. Az elemzéshez lineáris modellt használtunk, melyben a különböző tényezők hatását „nested” elrendezésben vizsgáltuk. A hatótényezőket az egyes évszakok és a térben hierarchikus mintavételi helyek adták, míg az ismétléseket az 50 méteres mintavételi egységek. A „nested” szerkezet elrendezése a következő szinteken történt (1) évszakok, (2) vízfolyások adott évszakon belül, (3) 200 méteres vízfolyásszakaszok adott vízfolyáson és évszakon belül (4) a mintavételi egységek élőhelyi tulajdonságai adott vízfolyáson és évszakon belül. A „nested” elrendezés lényege, hogy az adott beágyazott tényező szintjeinek hatása csak a beágyazó tényezőn belül van tesztelve. Például, az évszakba ágyazott vízfolyások esetében a három vízfolyás halállománya mindig egy adott évszakon belül van összehasonlítva, a különböző évszakok között az összehasonlítás nem mehet végbe, így interakció sincs. Az összehasonlításoknál különbözőségi együttthatóként az 1-Jaccard indexet használtuk a fajkompozíció, míg a Bray-Curtis indexet a relatív abundancia viszonyok esetében (Legendre & Legendre 1998). A függvények a következőképpen számolják az értékeket két objektum (esetünkben a Marcal és a befolyók mintavételi egységei) között (Podani 1997):

Jaccard:

$$JAC = a/(a + b + c)$$

,ahol a az olyan fajok száma, melyek mindkét összehasonlítandó objektumban megvannak (közös prezencia); b azon fajok száma, amelyek csak az 1. objektumot jellemzik; c a csak 2. objektumot jellemző fajok száma.

Bray-Curtis:

$$BC_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}|}{n}$$

, mely képlet megadja, hogy az összegzett értékek (abundancia értékek) hányadrésében van eltérés a két objektum (j , k) között.

A két függvény 0 és 1 között vehet fel értékeket. A 0 a teljes hasonlóságot, míg az 1 a teljes különbözőséget jelenti. Az 1-Jaccard index alkalmazása praktikussági szempontú, ugyanis a Jaccard index alapvetően hasonlóságot számol két objektum között. Vizsgálataink céljából azonban kézenfekvőbb a különbözőségi értékek használata, melyeket könnyedén megkaphatunk a Jaccard értékek 1-ből történő kivonásával. Az egyes kisvízfolyások mintázott egységeinek fajszerát, illetve a két különbözőségi index értékeit adott évszakon és vízfolyás-szakaszon belül átlagoltuk és oszlopdiagramon ábrázoltuk, a torkolattól vett távolságok függvényében.

A lineáris modell (4) pontjában szereplő élőhelyi tulajdonságok halegyüttesekre gyakorolt hatásának teszteléséhez a változókat először főkomponens-analízissel (PCA) elemeztük, melyhez az adatok variancia-kovariancia mátrixát használtuk. Az eljárás előnye, hogy jelentősen csökkenthető vele az eredeti változók száma, melyek egymással gyakran erős korrelációt mutatnak. Az ún. multikollinearitás nem kívánatos tényező a lineáris modellekben (Graham 2003, Dormann et al. 2013). A modellben a PCA első három tengelyének magyarázott varianciahányadát használtuk fel az élőhelyi tulajdonságok halegyüttesekre gyakorolt hatásának teszteléséhez.

A tengelyek és az egyes változók közötti korrelációt a Spearman rangkorrelációval vizsgáltuk.

A torkolati szakaszok környezeti szűrő szerepének finomabb léptékű vizsgálatához pontdiagramon ábrázoltuk az egyes 50 méteres egységek fajszámát, illetve az 1-Jaccard és Bray-Curtis indexek értékeit. Az ábrákat évszakokként, vízfolyásonként, illetve a mintavételi szakaszokon belül egységenként készítettük el a torkolattól fokozatosan távolodva. Spearman rangkorrelációval teszteltük a torkolattól vett távolságrangok és az indexértékek változása közötti összefüggéseket. A teszt segítségével kimutatható, hogy a torkolattól forrás irányába vett távolság függvényében szignifikáns-e a fajszám változása, illetve az indexértékek változása a Marcal adott szakasza és a mintavételi egységek között, azaz korrelál-e a távolság az értékek alakulásával.

A kisvízfolyások és a főfolyó halegyütteseinek összehasonlítása után a további elemzésekben kizárólag magát a befolyók halállományának térbeli és időbeli változásait vizsgáltuk. Főkoordináta elemzést (PCoA) készítettünk a halállomány befolyókon belüli mintázatának feltárásához. Az osztályozást évszakonként, vízfolyásonként és mintázott szakaszonként készítettük el. A könnyebb értelmezhetőség végett az egyes mintavételi egységeket nem jelöltük külön színnel és szimbólummal, azok egy vízfolyáson és szakaszon belül ugyanazt a jelölést kapták. Az elemzést egyaránt elkészítettük a fajkompozícióra (Jaccard index), illetve a relatív abundancia értékekre (Bray-Curtis index). Az egyes egységek ábrázolása után elkészítettük a változók (fajok) ordinációját is, annak érdekében, hogy feltárjuk, mely fajok és mekkora mértékben határozzák meg a mintavételi egységek ordinációs térben elfoglalt helyét, melyekre a nyilak irányából és nagyságából lehet következtetni.

„Nested” elrendezésű permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) készítettünk az évszakok és a térben hierarchikus szintek halegyüttesekre gyakorolt hatásának vizsgálatához (a beágyazás szintjei hasonlóak a lineáris modell készítésénél használatnál). A PERMANOVA a sokváltozós varianciaanalízis egyik fajtája. A teszt a különbözőségi mátrixokat alapul véve, permutációs eljárás segítségével vizsgálja az egyes csoportok közötti különbségeket. Az elemzésnél arra voltunk kíváncsiak, hogy mely térbeli léptéken (vízfolyás, vízfolyáson belül szakasz, szakaszon belül élőhelyi tulajdonságok) a legvariábilisabb a halállomány fajkompozíciója (Jaccard index), illetve a relatív abundancia szerkezete (Bray-Curtis index).

Minden elemzésnél az R statisztikai programcsomagot alkalmaztuk (R Core Team 2013). A PERMANOVA-t a „vegan” csomag „adonis” funkciója segítségével készítettük (Oksanen et al. 2013).

4.3.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikái egy síkvidéki kisvízfolyásban

Három utas, „nested” elrendezésű varianciaanalízissel (ANOVA) vizsgáltuk az évszak, a mintavételi hely és a napszak jelentőségét a halegyüttesek szerveződésében. Az elemzéshez az egyes 50 méteres mintavételi egységeket használtuk fel. A beágyazás a következő szinteken történt: (1) évszak, (2) mintavételi szakaszok adott évszakon belül, (3) napszakok hatása adott szakaszon és évszakon belül. Az elemzéseket egyaránt lefutattuk a fajsám, illetve az egyedsám esetében is. Oszlopdiagramon ábrázoltuk az egyes szakaszokon és évszakokon belül a nappal és éjjel fogott halállomány abundancia szerkezetét. A ritka fajokat a könnyebb átláthatóság végett összevontuk. Szintén oszlopdiagramokat

készítettünk a mintázott szakaszokon belül az egyes évszakokban és napszakokban fogott fajszámok és egyedszámok bemutatásához. Az ábrázolásnál az 50 méteres egységeket (minden szakaszon belül három darab) vettük alapul, majd számoltuk ezek átlagát és szórását.

Főkoordináta elemzést (PCoA) készítettünk az évszakok, mintavételi szakaszok és napszakok által meghatározott halállomány-szerkezet feltárásához. Az ordináció elkészítésekor a mintavételi egységeket vettük alapul, majd ezek koordinátáinak átlagát és szórásait kiszámolva ábrázoltuk a pontokat az ordinációs térben. Az objektumok ordinációja után elkészítettük a változók (fajok) ordinációját is, annak érdekében, hogy átfogó képet kapjunk az egyes fajok szerepéről az objektumok szétválásában. Az elemzést egyaránt elvégeztük a fajkompozíció (Jaccard index) és a relatív abundancia szerkezet (Bray-Curtis) alapján.

„Nested” elrendezésű PERMANOVA-t készítettünk annak tesztelésére, hogy a fajkompozíciót és abundancia szerkezetet az évszakok, a mintavételi szakaszok vagy a napszakok közötti különbségek határozzák-e meg leginkább. A beágyazás az ANOVA-nál feltüntetett szinteken történt.

A korábbiakhoz hasonlóan, a statisztikai elemzésekhez az R programcsomagot használtuk.

4.3.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap-szennyezést követően

A halak visszatelepülésének nyomon követéséhez összehasonlítottuk a szennyezés előtti és utáni fajgazdagságot és a fajok gyakorisága alapján elkészített rangabundancia értékeket. A fajgazdagság időbeli változásának nyomon követéséhez az adott mintavételi szakaszra eső pillanatnyi fajszámot, az egy mintavételi alkalommal, az összes mintavételi hely gyűjtési adata

alapján igazolt teljes fajszámot (Sr_{total}) illetve a korábbi gyűjtések adatait figyelembe véve, az egyes alkalmak során az új fajok hozzáadódásával kiegészülő ún. kumulatív fajszámot (Sr_{cum}) használtuk fel. A szukcessziós folyamatok kutatásánál a rang-abundancia vizsgálatok elterjedtek és könnyen interpretálható eredményeket szolgáltatnak (Harpole & Tilman 2006, Collins et al. 2008). A rang-abundancia értékek ábrázolásánál, a szennyezés után minden évre (2011, 2012, 2013) összevontuk az évszakonként gyűjtött adatokat, majd ezeket hasonlítottuk a szennyezés előtti 2008-as (Harka et al. 2009) adatsorhoz.

Főkomponens analízist (PCA) készítettünk mind a taxonómiai, mind pedig a guild alapú rekolonizációs folyamatok mintázatának feltárására. Az extrémén ritka ($<0,1$ % összábundancia) fajokat az elemzést terhelő „zaj” kiszűrése érdekében kivettük az elemzésből (Legendre & Legendre 1998). Az ordináció előtt az adatokat Hellinger transzformáltuk (Legendre & Gallagher 2001). A Hellinger transzformációt elsősorban abundancia adatok átalakítására fejlesztették. Az eljárás után a kisebb értékekkel jelenlévő változók és a zéró értékek kisebb súllyal szerepelnek az ordinációban, így robosztusabb eredményeket szolgáltatva az adatok kiértékeléséhez. A guild alapú ordinációt szintén a fajok abundancia adatai alapján készítettük el, úgy, hogy az adatmátrix értékeit 0-val vagy 1-gyel súlyoztuk attól függően, hogy az adott faj beletartozott-e az adott guildbe. Az adatmátrixot standardizáltuk, így minden funkcionális csoporton belül a relatív abundancia értékek összege 100 % volt. A standardizáció után a funkcionális csoportok (életmenet-stratégia, vízoszlopban elfoglalt hely, táplálkozás) egyenlő, míg a csoportokon belül az egyes guildek (pl. herbivor, bentikus) részarányuknak megfelelő súllyal szerepeltek az elemzésben. A taxon alapú adatmátrixhoz hasonlóan a guild alapú adatokon is Hellinger transzformációt alkalmaztunk.

Prediktív modellt használtunk annak érdekében, hogy mind a fajszerkezetet leíró változók, mind pedig a guildek közül definiáljuk azokat, melyek a legmeghatározóbbak lehetnek a visszatelepülési dinamikában. A taxonómiai csoportok vizsgálata esetén magyarázó változóként a vízgyűjtőn előforduló fajok relatív abundancia adatait, illetve előfordulási gyakoriságukat (3. táblázat) vettük alapul. A vízgyűjtőn kimutatott halegyüttesek egészét így, mint potenciális forráspopulációt vettük számításba. Mivel a környező vízterekben élő halak abundancia viszonyai mellett, a visszatelepülést lehetővé tevő források száma és hozzáférhetősége egyaránt fontos lehet a rekolonizációban (Meffe & Sheldon 1990, Adams & Warren 2005, Albanese et al. 2009), hipotézisünk szerint, mindkét magyarázó változó jelentős lehet a visszatelepülésben. A prediktor változók másik csoportját a funkcionális csoportok adták. Függő változóként a Marcalban kimutatott fajok relatív abundancia értékeit használtuk fel, minden szennyezés utáni évre külön számolva, évszakok között átlagolva.

A taxonómiai és funkcionális csoportok visszatelepülésben betöltött szerepének vizsgálatához regressziós döntési fa modellt készítettünk. A regressziós döntési fák különösen alkalmasak olyan komplex ökológiai adatsorok elemzésében, melyek nem lineáris szerkezetűek (De'ath & Fabricius 2000). A regressziós fa a megfigyelési egységeket (esetünkben az átlagos relatív abundancia adatokat) két csoportba osztja a leíró változók értékei alapján úgy, hogy a függő változó heterogenitását (eltérés négyzetösszeg) maximalizálja a csoportok között. A modellillesztés után a túlillesztett modellt az ún. 1-SE szabály szerint (részletesen lásd Zuur et al. 2007) visszametszük. A modell jóságát az R^2 értékek alapján, illetve kereszt validációval vizsgáltuk. Minden visszametszés után, a leíró változók fontosságát az R^2 értékek összegéből becsültük. Minden évre külön modellt

futattunk, annak érdekében, hogy vizsgáljuk, vajon a különböző változók rekolonizációban betöltött szerepe változik-e évenként.

Az elemzésekhez az R programcsomag „vegan” (Oksanen et al. 2013), „part” (Therneau et al. 2013), valamint „Caret” (Kuhn 2014) moduljait használtuk.

A rekolonizáció menetét különböző diagramokon ábrázoltuk. A Marcal fajgazdagság változását a vörösiszap-szennyezés előtt és után évszakosan vonaldiagramon, a CPUE adatok változását a szennyezett folyószakaszon szintén évszakosan területdiagramon, míg a fajok rang-abundancia görbéit évekre összegezve vonaldiagramokon ábrázoltuk.

5. Eredmények

5.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán

A Marcalból kimutatott fajok többsége egyaránt előfordult a vizsgált kisvízfolyásokban is (4. táblázat). A kivételek közé csak olyan nagyobb testméretet elérő vagy kifejezetten nagyobb vízfolyást kedvelő fajok tartoztak, mint a balin (*Leuciscus aspius*), a márna (*Barbus barbus*), a harcsa (*Silurus glanis*) és a magyar bucó (*Zingel zingel*). Ugyanakkor ezek a fajok a főfolyóban is ritkának számítottak.

A vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak halegyüttesekre gyakorolt hatásának teszteléséhez készített PCA-ban az összvariancia 24,36 %-át magyarázó első ordinációs tengelyen negatív irányba elsősorban a mélyebb vizű, szélesebb medrű, nagyobb vízáramlási sebességgel, iszapos homok aljzattal és a sűrű alámerült makrovegetációval rendelkező mintavételi egységek csoportosultak. Ezzel szemben pozitív irányba a sekélyebb vízmélység, kisebb vízsebesség és a sűrűbb emerz makrovegetáció voltak a főbb csoportosító tényezők. A PC2 tengelyen, mely az összvariancia 17,56 %-át magyarázza elsősorban a mederaljzat összetétele volt a meghatározó. Negatív irányba az iszapos homok aljzat, míg pozitívba a finom kavics mutat erős korrelációt. A biológiai szempontból kevésbé interpretálható PC3 tengelyen – mely az összvariancia 14,64 % magyarázza – szintén a mederaljzat-alkotók és a növényborítottság volt meghatározó (I. függelék).

A befolyók fajgazdagsága szignifikánsan különbözött a különböző térbeli skálakon (5. táblázat). A lineáris modell által magyarázott variancia legnagyobb részét az egyes kisvízfolyások (36,4 %, $P < 0,001$) és a kisvízfolyásokon belül az egyes mintavételi szakaszok közötti eltérések adták (19,3 %, $P < 0,001$). A fajszámban megmutatkozó évszakos különbségek bár a

variancia kisebb hányadát magyarázták, szignifikánsnak bizonyultak (7,5 %, $P < 0,001$). Tavasszal a fajgazdagság közel egyenletesen oszlott el a befolyók és a befolyókon belül az egyes 200 méteres szakaszok között (4. ábra). Nyáron és ősszel a fajszám fokozatos csökkenése volt megfigyelhető mind a vízfolyások között a Marcal torkolatától távolodva, mind pedig vízfolyáson belül a torkolattól a forrás felé haladva. A Marcal torkolatához legközelebb eső Sokorói-Bakony-ér rendelkezett a legtöbb fajjal, míg az ettől legtávolabb eső Hajagos a legkevesebbel. Az vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak (PCA első három tengelye által magyarázott variancia) nem volt szignifikáns hatása a fajgazdagságra, azonban a magyarázott variancia értéke magasabb volt (14,7 %), mint az évszakos különbségek által magyarázott varianciahányad.

4. táblázat: A vizsgálat során gyűjtött fajok és relatív abundancia-értékeik. M: Marcal;
S: Sokorói-Bakony-ér, G: Gerence, H: Hajagos

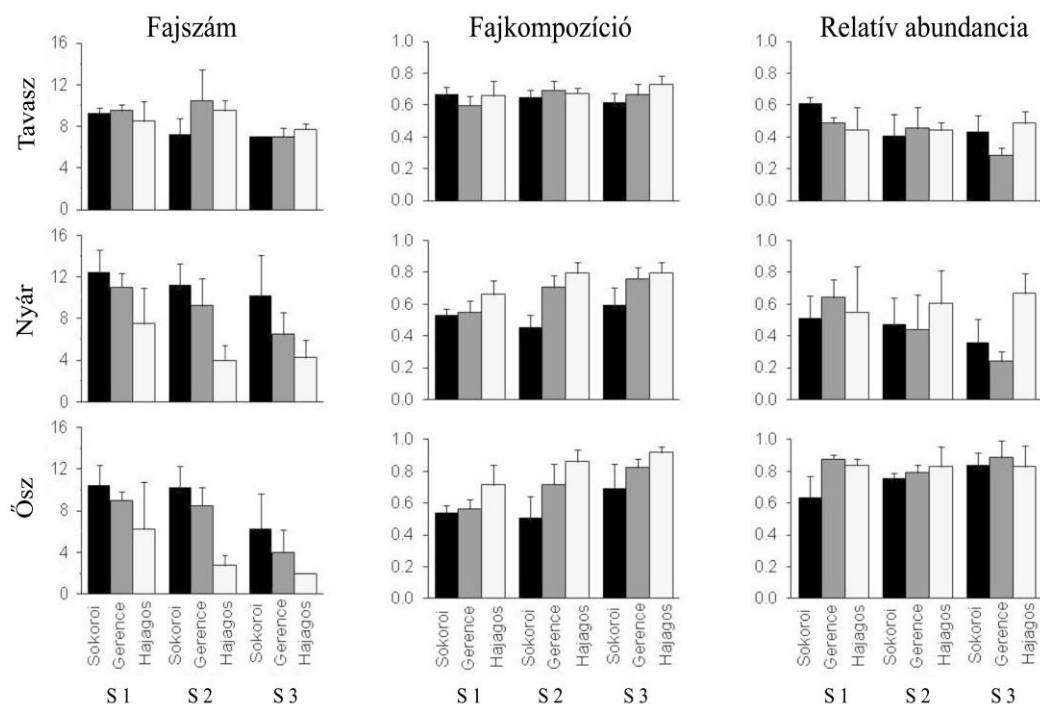
Fajnév	Fajkód	Rel. ab. (M) (%)	Rel. ab. (S) (%)	Rel. ab. (G) (%)	Rel. ab. (H) (%)
<i>Abramis brama</i>	abrbra	0,094	0,247	-	0,191
<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	40,508	5,890	2,476	4,498
<i>Ameiurus melas</i>	amemel	0,399	0,038	-	0,383
<i>Leuciscus aspius</i>	aspasp	0,141	-	-	-
<i>Ballerus ballerus</i>	balbal	0,047	1,102	0,667	-
<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	0,023	-	0,334	-
<i>Barbus barbus</i>	barbar	0,141	-	-	-
<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	1,739	2,451	7,322	12,344
<i>Carassius gibelio</i>	cargib	0,352	0,418	-	2,967
<i>Chondrostoma nasus</i>	chonas	0,094	-	0,018	-
<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	0,235	1,045	0,474	0,287
<i>Cyprinus carpio</i>	cypcar	0,023	0,019	-	-
<i>Esox lucius</i>	esoluc	2,867	4,275	1,247	7,464
<i>Gobio sp.</i>	gobgob	-	-	0,246	-
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	gymcer	-	-	0,018	-
<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	0,258	0,038	1,826	0,096
<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	1,386	3,040	0,158	1,627
<i>Leuciscus leuciscus</i>	leuleu	0,752	0,817	1,212	0,670
<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	-	0,247	0,228	2,584
<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	0,728	0,171	1,159	0,957
<i>Neogobius melanostomus</i>	neomel	1,269	0,095	1,054	1,053
<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	1,621	3,648	1,018	0,191
<i>Phoxinus phoxinus</i>	phopho	-	-	0,035	-
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	prosem	1,692	2,812	0,544	3,923
<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	-	0,399	0,105	2,105
<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	11,302	46,114	58,472	25,359
<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	31,790	23,580	18,262	28,134
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	0,705	0,836	0,070	0,957
<i>Silurus glanis</i>	silgla	0,211	-	-	-
<i>Squalius cephalus</i>	squcep	1,081	2,641	3,020	4,115
<i>Tinca tinca</i>	tintin	0,023	0,038	-	0,096
<i>Vimba vimba</i>	vimvim	0,470	0,038	0,035	-
<i>Zingel zingel</i>	zinzin	0,047	-	-	-

5. táblázat: A „nested” elrendezésű lineáris modell eredményei a fajszámra, illetve a főfolyótól számított különbözőségi indexekre

A variancia forrása	d.f.	MS	F	P	% variancia
Fajgazdagság					
Évszak	2	42,19	10,62	<0,001	7,5
Befolyó (évszakon belül)	6	68,30	17,19	<0,001	36,4
Szakasz (évszakon és befolyón belül)	9	24,19	6,09	<0,001	19,3
Abio PC1 (évszakon és befolyón belül)	9	6,85	1,72	0,102	5,5
Abio PC2 (évszakon és befolyón belül)	9	7,13	1,79	0,087	5,7
Abio PC3 (évszakon és befolyón belül)	9	4,33	1,09	0,384	3,5
Maradék	63	3,97			22,2
Fajkompozíció alapján számolt különbözőségi érték					
Évszak	2	0,03	5,00	0,010	3,2
Befolyó (évszakon belül)	6	0,12	20,26	<0,001	39,0
Szakasz (évszakon és befolyón belül)	9	0,05	8,19	<0,001	23,6
Abio PC1 (évszakon és befolyón belül)	9	0,01	1,95	0,061	5,6
Abio PC2 (évszakon és befolyón belül)	9	0,01	2,31	0,026	6,7
Abio PC3 (évszakon és befolyón belül)	9	0,00	0,60	0,792	1,7
Maradék	63	0,01			20,2
Relatív abundancia alapján számolt különbözőségi érték					
Évszak	2	1,36	95,77	<0,001	54,3
Befolyó (évszakon belül)	6	0,05	3,76	0,003	6,4
Szakasz (évszakon és befolyón belül)	9	0,07	4,88	<0,001	12,4
Abio PC1 (évszakon és befolyón belül)	9	0,02	1,56	0,147	4,0
Abio PC2 (évszakon és befolyón belül)	9	0,01	0,65	0,750	1,7
Abio PC3 (évszakon és befolyón belül)	9	0,02	1,30	0,253	3,3
Maradék	63	0,01			17,9

A főfolyó és a befolyók fajszerkezete között számolt ökológiai különbözőségi értékek közül, a fajkompozícióra vonatkozó 1-Jaccard indexértékeket meghatározó tényezők hasonló eloszlásban magyarázták a varianciát, mint a fajgazdagság esetében (5. táblázat). A legmagasabb varianciarányadot az adott évszakon belüli kisvízfolyások közötti különbségek adták (39,0 %, $P<0,001$). A szakasz szintű különbségek (23,6 %, $P<0,001$), az évszakok közötti variancia (3,2 %, $P<0,05$), valamint az élőhelyi tulajdonságokat jellemző PC2 által magyarázott variancia (6,7 %, $P=0,026$) is szignifikánsnak bizonyult. Hasonlóan a fajgazdagsághoz, a befolyók és a Marcal közötti fajkompozícióra számolt indexértékek is viszonylag egyenletesen oszlottak el vízfolyások között és a vízfolyásokon belül a szakaszok között tavasszal (4. ábra). Nyáron és ősszel a

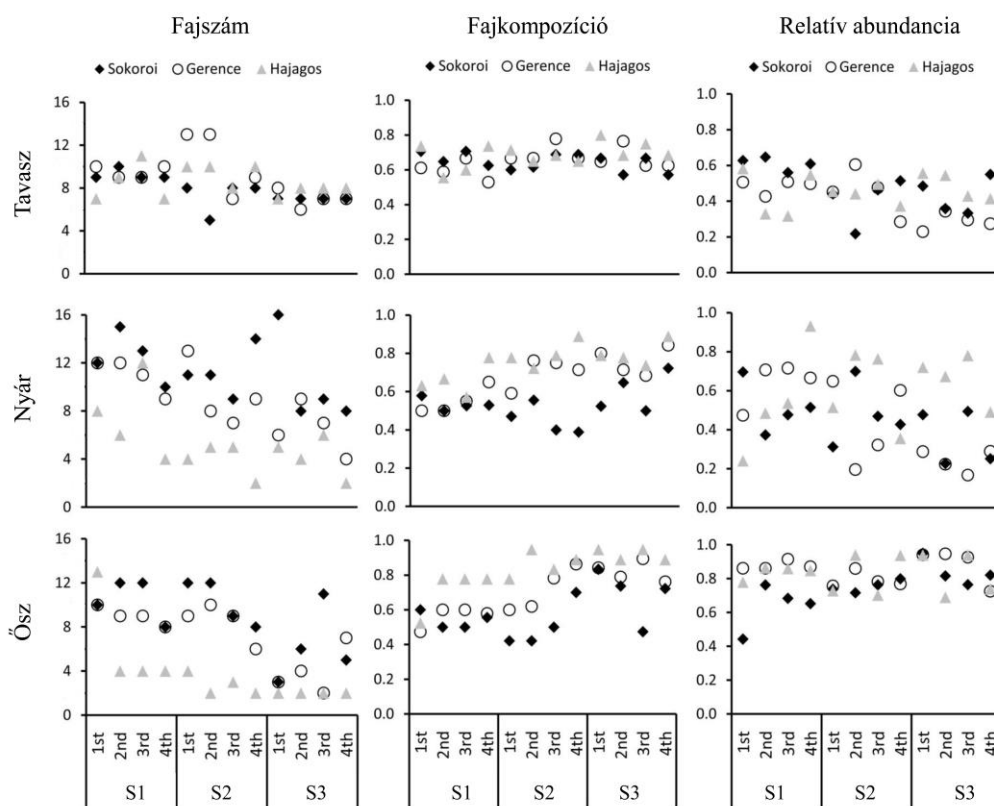
különbözőségi értékek vízfolyás szinten növekedő trendet mutattak a Marcal torkolatától távolodva, illetve vízfolyáson belül a torkolattól a forrás felé haladva.



4. ábra: A kisvízfolyások mintázott szakaszainak fajszáma, illetve a főfolyó (Marcal) és a befolyók között számolt 1-Jaccard és Bray-Curtis indexértékek (az 50 méteres egységek között átlagolva). S1-S3: A mintázott szakaszok adott kisvízfolyáson belül a torkolattól a forrás felé haladva.

A relatív abundancia értékek alapján számolt Bray-Curtis különbözőségi index értékeit figyelembe véve a legmeghatározóbb tényezőnek az évszakok közötti különbségek bizonyultak (54,3 %, $P < 0,001$). A különbözőség a főfolyó és befolyók között tavasztól őszi felé haladva fokozatosan nőtt. A térbeli tényezők hatása bár jelentéktelenebbnek bizonyult, mind a befolyók közötti különbségek (6,4 %, $P = 0,003$), mind pedig a befolyókon belüli szakaszok közötti különbségek szignifikánsnak bizonyultak (12,4 %, $P < 0,001$).

A szakasz szintnél finomabb 50 méteres mintavételi egységek szintjén a legtöbb esetben elmondható, hogy a fajszám a torkolatoktól távolodva fokozatos csökkenést mutatott (5. ábra, 6. táblázat). Nem mondható el ugyanez azonban a főfolyó és a kisvízfolyások 50 méteres egységei között számolt 1-Jaccard és Bray-Curtis indexértékeket esetében, melyek kevésbé konzisztensen változtak a befolyók hosszanti szelvénye mentén.



5. ábra: A fajszám, illetve a főfolyó és a befolyók között számolt indexértékek változása az 50 méteres mintavételi egységeket alapul véve. S1-S3: a mintavételi szakaszok adott kisvízfolyáson belül a torkolattól távolodva. 1st-4th: a mintavételi egységek a szakaszokon belül.

A fajkompozíciót illetően, nyáron és ősszel a Sokorói-Bakony-ér kivételével a különbségségi indexértékek növekedése figyelhető meg a torkolattól a forrás irányába. A relatív abundancia adatokban ugyanakkor nem mutatkozott egyértelmű trend. A Gerencén például tavasszal és nyáron

csökkenő tendenciát mutatott az index, míg a Sokorói-Bakony-éren ősszel növekedés volt megfigyelhető.

6. táblázat: A Spearman rangkorreláció eredményei a főfolyótól vett távolság függvényében, az 50 méteres mintavételi egységek alapján

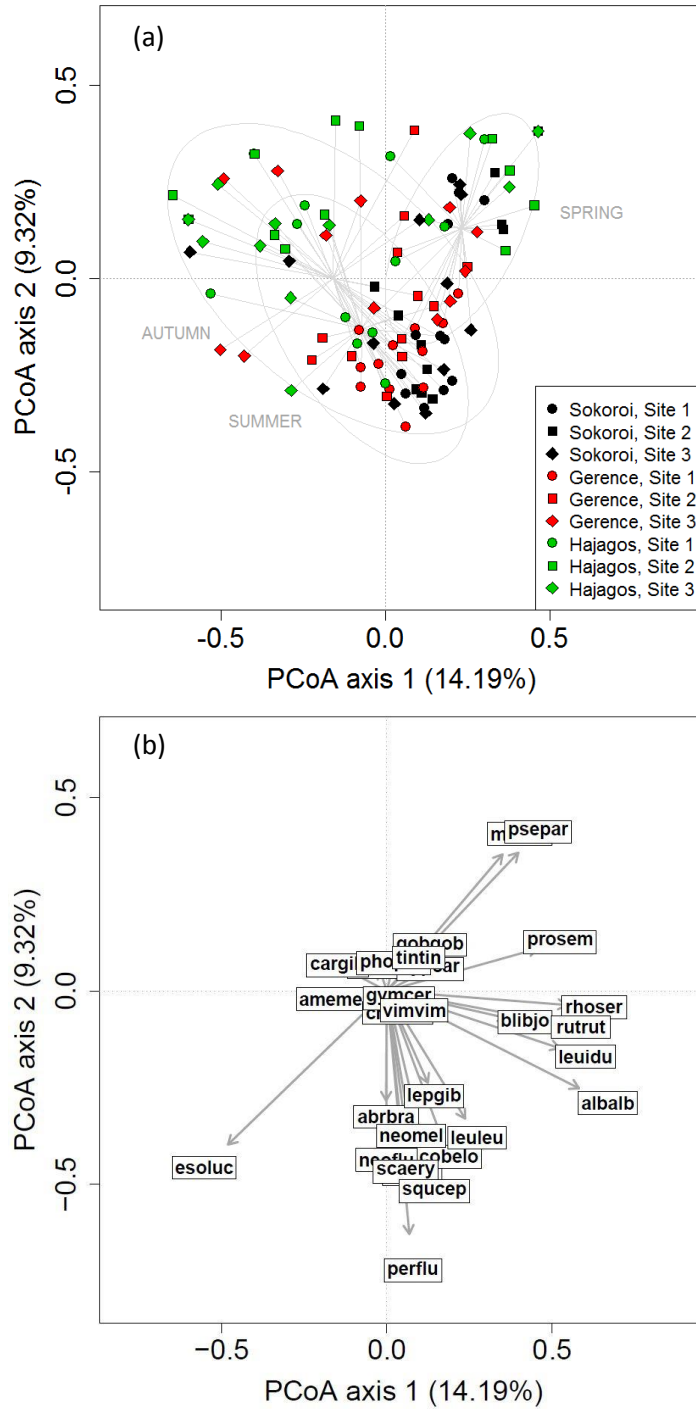
Fajszám						
	Tavaszi		Nyári		Őszi	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P
Sokorói	-0,79	0,002	-0,52	0,080	-0,61	0,037
Gerence	-0,69	0,013	-0,79	0,002	-0,76	0,004
Hajagos	-0,12	0,704	-0,54	0,067	-0,89	<0,001

Fajkompozíció						
	Tavaszi		Nyári		Őszi	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P
Sokorói	-0,45	0,138	0,09	0,770	0,34	0,276
Gerence	0,30	0,338	0,80	0,002	0,83	<0,001
Hajagos	0,29	0,367	0,69	0,013	0,80	0,002

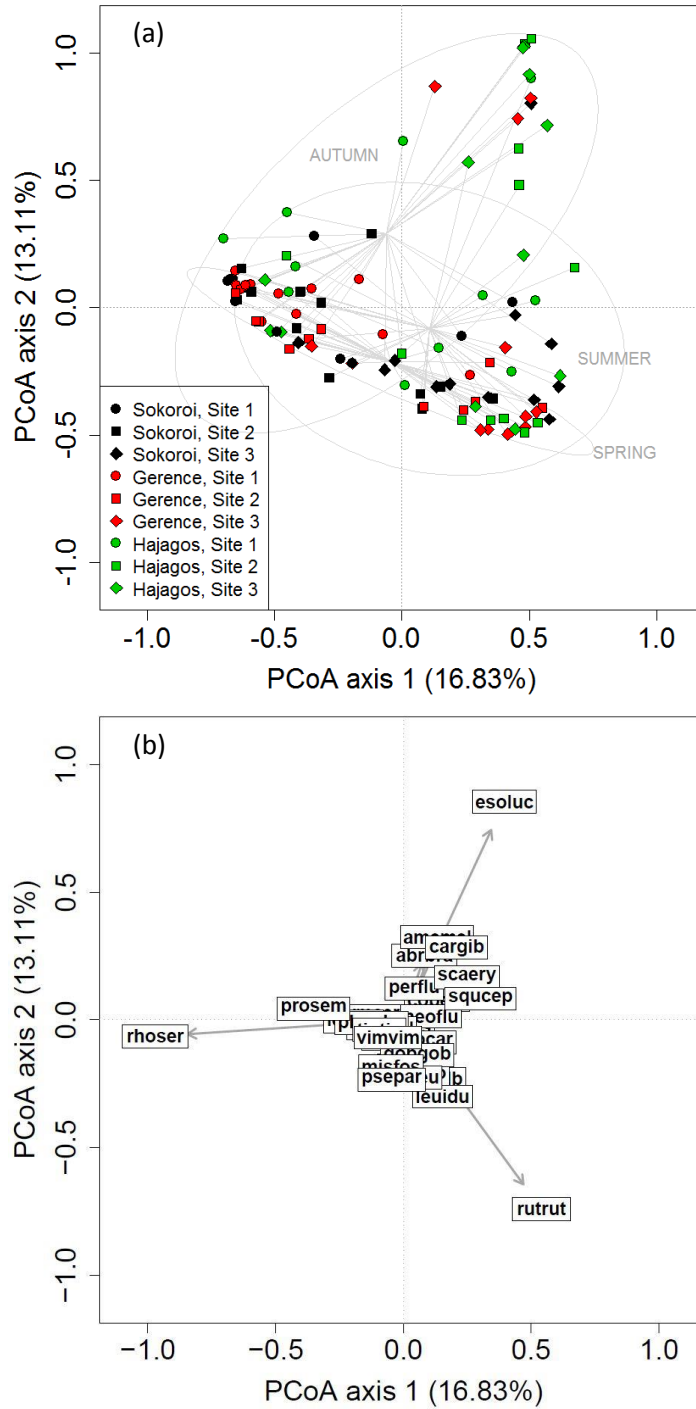
Relatív abundancia						
	Tavaszi		Nyári		Őszi	
	R ²	P	R ²	P	R ²	P
Sokorói	-0,60	0,039	-0,37	0,236	0,85	<0,001
Gerence	-0,71	0,009	-0,71	0,009	0,04	0,914
Hajagos	-0,04	0,914	0,25	0,430	0,03	0,931

Magukat a kisvízfolyásokat a főfolyótól függetlenül vizsgálva elmondható, hogy a főkoordináta elemzésben a vízfolyások, illetve a vízfolyásokon belül a mintázott szakaszok elválását a prezencia/abszencia adatok alapján számos faj meghatározta (6/a, b ábra). Ennek ellenére a szakaszok ordinációjában nem fedezhető fel egyértelmű trend, az egyes kisvízfolyások egymással nagymértékű átfedést mutatnak. A PERMANOVA megerősítette a PCoA eredményeit és az összvariancia relatíve egyenletes eloszlását mutatja az egyes hatótényezők között (7. táblázat). Az évszakok közötti különbségek a variancia 14,6 %-t ($P < 0,001$), évszakon belül a vízfolyások közötti különbségek a variancia 22,4 %-t ($P < 0,001$), míg évszakon és befolyón belül a szakaszok közötti különbségek a variancia 13,7 %-t ($P < 0,001$) magyarázták. Az vízfolyások élőhelyi tulajdonságai alapján készített PCA 2. tengelye szintén szignifikáns részt magyaráz az összvarianciából (6,5 %, $P = 0,018$), illetve a három tengelyre összegezve a

variancia 15,8 %-a jut, mely több mint az évszakokra és szakaszokra eső hányad.



6. ábra: A befolyók mintázott szakaszainak főkoordináta elemzése (PCoA) a fajkompozíció alapján (a), illetve az objektumok (vízfolyás-szakaszok) elválásáért felelős változók (fajok) ordinációja (b). A faj kódok jelentései a 4. táblázatban találhatók.



7. ábra: A befolyók mintázott szakaszainak főkoordináta elemzése (PCoA) a relatív abundancia adatok alapján (a), illetve az objektumok (vízfolyás-szakaszok) elválásáért felelős változók (fajok) ordinációja (b). A fajkódok jelentései a 4. táblázatban találhatók.

A relatív abundancia adatokra készített PCoA ordinációban a vízfolyások és a vízfolyásokon belül a szakaszok elválását három domináns faj határozta meg (7/a, b ábra). Ezek a fajok a bodorka (*Rutilus rutilus*), a csuka (*Esox lucius*) és a szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) voltak. A PERMANOVA szerint bár az összvariancia legnagyobb részét a szakaszok közötti különbségek (20,7 %, $P < 0,001$) adták, az évszakos (12,6 %, $P < 0,001$) és a kisvízfolyások közötti különbségek (17,8 %, $P < 0,001$), illetve a vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak hatása (PC1 7,1 %, $P = 0,007$; PC2 6,4 %, $P = 0,022$; PC3 6,4 %, $P = 0,021$) is szignifikánsnak bizonyult (7. táblázat).

7. táblázat: A „nested” elrendezésű PERMANOVA eredményei a kisvízfolyások halegyütteseinek fajösszetételére (1-Jaccard) és relatív abundancia viszonyaira (Bray-Curtis).

A variancia forrása	d.f.	MS	F	P	% variancia
Fajkompozíció alapján számolt különbözőségi érték					
Évszak	2	1,90	13,70	<0,001	14,6
Befolyó (évszakon belül)	6	0,97	6,99	<0,001	22,4
Szakasz (évszakon és befolyón belül)	9	0,39	2,85	<0,001	13,7
Abio PC1 (évszakon és befolyón belül)	9	0,16	1,16	0,154	5,6
Abio PC2 (évszakon és befolyón belül)	9	0,19	1,35	0,018	6,5
Abio PC3 (évszakon és befolyón belül)	9	0,11	0,78	0,938	3,7
Maradék	63	0,14			33,6
Relatív abundancia alapján számolt különbözőségi érték					
Évszak	2	1,47	13,75	<0,001	12,6
Befolyó (évszakon belül)	6	0,69	6,44	<0,001	17,8
Szakasz (évszakon és befolyón belül)	9	0,54	5,01	<0,001	20,7
Abio PC1 (évszakon és befolyón belül)	9	0,18	1,71	0,007	7,1
Abio PC2 (évszakon és befolyón belül)	9	0,17	1,55	0,022	6,4
Abio PC3 (évszakon és befolyón belül)	9	0,17	1,55	0,021	6,4
Maradék	63	0,11			29,0

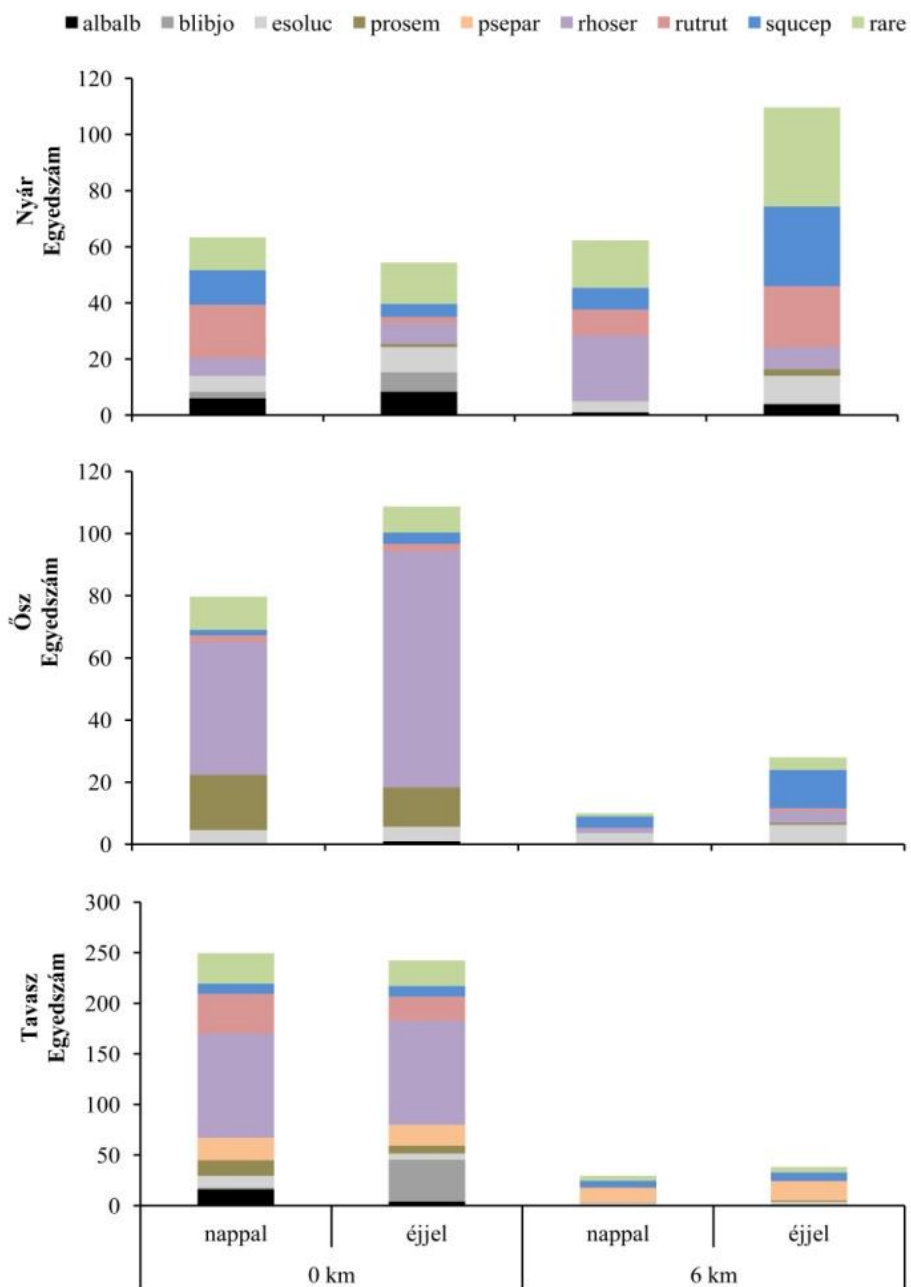
5.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikái egy síkvidéki kisvízfolyásban

A teljes felmérés során összesen 26 faj 3225 egyedét gyűjtöttük a Hajagosban (8. táblázat). A fajok abundancia viszonyait ábrázoló oszlopdiagram (8. ábra) leginkább a mintavételi szakaszok közötti különbségek jelentőségét hangsúlyozza a napszakos és évszakos

különbségekkel szemben. Mind az átlagos (50 méteres egységek közötti) fajgazdagság, mind pedig az átlagos egyedszám szignifikánsan magasabb volt az első, közvetlenül a torkolatnál mintázott vízfolyásszakaszon, mint a második, torkolattól kb. 6 km-re eső szakaszon (9. ábra, 9. táblázat). Ezzel szemben nem volt szignifikáns különbség adott szakaszon belül a nappali és éjjeli minták átlagos faj- és egyedszáma között (9. ábra, 9. táblázat).

8. táblázat: A vizsgálat során fogott halfajok, azok kódjai, illetve összegyedszámaik a két mintázott szakaszon, nappal és éjjel

		0 km		6 km	
		Nappal	Éjjel	Nappal	Éjjel
<i>Abramis brama</i>	abrbra	1	2	0	0
<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	67	40	3	12
<i>Ameiurus melas</i>	amemel	7	9	0	3
<i>Ballerus ballerus</i>	balbal	4	0	0	0
<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	0	2	15	9
<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	12	147	0	0
<i>Carassius gibelio</i>	cargib	4	10	9	18
<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	12	9	4	9
<i>Esox lucius</i>	esoluc	65	57	31	60
<i>Gobio sp.</i>	gobgob	1	0	13	17
<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	4	6	0	2
<i>Leucaspis delineatus</i>	leudel	2	1	0	0
<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	4	26	0	0
<i>Leuciscus leuciscus</i>	leuleu	12	19	8	38
<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	0	4	1	3
<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	19	13	0	0
<i>Neogobius melanostomus</i>	neomel	35	19	3	11
<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	5	6	10	11
<i>Phoxinus phoxinus</i>	phopho	1	1	0	0
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	prosem	99	64	1	13
<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	67	63	43	57
<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	456	558	74	35
<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	182	86	31	69
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	42	17	6	13
<i>Squalius cephalus</i>	squcep	72	56	53	147
<i>Tinca tinca</i>	tintin	4	1	0	0
Összegyedszám		3225			



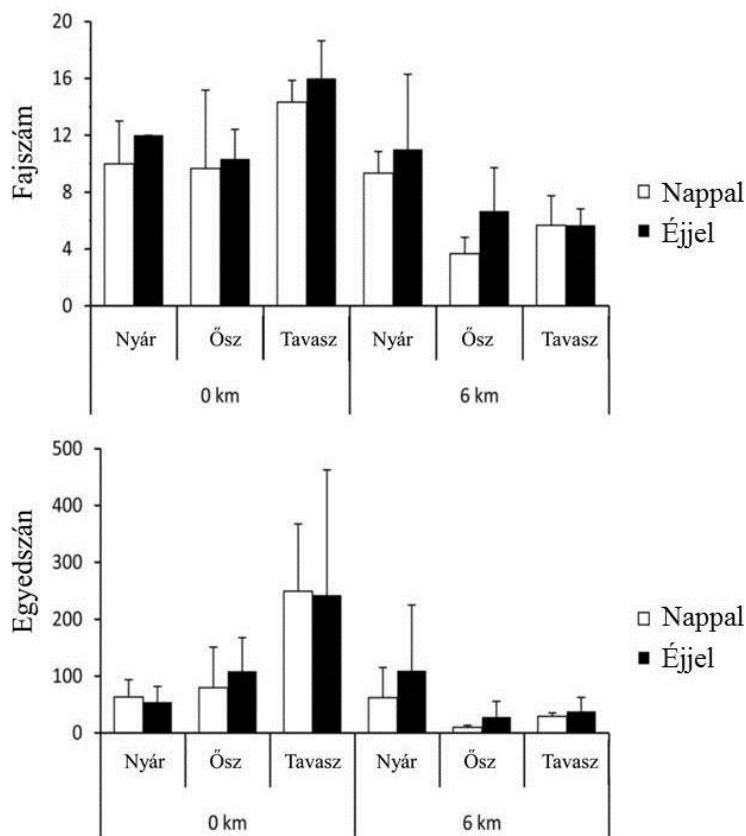
8. ábra: A két mintázott szakaszon fogott fajok relatív abundancia viszonyai nappal és éjjel, az 50 méteres egységek között átlagolva. A fajok kódjai a 8. táblázatban találhatók. rare: ritka fajok.

A Hajagos halegyütteseinek fajösszetétele alapján készített főkoordináta elemzés a két mintázott szakasz egyértelmű elválását mutatja az összvariancia 20,33 %-át magyarázó első ordinációs tengely mentén (10/a ábra). Az elválás elsősorban azoknak a fajoknak köszönhető, melyek jelen voltak a torkolathoz közeli szakaszon, de hiányoztak a felsőbb szakaszból (10/b ábra, 8. táblázat). Ezen fajok döntő többsége leginkább a nagyobb vízfolyásokat kedveli (pl. laposkeszeg [*Ballerus ballerus*]), melyek a befolyókat csak időszakosan használják élőhelyül. Összességében elmondható, hogy az ordinációban az évszakok és a helyek hatása erősebben érvényesül, mint a napszakok közötti különbségek csoportosító ereje.

9. táblázat: A „nested” elrendezésű ANOVA eredményei a fajszámra és az egyedszámba

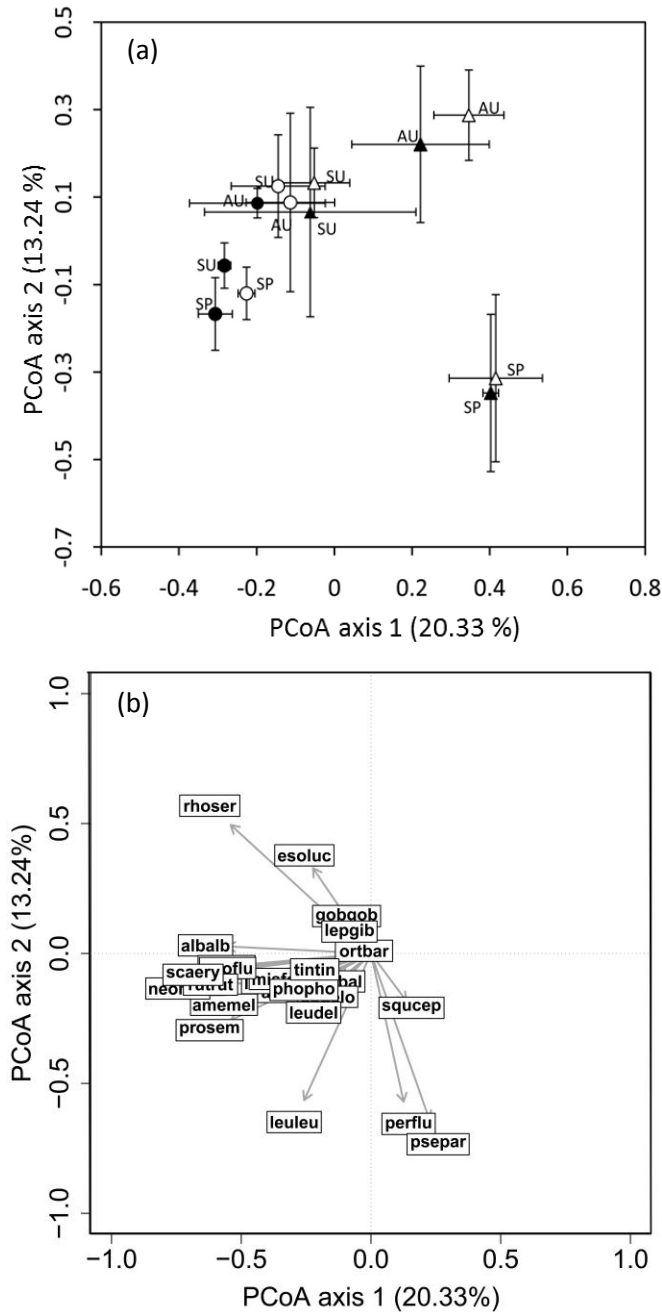
Fajszám				
	d.f.	MS	F	P
Évszak	2	34.11	4.11	0.029
Szakasz (évszakon belül)	3	114.31	13.76	<0.001
Napszak (évszakon és szakaszon belül)	6	4.75	0.57	0.749
Maradék	24	8.31		

Number of individuals				
	d.f.	MS	F	P
Évszak	2	23402	3.11	0.063
Szakasz (évszakon belül)	3	51403	6.82	0.002
Napszak (évszakon és szakaszon belül)	6	903	0.12	0.993
Maradék	24	7533		

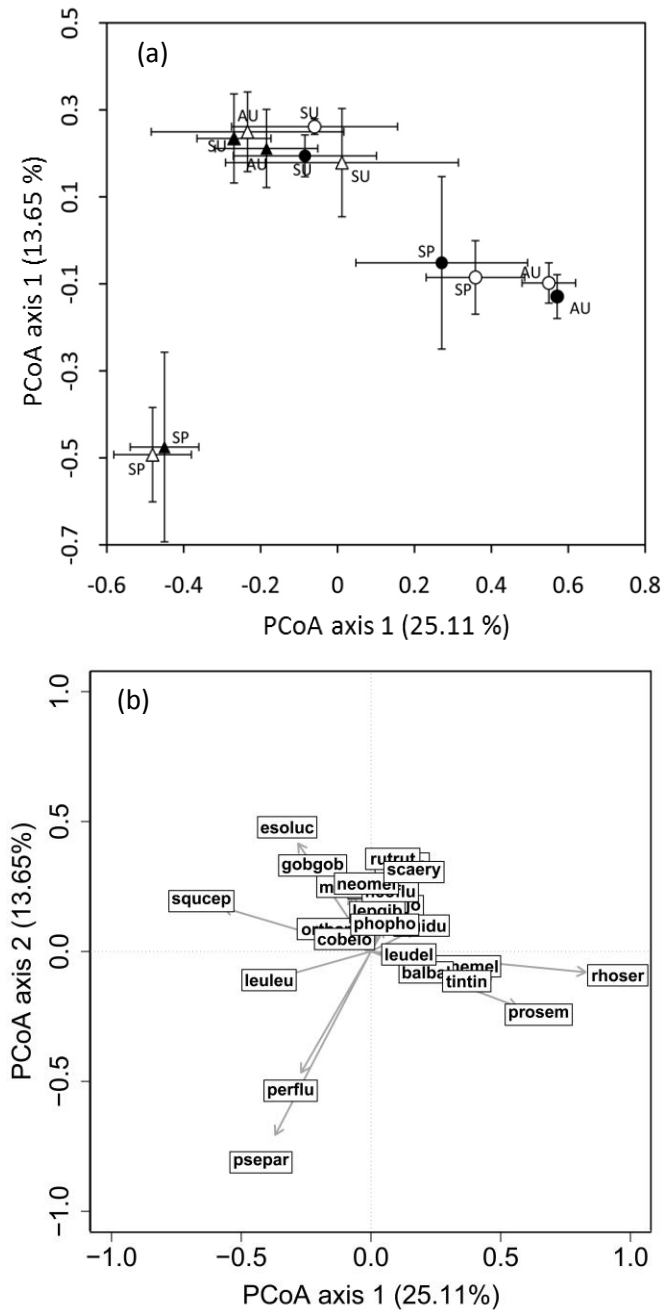


9. ábra: Az 50 méteres mintavételi egységek között számolt átlagos faj- és egyedszám a két mintavételi szakaszon nappal és éjjel

A fajok relatív abundancia értékei alapján készített főkoordináta elemzés szintén elsősorban a mintavételi szakaszok elválását mutatja az összvariancia 25,11 %-t magyarázó első ordinációs tengelyen (11/a ábra). Ezzel szemben a különböző napszakok között nem látható egyértelmű elválás. A torkolathoz közeli hely halállományát elsősorban a szivárványos ökle, a fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) és a tarkagéb (*Proterorhinus semilunaris*) határozta meg, míg a második, forráshoz közelebbi hely halegyütteseit a domolykó (*Squalius cephalus*), a nyúldomolykó (*Leuciscus leuciscus*) és a sügér (11/b ábra).



10. ábra: A mintavételi szakaszok főkoordináta elemzése (PCoA) a fajkompozíció alapján
 (a). Az egyes pontok az 50 méteres mintavételi helyek koordinátáinak átlagából számolt helyeket jelölik. A változók (fajok) ordinációja (b). A fajok kódjai a 8. táblázatban találhatók. SP: tavasz, SU: nyár, AU: ősz.



11. ábra: A mintavételi szakaszok főkoordináta elemzése (PCoA) a relatív abundancia adatok alapján (a). Az egyes pontok az 50 méteres mintavételi helyek koordinátáinak átlagából számolt helyeket jelölik. A változók (fajok) ordinációja (b). A fajok kódjai a 8. táblázatban találhatóak. SP: tavasz, SU: nyár, AU: ősz

A fajösszetételre és a relatív abundancia szerkezetre készített PERMANOVA megerősítette a PCoA eredményeit. Az elemzés szerint mindkét halegyütteseket jellemző index kizárólag az egyes évszakok között, valamint adott évszakon belül a mintavételi szakaszok között különbözött egymástól szignifikánsan, míg a napszakos különbségeknek nem volt szignifikáns hatása (10. táblázat).

10. táblázat: A „nested” elrendezésű PERMANOVA eredményei a fajösszetételre (1-Jaccard) és a relatív abundancia szerkezetre (Bray-Curtis)

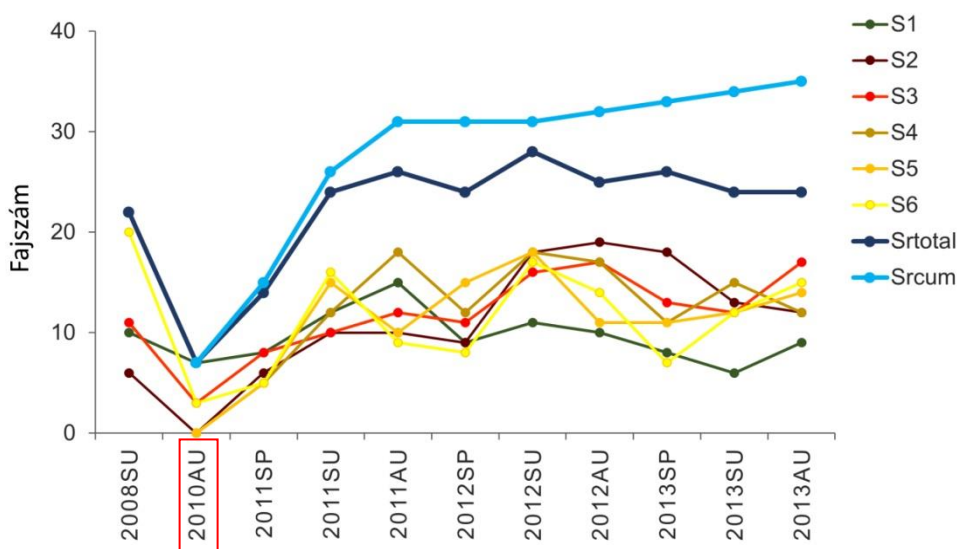
Fajkompozíció alapján számolt különbözőségi érték					
	d.f.	MS	F	R²	P
Évszak	2	0,79	5,97	0,21	<0,001
Évszak:szakasz	3	0,69	5,23	0,27	<0,001
Évszak:szakasz:napszak	6	0,12	0,93	0,10	0,605
Maradék	24	0,13		0,42	
Teljes	35			1,00	

Relatív abundancia alapján számolt különbözőségi érték					
	d.f.	MS	F	R²	P
Évszak	2	0,96	9,00	0,24	<0,001
Évszak:szakasz	3	1,02	9,64	0,38	<0,001
Évszak:szakasz:napszak	6	0,10	0,90	0,07	0,618
Maradék	24	0,11		0,31	
Teljes	35			1,00	

5.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap-szennyezést követően

2010 októberétől 2013 októberéig összesen 35 faj 13.177 egyedét mutattuk ki a Marcalból (12. ábra, I. függelék). A referenciaként felhasznált, szennyezés előtti adatsorban (Harka et al. 2009) összesen 22 faj szerepel. A szennyezés megtörténte után 2 héttel csupán négy faj (kűsz [*Alburnus alburnus*], bodorka, szivárványos ökle, ezüstkárász [*Carassius gibelio*]) egyedeit mutattuk ki a szennyezett szakaszokról (S2-S6), míg a szennyezés fölötti (S1) szakaszcól hét faj jelenlétét igazoltuk. Az új fajok megjelenése a szennyezés után viszonylag gyorsan zajlott. A katasztrófa után egy évvel,

2011 őszén, a kumulatív fajszám elérte a 31-et, majd a vizsgálat maradék két évében már csak kis mértékben növekedett 35-ig. Mivel a szennyezés fölötti szakaszon a fajszám viszonylag stabil maradt, a szennyezett szakaszokon észlelt gyors fajszámnövekedés egyértelműen az egyes halfajok visszatelepülésének és nem a regionális fauna átalakulásának volt köszönhető.



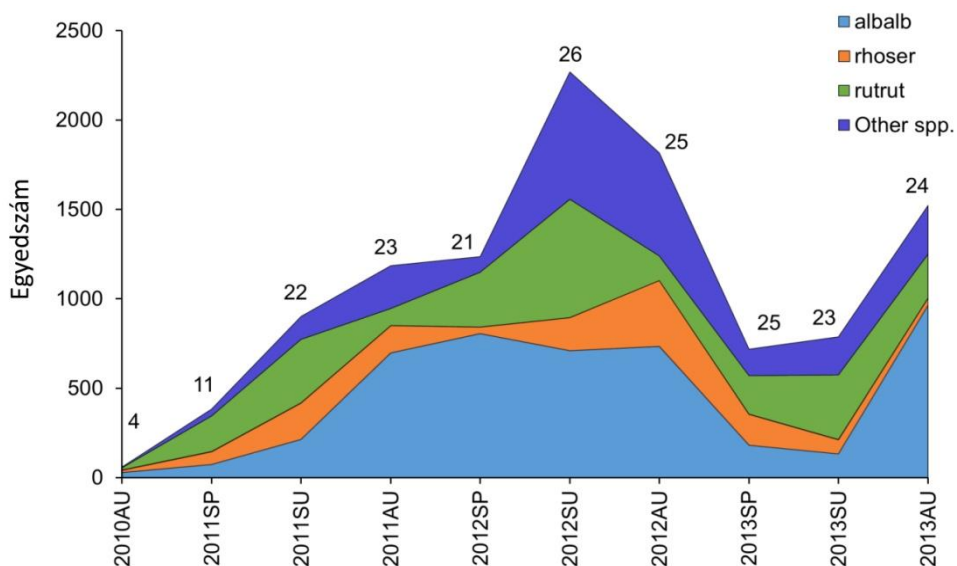
12. ábra: A Marcal mintázott szakaszainak fajszámváltozása a szennyezés előtt és után. Piros kerettel jelölve a szennyezés időpontja. Srtotal: egy adott alkalommal a folyóban kimutatott teljes fajszám; Srcum: a korábbi mintavételi alkalmak adataival együtt számított kumulatív fajszám; SU: nyár; AU: ősz; SP: tavasz

A kisebb térbeli és időbeli variabilitástól eltekintve a fajszám a szennyezés után kilenc hónappal relatíve stabilizálódott. A vízgyűjtő kisvízfolyásairól és a Marcalt befogadó Rábából kimutatott 42 faj közül a 35 általunk fogott faj (83,3 %) a vizsgálat időtartama alatt feltűnt a szennyezett szakaszokon is. A maradék hét faj közül három leginkább a kisebb vízfolyásokat kedveli (széles kárász [*Carassius carassius*], tüskés pikó [*Gasterosteus aculeatus*], fürges cselle [*Phoxinus phoxinus*]), míg négy (sujtásos kűsz [*Alburnoides bipunctatus*], bagolykeszeg [*Abramis sapo*], csupasztorkú géb [*Babka*

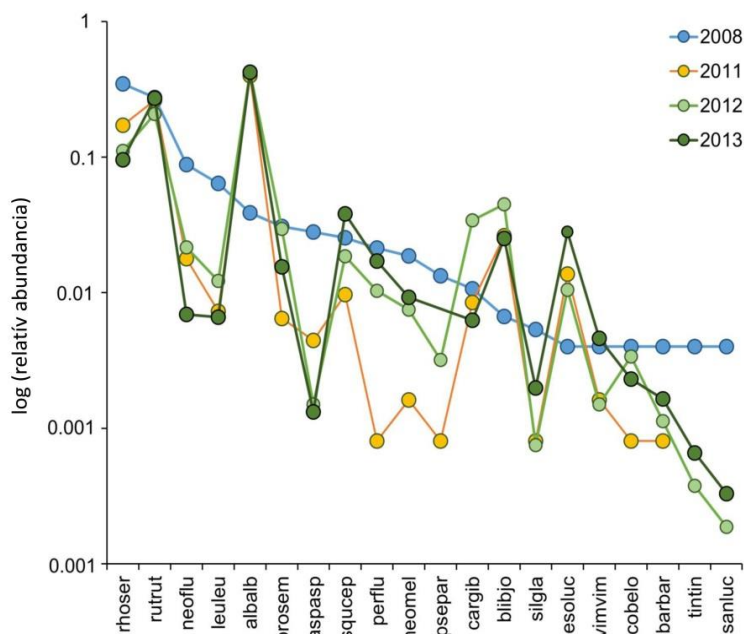
gymnotrachelus], Kessler géb [*Ponticola kessleri*]) jelenléte kizárólag a Rábából lett igazolva.

A fajsámhoz hasonlóan, az egyedszám (CPUE adatok) is gyors növekedést mutatott a szennyezés után (13. ábra). Az első mintavétel idején csupán 59 egyedet sikerült gyűjtenünk összesen, míg fél évvel később 2011 tavaszára ennek kb. hatszorosát tudtuk kimutatni. Összességében elmondható, hogy a teljes egyedszám nagymértékben nőtt a vizsgálat első évében, majd elkezdett fluktuálni. A halállomány abundanciájának változásait elsősorban a három leginkább domináns faj (kűsz, bodorka, szivárványos ökle) határozta meg, míg a többi faj hozzájárulása viszonylag csekélynek tekinthető.

A domináns fajok relatív abundancia viszonyai nem változtak jelentős mértékben a szennyezés után, összehasonlítva a 2008-as adatsorral. A fajok rangabundancia görbéin mérsékelt variabilitás volt megfigyelhető (14. ábra). Példaként, 2008-ban a bodorka (27,5 %) és a szivárványos ökle (34,6 %) volt a két domináns faj, míg a kűsz (3,9 %), mely a szennyezés után a legnagyobb abundanciával volt jelen, 2008-ban csak az 5. legdominánsabb faj volt. A folyami géb (8,8 %) és a nyúldomolykó (6,4 %) 2008-ban a 3. és a 4. legdominánsabb faj volt, míg a szennyezés után a teljes abundanciához való hozzájárulásaik csekélynek bizonyultak (2013-ban például 0,7 % körül mindkét faj esetében). A ritkább fajok közül a domolykó, a sügér, a feketeszájú géb (*Neogobius melanostomus*) és a csuka relatív abundanciájának emelkedése volt megfigyelhető a vizsgálat során, míg az inváziós fajok közül a fekete törpeharcsa, az ezüstkárász, a kínai razbóra és a pontokaszpikus gébfélék egyedszáma viszonylag alacsony maradt a három év alatt.

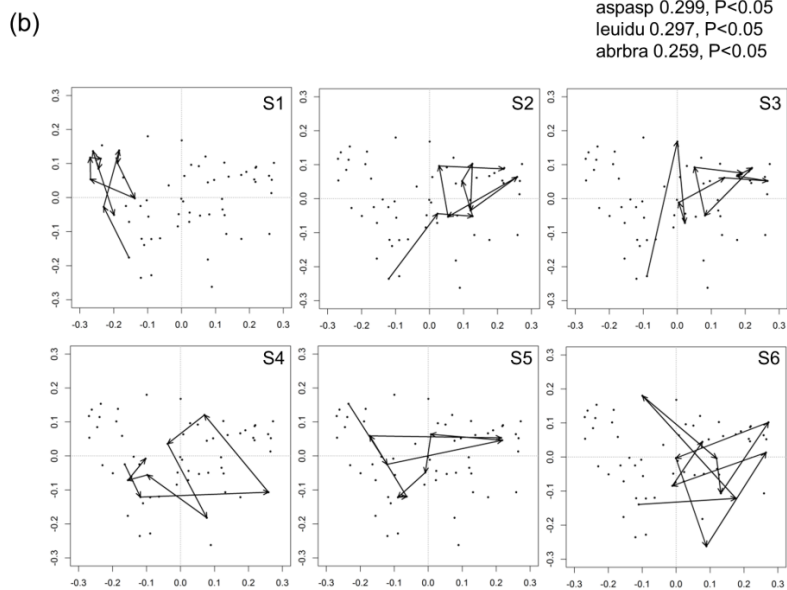
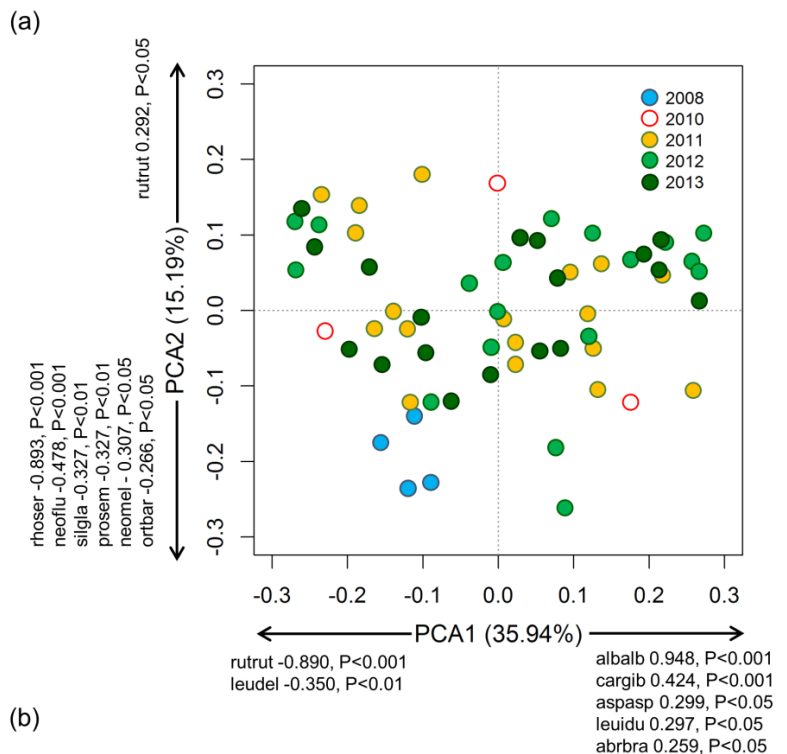


13. ábra: A Marcal szennyezett szakaszán fogott domináns halak és egyéb fajok abundancia viszonyainak változása. albalb: küsz; rhoser: szivárványos ökle; rutrut: bodorka; Other spp.: egyéb fajok. A diagram fölötti számok az adott időpontban fogott teljes fajszámot jelölik.

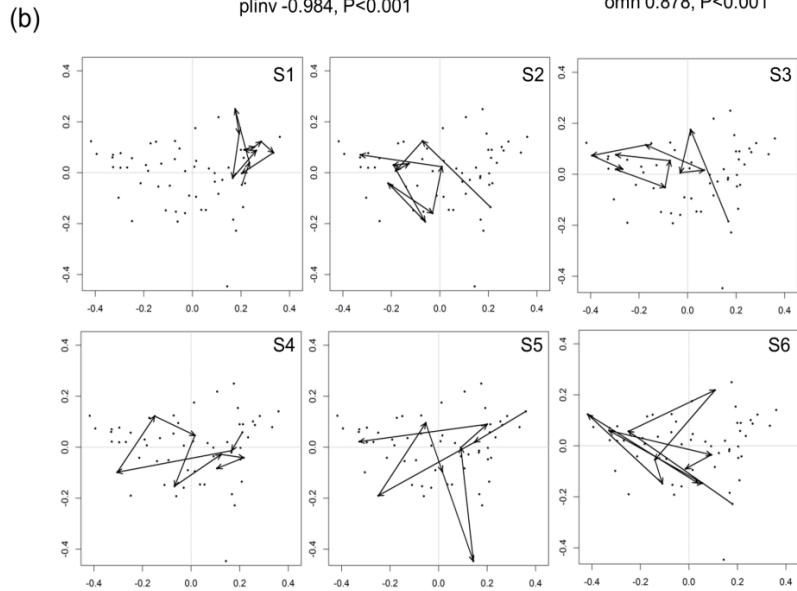
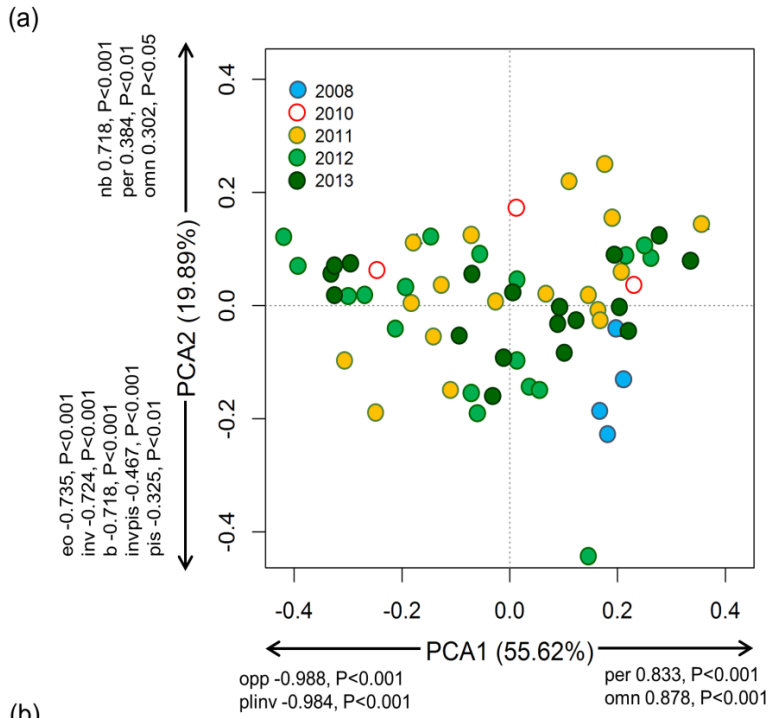


14. ábra: A 20 legmagasabb egyedszámmal jelenlévő faj abundanciagörbéi minden vizsgált évben, évszakok között összevonva. A fajok kódnevei az II. függelékben találhatóak.

A fajok abundancia viszonyai alapján készített főkomponens analízis első két tengelye jelentős időbeli és térbeli variabilitást jelez a mintavételi szakaszok között (15/a, b ábra). A szennyezés előtti, 2008-as adatsor kismértékű elválása figyelhető meg mindkét, de főképp az összvariancia 15,19 %-át magyarázó 2. ordinációs tengely mentén, jelezve a katasztrófa előtti és utáni abundancia viszonyok különbözőségét. A PCA eredménye összhangban van a fajok rangabundancia görbéin látott eredményekkel: a szennyezés előtti periódusban a szivárványos ökle, a bodorka, a folyami géb és néhány, később ritkább faj magasabb abundanciája volt jellemző. A katasztrófa utáni mintavételi időpontok nem mutatnak egymástól egyértelmű elkülönülést az ordinációs térben (15/a ábra). Az egyes mintavételi szakaszokon belül az időbeli variabilitás nagymértékű volt, a halegyüttesek szerkezete pedig jelentős átfedéseket mutatott (15/b ábra). A leginkább síkvidéki kisvízfolyásokat kedvelő bodorka és kurta baing (*Leucaspius delineatus*) elsősorban a szennyezés által nem érintett S1 szakaszt határozta meg (mindkét faj erős negatív korrelációt mutat az 1. ordinációs tengelyen), míg néhány, főleg nagyobb vízfolyásokat kedvelő pontyfélé (kűsz, ezüstkárász, jászkeszeg [*Leuciscus idus*], dévérkeszeg [*Abramis brama*]) abundanciája az érintett S2-S6 szakaszokon volt magasabb (erős pozitív korreláció a 1. tengellyel). A mintázott szakaszokon belül a halegyüttesek szerkezetében nem láthatóak egyértelmű, határozott irányú változások (15/b ábra).



15. ábra: (a) A mintavételi szakaszok főkomponens analízis (PCA) ordinációja éves csoportosításban, a fajok relatív abundancia viszonyai alapján. Az ábrán csak az adott tengellyel szignifikánsan korreláló változók vannak feltüntetve. A fajok kódjai az II. függelékben találhatók. (b) Az egyes mintavételi szakaszokon belül a halállomány-szerkezet időbeli változása.



16. ábra: (a) A mintavételi szakaszok főkomponens analízis (PCA) ordinációja éves csoportosításban, a guildek relatív abundancia viszonyai alapján. Az ábrán csak az adott tengellyel szignifikánsan korreláló változók vannak feltüntetve. A guildek kódjait lásd az II. függelékben. (b) Az egyes mintavételi szakaszokon belül a funkcionális csoportok szerkezetének változása.

Hasonlóan a halegyüttesek taxonómiai szerkezete alapján készített PCA-hoz, a funkcionális csoportokra lefuttatott ordináció is magas szintű variabilitást mutat mind a mintázott szakaszok, mind pedig az egyes évek között (16/a, b ábra). A szennyezés által nem érintett S1 szakasz mutatja a legnagyobb mértékű elválást a többi mintázott szakasztól az összvariancia 55,62 %-át magyarázó 1. ordinációs tengely mentén. Az elválásért elsősorban a tengellyel szoros pozitív korrelációt mutató „periodikus” és „omnivor” fajok felelősek. Mindkét tulajdonság jellemző a bodorkára, mely faj minden alkalomkor a legdominánsabbnak mutatkozott az S1 szakaszon.

A regressziós döntési fa modell szerint a kolonizáció menetében az összvariancia mérsékelt része (47,9-52,5 %) magyarázható néhány taxonómiai és guild alapú változóval (11. táblázat).

11. táblázat: A regressziós döntési fa modell eredményei

Év	Tree size	MSE	Xerror (%)	R ² (%)	Előford. (%)	A magyarázó változók jelentősége			
						Rel. ab. (%)	Táplálkozás	Élőhely pref.	Életmenet
2011	2	0,0057	66,74	47,92	47,92	47,82	11,40	9,10	0,55
2012	2	0,0048	62,84	48,23	48,23	47,54	9,93	7,85	2,02
2013	2	0,0047	68,82	52,54	52,54	51,86	10,45	10,87	0,64

A modell évről-évre kismértékű növekedést mutat a halegyüttesek megjósolhatóságában. Ugyanakkor az elemzésben használt változók fontossági sorrendje ugyanaz maradt az évek során. A halak előfordulási gyakorisága a vízgyűjtőn, illetve azok relatív abundancia értékei voltak a legfontosabb prediktor változók. A guild alapú változók varianciarányában betöltött része csekélynek tekinthető.

6. Diszkusszió

6.1. Halegyüttesek szerveződése kisvízfolyások torkolati szakaszán

Munkám első részében hierarchikus térbeli szinteken (mintavételi egységek, vízfolyás-szakaszok, vízfolyások) vizsgáltam a halegyüttesek tér- és időbeli szerveződését mellékvízfolyások torkolathoz közeli szakaszain. Kimutattam, hogy az összvariancia döntő részét az elemzésbe vont különböző időbeli és térbeli tényezők hatása együttesen magyarázta. Összességében, a közösségszerkezetet legnagyobb mértékben az évszak, a vízfolyás, illetve a vízfolyás-szakasz szintek határozták meg, míg a vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak hatása kevésbé érvényesült.

A vízfolyáshálózatok élőlényközösségeinek térbeli szerveződését taglaló tanulmányok döntő többsége igen nagy léptéknél (pl. vízgyűjtő szinten) vizsgálta a lokális és térbeli tényezők hatását az élőlény-együttesek szerveződésére (pl. Mykrä et al. 2007, Erős et al. 2012). Ezen publikációk többsége szerint a térbeli tényezők hatásának jelentősége mérséklődik a vizsgálat térbeli kiterjedésének csökkenésével (Heino et al. 2012, Muneeppeerakul et al. 2008). Ennek ellenére számos, térbeli tényezők által meghatározott regionális folyamat (pl. diszperzió) igen jelentős lehet akár kisebb skálákon is (pl. részvízgyűjtőkön belül) (Fagan 2002, Erős & Schmera 2010). Vizsgálatom során ilyen kisebb térbeli szinteken kutattam a halegyüttesek szerveződésének függőségeit és kimutattam, hogy akár hasonló környezeti és topográfiai paraméterekkel jellemezhető, egymáshoz viszonylag közel elhelyezkedő mellékvízfolyások között is meghatározó különbségek fordulhatnak elő a halállomány-szerkezetben.

A vízfolyások közötti különbségek elsősorban a fajgazdagságban (magyarázott variancia: 36,4 %), illetve a főfolyó (Marcal) és a befolyók

között a fajkompozíció alapján számolt indexértékekben (magyarázott variancia: 39,0 %) mutatkoztak meg, míg a relatív abundancia adatok alapján számolt értékek esetében kisebb volt a jelentőségük (magyarázott variancia: 6,4 %) (5. táblázat). Nyáron és ősszel a kisvízfolyások szintjén ellentétes mintázatot mutattam ki a fajgazdagság, valamint a főfolyó és befolyók között fajkompozíció alapján számolt indexértékeknél. A fajszám a Marcal torkolatához legközelebb eső Sokorói-Bakony-éren volt a legmagasabb, míg az ettől legtávolabb eső Hajagoson a legalacsonyabb. Ezzel szemben a főfolyó és mellékfolyók között számolt 1-Jaccard különbözőségi indexértékek a Sokorói-Bakony-éren voltak a legalacsonyabbak, míg a Hajagoson a legmagasabbak. A Hajagoson tapasztalható alacsonyabb fajszám, illetve a magasabb ökológiai különbözőségi értékek a fajkompozícióban a kisvízfolyás alacsonyabb kolonizációs potenciáljára, a torkolat környezeti szűrőként való funkcionálására utalnak. Annak ellenére, hogy az általam vizsgált mellékvízfolyások egymáshoz viszonylag közel helyezkednek el, ezen eredményeim alátámasztják a vízfolyások vízgyűjtőn belüli topológiai pozíciójának fontosságát a halegyüttesek szerveződésében (Osborne & Wiley 1992). Erre bizonyíték a fajszám, illetve az 1-Jaccard indexértékek fokozatos változása a befolyók között a Marcal torkolatától a forrás felé haladva. Vízfolyásokban általánosan megfigyelhető trend, hogy a halfauna fajszáma a forrástól a torkolat felé növekszik (Matthews 1998), mely magyarázhatja az általunk kimutatott mintázatot. A Sokorói-Bakony-ér a vizsgált befolyók közül a legközelebb helyezkedik el a Marcal torkolatához, így nem meglepő, hogy ebben a befolyóban észleltem a legmagasabb fajszámot. A főfolyótól vett, fajösszetétel alapján számolt alacsonyabb ökológiai különbözőségi értékek pedig a Sokorói-Bakony-ér magasabb kolonizációs potenciáljára utalnak.

A halegyüttesek szerkezetében a kisvízfolyások között tapasztalt különbségek különböző mértékűek voltak az évszakok között. Nyáron és ősszel a már említett változások figyelhetők meg a fajszám és a fajkompozíció alapján számolt különbözőségi indexek esetében, míg tavasszal a mellékvízfolyások között a különbségek mértéke csekélyebb volt. A tavasszal tapasztalt mintázat kialakításában két fontos tényező játszott szerepet. Ebben az évszakban a vízszint jelentős mértékben magasabb volt, mint nyáron és ősszel, ami okozhatta az említett változók közötti csekélyebb különbségeket a befolyók között, azáltal, hogy a halak könnyebben felúszhattak a kisvízfolyásokba. Az emelkedett vízszintnek köszönhetően a torkolati szakaszoknál kialakuló homok-, valamint kavicspadok víz alá kerültek, így a főfolyó halai akadály nélkül átúszhattak fölöttük. Másrészt a halak többsége tavasszal ívik, melynek következtében mozgási aktivitásuk fokozódik, így azok nagyobb valószínűséggel vándorolnak fel a mellékvízfolyásokba tovább csökkentve a befolyók között tapasztalható különbségeket. A Marcal és a befolyók között a fajok relatív abundancia adatai alapján számolt Bray-Curtis különbözőségi index értékei alátámasztják ezeket a feltevéseket. Az index értékei tavasszal voltak a legalacsonyabbak (jelezvén az abundancia viszonyokban megmutatkozó kisebb különbségeket a főfolyó és a mellékvízfolyások között), míg ősszel a legmagasabbak. A Marcal és a befolyók között, az abundancia-szerkezetben megmutatkozó jelentős évszakai különbségek (magyarozott variancia: 54,3 %) (5. táblázat) az élőhelyek elérhetőségének szezonális variabilitását, illetve a domináns fajok évszaken eltérő mozgási aktivitását tükrözik (Gorman 1986, Roberts & Hitt 2010).

Az egyes kisvízfolyásokon belül, a vízfolyásszakaszok szintjén is szignifikáns eltéréseket mutattam ki a halegyüttesek szerkezetében. Az eredmények felhívják a figyelmet a kisvízfolyások halegyütteseinek

szerveződésében fontos szerepet játszó vándorlási folyamatok jelentőségére még ilyen kis térbeli léptéken is (esetünkben 1 km-en belül). Nyáron és ősszel, adott kisvízfolyáson belül a fajszám csökkent, míg a főfolyó és befolyók között fajösszetételre számolt indexértékek növekedtek a torkolattól a forrás irányába. Tudomásom szerint munkámban nemzetközi szinten is elsőként vizsgáltam ilyen kis térbeli léptéken egy főfolyó és annak mellékvízfolyásaiban előforduló halegyüttesek közötti különbségeket. Ennek ellenére számos nagyobb térbeli szinten történt kutatással (pl. Hitt & Angermeier 2008, Thornbrugh & Gido 2010) párhuzamosan, munkám hangsúlyozza, hogy nem csak a kisvízfolyások torkolatai funkcionálhatnak a vízgyűjtőkön környezeti szűrőként, hanem a már ezen kritikus határélőhelyen átjutott halak is „kiszűrődhetnek” a mellékvízfolyáson belül, így eltérő halegyüttes-szerkezetet hozva létre az egyes vízfolyásszakaszok között. A fajok relatív abundancia adatai alapján számolt különbözőségi indexben, a vízfolyásszakaszok szintjén a különbségek bár szignifikánsnak bizonyultak, az összvariancia kisebb hányadát magyarázták (12,4 %), mely néhány domináns faj általános jelenlétével magyarázható elsősorban. Az olyan, mind a Marcalban, mind pedig a befolyókban előforduló élőhely-generalista fajok, mint a küsz, a bodorka vagy a szivárványos ökle minden kisvízfolyásszakaszon nagy számban voltak jelen, növelve a szakaszok (és a vízfolyások) közötti hasonlóságokat. A mintavételi egységek szintjén történő ábrázolás (5. ábra) megerősíti a vízfolyásszakaszok közötti különbségek jelentőségét, valamint csökkenő tendenciát mutat a fajgazdagság esetében a forrás felé. A relatív abundancia viszonyokban nem láthatóak trendszerű változások, melynek oka elsősorban a már említett domináns fajok általános jelenléte.

A főfolyótól függetlenül, kizárólag a mellékvízfolyások halegyütteseinek szerkezetét elemezve (PCoA, PERMANOVA) kimutattam, hogy a halegyüttesek szerveződésében az összvariancia relatíve egyenlő

részeit magyarázzák az évszakos, a kisvízfolyások közötti, illetve a kisvízfolyásokon belül a mintázott szakaszok közötti különbségek. Eredményeim arra utalnak, hogy a kisvízfolyások torkolati szakaszain a halegyüttesek szerveződése számos tényező által meghatározott, ami megnehezíti az egyes tényezők közösségszerveződésben betöltött szerepének általánosítási lehetőségeit (Heino et al. 2012).

Bár a lokális, az élőhely szerkezetét jellemző élőhelyi tulajdonságok az egyik legfontosabb csoportját alkotják a halegyüttesek szerveződését meghatározó tényezőknek (Matthews 1998, Jackson et al. 2001), kutatásomban ezek relatív hozzájárulása a térbeli és időbeli tényezők mellett nem tekinthető jelentősnek. A közösségszerveződésben fontos szerepet betöltő regionális és nagyobb térbeli skálákon játszódó folyamatok (pl. a fajok diszperziós képessége) tehát a kisebb térbeli szinteken (akár mezohabitat szinten) is jelentős hatással lehetnek a fajösszetételre és a relatív abundancia viszonyokra. Az általam vizsgált síkvidéki rendszerben a vízmélységet, mederszélességet, vízfolyás-sebességet és mederaljzat-alkotókat tekintve a mintázott egységek viszonylag hasonlóak voltak egymáshoz, az élőhelyek heterogenitását elsősorban a makrovegetáció típusa és borításértékei növelték. Az ilyen, viszonylag homogénnek tekinthető vízfolyásrendszerekben a vándorlási folyamatok jelentősége tovább nőhet a vízfolyások élőhelyi tulajdonságaival (környezeti háttérváltozókkal) szemben (Grönroos & Heino 2012).

Összefoglalva, a halegyüttesek fajgazdagsága, fajösszetétele és relatív abundancia viszonyai nagymértékű variabilitást mutattak kisvízfolyások torkolati szakaszán. A kialakult mintázatot vizsgálatomban elsősorban az évszakok közötti, a kisvízfolyások közötti, illetve a vízfolyásokon belül, a vízfolyásszakaszok közötti különbségek határozták meg, míg az élőhely szerkezetének hatása ezeknél jelentéktlenebb volt. A halak vándorlását és

térbeli eloszlását befolyásoló tényezők (pl. vízfolyás pozíciója a főfolyón, a vízfolyáson belüli barrierek, fajok eltérő mozgási aktivitása stb.) kis térbeli léptéknél is kritikus szerepet játszhatnak a közösségsszerveződésben, így meghatározhatják a vízfolyáshálózatok felsőbb szakaszain élő halegyüttesek dinamikáit is.

A vízfolyásokat érintő természetvédelmi célú beavatkozások során leginkább egy adott (legtöbbször pár száz méter hosszúságú) vízfolyásszakasz rehabilitációja a cél (Roni et al. 2008). Munkám rávilágít, hogy a vízfolyáshálózatok közötti összeköttetések és vándorlási útvonalak fenntartása hasonlóképpen kritikus fontosságú lehet a lokális halegyüttesek hosszú távú fennmaradása érdekében. Rámutattam továbbá, hogy a vízfolyások összefolyásainál kialakuló kapcsolódási pontok közösségsszerveződésben betöltött szerepének (környezeti szűrő, ökoton) kutatása kulcsfontosságú a vízgyűjtők szintjén lejátszódó folyamatok pontosabb megértéséhez.

6.2. Halegyüttesek migrációs folyamatainak napszakos dinamikái egy síkvidéki kisvízfolyásban

A dolgozat második részében a Hajagos halegyütteseinek napszakos dinamikáit vizsgáltam a mintavételi szakasz térbeli pozíciójának függvényében. Előzetes hipotézisem, mely szerint a kisvízfolyás torkolatánál elhelyezkedő mintavételi szakasz halegyüttese az attól távolabb eső szakasz halegyütteseéhez képest jelentős napszakos variabilitást mutatnak, munkám során nem igazolódott. A vizsgálat során sem a torkolatnál lévő, sem pedig az attól körülbelül 6 km-re elhelyezkedő vízfolyásszakaszon nem mutattam ki szignifikáns eltéréseket a nappali és éjjeli minták között a halegyüttesek szerkezetében (fajszám, fajösszetétel, relatív abundancia). Eredményeim arra

utalnak, hogy sem a mintavételi hatékonyság, sem a halak élőhely-használata (időszakos migráció a befolyóba) nem változik szignifikánsan az egyes napszakok között. A napszakos különbségek hiánya mellett azonban szignifikáns különbségeket mutattam ki az egyes évszakok és adott évszakon belül a mintavételi szakaszok között.

Vizsgálatomban a halegyüttesek szerkezetét elsősorban a mintázott vízfolyásszakaszok térbeli pozíciója határozta meg. Vízfolyások halegyütteseinek dinamikáit vizsgálva jól ismert, hogy a közösségszerkezetet meghatározó tényezők közül kiemelt szerep jut a mintavételi hely vízfolyáson belüli térbeli pozíciójának (Osborne & Wiley 1992, Schlosser & Angermeier 1995, Thornbrugh & Gido 2009). Általánosan elmondható, hogy a fajsám és egyedszám a forrástól a torkolat felé növekszik. A tendenciára az eltérő kutatók számos magyarázatot adtak, melyek rendszertől függően különböző mértékben, de minden bizonnyal együtt fejtik ki hatásukat. A legáltalánosabbak ezek közül a torkolat felé növekvő élőhelyméret (mederszélesség, vízmélység) és komplexitás, illetve a fajok különböző bevándorlási-kihalási rátája az egyes vízfolyásszakaszok között (Schlosser 1982, Power et al. 1988, Miyazono & Taylor 2013). Munkám során szignifikánsan több egyedet és fajt fogtunk a közvetlenül torkolatnál elhelyezkedő szakaszon, mint az ettől távolabb eső helyen, mely a torkolati szakasz halak általi preferenciájára, illetve magasabb bevándorlási és alacsonyabb emigrációs potenciáljára utal. A fajkompozíció és a relatív abundancia viszonyok alapján számolt Jaccard és Bray-Curtis indexek szintén szignifikáns eltéréseket mutattak a két vizsgált szakasz között. Ez elsősorban annak köszönhető, hogy míg a torkolati szakaszon számos faj mellett, gyakran magasabb abundanciával jelen voltak olyan fajok (pl. күsz, karikakeszeg [*Blicca bjoerkna*], tarkagéb), melyek elsősorban a főfolyót jellemzik, addig a felső, forráshoz közelebbi szakaszon olyan fajok (pl.

kövecsík [*Barbatula barbatula*], domolykó, fenékjáró küllő [*Gobio sp.*]) fordultak elő, melyek a vízfolyások felső szakaszainak karakterfajai (Erős 2007). Az eredményekből arra következtethetünk, hogy a Marcalban élő halak kizárólag a Hajagos alsóbb szakaszait használják, melyre két lehetséges magyarázatot adhatunk. Egyrészt, a felfelé csökkenő élőhelyméret (vízmélység, mederszélesség) számos, a főfolyót jellemző faj mozgását limitálja a fentebbi szakaszok felé, másrészt a vegetációperiódusban (késő tavasztól ősziig) a makrovegetációs borítás drasztikus növekedése gátolhatja a főleg nagyobb testméretet elérő egyedek migrációját a torkolattól a forrás irányába.

A mintavételi hely térbeli pozíciójának szignifikáns hatása mellett szintén szignifikáns eltéréseket mutattam ki az egyes évszakok között. Ezek közül a leginkább szembetűnő a torkolati szakasz magas faj- és egyedszáma tavasszal. A tavaszra történő jelentős emelkedés a két változóban elsősorban a halak ívás miatt megnövekedett mozgási aktivitásával magyarázható. Olyan fajok, mint például a razbóra (*Pseudorasbora parva*) vagy a laposkeszeg csak a tavaszi mintákból kerültek elő, míg a jászkeszeg és a karikakeszeg jóval nagyobb egyedszámban fordult elő tavasszal, mint más évszakokban, mely utalhat ezen fajok kisvízfolyást érintő preferenciájára a szaporodási időszakban.

Bár az alapvető közösségszerkezeti változóknak (fajszám, egyedszám, fajkompozíció, relatív abundancia viszonyok) nem találtam szignifikáns napszakos eltéréseket, a fajok relatív abundancia szerkezete alapján készített oszlopdiagramok (8. ábra) mutatnak némi eltérést a nappal és éjjel vett minták között. Ellentétben más tanulmányokkal, a rekesztőhálóval elzárt egységeket háromszor halásztuk meg a hatékonyság maximalizálása végett. Az intenzív mintavételnek köszönhetően úgy hiszem, hogy az ábrán látható napszakos különbségeket nem a mintavételi hatékonyság nappali és éjjeli

időszak közötti változékonysága adta, hanem a különböző fajok napszakosan eltérő mozgási mintázata az egyes élőhelyek között. A legszembetűnőbb változás a karikakeszeg abundanciájának éjjelre történő kb. 25-szörös megemelkedése a torkolati szakaszon tavasszal. A nagymértékű egyedszám-növekedés a faj éjjeli migrációját sugallja a Hajagos irányába, mely több okból történhet (pl. szaporodó-, táplálkozó- és/vagy búvóhelykeresés). Erős et al. (2008) szerint a karikakeszeg tipikusan éjjel aktív faj, mely nagyobb folyókban napnyugta után a pelágikus élettérből a part közelébe húzódik. Az általam tapasztalt mintázat hasonló lehet ehhez, hiszen a Hajagos – hasonlóan nagyobb folyók litorális régiójához - sekélyebb vízmélységgel rendelkezik, mely, a már említett okok miatt (refúgium területek), megfelelő időszakos életteret nyújthat a faj számára.

Bár a kisvízfolyások halegyütteseinek napszakos dinamikáiról hiányos ismeretekkel rendelkezünk, észak-amerikai pisztrángféléket vizsgálva kimutatták, hogy a táplálkozási és búvóhelyek időszakos felkeresése a legvalószínűbb okok, melyek kiválthatják a halak élőhelyváltásait a két napszak között (Heggenes et al. 1999, Lewin et al. 2004, Copp et al. 2005, 2008). Copp & Jurajda (1993), valamint Becker et al. (2011) szerint a viszonylag biztonságosnak tekinthető kisvízfolyások torkolati szakaszai és a főfolyó közötti migrációt a forráshasználat (pl. táplálkozás) és a ragadozók elkerülése közötti “trade-off” indukálhatja. Ezen tanulmányok alapján predikcióm az volt, hogy a Hajagos időszakos búvóhelyet nyújthat a főfolyó halai számára, hiszen sekélyebb vízmélységgel, illetve sűrűbb makrovegetációs borítással rendelkezik, mint a Marcal. A főfolyóban két tipikusan halakkal táplálkozó (piscivor) faj fordul elő, melyek nem jellemzik a Hajagost. Ezek a balin és a harcsa (Harka et al. 2009, Specziár et al. 2012), melyek kizárólag a nagyobb víztereket kedvelik, és melyek erős predációs nyomást gyakorolhatnak a többi fajra, bekényszerítve őket a Marcal

mellékvízfolyásaiba. Ugyanakkor a Hajagosban a szintén effektív predátor csuka stabil populációját mutattuk ki a teljes felmérés során, mely csökkenti a kisvízfolyásban való tartózkodás előnyeit.

Eredményeim összességében arra utalnak, hogy egy-egy halfaj mutathat napszaktól függő migrációt a Marcal és a Hajagos között, azonban a teljes halállomány szerkezete összességében nem változik napszak szerint. A stabil csukapopuláció mellett, a tapasztalt mintázat kialakulásában egyéb tényezők is közrejátszhattak. A különböző fajok például hasonlóan biztonságos refúgiumterületeket találhatnak a Marcal litorális részében, illetve azokban a foltokban, melyek a Hajagoshoz hasonlóan sűrűn be vannak növe vízínövényzettel. Eredményeim arra engednek következtetni, hogy kisvízfolyások halegyütteseinek közösség-szerveződésében a térbeli tényezők számottevőbb jelentőséggel bírnak, mint a napszakos hatások. A halegyüttesek szerkezetét tehát az évszakos különbségek és a mintavételi szakasz térbeli pozíciója a vízfolyáson (torkolathoz közeli vs attól távoli) sokkal inkább befolyásolják, mint a napszak. Munkám rámutat továbbá, hogy kisvízfolyások halegyütteseinek monitorozásában a nagyobb vízfolyásokkal szemben elegendő lehet a nappali mintavételezés a közösséget jellemző változók reprezentatív becsléséhez. Ennek pontosabb meghatározásához azonban szükséges számos egyéb, különböző topográfiai régióban elhelyezkedő kisvízfolyás hasonlóan hatékony, reprezentatív felmérése.

6.3. A halállomány rekolonizációs dinamikája a Marcalban a vörösiszap-szennyezést követően

Munkám harmadik részében a halállomány visszatelepülését vizsgáltam a súlyos természeti katasztrófát szenvedett Marcal folyóban, taxonómia és funkcionális csoportok alapján. A folyó vörösiszap-szennyezése az egyik

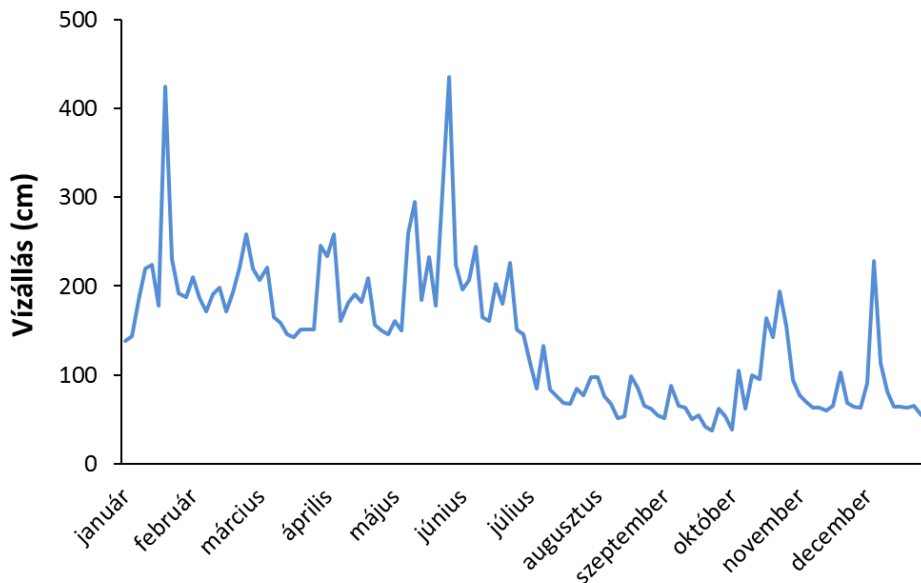
legnagyobb kiterjedésű és legsúlyosabb dokumentált halpusztulást idézte elő. Bár a katasztrófa után már kevesebb, mint egy évvel a halegyüttesek meglepően gyors rekolonizációja zajlott le, a közösség szerkezet térbeli és időbeli variabilitása igen jelentős maradt, illetve nem függött a mintavételi hely longitudinális térbeli pozíciójától. A vízgyűjtőn található forráspopulációkat eltartó helyek száma és a fajok relatív abundancia viszonyai bizonyultak a legerősebb prediktor változóknak a visszatelepülésben (~50 %), míg a funkcionális csoportok magyarázó ereje csekélyebb volt (~15 %). Ezen eredményeim rávilágítanak, hogy akár vízfolyásszinten is mind a taxonómiai, mind pedig a guild alapú csoportok gyors rekolonizációja mehet végbe kémiai szennyezések után, ha megvan a lehetőség a visszatelepülésre a mellékvízfolyásokból, illetve a szennyezés által nem érintett felsőbb szakaszokról és a befogadó vízfolyásból.

A vízfolyáshálózatok szerkezete alapvetően határozza meg az ott előforduló élőlények migrációs lehetőségeit, ellentétben a teresztris rendszerekkel, ahol a kolonizáció számos irányból történhet (Labonne et al. 2008, Erős et al. 2012a). Vizsgálatomban a szennyezés által nem érintett felső szakasz, illetve a folyó számos mellékvízfolyása egyaránt fontos szerepet játszhatott a halak visszatelepülésében a Marcal teljes vizsgált szakaszán. Összehasonlítva a vízgyűjtőről származó fajkompozíció adatokat a Marcal fajösszetételével, kijelenthető, hogy a rekolonizáció valószínűleg az összes lehetséges refúgium-terület irányából végbemehetett. Mivel a befolyók halegyütteseinek fajösszetétele jelentős mértékben hasonlít a Marcal nem szennyezett felső szakaszán élő halegyüttesek szerkezetére, a két kolonizációs forrás jelentősége a visszatelepülésben nem állítható fontossági sorrendbe. A szennyezés után a legnagyobb abundanciával a Marcalban előforduló fajok (pl. bodorka, domolykó, szivárványos ökle) azok voltak, melyek a befolyókban is a legdominánsabbnak bizonyultak. Ezek mellett

azonban néhány, főleg nagyobb vízfolyást kedvelő faj (pl. márna, jászkeszeg, feketeszájú géb, szilvaorrú keszeg [*Vimba vimba*]) jelenlétét is igazoltuk, melyek a befogadó Rába jelentőségére hívják fel a figyelmet. A küsz, mely szintén számottevő mennyiségben fordult elő a szennyezés után a Marcalban, egyaránt jelentős mennyiségben volt jelen a befolyók torkolati szakaszain, valamint a Rábában is, így a faj mindkét irányból képes volt kolonizálni a vízfolyást. Bár a Rába felől a halak vándorlása korlátozott a Marcalba kisebb duzzasztás miatt (8. kép), az év egyes szakaszaiban, magasabb vízállásnál (kb 200 cm és e felett) átjárható a két rendszer (17. ábra). Alapul véve például a 2015-ös év vízállását, ez a januári és a tavaszi áradások alkalmával mehetett végbe. A Rába vízállása azonban az egyes évek között is jelentős különbségeket mutat (<http://www.edukovizig.hu>), így a két vízfolyás közötti vándorlási folyamatok dinamikája is eltérő lehet az évek között.



8. kép: A Marcal torkolata. Fotó: Dr. Erős Tibor



17. ábra: A Rába vízállása Győrnél 2015-ben

Az első évben tapasztalható gyors visszatelepülés mellett a következő két évben a halegyüttesek jelentős időbeli és térbeli variabilitását tapasztaltam. Mivel a fajszám viszonylag hamar stabilizálódott (egy év alatt 7-ről 31-re, majd a maradék két évben 35-re), a közösségszerkezet változatosságát elsősorban a fajok relatív abundancia viszonyainak mintavételi szakaszok és mintavételi időpontok közötti variabilitása határozta meg. Eredményeim megerősítik a kisebb térbeli skálán történt kutatások következtetéseit, melyek szintén gyors halak általi visszatelepülésről, majd pedig jelentős időbeli változékonyságról számolnak be hasonlóan homogén szerkezetű és jól kolonizálható (barrierék hiánya, forráspopulációk hozzáférhetősége) vízfolyásokban (Peterson & Bayley 1993, Albanese et al. 2009).

Bár a taxonómiai és a funkcionális csoportok szennyezések utáni kolonizációban betöltött szerepe központi téma az ökológiában, hiányos ismeretekkel rendelkezünk azok fontosságáról a visszatelepülés folyamatában (Turner & Dale 1998, Albanese et al. 2009). Vizsgálatomban a halak

vízgyűjtőn tapasztalt előfordulási gyakorisága és relatív abundancia viszonyaik egyaránt kulcsfontosságúnak bizonyultak a rekolonizációban, mely a halak vízgyűjtőn belüli eloszlásának fontosságát hangsúlyozza. Gotelli & Taylor (1999) például kimutatta, hogy a forráspopulációkat eltartó foltok száma kritikus a kolonizációban (azaz, hogy hány helyről tud visszatelepülni a halállomány), míg Albanese et al. (2009) a domináns fajok szerepét hangsúlyozza, mely szerint a nagyobb abundanciával jelenlévő fajok több egyeddel járulnak hozzá a sikeres visszatelepüléshez. Az olyan ökoszisztémákban, ahol a domináns fajok a legfontosabbak a kolonizációban, magára a visszatelepülésre, mint random (neutrális) folyamatra is tekinthetünk. Más szemszögből, ha a fajok abundanciája és előfordulási gyakorisága azok környezeti szükségleteivel korrelál, akkor a rekolonizációra niche alapú folyamatként tekinthetünk. Mivel a Marcalban és a befolyókban ugyanazok voltak a domináns fajok a szennyezés előtt és után, nehéz egyértelműen meghatározni a neutrális, azaz pusztán a diszperziónak betudható és a niche alapú folyamatok jelentőségét.

A funkcionális csoportok használata előnyös lehet antropogén eredetű zavarások hatásainak előrejelzésében (Olden et al. 2006, Dolédec et al. 2011), azok szerepe nagyobb térbeli léptékű kolonizációs folyamatokban azonban kevésbé ismert. Vizsgálatomban széles körben alkalmazott, a kolonizációs folyamatokban feltehetően kulcsfontosságú szerepet játszó guildeket alkalmaztam a halak visszatelepülési dinamikájának megértéséhez. Az életmenet-stratégia alapján létrehozott funkcionális csoportok például tájékoztatnak a csoportba tartozó fajok fekunditásáról és robusztus mutatói a testméretnek, az ivaréérésnek és a fiatalkori túlélési esélynek. Ezen tulajdonságok kiemelt fontosságúak lehetnek vízszennyezések után a helyi kihalási, illetve kolonizációs dinamika és a környezeti szűrő folyamatok pontosabb megértéséhez. Feltételezhető például, hogy súlyosabb

szennyezések után a periodikus guildbe tartozó halfajok (az egyes guildok részletesebb jellemzése a 4.2.3.1. fejezetben található) válnak az elsődleges kolonizáló szervezetekké, azok más csoportoknál előnyösebb migrációs képessége miatt. Ezzel szemben az opportunisták kisebb testméretüknél fogva gyengébb kolonizációs potenciállal rendelkeznek, de hosszabb távon sikeres visszatelepülők lehetnek, mivel képesek időben változatos, zavaros élőhelyek benépesítésére. Ha a testméretre, mint a kolonizációs folyamatokat meghatározó tulajdonságra tekintünk, akkor az átmeneti „ekvilíbrio” fajok egyaránt lehetnek sikeres és kevésbé sikeres kolonizálók. Fontos azonban megjegyezni, hogy az ebbe a csoportba tartozó fajok leginkább az időben állandóbb, kevésbé változékonnyabb élőhelyeket részesítik előnyben, így az újbóli élőhelyet érintő zavarások gátolhatják sikeres visszatelepülésüket. A fajok táplálkozása alapján létrehozott guildok közül az omnivor fajok előnyösebb helyzetben lehetnek az élőhelyek újrakolonizálásban, mivel más csoportokkal szemben táplálékuk összetétele szélesebb spektrumú. Az invertivor fajokra lassabb visszatelepülőként tekinthetünk, mivel megjelenésük elsősorban a makrogerinctelen fauna rekolonizációs sebességétől függ. Követve a gondolatmenetet a legutolsó kolonizálók a piscivor fajok lehetnek, melyek visszatelepüléséhez a kisebb testméretű halak stabil populációinak jelenléte alapvető. Vizsgálatomban a regressziós döntési fa modell a funkcionális csoportok viszonylag kis jelentőségét mutatja a rekolonizációban. Ennek okaként elsősorban az igen gyorsan lezajló visszatelepülés említhető meg, melynek során a relatíve gyengébb diszperziós képességgel jellemezhető fajok is gyorsan újrakolonizálták a vízfolyást. Példaként említhető meg a szivárványos ökle, amely a Marcal mellékvízfolyásaiban a második legmagasabb abundanciával rendelkezik. A faj helytűlő életmódja és kis testmérete ellenére már a szennyezést követő második mintavételi alkalommal (2011 tavasz) nagyobb egyedszámmal jelen

volt a Marcalban a többi fajhoz képest. Ezt egyaránt előidézhette aktív vándorlási tevékenység, valamint az elsősorban őszi és tavaszi áradások által indukált passzív lesodródási folyamatok a mellékvízfolyásokból (lásd pl. Jurajda 1998). Következésképpen elmondható, hogy a Marcalt már az első évben viszonylag diverz funkcionális csoportokból álló halegyüttesek kolonizálták sikeresen, úgy hogy a domináns fajok rangabundancia görbéin nem történt számottevő változás a következő két évben. A kisebb abundanciával jelenlévő fajokat szem előtt tartva a guild alapú rekolonizációban, predikcióimnak megfelelően a piscivor fajok (pl. csuka) növekvő dominanciája figyelhető meg a mintavételi alkalmak előrehaladtával. A tendencia fő okaként említhető meg a csuka elsődleges táplálékának számító kisebb testméretű pontyfélék (pl. bodorka, szivárványos ökle) időben egyre inkább stabil populációinak kialakulása.

Habár vizsgálatom első mintavételi időpontjában (2010 ősz) sikerült kimutatnunk néhány egyedet, a faj és egyedszám olyan alacsony volt, hogy a visszatelepülésre, mint elsődleges (primer) szukcessziós folyamatra tekinthetünk. Ki kell emelnem ugyanis, hogy szinte teljességgel valószínűtlen az, hogy bármilyen hal túlélhette volna az erős lúg vízbe kerülését. Az általunk kimutatott néhány egyed az első mintavételi alkalom idején minden bizonnyal az őszi áradások sodorták le a szennyezett szakaszokra, melyek az odakerülés után képesek voltak életben maradni a súlyos szennyezés mértékének gyors csökkenésével. Ebben az értelemben vizsgálatom fontos következtetése, hogy a különböző fajok a vízgyűjtőn lévő előfordulási és abundancia-viszonyaiknak megfelelő arányban kolonizálták a Marcalt. Annak ellenére, hogy a vízgyűjtőn számos inváziós faj (pl. ezüstkárász, fekete törpeharcsa, razbóra, gébfélék) jelenléte igazolt, nem tapasztaltuk azok gyors elszaporodását a vörösiszap katasztrófa után. Ez különösen érdekes annak tükrében, hogy az inváziós fajok gyors fejlődésük

és ivarérésük, valamint kiváló reprodukciós potenciáljukból adódóan igen jó kolonizáló szervezeteknek tekinthetők. Lehetséges magyarázatként említem meg, hogy a rekolonizáció során legsikeresebb őshonos fajok is hasonló tulajdonságokkal rendelkeznek, amelyek így képesek lehettek felülmúlni az idegenhonos faunaelemeket. Eredményeim így ellentmondanak az invázióbiológiában gyakran idézett elméletnek, mely szerint az élőhelyek zavarása elősegíti az inváziós fajok gyors terjedését és hirtelen elszaporodását az őshonos fajok kárára (Hobbs & Huenekke 1992).

A halak rekolonizációs dinamikáját vizsgálva a Marcal vörösiszap-szennyezése után, összességében elmondhatjuk, hogy a gyors visszatelepülésről kapott eredményeim hasonlóak a szakirodalomban található kisebb térbeli skálákon, kémiai szennyezések után lejátszódott folyamatokkal (Detenbeck et al. 1992, Kubach et al. 2011). Munkám hangsúlyozza továbbá a vízgyűjtő topológiai szerkezetének, illetve a forráspopulációkat eltartó élőhelyek hozzáférhetőségének kulcsfontosságú szerepét a különböző zavarások utáni visszatelepülésben. A vörösiszap-szennyezéshez hasonló sajnálatos katasztrófák betekintést engednek az élőlényközösségek taxonómiai és guild alapú szerveződésének, illetve a szukcessziós folyamatok hatékonyabb megismerésébe.

7. Új tudományos eredmények

1. Vizsgálatom során kimutattam, hogy a vándorlási folyamatoknak kiemelkedő szerepe van a halegyüttesek szerveződésében mellékvízfolyások (folyóba torkolló kisvízfolyások) torkolati szakaszain.

2. A vizsgált kisvízfolyások torkolathoz közeli szakaszain a halegyüttesek szerveződésében jelentősebb szerepe volt a térbeli és évszakos tényezőknek, mint az élőhelyi tulajdonságoknak.

3. Hasonló környezeti és topográfiai paraméterekkel jellemezhető, egymáshoz viszonylag közel elhelyezkedő mellékvízfolyások között is meghatározó különbségek fordulhatnak elő a halállomány-szerkezetben.

4. A kisvízfolyások torkolati szakaszai környezeti szűrőként funkcionálnak. A torkolati szakaszoknál történő vándorlási folyamatok kutatása ezért kulcsfontosságú a vízfolyásban és a vízgyűjtőn lejátszódó közösségszerveződési mechanizmusok pontosabb megértéséhez.

5. Kisvízfolyások halegyütteseinek szerveződésében jelentősebb szerepe van a mintavételi hely térbeli pozíciójának és a halak évszakos élőhely-használatának, mint a napszakos különbségeknek, ezért nagyobb vízfolyásokkal szemben, kisvízfolyások halegyütteseinek reprezentatív monitorozásában elegendőek lehetnek a nappali mintavételek.

6. A halfajok visszatelepülése igen gyors (1-2 év alatt lezajló folyamat) még katasztrófális mértékű kémiai szennyezést szenvedett folyókban is, ha megvan a lehetőség a visszatelepülésre a mellékvízfolyásokból, a forrásterületekről, illetve a befogadó vízfolyásból. A halfajok mennyiségi viszonyai azonban még évek után is a természetesnél jelentősebb mértékű variabilitást mutathatnak.

7. A halfajok visszatelepülését a szennyezet szakaszra elsősorban a fajok refúgiumterületeken tapasztalt előfordulási gyakorisága és mennyiségi viszonyai határozzák meg, míg a funkcionális jellegeknek kisebb a jelentősége.

8. Vízfolyások rekolonizációjában az inváziós fajok nem feltétlenül sikeresebbek az őshonos fajoknál. Eredményeim így ellentmondanak az invázióbiológiában gyakran idézett elméletnek, mely szerint az élőhelyek zavarása elősegíti az inváziós fajok gyors terjedését és hirtelen elszaporodását az őshonos fajok kárára.

8. Összefoglalás

A Föld biodiverzitásának csökkenése napjainkban minden eddiginél aggasztóbb mértékű, melynek megfékezéséhez hatékony természetvédelmi eljárások fejlesztése nélkülözhetetlen. Az élőlények közösségszerveződésének minél pontosabb megismerése kulcsfontosságú az alapvető ökológiai és természetvédelmi kérdések megválaszolásában.

Vízfolyások élőlényközösségeinek szerveződésében korábban elsősorban a lokális tényezők jelentőségét hangsúlyozták, míg napjainkban előtérbe kerültek a nagyobb térbeli léptéken játszódó folyamatok is. Az elsősorban regionális és táji szintű folyamatokat kutató tanulmányok megjelenésével együtt a vizsgálatok tér- és időbeli léptéke kiterjedt. Ezek elsődleges célja az élőhelyen belüli folyamatok kutatása mellett, az élőhelyek közötti kapcsolatok vizsgálata. Az élőhelyek közötti kapcsolatok legfontosabb meghatározói az adott élettér topológiai helye a tájban és a közöttük levő, ún. mátrix élőhelyek jellemvonásai, valamint a fajok vándorlását befolyásoló tényezők (pl. barrierék). Az élőlények vándorlási folyamatai kulcsszerepet töltenek be a közösségek szerveződésében, valamint a populációk hosszantartó fennmaradásában.

Doktori értekezésemben vízfolyások halegyütteseinek térbeli és időbeli szerveződését, valamint a halak főfolyó és mellékvízfolyások közötti vándorlási dinamikáit vizsgáltam a Marcal vízgyűjtőjén, különös tekintettel a kisvízfolyások halegyütteseinek szerkezetét meghatározó térbeli tényezőkre, illetve a Marcal vörösiszap-szennyezés utáni rekolonizációjára.

Munkám első részében kimutattam, hogy kisebb mellékvízfolyások torkolati szakaszain a halegyüttesek szerveződésében jelentős szerepe lehet a különböző szintű térbeli tényezőknek. Az általunk elemzésbe vont időbeli, térbeli és lokális tényezők (vízfolyások élőhelyi tulajdonságai) közül a

halegyüttesek szerkezetét legnagyobb mértékben az évszak, a vízfolyás, illetve a vízfolyás-szakasz szintek határozták meg, míg a vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak hatása kevésbé érvényesült. A halegyüttesek szerveződését vizsgálva kimutattam, hogy akár hasonló környezeti és topográfiai paraméterekkel jellemezhető, egymáshoz viszonylag közel elhelyezkedő mellékvízfolyások között is meghatározó különbségek fordulhatnak elő a halállomány-szerkezetben. A főfolyó (Marcal) torkolatához legközelebb eső kisvízfolyásban (Sokorói-Bakony-ér) mutattuk ki a legmagasabb fajszámot, míg az ettől legtávolabb esőben (Hajagos) a legalacsonyabbat. A fajkompozíció alapján a főfolyó és a mellékvízfolyások között számolt különbözőségi értékek a Sokorói-Bakony-érben voltak a legalacsonyabbak, míg a Hajagosban a legmagasabbak. Ezen értékek a vízfolyások vízgyűjtőn belül elfoglalt topológiai pozíciójának jelentőségét, a Hajagos torkolati szakaszának környezeti szűrőként való funkcionálását, illetve a Sokorói-Bakony-ér magasabb kolonizációs potenciálját hangsúlyozzák.

Az egyes kisvízfolyások között, a fajkompozíció, valamint relatív abundancia adatok alapján számolt ökológiai különbözőségi indexek értékei évszakai dinamikát mutattak és tavasszal voltak a legalacsonyabbak. Ennek oka minden bizonnyal egyrészt a tavasszal jelentősen megnövekedett vízszint, melynek köszönhetően a halak könnyebben felúszhattak a főfolyóból a befolyókba, másrészt pedig a halak ívása miatt bekövetkezett fokozott mozgási aktivitás. A Marcal és a befolyók között, az abundancia-szerkezetben megmutatkozó jelentős évszakai különbségek az élőhelyek elérhetőségének szezonális variabilitását, illetve a domináns fajok évszaken eltérő mozgási aktivitását tükrözik.

A vízfolyásokon belül az egyes szakaszok között szintén szignifikáns különbségeket mutattam ki a halegyüttesek szerkezetében (fajszám, különbözőség indexek). Az eredmények felhívják a figyelmet a

kisvízfolyások halegyütteseinek szerveződésében fontos szerepet játszó vándorlási folyamatok jelentőségére még ilyen kis térbeli léptéken is (esetünkben 1 km-en belül).

A főfolyótól függetlenül, kizárólag a mellékvízfolyások halegyütteseinek szerkezetét elemezve kimutattam, hogy a kisvízfolyások torkolati szakaszain a halegyüttesek szerveződése számos tényező által meghatározott, ami megnehezíti az egyes tényezők közösségszerveződésben betöltött szerepének általánosítási lehetőségeit.

A vízfolyások élőhelyi tulajdonságainak csekélyebb jelentősége a közösségszerveződésben a nagyobb térbeli skálákon játszódó vándorlási folyamatok jelentőségét hangsúlyozza még ilyen kis térbeli skálákon (pl. vízfolyás-szakaszok között) is.

Munkám első részében rávilágítok, hogy a vízfolyáshálózatok közötti összeköttetések és vándorlási útvonalak fenntartása kritikus fontosságú lehet a lokális halegyüttesek hosszú távú fennmaradása érdekében. Rámutattam továbbá, hogy a vízfolyások összefolyásainál kialakuló kapcsolódási pontok közösségszerveződésben betöltött szerepének (környezeti szűrő, ökoton) kutatása kulcsfontosságú a vízgyűjtők szintjén lejátszódó folyamatok pontosabb megértéséhez.

A dolgozat második részében előzetes várakozásaimmal ellentétben nem mutattam ki napszakos különbségeket az általunk vizsgált kisvízfolyás (Hajagos) halállomány-szerkezetében (fajszám, fajösszetétel, relatív abundancia). Eredményeim arra utalnak, hogy sem a mintavételi hatékonyság, sem a halak élőhely-használata (időszakos migráció a befolyóba) nem változik szignifikánsan az egyes napszakok között. A napszakos különbségek hiánya mellett azonban szignifikáns különbségeket mutattam ki az egyes évszakok és adott évszakon belül a mintavételi szakaszok között. A vizsgálat során szignifikánsan több egyedet és fajt

fogtunk a közvetlenül torkolatnál elhelyezkedő szakaszon, mint az ettől távolabb eső helyen, mely a torkolati szakasz halak általi preferenciájára, illetve magasabb bevándorlási és alacsonyabb migrációs potenciáljára utal. A fajkompozíció és a relatív abundancia viszonyok alapján számolt Jaccard és Bray-Curtis indexek szintén szignifikáns eltéréseket mutattak a két vizsgált szakasz között. Az eredményekből arra következtethetünk, hogy a Marcalban élő halak kizárólag a Hajagos alsóbb szakaszait használják, melyre két lehetséges magyarázatot adhatunk. Egyrészt, a felfelé csökkenő élőhelyméret (vízmélység, mederszélesség) számos, a főfolyót jellemző faj mozgását limitálja a fentebbi szakaszok felé, másrészt a vegetációperiódusban (késő tavasztól ősziig) a makrovegetációs borítás drasztikus növekedése gátolhatja a főleg nagyobb testméretet elérő egyedek migrációját a torkolattól a forrás irányába.

Az évszakai különbségek elsősorban a torkolathoz közeli szakaszon tavaszra megnövekedett faj és egyedszámban nyilvánultak meg. A tavaszra történő jelentős emelkedés a két változóban elsősorban a halak ívási időszakban megnövekedett mozgási aktivitásával magyarázható.

Eredményeim összességében arra utalnak, hogy egy-egy halfaj mutathat napszaktól függő migrációt a Marcal és a Hajagos között, azonban a teljes halállomány szerkezete összességében nem változik napszak szerint. A különböző fajok például hasonlóan biztonságos refúgiumterületeket találhatnak a Marcal litorális részében, illetve azokban a foltokban, melyek a Hajagoshoz hasonlóan sűrűn be vannak növe vízínövényzettel. Eredményeim arra engednek következtetni, hogy kisvízfolyások halegyütteseinek közösségszerveződésében a térbeli tényezők számottevőbb jelentőséggel bírnak, mint a napszakai hatások. Munkám rámutat továbbá, hogy kisvízfolyások halegyütteseinek monitorozásában a nagyobb vízfolyásokkal szemben elegendő lehet a nappali mintavételezés a közösséget jellemző

változók reprezentatív becsléséhez. Ennek pontosabb meghatározásához azonban szükséges számos egyéb, különböző topográfiai régióban elhelyezkedő kisvízfolyás hasonlóan hatékony, reprezentatív felmérése.

A dolgozat harmadik részében a halállomány visszatelepülését vizsgáltam a súlyos természeti katasztrófát szenvedett Marcal folyóban, taxonómia és funkcionális csoportok alapján. Bár a katasztrófa után már kevesebb, mint egy évvel a halegyüttesek meglepően gyors rekolonizációja zajlott le, a közösség szerkezet térbeli és időbeli variabilitása igen jelentős maradt. A vízgyűjtőn található forráspopulációkat eltartó helyek száma és a fajok relatív abundancia viszonyai bizonyultak a legerősebb prediktor változóknak a visszatelepülésben. Ezen eredményeim rávilágítanak, hogy akár vízfolyásszinten is mind a taxonómiai, mind pedig a guild alapú csoportok gyors rekolonizációja mehet végbe kémiai szennyezések után, ha megvan a lehetőség a visszatelepülésre a mellékvízfolyásokból, illetve a szennyezés által nem érintett felsőbb szakaszokról és a befogadó vízfolyásból.

Az első évben tapasztalható gyors visszatelepülés mellett a következő két évben a halegyüttesek jelentős időbeli és térbeli variabilitását tapasztaltuk, mely eredményeim megerősítik számos, hasonló kutatás eredményét.

Vizsgálatomban a halak vízgyűjtőn tapasztalt előfordulási gyakorisága és relatív abundancia viszonyaik egyaránt kulcsfontosságúnak bizonyultak a rekolonizációban, mely a halak vízgyűjtőn belüli eloszlásának fontosságát hangsúlyozza. Ezzel szemben elemzéseink a funkcionális csoportok kisebb jelentőségét mutatják a visszatelepülésben. Ennek okaként elsősorban az igen gyorsan lezajló rekolonizáció említhető meg, melynek során a relatíve gyengébb diszperziós képességgel jellemezhető fajok is gyorsan újranepezítették a vízfolyást.

Annak ellenére, hogy a vízgyűjtőn számos inváziós faj jelenléte igazolt, nem tapasztaltuk azok gyors elszaporodását a vörösiszap katasztrófa után. Ez különösen érdekes annak tükrében, hogy az inváziós fajok gyors fejlődésük és ivarérésük, valamint kiváló reprodukciós potenciáljukból adódóan igen jó kolonizáló szervezeteknek tekinthetők. Lehetséges magyarázatként említem meg, hogy a rekolonizáció során legsikeresebb őshonos fajok is hasonló tulajdonságokkal rendelkeznek. Eredményeim így ellentmondanak az invázióbiológiában gyakran idézett elméletnek, mely szerint az élőhelyek zavarása elősegíti az inváziós fajok gyors terjedését és hirtelen elszaporodását az őshonos fajok kárára.

Munkám harmadik részében hangsúlyozom a vízgyűjtő topológiai szerkezetének, illetve a forráspopulációkat eltartó élőhelyek hozzáférhetőségének kulcsfontosságú szerepét a különböző zavarások utáni visszatelepülésben. A vörösiszap-szennyezéshez hasonló sajnálatos katasztrófák betekintést engednek az élőlényközösségek taxonómiai és guild alapú szerveződésének, illetve a szukcessziós folyamatok hatékonyabb megismerésébe.

9. Summary

Global biodiversity is decreasing at an unprecedented rate. Developing science-based conservation planning frameworks is necessary to control this alarming trend. Knowledge of community organization is a prerequisite. Importance of local environmental variables was considered as the main factor influencing assemblage organization. However community composition is regulated also by regional processes and by the interaction of local and regional factors. Studies about regional processes address the examination of both within habitat processes and the importance of connections among habitats. The most important factors affecting the connection among habitats are the spatial position of patches in the landscape, the nature of matrix habitats and factors (e.g. barriers) influencing dispersion of organisms among these habitats. Dispersion processes are key factors in community assembly and in the long-term viability of natural populations.

In this PhD dissertation spatial and temporal organization of stream fish assemblages, migration processes of fish between mainstream and its tributaries, and recolonization dynamics of riverine fish of the Marcal River after a catastrophic pollution (the red mud disaster) were examined in the catchment area of Marcal River.

In the first part of my work I found that the majority of fish assemblage variation in the tributaries of the mainstream could be explained by the joint effect of different hierarchical (spatial and temporal) scales. In general, seasonal, between stream and site level effects proved to be the most important in explaining assemblage structure, whereas physical attributes of the sample units (50 m long each) had a relatively minor role. These results on the importance of season, spatial positioning in the stream network

(between stream effects) and positioning within a stream (between site effects) may suggest that dispersal processes had critical importance for fish assemblage organization at tributary confluences.

My field study shows that between stream effects can be significant even among streams with relatively similar environmental and topographic characteristic and spatial positioning along the mainstem river, which, to my knowledge, has not been addressed in other studies. Specifically, I found a reverse pattern between species richness and dissimilarity in species composition from the mainstem. Species richness was the highest in the Sokoroi and lowest in the Hajagos stream, while dissimilarity in species composition from the mainstem was the lowest in the Sokoroi and highest in the Hajagos. These results suggest the filtering role of tributary mouth of Hajagos and higher colonization potential of the Sokoroi from the Marcal River. In addition my results may suggest the role of tributary spatial position in the mainstem river, even if the tributaries were relatively close to each other.

Temporal variability also had some legacy on between stream differences in richness and dissimilarity of species composition from the mainstem. These differences were relatively minor in spring and showed consistent pattern in summer and autumn. Higher water levels in spring could diminish between stream differences in habitat availability of the junctions for mainstem fishes, since alluvium bars (i.e. sand and gravel bars) at the mouth may hinder upstream migration at low water periods. Higher movement activity of fish during spring (spawning migrations) may also dampened differences among the tributaries. Dissimilarity from the mainstem in relative abundance data supports this argument on seasonality. Dissimilarity values were the lowest in spring and the highest in autumn. In fact, dissimilarity from the mainstem was most related to variation among

seasons for relative abundance data, reflecting seasonal differences in habitat availability and/or in movement activity for the dominant species.

At a lower hierarchical level, all assemblage attributes varied significantly between sites, which further indicates the importance of spatial processes for stream fishes at very small spatial extents (here within a 1 km long section).

Analyses which did not consider similarities and differences from the mainstem, but focused on assemblage variability in the tributaries exclusively showed that relatively equal amount of variation was related to season, and between stream and between site variation for both compositional and relative abundance data. These results suggest strong context dependency in fish assemblage organization at tributary confluences, which may harden generalizations across sites, streams and seasons.

For the lowest hierarchical level, I found that habitat structure had low importance relative to seasonal, between stream, and between site variations emphasizing the importance of spatial factors even in smaller spatial scales.

In conclusion I suggest that dispersal processes have critical importance on the assembly of stream fishes at very small spatial extents. The environmental management of stream networks should take a more critical care on the filtering role of tributary confluences in species dispersal, for better understanding patterns and processes in the branches of dendritic stream networks.

In the second part of this dissertation, contrary to my hypothesis, I found no significant effect of diel period on the assemblage level attributes of stream fish assemblages at any spatial position of the sampling sites. I can conclude therefore, that neither sampling effectiveness nor fish migration and/or differential habitat use influenced significantly the differences in fish assemblage structure between day and night. Spatial position of the sampling

site and seasonal differences had the most influential effects on fish assemblage attributes compared with day night patterns. I found significantly higher species richness and collected more individuals (on average) at the tributary mouth site than more upstream site suggesting preferential habitat use and maybe higher immigration and lower emmigration rates at the tributary mouth site. It seems that mainstem fishes use only the most downstream reaches of the Hajagos. There may be two possible explanations for this pattern. First, reduced habitat size in an upstream direction limits the movement possibility of mainstem fishes. Second, in the vegetation period (i.e. from late spring to autumn), macrovegetation coverage increases dramatically forming barriers that obstruct fish (mainly large size individuals) to move upstream.

Seasonal differences in fish assemblage structure were also significant at both sites. Of these, the most contrasting was the increased abundance and species richness of fishes at tributary mouth site in spring. Appearance of species in spring maybe related to spawning migration and more increased activity.

Summarizing the second part of my study, I suggest that some species may show day night patterns in habitat use between the mainstream and the Hajagos but fish assemblage structure does not change significantly between diel periods. There may be some possible explanations for this pattern, for example we observed a stable population of pike in the Hajagos through the whole survey. Pike as a very effective predatory fish, may reduce the advantages of using the tributary mouth as a hiding place from mainstem predatory fishes. On the other hand mainstream fish may find similarly suitable area for resting and hiding in the near shore habitat of Marcal which is also densely vegetated. In conclusion, my study suggests that fish assemblages in tributaries are more influenced by the spatial position of the

sampling site than by the diel period, which had rather negligible effects in the Hajagos. The study also suggests that daytime electrofishing is highly effective for the accurate assessment of stream fish assemblages but further researches from different regions are necessary to confirm these results.

In the third part of my work I examined the taxonomic- and trait-based recolonization dynamics of riverine fish following the red mud disaster in Marcal River. Species richness showed comparable values to pre-disturbance state <1 year after the spill. However, spatial and temporal variations in assemblage structure were high and did not depend on longitudinal position of the sampling sites in the polluted section. Percent of sites occupied in the water basin and relative abundance of fishes proved to be the most important predictors of species colonization, whereas trait-based variables had a less important role. This study thus shows that both taxonomic- and trait-based structure of fish assemblages can regenerate remarkably fast after chemical spills even at the whole river scale, if there is possibility for colonization from the tributaries and from upstream and downstream source areas.

After fast recolonization in the first year, results indicated variability in taxonomic and trait-based structure in the next two years of the study without clear stabilization. My large scale study fully supports the predictions of small scale, experimental defaunation studies, which suggested fast recolonization, but temporal variability in assemblage structure after pulse disturbances in lowgradient streams with low habitat complexity and permeability to movement.

Frequency of occurrence and relative abundance of the fishes in the water basin proved to be equally important variables in determining colonization, indicating the critical importance of the distribution of fishes in the surrounding riverscape. TREE models suggested some role of traits in predicting fish colonization, but their role was rather minor. I anticipate this

finding to the extreme fast colonization process. Even seemingly bad disperser species repopulated the polluted river section fast.

Invasive species could not proliferate, although there are some highly invasive species in the watershed which could be fast and successful colonizers due to their early maturation, relatively short life cycle and reproduction potential. However, the most abundant native species show similar trait characteristics. Therefore, the often reported rule in invasion biology that disturbances can promote invasion could not really fit to the successional dynamics of fishes in the Marcal River.

In conclusion, the third part of my study highlights the importance of both the topological structure and the permeability of the stream network, which can enhance recovery from pollution events, and shows that large-scale infrequent disturbances by unfortunate chemical spills provide insights into the taxonomic- and trait-based assembly of stream fish assemblages.

10. Köszönetnyilvánítás

Mindenekelőtt köszönetemet szeretném kifejezni témavezetőimnek Dr. Erős Tibornak és Dr. Nagy Sándor Alexnek a munka során nyújtott számtalan, különféle segítségért, melyek nélkül PhD munkám nem jöhetett volna létre.

Az építő jellegű kritikákért, illetve a terepi munkában nyújtott segítségért köszönettel tartozom Dr. Sály Péternek és Dr. Takács Péternek.

A terepi vizsgálatok során segítségemre volt továbbá Dr. Specziár András, Dolezsai Anna, Vitál Zoltán, Dr. Ferincz Árpád, Erős András és Erős Gergely, akiknek hozzájárulását szintén szeretném megköszönni.

PhD éveim alatt számos segítséget kaptam Dr. Antal Lászlótól, PhD társaimtól, a Debreceni Egyetem, Hidrobiológiai Tanszékének és a Magyar Tudományos Akadémia, Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézetének dolgozóitól.

Köszönetem fejezem ki Dr. Tóthmérész Béla professzor úrnak, hogy a Debreceni Egyetem, Juhász Nagy Pál doktori iskolájában készíthettem el dolgozatomat.

Végül, de nem utolsó sorban köszönöm családomnak és barátaimnak a rengeteg segítséget és támogatást.

A munkát az OTKA K104279 és a TÁMOP-4.2.4.A/2-11/1-2012-0001 Nemzeti Kiválóság Program című kiemelt projekt támogatta. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósul meg.

I. Függelék: Az élőhelyi tulajdonságok alapján készített főkomponens elemzés. Az alsó félmátrixban a korrelációs együtthatók, a felső félmátrixban pedig a szignifikancia értékek láthatók.

	PC1	PC2	PC3	Mederszeléség (m)	Mélység (cm)	Vízsebesség (cm s ⁻¹)	Homokos iszap (%)	Homok (%)	Finom kavics (%)	Durva kavics (%)	Kő és szikla (%)	Errezt növényzet (%)	Szalmerezt növényzet (%)	Lebegő levelű Fonális alga (%)	
PC1	-	1.000	1.000	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,001	0,151	<0,001	0,054	<0,001	<0,001	0,137	0,424
PC2	<0,001	-	1.000	<0,001	0,002	0,091	<0,001	0,027	<0,001	0,001	<0,001	0,447	0,483	<0,001	0,006
PC3	<0,001	<0,001	-	0,331	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	0,194	<0,001	0,827	0,59	<0,001	0,007	<0,001
Mederszeléség (m)	-0,603	0,55	0,095	-	<0,001	0,281	0,342	0,003	0,011	0,279	0,002	<0,001	0,038	0,541	0,627
Mélység (cm)	-0,794	0,297	0,334	0,732	-	0,085	0,016	0,05	0,789	<0,001	0,002	<0,001	0,001	0,661	0,162
Vízsebesség (cm s ⁻¹)	-0,614	-0,164	-0,489	0,105	0,167	-	0,238	0,014	0,646	0,807	0,586	<0,001	<0,001	0,003	0,054
Homokos iszap (%)	-0,4	-0,76	0,404	-0,092	0,231	0,115	-	0,709	<0,001	<0,001	0,013	0,02	0,509	0,035	0,177
Homok (%)	0,306	-0,213	0,394	-0,282	-0,189	-0,236	-0,036	-	0,284	0,168	0,558	0,317	0,264	0,33	<0,001
Finom kavics (%)	0,139	0,731	0,126	0,243	0,026	-0,045	-0,587	-0,104	-	0,579	0,913	0,548	0,059	0,005	0,007
Durva kavics (%)	0,375	0,305	-0,73	-0,105	-0,367	-0,024	-0,703	-0,134	-0,054	-	0,725	0,03	0,389	0,362	0,208
Kő és szikla (%)	-0,186	0,355	-0,021	0,293	0,297	-0,053	-0,237	-0,057	0,011	-0,034	-	0,966	0,617	0,514	0,44
Errezt növényzet (%)	0,792	-0,074	-0,052	-0,347	-0,567	-0,501	-0,223	0,097	0,058	0,209	0,004	-	<0,001	0,145	0,209
Szalmerezt növényzet (%)	-0,67	-0,068	-0,417	0,2	0,316	0,609	0,064	-0,108	-0,182	0,084	0,049	-0,568	-	0,038	0,72
Lebegő levelű növényzet (%)	0,144	0,484	0,258	0,06	0,043	-0,288	-0,203	-0,095	0,266	0,089	-0,063	-0,141	-0,2	-	0,072
Fonális alga (%)	0,078	0,263	0,535	-0,047	0,135	-0,186	-0,131	0,346	0,26	-0,122	-0,075	-0,122	-0,035	0,174	-

11. Függelékek

II. függelék: A Marcalban fogott fajok, azok kódjai és egyedszámaik a
vörösiszap-szennyezést követően

Faj	Fajkód	2010 ősz	2011	2012	2013
<i>Abramis brama</i>	abrbra	0	2	9	16
<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	30	1092	2254	1285
<i>Ameiurus melas</i>	amemel	0	1	94	12
<i>Leuciscus aspius</i>	aspasp	0	11	8	4
<i>Ballerus ballerus</i>	balbal	0	0	0	1
<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	0	5	5	3
<i>Barbus barbus</i>	barbar	0	2	6	5
<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	0	114	249	76
<i>Carassius gibelio</i>	cargib	7	21	182	19
<i>Chondrostoma nasus</i>	chonas	0	0	0	2
<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	5	5	22	10
<i>Cyprinus carpio</i>	cypcar	0	6	7	2
<i>Esox lucius</i>	esoluc	16	44	57	91
<i>Gobio sp.</i>	gobgob	0	8	87	16
<i>Gymnocephalus cernuus</i>	gymcer	0	1	0	0
<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	8	9	13	40
<i>Leucaspis delineatus</i>	leudel	0	5	33	0
<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	0	67	73	39
<i>Leuciscus leuciscus</i>	leuleu	0	35	83	27
<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	0	1	1	0
<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	0	44	116	21
<i>Neogobius melanostomus</i>	neomel	0	4	40	28
<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	0	3	55	52
<i>Proterorhinus semilunaris</i>	prosem	0	32	158	50
<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	0	2	17	0
<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	37	499	599	310
<i>Romanogobio vladkovi</i>	romvla	0	34	2	0
<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	115	1592	1541	967
<i>Sander lucioperca</i>	sanluc	0	0	1	1
<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	0	64	35	27
<i>Silurus glanis</i>	silgla	0	2	4	6
<i>Squalius cephalus</i>	squcep	0	60	161	138
<i>Tinca tinca</i>	tintin	0	2	2	2
<i>Vimba vimba</i>	vimvim	0	5	8	14
<i>Zingel zingel</i>	zinzin	0	0	0	1
Összegyedszám					13177

12. Irodalomjegyzék

- Adams S. B. and Warren M. L. (2005) Recolonization by warmwater fishes and crayfishes after severe drought in upper Coastal Plain hill streams. *Transactions of the American fisheries Society* 134: 1173–1192.
- Allan J. D. and Flecker A. S. (1993) Biodiversity conservation in running waters. *BioScience* 43: 32–43.
- Alanärä A. and Brännäs E. (1997) Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 2894–2900.
- Albanese B., Angermeier P. and Peterson J. T. (2009) Does mobility explain variation in colonization and population recovery among stream fishes? *Freshwater Biology* 54: 1444–1460.
- Anderson J. F., Main A. J., Ferrandino F. J. and Andreadis T. G. (2007) Nocturnal activity of mosquitoes (Diptera: Culicidae) in a West Nile virus focus in Connecticut. *Journal of Medical Entomology* 44: 1102–1108.
- Angermeier P. L. and Schlosser I. J. (1989) Species – area relationships for stream fishes. *Ecology* 70: 1450–1462.
- Angermeier P. L. and Winston M. R. (1998) Local vs. regional influences on local diversity in stream fish communities of Virginia. *Ecology* 79: 911–927.
- Antal L., Halasi-Kovács B. and Nagy S. A. (2013) Changes in fish assemblage in the Hungarian section of River Szamos/Somes after a massive cyanide and heavy metal pollution. *Northwestern Journal of Zoology* 9: 131–138.
- Appenzeller A. R., and Leggett W. C. (1995) An evaluation of light-mediated vertical migration of fish based on hydroacoustic analysis of the diel vertical movements of rainbow smelt (*Osmerus mordax*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 504–511.
- Arrington D. A. and Winemiller K. O. (2003) Diel changeover in sandbank fish assemblages in a neotropical floodplain river. *Journal of Fish Biology* 63: 442–459.
- Baras E. and Nindaba J. (1999) Seasonal and diel utilisation of inshore microhabitats by larvae and juveniles of *Leuciscus cephalus* and *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes* 56: 183–197.

- Baumgartner L. J., Stuart I. G. and Zampatti B. P. (2008) Determining diel variation in fish assemblages downstream of three weirs in a regulated lowland river. *Journal of Fish Biology* 72: 218–232.
- Becker A., Cowley P. D., Whitfield A. K., Järnegren J. and Næsje T. F. (2011) Diel fish movements in the littoral zone of a temporarily closed South African estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 406: 63–70.
- Beckmann M. C., Schöll F. and Matthaei C. D. (2005) Effects of increased flow in the main stem of the River Rhine on the invertebrate communities of its tributaries. *Freshwater Biology* 50: 10–26.
- Begg G. W. (1976) The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine *Limnothrissa miodon* in Lake Kariba Rhodesia. *Limnology and Oceanography* 21: 529–539.
- Begon M., Harper J. L. and Townsend C. R. (1986) Ecology: Individuals, populations and communities. Blackwells, Oxford, U.K. pp: 164–201.
- Bergerot B., Hugueny B. and Belliard J. (2015) Relating life-history traits, environmental constraints and local extinctions in river fish. *Freshwater Biology* 60: 1279–1291.
- Bohl E. (1980) Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* 44: 368–375.
- Brown R. S. and Mackay W. C. (1995) Fall and winter movements of and habitat use by cutthroat trout in the Ram River, Alberta. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 873–885.
- Campbell-Grant E. H., Lowe W. H., Fagan W. F. (2007) Living in the branches: population dynamics and ecological processes in dendritic networks. *Ecology Letters* 10: 165–175.
- Cao Y., Hawkins C. P. and Vinson M. R. (2003) Measuring and controlling data quality in ecological assemblage surveys with a special reference to stream benthic macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 48: 1898–1911.
- Cardinale B. J., Duffy J. E., Gonzalez A., Hooper D. U., Perrings C., Venail P., Narwani A., Mace G. M., Tilman D., Wardle D. A., Kinzig A. P., Daily G. C., Loreau M., Grace J. B., Larigauderie A., Srivastava D. S. and Naeem S. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486: 59–67.
- Clavero M., Blanco-Garrido F. and Prenda J. (2004) Fish fauna in Iberian Mediterranean river basin: biodiversity, introduced species and damming

- impacts. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 14: 575–585.
- Collins S. L., Suding K. N., Cleland E. E., Batty M., Pennings S. C., Gross K. L., Grace J. B., Gough L., Fargione J. E. and Clark C. M. (2008) Rank clocks and plant community dynamics. *Ecology* 89: 3534–3541.
- Copp G. H. and Jurajda P. (1993) Do small riverine fish move inshore at night? *Journal of Fish Biology* 43: 229–241.
- Copp G. H., Spathari S. and Turmel M. (2005) Consistency of diel behaviour and interactions of stream fishes and invertebrates during summer. *River Research and Applications* 21: 75–90.
- Copp G.H. (2008) Putting multi-dimensionality back into niche breadth: diel vs. day-only niche separation in stream fishes. *Fundamental and Applied Limnology* 170: 273–280.
- Cornell H. V. and Lawton J. H. (1992) Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61: 1–12.
- Cottenie K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8: 1175–1182.
- Craig J. F. (1977) Seasonal changes in the day and night activity of adult perch, *Perca fluviatilis* L. *Journal of Fish Biology* 11: 161–166.
- Cunjak R. A. (1988) Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 2156–2160.
- Cunjak R. A., Prowse T. D. and Parrish D. L. (1998) Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 161–180.
- Czeglédi I. and Erős T. (2013) Characterizing the long-term taxonomic and functional variability of a stream fish assemblage. *Fundamental and Applied Limnology* 183/2: 153–162.
- Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A. and Erős T. (2014a) Napszakos különbségek egy síkvidéki kisvízfolyás halegyüttes-összetételében. *Hidrológiai Közlöny*: 94/5-6: 26–29.
- Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S. A. and Erős T. (2014b) A térbeli pozíció és az élőhelyszerkezet szerepe halegyüttesek szerveződésében kisvízfolyások torkolati szakaszán. *Pisces Hungarici* 8: 43–50.

- Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S. A. and Erős T. (2016a) The scales of variability of stream fish assemblages at tributary confluences. *Aquatic Sciences* in print
- Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A. and Erős T. (2016b) Do diel variations in stream fish assemblages depend on spatial positioning of the sampling sites and seasons? *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* in print
- David B. O. and Closs G. P. (2003) Seasonal variation in diel activity and microhabitat use of an endemic New Zealand stream-dwelling galaxiid fish. *Freshwater Biology* 48: 1765–1781.
- Davidson I. C., Crook A. C. and Barnes D. K. A. (2004) Quantifying spatial patterns of biodiversity: Is movement important? *Marine Ecology* 25: 15–34.
- De'ath G. and Fabricius K. E. (2000) Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for the analysis of complex ecological data. *Ecology* 81: 3178–3192.
- Detenbeck N. E., DeVore P. W., Niemi G. J. and Lima A (1992) Recovery of temperate-stream fish communities from disturbance: a review of case studies and synthesis of theory. *Environmental Management* 16: 33–53.
- Dias P. C. (1996) Sources and sinks in population biology. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 326–330.
- Dolédec S., Phillips N. and Townsend C. (2011) Invertebrate community responses to land use at a broad spatial scale: trait and taxonomic measures compared in New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 56: 1670–1688.
- Dormann C. F., Elith J., Bacher S., Buchmann C., Carl G., Carré G., García Marquéz J. R., Gruber B., Lafourcade B., Leitão P. J., Münkemüller T., McClean C., Osborne P. E., Reineking B., Schröder B., Skidmore A. K., Zurell D. and Lautenbach S. (2013) Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1): 27–46.
- Dövényi (2010) Magyarország kistájainak katasztere. MTA, FKI, Budapest, 876 p.
- Dudgeon D., Arthington A. H., Gessner M. O., Kawabata Z-I., Knowler D. J., Lévêque C., Naiman R. J., Prieur-Richard A-H., Soto D., Stiassny M. L. J. and Sullivan C. A. (2006) Freshwater biodiversity: importance,

- threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81: 163–182.
- Erős T. (2005) Life history diversification in the Middle Danubian fish fauna – a conservation perspective. *Archiv für Hydrobiologie, Supplementband 158, Large Rivers* 16: 289–304.
- Erős T. (2007) Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52: 1400–1415.
- Erős T., Tóth B., Sevcsik A. and Schmera D. (2008) Comparison of Fish Assemblage Diversity in Natural and Artificial Rip-Rap Habitats in the Littoral Zone of a Large River (River Danube, Hungary). *International Review of Hydrobiology* 93: 88–105.
- Erős T. and Schmera D. (2010) Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species-time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55: 2391–2400.
- Erős T., Schmera D. and Schick R. S. (2011) Network thinking in riverscape conservation - A graph-based approach. *Biological Conservation* 144: 184–192.
- Erős T., Sály P., Takács P., Specziár A. and 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., Olden J. D., Schick R. S., Schmera D. and Fortin M. (2012) Characterizing connectivity relationships in freshwaters using patch-based graphs. *Landscape Ecology* 27: 303–317.
- Erős T., Takács P., Czeglédi I., Sály P. and Specziár A. (2015) Taxonomic and trait based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large scale human mediated disturbance: the red mud disaster in Hungary. *Hydrobiologia* 758: 31–45.
- Erős T. and E. H. C. Grant (2015) Unifying research on the fragmentation of terrestrial and aquatic habitats: patches, connectivity and the matrix in riverscapes. *Freshwater Biology* 60: 1–15.
- Fagan W. F. (2002) Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations. *Ecology* 83: 3243–3249.
- Frimpong E. A. and Angermeier P. L. (2010) Trait-based approaches in the analysis of stream fish communities. *American Fisheries Society Symposium* 73: 109–136.

- Gliwicz Z. M. and Jachner A. (1992) Diel migrations of juvenile fish: a ghost of predation past or present. *Archiv für Hydrobiologie* 124: 385–410.
- Gorman O. T. (1986) Assemblage organization of stream fishes: the effect of rivers on adventitious streams. *American Naturalist* 128: 611–616.
- Gowan C. and Fausch K. D. (2002) Why do foraging stream salmonids move during summer? *Environmental Biology of Fishes* 64: 139–153.
- Graham M. H. (2003) Confronting multicollinearity in ecological multiple regression. *Ecology* 84: 2809–2815.
- Grenouillet G., Pont D. and Herisse C. (2004) Within-basin fish assemblage structure: the relative influence of habitat vs. stream spatial position on local species richness. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 93–102.
- Grönroos M. and Heino J. (2012) Species richness at the guild level: effects of species pool and local environmental conditions on stream macroinvertebrate communities. *Journal of Animal Ecology* 81: 679–691.
- Gustafson E. J. and Gardner R. H. (1996) The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology* 77: 94–107.
- Hall C. A. S. (1972) Migration and metabolism in a temperate stream ecosystem. *Ecology* 53: 585–604.
- Hall D. J., Werner E. E., Gilliam J. F., Mittelbach G. G., Howard D. and Doner C. G. (1979) Diel foraging behaviour and prey selection in the golden shiner (*Notemigonus chryssoleucas*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 36: 1029–1039.
- Harka Á., Szepesi Zs. and Nagy L. (2009) A Marcal halállományának faunisztikai felmérése. *Pisces Hungarici* 3: 27–32.
- Harka Á. and Szepesi Z. (2011) A Marcal mellékpatakjainak halfaunisztikai vizsgálata. *Pisces Hungarici* 5: 99–110.
- Harpole W. S. and Tilman D. (2006) Non-neutral patterns of species abundance in grassland communities. *Ecology Letters* 9: 15–23.
- Heggenes J., Krog O. M. W., Lindas O. R., Dokk J. G. and Bremnes T. (1993) Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62: 295–308.
- Heggenes J., Bagliniere J.L. and Cunjak R.A. (1999) Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout, (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 1–21.

- Heino J. (2002) Concordance of species richness patterns among multiple freshwater taxa: a regional perspective. *Biodiversity and Conservation* 11: 137–147.
- Heino J., Grönroos M., Soininen J., Virtanen R. and Muotka T. (2012) Context dependency and metacommunity structuring in boreal headwater streams. *Oikos* 121: 537–544.
- Heino J., Schmera D. and Erős T. (2013) A macroecological perspective of trait patterns in stream communities. *Freshwater Biology* 58: 1539–1555.
- Heino J., Melo A. S., Siqueira T., Soininen J., Valanko S. and Bini L. M. (2015) Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. *Freshwater Biology* 60: 845–869.
- Helfman G. S. (1993) Fish behaviour by day, night, and twilight. In: Pitcher, T.J. (ed.), *Behaviour of Teleost Fishes*, 2nd edn. Chapman and Hall, London, pp. 479–512.
- Hiscock M. J., Scruton D. A., Brown J. A. and Clarke K. D. (2002) Winter movement of radio-tagged juvenile Atlantic salmon in Northeast Brook, Newfoundland. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 577–581.
- Hitt N. P. and Angermeier P. L. (2006) Effects of adjacent streams on local fish assemblage structure in western Virginia: implications for biomonitoring. *American Fisheries Society Symposium* 48: 75–86.
- Hitt N. P. and Angermeier P. L. (2008a) Evidence for fish dispersal from spatial analysis of stream network topology. *Journal of the North American Benthological Society* 27: 304–320.
- Hitt N. P. and Angermeier P. L. (2008b) River-stream connectivity affects fish bioassessment performance. *Environmental Management* 42: 132–150.
- Hitt N. P. and Roberts J. H. (2012) Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos* 121: 127–137.
- Hobbs R. J. and Huenekke L. F. (1992) Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology* 6: 324–337.
- Hohausova E., Coop G. H. and Jankovsky P. (2003) Movement of fish between a river and its backwater: diel activity and relation to environmental gradients. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 107–117.

- Huston M. A. (1999) Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. *Oikos* 86: 393–401.
- Jackson D. A., Peres-Neto P. R. and 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.
- Jacobsen L. and Berg S. (1998) Diel variation in habitat use by planktivores in field enclosure experiments: the effect of submerged macrophytes and predation. *Journal of Fish Biology* 53: 1207–1219.
- Jurajda P. (1998) Drift of larval and juvenile fishes, especially *Rhodeus sericeus* and *Rutilus rutilus*, in the River Morava (Danube basin). *Archiv für Hydrobiologie* 141: 231–241.
- Kati S., Mozsár A., Árva D., Cozma N. J., Czeglédi I., Antal L., Nagy S. A. and Erős T. (2015) Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe. *International Review of Hydrobiology* 100: 116–128.
- Kennard M. J., Pusey B. J., Harch B. D., Dore E. and Arthington A. H. (2006) Estimating local stream fish assemblage attributes: sampling effort and efficiency at two spatial scales. *Marine and Freshwater Research* 57: 635–653.
- Kerr B., Riley M. A., Feldman M. W. and Bohannon B. J. M. (2002) Local dispersal promotes biodiversity in a real life game of rock-paper-scissors. *Nature* 418: 171–174.
- Kopf R. K., Finlayson C. M., Humphries P., Sims N. C. and Hladysz S. (2015) Anthropocene Baselines: Assessing Change and Managing Biodiversity in Human-Dominated Aquatic Ecosystems. *BioScience* 65: 798–811.
- Kubach K. M., Scott M. C. and Bulak J. S. (2011) Recovery of a temperate riverine fish assemblage from a major diesel oil spill. *Freshwater Biology* 56: 503–518.
- Kuhn M. (2014) Caret: Classification and Regression Training. R package version 6.0-21. <http://CRAN.R-project.org/package=caret>.
- Labonne J., Ravigné V., Parisi B. and Gaucherel C. (2008) Linking dendritic network structures to population demogenetics: the downside of connectivity. *Oikos* 117: 1479–1490.
- Lake P. S. (2000) Disturbance, patchiness and diversity in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 19: 573–592.

- Larimore R. W., Childers W. F. and Heckrote C. (1959) Destruction and reestablishment of stream fishes and invertebrates affected by drought. *Transactions of the American Fisheries Society* 88: 261–285.
- Larned S. T., Suren A. M., Flanagan M., Biggs B. J. F. and Riis T. (2006) Macrophytes in urban stream reahabilitation: establishment effects, and public perception. *Restoration Ecology* 14(3): 429–440.
- Legendre P, Legendre L (1998) Numerical ecology. 2nd English Edition. Elsevier Science, Amsterdam: BV. xv+853 p.
- Leibold M. A., Holyoak M., Mouquet N., Amarasekare P., Chase J. M., Hoopes M. F., Holt R. D., Shurin J. B., Law R., Tilman D., Loreau M. and Gonzalez A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7: 601–613.
- Lewin W. C., Okun N. and Mehner T. (2004) Determinants of the distribution of juvenile fish in the littoral area of a shallow lake. *Freshwater Biology* 49: 410–424.
- Limburg K. E. and Waldman J. R. (2009) Dramatic declines in North Atlantic diadromous fishes. *BioScience* 59: 955–965.
- Lowe W. H. and Bolger D. T. (2002) Local and landscape-scale predictors of salamander abundance in New Hampshire headwater streams. *Conservation Biology* 16: 183–193.
- Mackay R. J. (1992) Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 617–628.
- Maher W. A., Cullen P. W. and Norris R. H. (1994) Framework for designing sampling programs. *Environmental Monitoring and Assessment* 30: 139–162.
- Matthews W. J. (1998) Patterns in Freshwater Fish Ecology. Chapman and Hall, New York.
- Meade R. (2004) Fish and invertebrate recolonization in a Missouri prairie stream after an acute pollution event. *North American Journal of Fisheries Management* 24: 7–19.
- Meador M. R., McIntyre J. P. and Pollock K. H. (2003) Assessing the efficacy of single-pass backpack electrofishing to characterize fish community structure. *Transactions of the American Fisheries Society* 132: 39–46.
- Meffe G. K. and Sheldon A. L. (1990) Post-defaunation recovery of fish assemblages in southeastern blackwater streams. *Ecology* 71: 657–667.

- Mehner T., Kasprzak P. and Hölker F. (2007) Exploring ultimate hypotheses to predict diel vertical migrations in coregonid fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 874–886.
- Michnea A. and Gherheș I. (2001) Impact of metals on the environment due to technical accident at Aurul Baia Mare, Romania. *International Journal of Occupational Medicine and Environmental Health* 14(3): 255–259.
- Miyazono S. and Taylor C.M. (2013) Effects of habitat size and isolation on species immigration–extinction dynamics and community nestedness in a desert river system. *Freshwater Biology* 58: 1303–1312.
- Morita K. and Yamamoto S. (2002) Effects of habitat fragmentation by damming on the persistence of stream-dwelling charr populations. *Conservation Biology* 16: 1318–1323.
- Muneepeerakul R., Bertuzzo E., Lynch H. J., Fagan W. F., Rinaldo A. and Rodriguez-Iturbe I. (2008) Neutral metacommunity models predict fish diversity patterns in Mississippi-Missouri basin. *Nature* 453: 220–222.
- Murphy B. R. and Willis D. W. (1996) Fisheries techniques. 2nd edition. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Mykrä H., Heino J. and Muotka T. (2007) Scale related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate variation. *Global Ecology and Biogeography* 16: 149–159
- Nagy S. A., Nalbant T. T., Kovács P., Tóth L., Malejko E. and Takács D. (2002): A Tisza hossz-szelvényében végzett halfaunisztikai vizsgálatok eredményei fél évvel a cianidszennyezés után. *Acta biologica debrecina. Supplamentum oecologia hungarica* 11/2: 107–115.
- Narver D. W. (1970) Diel vertical movements of underyearling sockeye salmon in Babine Lake, British Columbia. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 27: 281–316.
- Nevermann D. and Wurtsbaugh W. A. (1994) The thermoregulatory function of diel vertical migration for a juvenile fish, *Cottus extensus*. *Oecologia* 98: 247–256.
- Nielsen E. T. (1984) Relation of behavioural activity rhythms to the changes of day and night. A revision of views. *Behaviour*, 89: 147–173.
- Niemi G. J., DeVore P., Detenbeck N., Taylor D., Lima A., Pastor J., Yount J. D. and Naiman R. J. (1990) Overview of case studies on recovery of aquatic systems from disturbance. *Environmental Management* 14: 571–587.

- Northcote T. G. (1997) Potamodromy in Salmonidae — living and moving in the fast lane. *North American Journal of Fisheries Management* 17: 1029–1045.
- Nyström M., Folke C. and Moberg F. (2000) Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology and Evolution* 15: 413–417.
- Oksanen J., Blanchet F. B., Kindt R., Legendre P., Minchin P. R., O'Hara R. B., Simpson G. L., Solymos P., Stevens M. H. H. and Wagner H. (2013) vegan: Community Ecology Package. R package version 2.0-10. <http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>.
- Olden J. D., Poff N. L. and Bestgen K. R. (2006) Life-history strategies predict fish invasions and extirpations in the Colorado River basin. *Ecological Monographs* 76: 25–40.
- Olmsted L. L. and Cloutman D. G. (1974) Repopulation after a fish kill in Mud Creek, Washington County, Arkansas following pesticide pollution. *Transactions of the American Fisheries Society* 103: 79–87.
- Osborne L. L. and Wiley M. J. (1992) Influence of tributary spatial position on the structure of warmwater fish communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 671–681.
- Peterson J. T. and Bayley P. B. (1993) Colonization rates of fishes in experimentally defaunated warmwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 199–207.
- Pierce C. L., Corcoran A. M., Gronbach A. N., Hsia S., Mullarkey B. J. and Schwartzhoff A. J. (2001) Influence of diel period on electrofishing and beach seining assessments of littoral fish assemblages. *North American Journal of Fisheries Management* 21: 918–926.
- Podani J. (1997) Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Scientia Kiadó, Budapest. pp. 412.
- Poff N. L. and Ward J. V. (1990) Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pat-tern of spatiotemporal heterogeneity. *Environmental Management* 14: 629–645.
- Poff N. L. (1992) Why disturbances can be predictable: a perspective on the definition of disturbance in streams. *Journal of the North American Benthological Society* 11: 86–92.
- Power M. E., Matthews M. J. and Stewart A. J. (1985) Grazing minnows, piscivorous bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66: 1448–1436.

- Power M. E., Stout R. J., Cushing C. E., Harper P. P., Hauer F. R., Matthews W. J., Moyle P. B., Statzner B. and Wais de Badgen I. R. (1988) Biotic and abiotic controls in river and stream communities. *Journal of Northern American Benthological Society* 7: 456–479.
- R Core Team (2013) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.Rproject.org>.
- Railsback S. F., Harvey B. C., Hayse J. W. and LaGory K. E. (2005) Tests of theory for diel variation in salmonid feeding activity and habitat use. *Ecology* 86: 947–959.
- Rechencq M., Sosnovsky A., Macchi P. J., Alvear P. A. and Vigliano P. H. (2011) Extensive diel fish migrations in a deep ultraoligotrophic lake of Patagonia Argentina. *Hydrobiologia* 658: 147–161.
- Reebs S. G. (2002) Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 349–371.
- Renforth P., Mayes W. M., Jarvis A. P., Burke I. T. and Manning D. A. (2012) Contaminant mobility and carbon sequestration downstream of the Ajka (Hungary) red mud spill: The effects of gypsum soding. *Science of the Total Environment* 421–422: 253–259.
- Resh V. H., Brown A. V., Covich A. P., Gurtz M. E., Li H. W., Minshall G. W., Reice S. R., Scheldon A. L., Wallace J. B. and Wissmar R. C. (1988) The role of disturbance in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 433–455.
- Rice S. P., Kiffney P., Greene C. and Pess G. R. (2008) The ecological importance of tributaries and confluences. In: Rice SP, Roy AG, Rhoads BL River Confluences, Tributaries and the Fluvial Network. John Wiley & Sons, New York, pp. 209–242.
- Rieman B. E. and Dunham J. B. (2000) Metapopulations and salmonids: a synthesis of life history patterns and empirical observations. *Ecology of Freshwater Fish* 9: 51–64.
- Roberts J. H. and Hitt N. P. (2010) Longitudinal structure in temperate stream fish communities: evaluating conceptual models with temporal data. *American Fisheries Society Symposium* 73: 281–299.
- Roni P., Hanson K. and Beechie T. (2008) Global review of the physical and biological effectiveness of stream habitat rehabilitation techniques. *North American Journal of Fisheries Management* 28: 856–890.

- Rundle S. D., Bilton D. T. and Shiozawa D. K. (2000) Global and regional patterns in lotic meiofauna. *Freshwater Biology* 44: 123–134.
- Sala O. E., Chapin F. S., Armesto J. J., Berlow E., Bloomfield J., Dirzo R., Huber-Sanwald E., Huenneke L. F., Jackson R. B., Kinzig A., Leemans R., Lodge D. M., Mooney H. A., Oesterheld M., Poff N. L., Sykes M. T., Walker B. H. and Walker Mand Wall D. H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287: 1770–1774.
- Salas A. K. and Snyder E. B. (2010) Diel fish habitat selection in a tributary stream. *American Midland Naturalist* 163: 33–43.
- Sallai Z. (2013) A Marcal és a Torna halfaunájának regenerációja a 2010. évi vörösiszap szennyeződést követően. *Pisces Hungarici* 7: 13–25.
- Sály P., Erős T., Takács P., Specziár A., Kiss I. and Biró P. (2009) Assemblage level monitoring of stream fishes: the relative efficiency of single vs. double pass electrofishing. *Fisheries Research* 99: 226–233.
- Sanders R. E. (1992) Day versus night electrofishing catches from near-shore waters of the Ohio and Muskingum Rivers. *Ohio Journal of Science* 92: 51–59.
- Saunders D. L., Meeuwing J. J. and Vincent C.J. (2002) Freshwater protected areas: strategies for conservation. *Conservation Biology* 16: 30–41.
- Schaefer J. F. and Kerfoot J. R. (2004) Fish assemblage dynamics in an adventitious stream: a landscape perspective. *American Midland Naturalist* 151(1): 134–145.
- Schiermeier Q. and Balling Y. (2010) Analysis lags on Hungarian sludge leak. *Nature News* 531.
- Schlosser I. J. (1982) Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream. *Ecological Monographs* 52: 395–414.
- Schlosser I. J. (1990) Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environmental Management* 14: 621–628.
- Schlosser I. J. (1995) Critical landscape attributes influencing fish population dynamics in headwater streams. *Hydrobiologia* 303: 71–81.
- Schlosser I. J. and Angermeier P. L. (1995) Spatial variation in demographic processes of lotic fishes: conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation. *American Fisheries Society Symposium* 17: 392–401.

- Smith T. A. and Kraft C. E. (2005) Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society* 134: 430–440.
- Soldán P., Pavonič M., Bouček J. and Kokeš J. (2001) Baia Mare accident—brief ecotoxicological report of Czech experts. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 49: 255–261.
- Sousa W. P. (1984) The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15: 353–391.
- Specziár A., Takács P., Czeglédi I., Erős T. (2012) The role of the electrofishing equipment type and the operator in assessing fish assemblages in a non-wadeable lowland river. *Fisheries Research* 125–126: 99–107.
- Swanberg T. R. (1997) Movements of and habitat use by fluvial bull trout in the Blackfoot River, Montana. *Transactions of the American Fisheries Society* 126: 735–746.
- Szentesi Á. and Török J. (1997): Állatökológia. Egyetemi jegyzet. Kovásznai Kiadó, Budapest. pp: 57–67.
- Takács P., Specziár A., Czeglédi I., Bíró P. and Erős T. (2012) A Marcal halfaunája a vörösiszap szennyeződés után. *Hidrológiai Közöny* 92/5–6: 75–77.
- Taylor P. D., Fahrig L., Henein K. and Merriam G. (1993) Connectivity is a vital element of landscape structure. *Oikos* 68: 571–73.
- Taylor C. M. and Warren Jr M. L. (2001) Dynamics in Species Composition of Stream Fish Assemblages: Environmental Variability and Nested Subsets. *Ecology* 82: 2320–2330.
- Therneau T., Atkinson E. J. and Ripley B. (2013) rpart: Recursive Partitioning. R package version 4.1-4. <http://CRAN.Rproject.org/package=rpart>.
- Thornbrugh D. J. and Gido K. B. (2010) Influence of spatial positioning within stream networks on fish assemblage structure in the Kansas River basin, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67: 143–156.
- Tischendorf L. & Fahrig L. (2000) On the usage and measurement of landscape connectivity. *Oikos* 90: 7–19.
- Tonn W. M. and Paszkowski C. A. (1987) Habitat use of the central mudminnow (*Umbra limi*) and yellow perch (*Perca flavescens*) in Umbra-

- Perca assemblages: The roles of competition, predation, and the abiotic environment. *Canadian Journal of Zoology* 65: 862–870.
- Turner M. G. and Dale V. H. (1998) Comparing large, infrequent disturbances: what we have learned? *Ecosystems* 1: 493–496.
- Turner M. G. (2010) Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology* 91: 2833–2849.
- Vaughn C. C. (2012) Life history traits and abundance can predict local colonization and extinction rates of freshwater mussels. *Freshwater Biology* 57: 982–992.
- Ward J. V. and Wiens J. A. (2001) Ecotones of riverine ecosystems: role and typology, spatiotemporal dynamics, and river regulation. *Ecohydrology and Hydrobiology* 1: 25–36.
- Wilkinson C. D. and Edds D. (2001) Spatial pattern and environmental correlates of a midwestern stream fish community: including spatial autocorrelation as a factor in community analyses. *The American Midland Naturalist* 146: 271–289.
- Williams D. D. and Hynes H. B. N. (1976) The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos* 27: 265–272.
- Winemiller K. O. (1992) Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63: 318–327.
- Winemiller K. O. and Rose K. A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196–2218.

Internetes forrás

<http://www.edukovizig.hu>

13. Tudományos tevékenység jegyzéke

Az értekezés témakörében, impakt faktorral rendelkező folyóiratokban megjelent publikációk jegyzéke:

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S. A., Erős T. (2016): The scales of variability of stream fish assemblages at tributary confluences. *Aquatic Sciences* in print. **IF: 2.706**

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A., 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. **IF: 0.500**

Erős T., Takács P., **Czeglédi I.,** Sály P., Specziár A. (2015): Taxonomic- and trait-based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large-scale human-mediated disturbance: the red mud disaster in Hungary. *Hydrobiologia* 758: 31-45. **IF: 2.275**

Az értekezés témakörében, impakt faktorral nem rendelkező, referált folyóiratokban megjelent publikációk jegyzéke:

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A., Erős T. (2014): Napszakos különbségek egy síkvidéki kisvízfolyás halegyüttes-összetételében – *Hidrológiai Közöny*: 94 (5-6): 26-30.

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S. A., Erős T. (2014): A térbeli pozíció és az élőhelyszerkezet szerepe halegyüttesek szerveződésében kisvízfolyások torkolati szakaszán. *Pisces Hungarici* 8: 43-50.

Takács P., Specziár A., **Czeglédi I.**, Bíró P., Erős, T. (2012): A Marcal halfaunája a vörösiszap szennyeződés után – *Hidrológiai Közlöny* 92/5-6: 75-77.

Az értekezés témakörében, elhangzott előadások jegyzéke:

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S.A., Erős T.: A térbeli pozíció és az élőhelyszerkezet hatása halegyüttesek szerveződésére kisvízfolyások torkolati szakaszán. X. Magyar Haltani Konferencia, 2014. július 11-12, Tiszafüred.

Erős T., Takács P., **Czeglédi I.**, Sály P., Specziár A.: A Marcal halfaunája és a kolonizáció folyamata a 2010. évi vörösiszap-szennyezést követően. X. Magyar Haltani Konferencia, 2014. július 11-12, Tiszafüred.

Takács P., Specziár A., **Czeglédi I.**, Bíró P., Erős T.: A Marcal halfaunája a vörösiszap szennyeződés után. LIII. Hidrobiológus Napok, 2011. október 5-7, Tihany.

Az értekezés témakörében, készült poszter-előadások jegyzéke:

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A., Erős T.: Napszakos különbségek egy síkvidéki kisvízfolyás halegyüttes-összetételében. LV. Hidrobiológus Napok, 2013. október 2-4, Tihany.

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Vitál Z., Nagy S. A., Erős T.: Do diel variations in stream fish assemblages depend on spatial positioning of the sampling sites? XV. European Congress of Ichthyology, 2015. szeptember 7-11, Porto.

Czeglédi I., Sály P., Takács P., Dolezsai A., Nagy S. A., Erős T.: The scales of variability of stream fish assemblages at tributary confluences. XV. European Congress of Ichthyology, 2015. szeptember 7-11, Porto.

Erős T., Takács P., **Czeplédi I.**, Sály P., Specziár A.: Taxonomic and trait based recolonization dynamics of a riverine fish assemblage following a large scale human mediated disturbance: the red mud disaster in Hungary. XV. European Congress of Ichthyology, 2015. szeptember 7-11, Porto.

Egyéb megjelent publikációk jegyzéke:

Antal L., Mozsár A., **Czeplédi I.** (2011): Különböző hasznosítású Tisza-menti holtmedrek halfaunája – *Hidrológiai Közlöny* 91/6: 11-14.

Antal L., **Czeplédi I.**, Mozsár A., Halasi-Kovács B. (2011): Terjed az amurgéb (*Perccottus glenii*) a Berettyó vízgyűjtőjén – *Halászat* 104/3-4: 84. (Rövid közlemény).

Antal L., Mozsár A., **Czeplédi I.**, Halasi-Kovács B. (2012): A Tarka géb (*Proterorhinus semilunaris*) terjedése a Berettyó hazai vízgyűjtőjén – *Halászat* 105/3: 17. (Rövid közlemény)

Antal L., **Czeplédi I.**, Mozsár A., Kati S., Lontay L. (2014) Halmentés a Zempléni-hegységben. *Halászat* 107(2): 15. (Rövid közlemény)

Antal L., László B., Kotlík P., Mozsár A., **Czeplédi I.**, Oldal M., Kemenesi G., Jakab F., Nagy S. A. (2015) Phylogenetic evidence for a new species of *Barbus* in the Danube River basin. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 96: 187–194. **IF: 3.916**

Czeplédi I., Erős T. (2012): Halak táplálékának összetétele egy középhegységi vízfolyásban – *Hidrológiai Közlöny* 92/5-6: 15-17.

Czeplédi I., Erős T. (2013): Characterizing the long-term taxonomic and functional variability of a stream fish assemblage – *Fundamental and Applied Limnology* 183/2: 153-162. **IF: 1.145**

Czeglédi I., Erős T. (2013): Halegyüttesek hosszútávú taxonómiai és funkcionális összetétele egy középhegységi vízfolyásban – *Hidrológiai Közlöny* 93/5-6: 102-104.

Kati S., Mozsár A., Árva D., Cozma N. J., **Czeglédi I.,** Antal L., Erős T., Nagy S. A. (2013): Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) egy álló és egy folyóvízi populációjának táplálkozásökológiai vizsgálata – *Pisces Hungarici* 7: 73-84.

Kati S., Mozsár A., Árva D., Cozma N. J., **Czeglédi I.,** Antal L., Nagy S. A., Erős T. (2015): Feeding ecology of the invasive Amur sleeper (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) in Central Europe. *International Review of Hydrobiology* 100: 116-128. **IF: 0.971**

Specziár A., Takács P., **Czeglédi I.,** Erős T. (2012): The role of the electrofishing equipment type and the operator in assessing fish assemblages in a non-wadeable lowland river – *Fisheries Research* 125-126: 99-107. **IF: 1.586**

Takács P., Svigruha R., Horváth J., **Czeglédi I.,** Bíró P. (2014): Halastavak kisvízfolyásokra gyakorolt hatásainak bemutatása egy balatoni befolyó példáján – *Hidrológiai Közlöny*: 94: 93-96.

Egyéb előadások és poszter-előadások jegyzéke:

Czeglédi I., Erős T.: Halak táplálékának összetétele egy középhegységi vízfolyásban – előzetes eredmények. LIII. Hidrobiológus Napok, 2011. október 5-7, Tihany.

Czeglédi I., Erős T.: Halegyüttesek funkcionális szerveződése és időbeli dinamikája egy középhegységi vízfolyásban. LIV. Hidrobiológus Napok, 2012. október 3-5, Tihany.

- Czeplédi I.**, Erős, T.: Halegyüttesek hosszú távú taxonómiai és funkcionális szerveződése egy középhegységi vízfolyásban. IX. Magyar Haltani Konferencia, 2013. március 21, Debrecen.
- Czeplédi I.**, Antal L., Mozsár A., Kati S., Lontay L.: Sikeres halmentések a Zemplén-hegységben. Debreceni Hidrobiológus Fórum, 2013. november 22-23, Debrecen.
- Kati S., Mozsár A., Árva D., Cozma N. J., **Czeplédi I.**, Antal L., Erős T., Nagy S. A.: Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) egy álló és egy folyóvízi populációjának táplálkozásökológiai vizsgálata. V. Magyar Haltani Konferencia, 2013. március 21, Debrecen.
- Mozsár A., Antal L., **Czeplédi I.**: Különböző hasznosítású Tisza-menti holtmedrek halfaunája. LII. Hidrobiológus Napok, 2010. október 6-8, Tihany.
- Nyeste K., Dobrocsi P. A., **Czeplédi I.**, Simon E., Fehérné Baranyai E., Harangi S., Nagy S. A., Antal L.: Fémakkumuláció vizsgálata a Szamos hazai szakaszán élő eltérő táplálkozású halfajok egynyaras (0+) ivadékaiban. XI. Magyar Haltani Konferencia, 2015. március 26–27., Debrecen.
- Nyeste K., Dobrocsi P. A., **Czeplédi I.**, Simon E., Fehérné Baranyai E., Harangi S., Nagy S. A., Antal L.: Fémakkumuláció vizsgálata a Szamos hazai szakaszán élő eltérő táplálkozású halfajok egynyaras (0+) ivadékaiban. LVII. Hidrobiológus Napok, 2015. október 7-9, Tihany.
- Takács P., Svigruha R., Horváth J., **Czeplédi I.**, Bíró P.: Halastavak kisvízfolyásokra gyakorolt hatásainak bemutatása egy balatoni befolyó példáján. LV. Hidrobiológus Napok, 2013. október 2-4, Tihany.