

Egyetemi doktori (PhD) értekezés tézisei

**A MAGYARORSZÁGI VÍZFOLYÁSOK
HALKÖZÖSSÉGEINEK STRUKTÚRÁJA ÉS
ÖKOLÓGIAI SZEMPONTÚ ELEMZÉSÜK**

Theses of Doctoral (PhD) Dissertation

**THE STRUCTURE OF FISH COMMUNITIES IN
HUNGARIAN RUNNING WATERS AND THEIR
ECOLOGICAL ANALYSIS**

Halasi-Kovács Béla

Témavezető:
Dr. Lakatos Gyula



DEBRECENI EGYETEM
Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
Debrecen, 2018.

1. Bevezetés

A múlt század '80-as éveinek közepétől az antropogén hatások vízgyűjtő léptékű vagy globális hatásainak ökológiai kutatása során vált egyre világosabbá az ökológiai jelenségek skálafüggése, ezzel együtt az a tény, hogy a vízgyűjtő méretű kérdésekre nem a populációs, hanem a közösségi ökológia eredményei biztosítanak jobban értelmezhető és interpretálható eredményeket (Allen & Starr 1982, Brown & Maurer 1989, Brown 1995, Lawton 1999, Leibold et al. 2004, Hugueny et al. 2010). Ennek felismerése eredményezte a közösségi ökológiai kutatások gyors fejlődését, de ez vezetett a limnológia korábbi, közösségi szintű kutatási eredményeinek (Hutchinson 1961) újbóli előtérbe kerüléséhez is (Gallé 1998).

A kontinentális vizek, ezen belül is a folyók és vízfolyások (Dévai et al. 1992c) a bioszféra igen jelentős rendszereit alkotják, a nagy folyók vízgyűjtő területei legalább részben lefedik mind a 16 kontinentális biom (Olson et al. 2001) területét. Ezen túlmenően a folyók vízgyűjtői alapvető hatással vannak a teresztris ökoszisztémák működésére is (Nilsson et al. 2005). Ugyanakkor természeti rendszereink közül a vízfolyások az emberi tevékenység által leginkább átalakítottak és befolyásoltak, ennek megfelelően mára kiemelten sérülékennyé váltak (Dynesius & Nilsson 1994, Poff et al. 1997, Malmqvist & Rundle 2002, Nilsson et al. 2005, Tejerina-Garro et al. 2005).

A folyókutatás felgyorsulása és fejlődése alapvetően a fluviális rendszerek jelentőségének és degradáltságának felismerésével, állapotuk megőrzésének és javításának igényével magyarázható, nem elhanyagolható módon a vonatkozó európai uniós komplex vízgazdálkodási, környezet- és természetvédelmi jogszabályok hatálybalépésének hozadékaként. Fontos mozzanatként értékelhető ebből a szempontból az eszközök és módszerek fejlődése, kiemelten a különböző célú monitorozó tevékenységek eredményeként kialakuló egységes, kvantitatív mintavételi módszerek meghonosodása. A fokozatosan felhalmozódó ismeretanyag ugyanakkor természetes módon járult hozzá a tudományos szintézis igényének és egyben lehetőségének kialakulásához (Oertel 2004).

A hazai vízfolyások halközösségeinek kutatása az 1990-es évek végétől indult el, elsősorban a kisvízfolyások (Erős 1997, 2001, Erős et al. 2003) vizsgálatával, valamint a kis és közepes folyó méretű mesterséges vízfolyások ökológiai szempontú elemzésével (Halasi-Kovács et al. 2001). A vízgyűjtő léptékű, szintézisre törekvő közösségi ökológiai kutatásokkal a hazai szakma azonban mind a mai napig adós. Így ez a dolgozat mindenképpen hiánypótlónak tekinthető, és szándéka szerint eredményeivel közelebb vihet a vízgyűjtő léptékű közösségi ökológiai kérdések megoldásához.

2. Kutatási célok

A jelen dolgozatban bemutatni kívánt munka alap kutatás jellegű, ugyanakkor az eredmények közvetlenül hasznosíthatóak a Víz Keretirányelv szempontjai szerint végzendő vízminősítés gyakorlatában, mivel ezen eredmények szolgáltatják az ökológiai háttérét a hazai halközösség alapján kidolgozott vízminősítő rendszernek (Szilágyi et al. 2008, Halasi-Kovács & Tóthmérész 2011). Emellett az eredményeknek fontos természetvédelmi vonatkozásai is vannak.

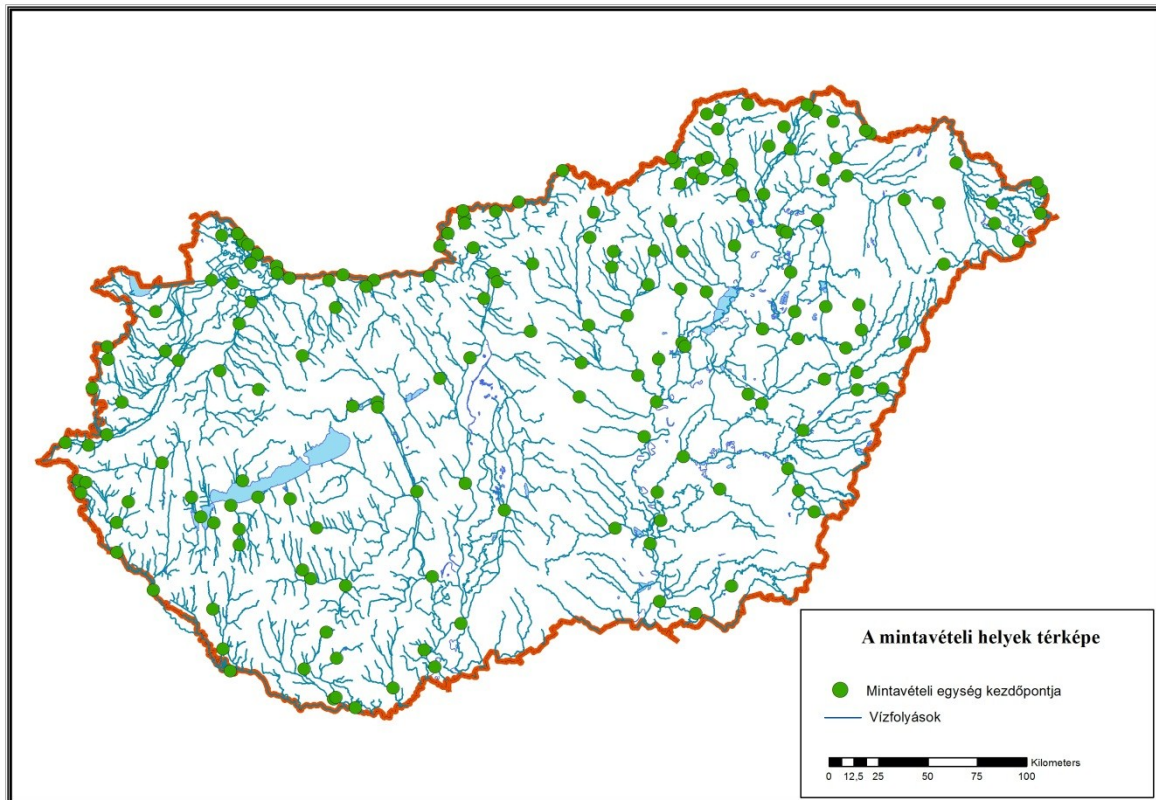
A dolgozatban Magyarország első, átfogó, egységes szemléletű és kivitelezésű, országos lefedettségű – ECOSURV (Ecological Survey of Surface Waters in Hungary) – program (Nieuwenhuis et al. 2005) halközösségadatainak (Halasi-Kovács et al. 2005) szünbiológiai értékelését végzem el. A kutatási célok az alábbiakban foglalhatóak össze.

1. A halközösségek meghatározása a Duna magyarországi vízgyűjtőjének vízfolyástípusaiban.
2. A víztípuscsoportok, ezzel együtt a halközösségek kialakulásában szerepet játszó abiotikus környezeti tényezők elemzése, a vízfolyástípusok fontosabb hidrológiai jellemzőinek bemutatása.
3. A vízfolyástípusok halközösségeinek ökológiai szempontú elemzése és értékelése.
4. A vízfolyástípusok jellemző halközösség-szerkezetének értékelése a funkcionális jellemzőik alapján, illetve annak elemzése, hogy a funkcionális jellemzők milyen mértékben alkalmasak a halközösségek struktúrájának kimutatására.
5. Az ökológiai eredmények gyakorlati alkalmazási lehetőségei, kiemelve a vízgazdálkodás és természetvédelem témakörét.

3. Anyag és módszer

3.1 A mintavételi helyek

Az adatelemzéshez összesen 182 vízfolyásvíztest, azaz mintavételi egység adatait használtam fel (**1. ábra**). A mintavételt 2005-ben két, egy tavaszi (április 1.–május 1.) és egy nyári (június 17.–szeptember 4.) időszakban végeztem, minden mintahelyen egyszeri ismétlésben. A tavaszi időszakban azokat a kisebb méretű vízfolyásokat vizsgáltam, amelyek mintavétele nyáron a nagymértékű növényborítás miatt nem lehetett volna eredményes. Ennek megfelelően tavasszal 25, nyáron 157 mintahely mintázását végeztük el. A nyári, kiegyenlítettebb időjárási, hidrológiai feltételek, a jellemzően kisvízes időszak megfelelő körülményeket biztosítanak a mintavételezéshez, a vizsgálat eredményeinek összevetésére. A mintavételi időszakok ilyen szempontú megosztása megfelelő minőségű adatokat biztosított a további elemzéshez.



1. ábra. A mintavételi helyek áttekintő térképvázlata

3.2 A mintavétel

A mintavétel tervezése során figyelembe vettem a hatályos, vonatkozó szabványokat (MSZ EN 14962:2006, MSZ EN 14011:2003). A tervezésnél figyelembe vettem továbbá az európai FAME projekt mintavételre vonatkozó ajánlásait (Kestemont & Goffaux 2002).

A mintahelyeket előzetes értékelés során méretük és jellemző vízmélységük alapján öt mintavételi csoportra osztottam a Víz Keretirányelv szempontrendszer alapján. Az egyes vízfolyástípusok mintavételi módszereit ezek alapján határoztam meg.

A kisebb (1., 2. víztípus) vízfolyásokon a mintavétel gázolva, a víz sodrásával szemben történt. A mintavétel hossza ezeken a víztereken 150 méter volt. A mintavétel eszköze ezeken a mintahelyeken egy akkumulátorról működő Hans Grassl IG 200 II/B típusú elektromos mintavételi eszköz (EME) volt.

A nagyobb vízfolyásokon (3–5. típus) egységesen egy 7 kW egyenáram teljesítményű Hans-Grassl EL 64 II GI, aggregátorról üzemelő EME-t használtam. A mintavételt ezeken a víztereken csónakból, lehetőség szerint a víz sodrával egy irányban és azzal egyenlő sebességgel végeztem. Ezeken a víztereken a mintavétel részleges, azaz a meder keresztmetszvényének egy-egy részletében történt, az EME sajátosságait figyelembe véve alapvetően a ripális régióban. Ezen kívül ahol az élőhely sokszínűsége megkövetelte, ott fragmentált és sztratifikált, vagyis több alegységből állt, amelyek hossza a jellemző élőhelyek arányában kerültek kijelölésre.

A minta jellege szerint „szemikvantitatív 2”, amennyiben a mintavétel ugyan nem teljes eltávolításon alapul, de kiterjed a meder teljes keresztszelvényére, és a fogott halak egyedszámai pontosan kerülnek rögzítésre, míg „szemikvantitatív 1”, amennyiben a mintavétel csak részleges. Mindkét esetben minden egyes begyűjtött halpéldány pontos leszámolása megtörténik.

A mintavétel napszaka minden mintavételi stratégia esetében a nappal volt. A mintavételi egységek (illetve ahol ilyen volt, ott az alegységek) felső és alsó végpontjait GPS segítségével rögzítettem. A mintavételi hosszakat GPS segítségével mértem. A mintavétel előtt minden mintavételi helyszín vonatkozásában kitöltöttem a terepi jegyzőkönyvet. A mintavétel során meghatároztam az előkerült halfajokat, diktafonon rögzítettem egyedszámukat. A terepen két korcsoportot különítettem el: a 0+ korosztályt, valamint az annál idősebb egyedeket. Ezek számát külön rögzítettem. A halak meghatározása Berinkey (1966) és Miller (1986) szerint történt, a nevezéktanál a Halasi-Kovács & Harka (2012) által publikáltakat követtem. A mintavételt követően a diktafonról visszahallgatott alapadatokat adatbázisba, illetve adatmátrixba rendeztem.

3.3 Alapadatok

A halmintavételek során terepi jegyzőkönyvben rögzítettem a mintavétel, illetve a mintavételi helyszín háttérváltozóit. A mintavételi helyek jellemző hidrológiai, hidromorfológiai adatait, illetve vízkémiai paramétereit az OVF biztosította a projekt során. Az elemzésekhez a hidrológiai adatok közül (1) a mintahely tengerszint feletti magassága annak felső végpontján, (2) a mederesés, (3) a meder nedvesített szélessége, (4) a közepes vízhozam (KÖQ), (5) a mintahely forrástól való távolsága, (6) a vízfolyás vízgyűjtőjének mérete, (7) a jellemző vízsebesség, valamint (8) a mederanyag adatait használtam fel. A vízkémiai adatok közül a következők álltak teljeskörűen rendelkezésre: (1) vezetőképesség, (2) kémiai oxigénigény (KOI_{Cr}), (3) nitrát, (4) összes foszfor. A haladatbázisban az alapadatokból számítottuk az egységnyi mintahosszra (1000 m) jutó egyedszámokat (CPUE), vagyis az abundancia értékeit.

3.4 Az adatfeldolgozás módszerei

A mintavételi helyszínek állapotát az antropogén beavatkozások különböző mértékben módosították. Annak érdekében, hogy az antropogén hatást a lehetőség mértékéig kiszűrjük a további elemzésekből, ezzel elkerülve azt, hogy az elemzések során kizárólag az antropogén hatásra reflektáló műterméket kapjunk (Halasi-Kovács & Tóthmérész 2011), az adatokat a statisztikai elemzések előtt előzetesen szűrtük.

Ennek érdekében bevezettük és kiszámítottuk a mintavételi helyszínek antropogenitás-indexét. Azon mintavételi helyek fogási adatait, amelyeknek indexértéke az ötös skálán elérte vagy meghaladta a 3,5-es értéket, a további elemzésekből kizártam. A szűrést követően a statisztikai elemzésekhez 122 mintahely alapadatait használtam fel.

A víztípuscsoportokat Rogers-Tanimoto bináris távolságfüggvény alkalmazásával, klaszteranalízissel határoztuk meg. Az elemzések során hatékony csoportképző hajlama miatt a Ward módszert alkalmaztuk. Következő lépésként az IndVal (Indicator Value) eljárással meghatároztuk az egyes víztípuscsoportok karakterfajait (Dufřene & Legendre 1997).

A statisztikai elemzések során az ordinációs eljárások közül felhasználtuk a főkoordináta-analízist (PCoA), a diszkriminanciaanalízist (CVA), valamint a redundanciaanalízist (RDA).

A diverzitáselemzéshez több módszert is használtunk. Így a Shannon-diverzitásfüggvényt, amely a közösség abundancia-dominancia struktúrája alapján számol. Az egyes víztípusok egységnyi mintahosszának fajgazdagságát Chao1-diverzitásfüggvénnyel számítottuk. A teljes fajgazdagság prediktálását Chao et al. (2016) szerint végeztük el. Ennek segítségével kalkulálható az egységnyi minták teljes becsült fajdiverzitás-értéke.

3.5 A hazai halfajok funkcionális jellemzői

Egyrészt a guild definíciója körül kialakult ellentmondások és párhuzamosságok (Hawkins & MacMahon 1989, Simberloff & Dayan 1991), másrészt az ökológiai jellegek közösségi ökológiai vizsgálatok során tapasztalt érvényessége és hasznossága okán (Southwood 1988, Schlosser 1990, Townsend & Hildrew 1994, Poff 1997) szükséges annak ökológia elméleti alapjaira helyezett, de egyúttal operatív definiálása. A leírt definíció nem új, csak újszerű értelmezést ad. A definíció összhangban van az ökológiai indikáció- és a niche-elmélettel (Hutchinson 1957, MTAÖB 1987) egyaránt. Fogalmi oldalról bevezetésre került a „funkcionális jellemző” elnevezés, amely megfelel az angol nyelvű szakirodalomban használt „species trait” kifejezésnek (Southwood 1988, Poff 1997).

A funkcionális jellemzőket különböző csoportokba lehet sorolni tudományterületi lehatárolás alapján. A dolgozatban összesen hat, ökológiai (táplálkozási jellemző, táplálkozásihabitát-jellemző, élőhely-specializáció jellemző, szaporodási jellemző, áramlásjellemző) és biogeográfiai jellemzőket használtunk az elemzésekhez.

A funkcionális jellemzők csoportjainak meghatározása és a hazai halfauna funkcionális jellemzőkbe sorolása – fajklasszifikáció – során Halasi-Kovács & Tóthmérész (2011) munkáját vettük alapul, amelynek használatát az elmúlt években végzett alkalmazott kutatások tapasztalatai is messzemenőkéig alátámasztják (Halasi-Kovács et al. 2009, Halasi-Kovács et al. 2013, Halasi-Kovács et al. 2014, Halasi-Kovács et al. 2015).

4. Eredmények

4.1 Faunisztikai eredmények

Az elemzésekhez felhasznált 122 mintavételi helyről összesen 61 halfaj 53 094 egyedét mutattam ki. Az ökológiai elemzéseket is ezzel a fajkészlettel végeztem. A mintákban 35 758 db idősebb, míg 17 336 db 0+ korú egyedet különítettem el.

Meghatároztam az előkerült őshonos halfajok relatív frekvenciáját és relatív gyakoriságát. Az értékelés során figyelembe kell venni azt, hogy az eredményt számos tényező befolyásolja, illetve torzítja, ugyanakkor a mintavételi helyek és a fogások nagy száma, illetve a mintahelyek viszonylag statisztikus eloszlása mégis módot ad legalább egy robusztus következtetésre. A frekvencia, és a gyakoriság számított értékei alapján három csoportot különítettem el: biztonságban lévő fajok, fenyegetett fajok és veszélyeztetett fajok. A számítás alapján mindhárom csoportba 16-16 faj került. Hangsúlyozni kell itt azt is, hogy a mintavételek során elő nem került őshonos halfajok (11) még ennél is ritkébbnek tekinthetők, így azok szintén a veszélyeztetett kategóriába sorolhatók.

4.2 A hazai vízfolyások halközösség alapján meghatározott típusai

A fajösszetétel alapján, bináris távolságfüggvény használatával elvégzett klaszteranalízis eredményeként nyolc víztípuscsoportot különítettem el. Habár a klaszteranalízis során Ward módszere a legerőteljesebb csoportképző algoritmus, a dendrogram nem jelez markáns csoportokat, a mintahelyek eloszlása sokkal inkább sorozatként jelenik meg. A dendrogrammon először az 1-2. klaszterág különül el, majd a 3-4., azt követően a 8., az 5., végül a 6. és 7. ág válik el. A klaszterágak közül az 1., 2., a 3. 4., és a 6., 7. ágak közelebb állnak egymáshoz.

A víztípuscsoportokat az egyes klaszterágakon megjelenő vízterek hidrológiai adottságai alapján neveztem el. Mivel a Duna, illetve a Dunával közvetlen kapcsolatban álló mellékágak önmagukban képeznek csoportot, itt az elnevezésnél a folyó nevét használtam: (1) Középhegységi kisvízfolyások (patakok); (2) Dombvidéki kisvízfolyások, kis folyók; (3) Közepes és nagy folyók dombvidéki, nagyobb esésű, kavicsos mederanyagú szakasza; (4) Közepes és nagy folyók dombvidéki, kisebb esésű, homokos aljzatú szakasza; (5) Alföldi kisvízfolyások (erek); (6) Alföldi kis és közepes folyók, csatornák; (7) Nagy folyók alföldi szakasza; (8) Duna.

A mintahelyek csoportosítását főkoordináta-analízissel is elvégeztem el. Az ordináció során Jaccard bináris távolságfüggvényt alkalmaztam. Az ordináció egyrészt megerősíti a klaszteranalízis eredményét, ugyanakkor még hangsúlyosabban rávilágít arra, hogy a dendrogram alapján meghatározott csoportok valójában folytonos átmenetet képeznek. A főkoordináta-analízis alapján ugyanis 95%-os valószínűségi szinten a víztípusok nem jelentek meg önálló csoportokként. A mintahelyek patkó alakú elrendeződést mutatnak, amelynek két legtávolabbi ágán a „középhegységi kisvízfolyások” (1.), valamint az „alföldi kisvízfolyások” (5.) található, és a két ág egyaránt a „nagy folyók alföldi szakasza” (7.), illetve a „Duna” (8.) irányába mutat.

Az ordináció alapján az is megállapítható, hogy a „középhegységi kisvízfolyások” (1.) halközössége a „dombvidéki kisvízfolyások és kis folyók” (2.), illetve a „közepes és nagy folyók dombvidéki, nagyobb esésű, kavicsos mederanyagú szakaszának” (3.) közösségeihez áll legközelebb. Ezen az ágon haladva a 3-as csoport halközössége szoros kapcsolatot mutat ezeken kívül a „közepes és nagy folyók dombvidéki, kisebb esésű, homokos aljzatú szakasza” (4.) közösségével. Ez utóbbi csoport pedig a „Duna” (8.), valamint a „nagy folyók alföldi szakasza” halközösségével áll kapcsolatban; a főkoordináta-analízis eredménye alapján a dunai halközösséghez szorosabban kötődik. A másik ág végén az „alföldi kisvízfolyások” (5.) halközössége található, ehhez pedig a „alföldi kis és közepes folyók, csatornák” (6.) halközössége áll legközelebb. Ez utóbbi csoport ugyanakkor a „nagy folyók alföldi szakasza” (7.) víztípus halközösségével is közeli kapcsolatot mutat. Speciális, átmeneti helyzetet mutat a „dombvidéki kisvízfolyások, kis folyók” (2.) típus halközössége. Az ordináció eredményeként az 1-2.; 3-4.; 6-7. csoportok elválása is egyértelmű.

4.3 A víztípuscsoportok abiotikus környezeti adottságainak elemzése

Az egy klaszterágon megjelenő vizek hidrológiai jellemzőinek elemzése segítségével meghatároztam a víztípuscsoportok jellemző hidrológiai tulajdonságait a vízsebesség, közepes vízhozam, tengerszint feletti magasság, mederszélesség, vízgyűjtő méret, mederesés, mederanyagtípus paramétereinek alapján. A diagramokon jól megfigyelhető, hogy valamennyi változó viszonylag nagy szélső értékek között mozog. Ez a természetes változékonyságon túl a biotikai és az abiotikus adatok bizonytalanságára is figyelmeztet. Ugyanakkor a változók összessége megfelelően képes jellemezni az adott típuscsoportot. A hidrológiai adottságok alapján meghatározható ideális és a halközösség vizsgálata alapján adódó aktuális típus összevetése a vízminősítés gyakorlati munkája során nyújthat segítséget.

A lehatárolt víztípuscsoportok és a hatóképesnek tekinthető abiotikus változók összefüggését redundanciaanalízissel elemeztem. A vizsgált változók közül a halközösség struktúráját 95%-os szignifikanciaszinten a magasság, a vízsebesség, a közepes vízhozam, a szélesség, valamint a vezetőképesség határozza meg. Az elemzés alapján megállapítható, hogy a halközösség struktúrájának kialakításában a vízsebesség meghatározó szerepű. A „középhegységi kisvízfolyások” (1.) halközösségének struktúráját emellett legerősebben a tengerszint feletti magasság befolyásolja, míg a „közepes és nagy folyók dombvidéki szakaszainak” (3., 4.) halközösségei irányából a „nagy folyók alföldi szakasza” (7.), illetve a „Duna” (8.) halközösségei irányába emellett egyre inkább a közepes vízhozam (KÖQ), valamint a mederszélesség meghatározó. A „dombvidéki kisvízfolyások, kis folyók” (2.) halközösségének kialakításában a vízsebesség és a magasság mellett a vízkémiai sajátságok is jelentősebb szerepet kapnak. Az „alföldi kis és közepes folyóktól” (6.) az „alföldi kisvízfolyások” (5.) irányába a hidrológiai adottságok egyre kisebb szerepet játszanak; ezeknek a víztípusoknak a halközösségét alapvetően a vízkémiai sajátságok determinálják.

4.4 A víztípuscsoportok halközösség-szerkezetének ökológiai elemzése

Az egyes víztípusok fajgazdagságának értékeléséhez három mutatószámot használtam. Az egyik az egy mintaegységre számított fajszám. Ezt Chao1-diverzitásértékeként számítottam. A másik a víztípusra jellemző összes fajszám. Ehhez két mutatószámot alkalmaztam: a mintavételek során az adott víztípusból előkerült összes fajszámot, valamint a prediktált fajszámot. Ezek mellett kiszámítottam a közösségek Shannon-diverzitásindexét és azok egyenletességét. Az egységnyi mintahosszra számított fajszám adatai azt mutatják, hogy a víztípusok egy kis és egy nagyobb fajszámú csoportra oszlanak. Az előbbibe a középhegységi, dombvidéki, valamint alföldi kisvízfolyások tartoznak, míg az utóbbiba a közepes és nagy folyók. A víztípusok számított összes fajszáma a vízfolyások méretével fokozatosan nő. A mintavételek eredményeként ez a változás jól kimutatható, így a középhegységi, illetve dombvidéki kisvízfolyások irányából a közepes és nagy folyók dombvidéki kavicsos, illetve homokos aljzatú szakaszain, valamint a kis és közepes méretű alföldi folyókon keresztül a nagy folyók alföldi szakasza irányába a fajszám fokozatos növekedést jelez. Az α diverzitás értékei a középhegységi és az alföldi kisvízfolyásokban, valamint a „nagy folyók alföldi szakasza” típusban mutatják a legalacsonyabb, míg az átmenetinek tekinthető típusokban érik el a legmagasabb értékeket.

A halközösségek karakterfajait IndVal módszer segítségével határoztam meg. Karakterfajoknak azokat a fajokat tekintjük, amelyek előfordulásuk alapján egy adott víztípusra leginkább jellemzőek, mivel kizárólag, vagy legalábbis meghatározó mértékben egy víztípusban fordulnak elő. A statisztikai elemzés alapján meghatároztam a nyolc víztípuscsoportban a 95%-os valószínűségi szinten karakterfajnak tekinthető elemeket. A statisztikai elemzés alapján a középhegységi kisvízfolyásokban három karakterfaj található: *Barbatula barbatula*, *Phoxinus phoxinus*, *Salmo trutta*. A „dombvidéki kisvízfolyások és kis folyók” típus átmeneti jellegét az elemzés során meghatározott karakterfajok is alátámasztják. A négy faj közül kettő (*Squalius cephalus*, *Gobio gobio* fajkomplex) kifejezetten áramláskedvelő, míg a másik két faj (*Cobitis elongatoides*, *Rhodeus amarus*) már elsősorban az alföldi vízfolyásokban mutatnak gyakoribb előfordulást. A „közepes és nagy folyók dombvidéki, nagyobb esésű, kavicsos mederanyagú szakasza” típusban kilenc karakterfajt volt meghatározható. Ezek közül négy: *Vimba vimba*, *Romanogobio kesslerii*, *Zingel streber*, *Barbus carpathicus* az a faj, amely előfordulása egyértelműen ehhez a típushoz kötődik, míg a többi inkább a 3. és 4. típust összességében indikálja. A „közepes és nagy folyók dombvidéki, kisebb esésű, homokos aljzatú szakaszán” az elemzés alapján meghatározható öt karakterfaj közül meghatározó módon három, *Rutilus rutilus*, *Ballerus sapa*, *Zingel zingel* jellemzi ezt a típust. Az elemzés alapján négy karakterfajt határoztunk meg az „alföldi kisvízfolyások” víztípusban: *Carassius carassius*, *Misgurnus fossilis*, *Umbra krameri*, *Tinca tinca*. Az „alföldi kis és közepes folyók, csatornák” típusban mindössze két fajt lehetett karakterfajként azonosítani: *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*. Az előbbi faj kisebb-nagyobb arányban minden víztípusban előfordult, Utóbbi tekinthető a típus karakterfajának. A típust épp

az erős, specialista fajok hiánya jellemzi leginkább. A „nagy folyók alföldi szakasza” típusban összesen kilenc karakterfajt lehetett azonosítani. A típus „valódi” karakterfajai közé a *Leuciscus idus*, *Ballerus ballerus*, valamint a *Gymnocephalus baloni* sorolható. A dunai víztípus összesen hat karakterfaja közül öt idegenhonos gébfaj. Ezek a fajok a folyami gében kívül jelenleg kizárólag a Dunában, illetve a Dunával közvetlen összeköttetésben lévő vízfolyások torkolati szakaszain élnek. Vagyis a klaszterelemzés alapján meghatározott dunai ág elkülönülésében a csak itt előforduló Gobiidae fajok nagyobb szerepet játszanak. Az *Eudontomyzon mariae* – annak ellenére, hogy a Duna jobboldali vízrendszerének több vizéből is ismert (Harka & Sallai 2004), ökológiai szempontok alapján inkább tekinthető a dunai típus karakterfajának.

4.5 A halközösségek elemzése funkcionális jellemzőik alapján

A meghatározott nyolc vízfolyástípus halközösségeit hat funkcionális jellemző (táplálkozási jellemző, táplálkozásihabitat-jellemző, szaporodási jellemző, áramlásjellemző, élőhely-specializáció jellemző, eredetjellemző) alapján is elemeztem. Az elemzések célja az volt, hogy a kiválasztott funkcionális jellemzők alkalmasak-e a halközösségstruktúra megfelelő interpretációjára. Ennek érdekében hisztogramok alapján jellemeztem az egyes funkcionális jellemzőmutatók változásait a közösségtípusokban. A funkcionális jellemzők és a vizsgált környezeti változók kapcsolatát redundanciaanalízissel elemeztem.

A modell szerint a hidrológiai tényezők és a funkcionális jellemzők között mutatható ki erősebb kapcsolat. A magasság elsősorban az invertivor/detritivor táplálkozási csoport nagyobb arányú előfordulását határozza meg. A magasság mellett a vízsebesség erős pozitív korrelációt mutat a specialista, nyíltvízi, reofil, valamint a litofil szaporodási csoportba tartozó fajokkal. A közepes vízhozam és a vízfolyás méretének növekedésével nő a gyakorisága az euritóp, fito-litofil, illetve az invertivor/bentivor és a piscivor fajoknak. A hidrológiai adottságok erősségének csökkenésével a kémiai változók is egyre nagyobb mértékben befolyásolják az egyes funkcionális jellemzők gyakoriságeloszlását. Kettős hatás érvényesül a generalista, euritóp, illetve az omnivor funkcionális jellemzők kapcsán. A kémiai mutatók értékeinek emelkedésével erős pozitív kapcsolatot jeleznek a zavarástűrő, metafitikus, stagnofil, fitofil és osztrakofil funkcionális jellemzők.

A funkcionális jellemzők és a halközösség-szerkezet alapján elkészített víztípuscsoportok összevetéséhez diszkriminanciaanalízist használtam. Ez alapján megállapítható, hogy a víztípuscsoportok határozottan elkülönülten jelennek meg; a funkcionális jellemzők összessége alkalmas a víztípuscsoportok lehatárolására. Az eredmények egyúttal azt is bizonyítják, hogy a legszorosabb illeszkedést a viszonylag nagyobb változószámmal rendelkező szaporodási jellemző mutatja, míg a kisebb mutatószámú funkcionális jellemzők jól alkalmazhatók egy-egy speciális állapot jelzésére.

5. Diszkusszió

Az alapadatok statisztikai elemzése szerint a hazai vízfolyások, halközösségük struktúrája alapján nyolc elkülönülő típusba sorolható. A nyolc típus egymáshoz mért (topológiai) távolsága eltérő, ami alapján jobban elkülönülő, valamint elmosódottabb, emiatt részben átmenetként, részben kvázi altípusként értékelhető csoportokat lehet meghatározni. Az előbbire példa a „Középhegységi kisvízfolyások” típus (1.), az „Alföldi kisvízfolyások” típus (5.), valamint a külön ágon leváló dunai típus (8.). Ez utóbbi erős elkülönülését a kizárólag itt élő nagyobb számú idegenhonos Gobiidae faj jelenléte határozza meg, miközben jól láthatóan közelebb áll a nagy folyók dombvidéki alsó szakasza típushoz is. Ezzel szemben kifejezetten átmeneti jellegű típusként értékelhető a „Dombvidéki kisvízfolyások, kis folyók” (2.) típuscsoport. A klaszteranalízis kisebb távolságot jelzett a közepes és nagy folyók dombvidéki két szakasza (3-4.), továbbá a kis-közepes, valamint a nagy folyók alföldi szakaszai (6-7.) között. Ökológiai megfontolások alapján a csoportok szétválasztása – bár más-más ok miatt – mégis ésszerű. Az előbbi típusok esetében ezt jól elkülöníthető fajkészletük indokolja. Az utóbbi két típusnál meghatározó az a tény, hogy ezek halközösségeinek kialakulása során kezd egyre fontosabb rendezőelvként megjelenni a hidrológiai változók mellett a vízfizikai és -kémiai tényezők hatása.

A típuscsoportok topológiai távolsága topográfiai információval is szolgál. A hazai vízfolyástípusok több jellemző sorozatban jelennek meg a topográfiai térben.

a.: 1 → 3 → 4 → 7; b.: (1) → 2 → 6 → 7; c.: (2) → 5 → 6 → 7

A sorozatok elemzésekor fontos annak megválaszolása, hogy a vizsgálat eredményei milyen típusú kapcsolatot jeleznek a vízfolyásokban. Mind a klasszifikációs, mind az ordinációs elemzések eredményei azt igazolják, hogy a halközösségek a vizsgált vízgyűjtő léptékben nem különálló csoportokként, hanem gradiensszerű elrendeződésben jelennek meg. A főkoordináta-, és a redundanciaanalízis eredményei egyaránt tipikus patkó alakú elrendeződést mutatnak (Podani 1997). Ugyanakkor a vízfolyássorozatok azt is bizonyítják, hogy ez a gradiensszerű változás nem csak egy-egy vízfolyás attribútumaként jelenik meg forrástól a torkolatig, hanem a vízhálózat különböző, összekapcsolódó tagjaira összességükben jellemző. Így a zonális (Borne 1877, Huet 1949, Ilies & Botosaneanu 1963) folyómodellekhez viszonyítva a jelenlegi vizsgálat eredményei azt is igazolják, hogy a gradiensszerű változásokban a vízfolyáshálózat minden tagjának meghatározott szerepe van, hangsúlyozva ezzel a konnektivitás fenntartásának szükségletét a halközösségek integritása szempontjából. Az eredmények azt is igazolják, hogy a hazai halközösségek a vízgyűjtő skála szintjén kontinuus elrendeződést mutatnak. Ez egybevág a folyókontinuum-elv alapvető megállapításával (Vannote et al. 1980), de egyúttal ki is egészíti azt a vízfolyáskapcsolatok fontosságának hangsúlyozásával. Ebben az értelemben eredményeim összhangban állnak a későbbi folyómodellek ilyen irányú megállapításaival (Junk et al. 1989, Sedell et al. 1989, Junk & Wantzen 2004, Thorp et al. 2006).

Az elemzések eredményei azt bizonyították, hogy vízgyűjtő léptékben a halközösségtípusok létrejöttéért alapvetően a hidrológiai tényezők felelősek. Ez általánosságban egybevág mind a korábbi zonációkutatások eredményeivel (Huet 1946, 1954, Burton & Odum 1945, Dittmar 1955, Ilies 1961), mind a későbbi modellek következtetéseivel (Vannote et al. 1980, Oberdorff et al. 1995, Poff & Allan 1995, Thorp et al. 2006). Vizsgálataim azt is alátámasztották, hogy a halközösségek struktúráját nem egy, hanem több – hidro-geomorfológiai – környezeti tényező együttesen befolyásolja, jellemzően minden típusban eltérő összetételben és mértékben. Így a vízsebesség mellett a „középhegységi kisvízfolyások” típusban a tengerszint feletti magasság, míg a közepes és nagy folyók dombvidéki szakaszai (3., 4.) típusok irányából a „Nagy folyók alföldi szakasza” (7.), és a „Duna” (8.) típusok irányába egyre inkább a közepes vízhozam (KÖQ), valamint mederszélesség válik meghatározó környezeti tényezővé. Az elemzések alapján igazolható az is, hogy vannak olyan közösségek, amelyek létrejöttében a hidrológiai tényezők már kevésbé, míg a víz fizikai és kémiai tulajdonságai egyre erősebb szerepűek. Eredményeim azt igazolják, hogy a vizsgált skálán ez sem ugrásszerű, hanem fokozatos változást jelent. A vízfizikai, és -kémiai tényezők hatása a „Kis és közepes méretű alföldi folyók és csatornák” (6.) típusban jelenik meg először, és hatáserősségük az „Alföldi kisvízfolyások” (5.) típus irányába nő. Az eredmények egybevágnak Halasi-Kovács et al. (2001) alföldi közepes méretű csatornán végzett felméréseinek eredményével.

Vizsgálataim összességükben tehát azt bizonyítják, hogy a vízgyűjtő skálaszintjén a kontinuum módon változó halközösségek kialakulásáért elsősorban a hidro-geomorfológiai tényezők felelősek, de abban eltérő erősséggel részt vesznek egyéb – mérés szerint vízfizikai és -kémiai – tényezők is. A közösségek szabályozásában így a determinisztikus és sztochasztikus tényezők egyaránt szerepet játszanak. Ennek megfelelően eredményeim inkább a hazai vízfolyástípusok halközösségeinek oszcilláló egyensúlytalansági állapotát sugallják.

A meghatározott halközösségek diverzitásértékeinek elemzése azt igazolja, hogy a közösségtípusok előre jelezhető fajszáma elsősorban a vízfolyás méretével mutat összefüggést. Ez szintén alátámasztja a vízfolyás méretének a halközösség-struktúra kialakulásában játszott fontos szerepét. Emellett a fajdiverzitás értékei az átmenetinek tekinthető típusokban érik el legmagasabb értékeiket, amely így egybevág az integrált folyómodell (Thorp et al. 2006) azon megállapításával, miszerint a fajok diverzitása az ökológiai csomópontoknál mutat maximumot.

A vizek általános jellemzése során mind a mai napig a Borne (1877) által megalkotott, de többször módosított (Thiennemann 1925, Huet 1949, 1954, Gyurkó et al. 1956) szinttájbesorolás alkalmazásával találkozunk a leggyakrabban. A zonális rendszerek alapvetően a nagy folyók osztályozását próbálták elvégezni, míg Bănărescu (1964) a kisvízfolyásokat két, egy dombvidéki és egy alföldi szakaszra osztotta. Ezek a klasszikus zonális rendszerek csak részben vethetők össze saját eredményeimmel. Vizsgálataim, ahogy a víztípuscsoportok körét, úgy a karakterfajok körét is pontosítják. Eszerint a hazai vízfolyásokra jellemzőbb volna egy fürge cselle,

szilvaorrú keszeg (német bucó), bagolykeszeg (magyar bucó), lapos keszeg (széles durbins) meghatározás, kiegészítve ezt a dombvidéki kisvízfolyásokban a fenékjáró küllővel, valamint az alföldi kisvízfolyásokban a réti csíkkal, míg az alföldi közepes vízfolyásokban a vörösszárnyú keszeggel. Zárójelben a dunai endemikus karakterfajokat tüntettem fel, amelyek dunai elterjedése okán kizárólag a dunai vízgyűjtőre jellemző csoportosítást adnak. A csoportok karakterfajainak elemzése egyrészt megerősíti a statisztikai elemzések eredményeit a tekintetben, hogy egyes közösségek határozottan elkülönülnek, jól körülhatárolható karakterfajokkal, míg az átmeneti típusok esetében a határok elmosódottabbak. Ez ugyanakkor rámutat arra is, hogy a típusokat nem egy-egy „indikátorfaj”, hanem a közösségszerkezeti mutatók alapján lehet magabiztosabban lehatárolni.

A vizsgálatok során hat funkcionális jellemző – szaporodási, táplálkozási, táplálkozási habitat, áramlás, élőhely-specializáció, eredet – alapján elemeztem, hogy azok milyen mértékben alkalmasak a halközösségek struktúrájának interpretációjára. A funkcionálisjellemző-mutatók gyakoriságeloszlása az egyes típusokban ökológiai szempontból jól értelmezhető különbségeket jeleztek. Az eredmények azt bizonyították, hogy az alföldi szakasz irányába egyre inkább jellemzővé válik az „általános” jelleg. Így a szaporodási csoportban fokozatosan emelkedett a fito-litofil fajok, az áramlás típusban az euritóp fajok, az élőhely-specializáció típusban pedig a generalista fajok gyakorisága. Jellemzően ugyanez a tendencia érvényesül az azonos magasságkategóriákon belül a kisebb méretű vízfolyástól a nagyobb méretű irányába is. Ezek az eredmények egybevágóak a RCC-ben megfogalmazottakkal (Vannote et al. 1980). Az elemzések eredményei megerősítették a koncepció táplálkozási jellemzők alakulásával kapcsolatos következtetéseit is. Az invertivor fajok gyakorisága a vízfolyás méretével csökkenő tendenciát mutat, míg a piscivor fajok, valamint az omnivor fajok gyakorisága nő. A funkcionális jellemzők vizsgálata ezzel együtt szintén rávilágított arra a tényre, hogy a zonális jellegű változáson túl a funkcionális jellemzők alakulásában is meghatározó jelentőségű a vízfolyás mérete. Így a funkcionális jellemzők eredményei is rávilágítanak a vízfolyások konnektivitásának eminens fontosságára a halközösségek természetes struktúrájának fenntartása szempontjából.

A funkcionális jellemzők elemzésének eredménye több szempontból is kiemelten fontos. Amellett, hogy megerősíti a fajszerkezet alapján meghatározott nyolc elkülönülő halközösséget, élesen világítja meg azt, hogy a RCC klinális modellje nem elégséges a vizsgált hazai vízfolyáshálózat halközösség-struktúra teljességének magyarázatára. Ugyanis az alapján nem értelmezhető az a hagyományostól eltérő zonális rendszer, amely a dombvidéki, de főként az alföldi vízfolyástípusok közösségszerkezetét jellemzi, és amelyekben a legfontosabb közösségszervező tényező nem hidrológiai, hanem fizikai, kémiai jellegű. Magyarország alapvetően alföldi helyzete miatt ez kiemelten fontos tény, és emiatt kell hangsúlyozni a dombvidéki, illetve alföldi kis és közepes vízfolyáshálózat konnektivitásának fontosságát.

Végül a funkcionális jellemzők vizsgálata alapján megállapítható, hogy azok összessége jól képes megjeleníteni a hazai halközösségek szerkezeti jellemzőit, ugyanakkor az elemzések arra is rámutatnak, hogy a kisebb mutatószámú funkcionális jellemzők jól alkalmazhatók egy-egy speciális állapot jelzésére, így az áramlás jellemző mutatói erős korrelációt mutatnak a vízsebesség változásával, míg a táplálkozási jellemző jó összefüggést mutat a víz növényi tápanyagtartalmának változásával.

A Víz Keretirányelv által meghatározott – alapvetően ökológiai szemléletű – vízgyűjtő-gazdálkodás létrehozása szempontjából kiemelt jelentősége van annak, hogy a vízfolyásokat nem csak hidrológiai adottságaik, hanem halközösségük alapján is osztályozni lehet. Ezek a típusok a hidro-geomorfológiai mutatókkal illeszthető csoportokat képeznek, így megrajzolható egy olyan térkép, amely megmutatja, hogy alapvető hidro-geomorfológiai tulajdonságaik alapján vizeink melyik típusba sorolhatók. Ez azért fontos, mert megfelelő színvonalú vízgyűjtő-gazdálkodás csak élőlényközpontrú módon meghatározott víztesthatárok megléte esetén folytatható. A tipológia ezen túlmenően az ökológiai vízminősítés szempontjából is jelentős eredményeket ad, hiszen ezek az információk képezik az alapját a Víz Keretirányelv elvárásrendszerének megfeleltethető halközösségeken alapuló vízminősítési rendszernek. Az eredmények bizonyították azt is, hogy a funkcionális jellemzők elemzése alkalmas az emberi hatások kiszűrésére.

Az eredményeim a természetvédelem számára is nyújtanak új információkat. Az első hazai, egységes, standard módszerrel végzett, vízgyűjtő léptékű haltani felmérés alapadatai hozzájárulnak a Duna magyarországi vízgyűjtőjén előforduló halfajok elterjedtségének és tömegességének pontosabb megismeréséhez. Az alapadatok frekvencia- és gyakorisági értékei alapján a hazai halfauna mindössze 18%-a értékelhető biztonságban lévőknek. Ugyanilyen arányban vannak jelen a fenyegetett fajok, míg a veszélyeztetettek aránya 64%. Összevetve eredményeimet a hazai természetvédelmi értékelést nyújtó legújabb szakirodalommal (Guti et al. 2014) az látható, hogy az őshonos halfajok természetvédelmi értékelése 61%-ban vág egybe a fajok előfordulási adataival, azok közül 29% alul-, míg 10%-a felülértékelt.

Vizsgálataim eredményei azt mutatják, hogy a veszélyeztetett halfajok között öt stagnofil faj is szerepel (*Carassius carassius*, *Leucaspis delineatus*, *Misgurnus fossilis*, *Tinca tinca*, *Umbra krameri*). Ezt az információt összevetve az idegenhonos halfajok gyakoriságadataival az egyes közösségtípusokban, jól látszik, hogy kisvizeink és kis folyóink halközösségei természetvédelmi szempontból nemcsak abiotikus oldalról, hanem az invazív fajok okán biotikus oldalról is kiemelten sérülékenyek. A kisvizek degradációja azért is érdemel kiemelt figyelmet, mivel az ökológiai elemzések fontos tanulsága éppen az volt, hogy a vízfolyáshálózat konnektivitásának fenntartása az egyik legfontosabb eleme a halközösségek természetes állapotának megőrzése szempontjából. Így a kisvizek megfelelő természetvédelmi állapotának biztosítása nélkül nem reális a közepes és nagy folyókon a kívánt természetvédelmi állapot elérése.

6. Új tudományos eredmények

1. Vízgyűjtőléptékű, standard mintavételi eljáráson alapuló adatok alapján az ökológiai elemzések eredményeként nyolc halközösségtípust, e mentén pedig nyolc vízfolyástípust azonosítottam Magyarországon. Az elemzések alapján azt is bizonyítottam, hogy a típusok topológiai távolsága nem egyforma, vannak erősebben elkülönülők és átmenetieként értékelhető csoportok. Az elemzések alapján meghatároztam a topográfiai térben jellemző vízfolyástípus-sorozatokat.
2. Az abiotikus háttérváltozók sokváltozós statisztikai elemzésével meghatároztam a halközösségekre ténylegesen ható környezeti tényezőket. Ez alapján bizonyítottam azt, hogy a hazai vízfolyások halközösségeinek létrejötté szempontjából vízgyűjtő léptékben elsősorban a hidrológiai környezeti tényezők felelősek, de ezek mellett bizonyos típusokban a vízfizikai, -kémiai környezeti tényezők is befolyásolják, vagy meghatározzák a közösség struktúráját. Bizonyítottam azt is, hogy az egyes közösségek a topológiai térben gradiensszerű elrendeződést mutatnak, így a vizsgált vízgyűjtő léptékben vízfolyásaink kontinuum rendszerekként viselkednek, amelyekre sztochasztikus és determinisztikus tényezők egyaránt hatnak.
3. A statisztikai elemzések ökológiai értelmezésével meghatároztam a nyolc leírt halközösség karakterfajait, de bemutattam azt is, hogy a közösségeket elsősorban nem egy-egy indikátorfaj alapján lehet meghatározni, hanem azok közösségszerkezeti mutatói alapján.
4. Bizonyítottam, hogy a vizsgált funkcionális jellemzők összességükben alkalmasak a halközösségek struktúrájának interpretációjára, egyúttal igazoltam azt is, hogy egy-egy funkcionális jellemző alkalmas az antropogén hatásra bekövetkező változások hatékony kimutatására.
5. A vizsgálataim azt igazolják, hogy a hazai vízfolyástípusok egy része – a dombvidéki kisvízfolyások és kis folyók, illetve az alföldi kis és közepes vízfolyások – nem illeszthetők a River Continuum Concept egyirányú klinális modelljébe, mivel ezekben a vízfolyástípusokban a halközösség struktúráját alapvetően nem hidrológiai, hanem a vízfizikai és -kémiai tényezők határozzák meg. Ez a tény világít rá a vízfolyáshálózat konnektivitásának eminens fontosságára is.
6. A hidro-geomorfológiai, és fizikai, kémiai háttérváltozók segítségével meghatároztam a nyolc vízfolyástípus hidro-geomorfológiai jellegét, amely a vízgyűjtő-gazdálkodási tervezés során a VKI szempontjainak is megfelelő, élőlényközpontú víztestosztályozás alapját képezi. Az eredmények emellett tudományos alapot adnak az ökológiai vízminősítés rendszerének felállítására. Az átfogó, vízgyűjtő szintű vizsgálat eredményei alapadatokat szolgáltatnak a hazai természetvédelem számára, ezen túlmenően az ökológiai eredmények rámutatnak a hazai fluviális rendszerek védelmének forró pontjaira.

1. Introduction

Starting from the mid-1980s, in the course of water drainage-scale and global-scale ecological studies of the impact of anthropogenic influence, the scale dependence of ecological phenomena and the fact that answers given by community ecology to water drainage-scale issues are easier to evaluate and interpret than those provided by population ecology, have become increasingly clear (Allen & Starr 1982, Brown & Maurer 1989, Brown 1995, Lawton 1999, Leibold et al. 2004, Hugueny et al. 2010). This realization resulted in a rapid development of community ecology research and also brought the previous, community-level research results of limnology (Hutchinson 1961) back into focus (Gallé 1998).

Inland waters, including rivers and other watercourses (Dévai et al. 1992c) are very important systems of the biosphere, the catchment areas of large rivers at least partly cover all the 16 continental biomes (Olson et al. 2001). In addition, river catchment areas also fundamentally influence the functioning of terrestrial ecosystems (Nilsson et al. 2005). Yet, watercourses are the most anthropogenically transformed and influenced of all natural systems, and therefore, they have become particularly vulnerable by now (Dynesius & Nilsson 1994, Poff et al. 1997, Malmqvist & Rundle 2002, Nilsson et al. 2005, Tejerina-Garro et al. 2005).

The acceleration and development of river research can be basically explained by the recognition of the significance and the degraded character of fluvial systems and the demand to preserve and improve their status, which, not negligibly, was a consequence of the entry into force of the relevant complex EU water management, environmental and conservational legislation. The development of tools and methods and, in particular, the introduction of unified quantitative sampling methods as a result of differently aimed monitoring activities can be regarded as an important step. At the same time, the gradually accumulated knowledge naturally contributed to the demand for and the possibility of scientific synthesis (Oertel 2004).

Research on the fish communities of Hungarian watercourses started from the end of the 1990s, mainly by studying small watercourses (Erős 1997, 2001, Erős et al. 2003) and analyzing small and medium-river-size artificial watercourses from an ecological aspect (Halasi-Kovács et al. 2001). Still, water drainage-scale, synthesizing community ecological studies are overdue even now. Therefore, the present study definitely fills a gap, its objective being to contribute to solving water drainage-scale community ecological issues.

2. Objectives of the study

The work presented in this study is of fundamental character, but the results can be directly used in the water quality assessment practice under the Water Framework Directive, as these results were the ecological basis for the water classification system developed on the basis of the Hungarian fish fauna (Szilágyi et al. 2008, Halasi-Kovács & Tóthmérész 2011). In addition, the results have significant conservational implications as well.

The study provides a synbiological evaluation of the fish community data (Halasi-Kovács et al. 2005) from ECOSURV (Ecological Survey of Surface Waters in Hungary) – the first Hungarian comprehensive programme with a uniform approach and implementation and a country-wide coverage (Nieuwenhuis et al. 2005). The objectives of the research are summarized as follows.

1. To identify the fish communities in the running water types of the Hungarian section of Danube drainage.
2. To analyze the abiotic environmental factors playing significant role in the development of water type groups and, consequently, fish communities, as well as to describe the most important hydrological attributes of the watercourse types.
3. To analyze and evaluate the fish communities of the different watercourse types from an ecological point of view.
4. To evaluate the characteristic fish community structure of the different watercourse types on the basis of the species traits and to analyze the suitability of species traits to identify the fish community structure.
5. Practical applicability of the ecological results, with special regard to the domains of water management and nature conservation.

3. Material and methods

3.1 *The sampling sites*

Data from a total of 182 running water bodies, i.e. sampling units were used for data analysis (**Figure 1**). Sampling took place in 2005 in two periods, in spring (1 April – 1 May) and in summer (17 June – 4 September), with a single replicate at each site. In the spring period, smaller waterbodies were studied whose sampling would have been ineffective in summer because of their significant plant coverage. Thus, 25 and 157 sites were sampled in spring and summer, respectively. The more balanced weather and hydrological conditions of summer and the typically low-water period ensure adequate conditions for sample collection and for comparison of the study results. Such division of the sampling periods provided data of adequate quality for further analysis.

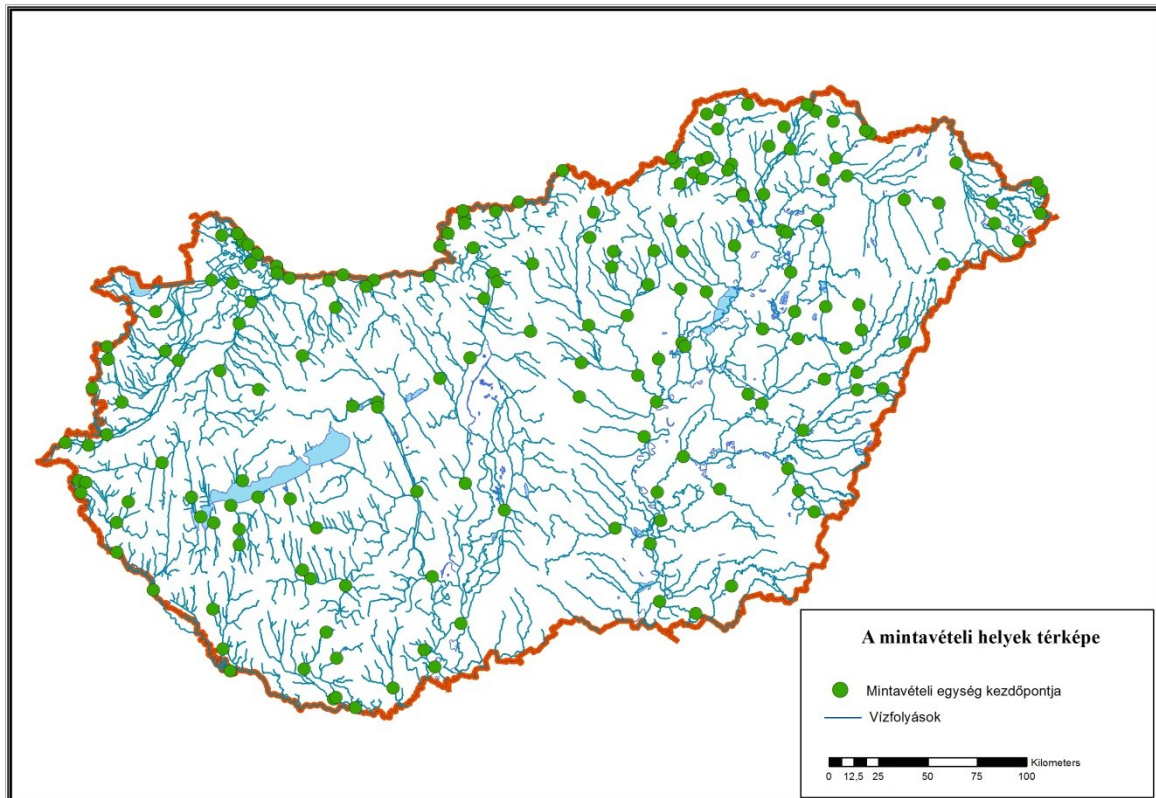


Figure 1. Overview map of the sampling sites

3.2 Sampling

The relevant valid standards (MSZ EN 14962:2006, MSZ EN 14011:2003) were taken into account when planning the sampling. The sampling recommendations of the European FAME project were also taken into consideration during the planning (Kestemont & Goffaux 2002).

During an advance evaluation, the sampling sites were divided into five sampling groups based on their size and typical water depth following the criteria of the Water Framework Directive. The sampling methods of the waterbody types were chosen on the basis of these.

In smaller running waters (water type 1 or 2), sampling was done wading in an upstream direction. Sampling took place along a 150-m section in these watercourses and was performed with a battery-operated Hans Grassl IG 200 II/B type electric sampling device (ESD).

In all larger rivers (types 3 to 5) a Hans-Grassl EL 64 II GI ESD operated by a generator with a 7 kW direct current output was used. Sampling in these watercourses was performed from a boat, whenever possible, moving downstream with the speed of the flow. Sampling here was only partial, i.e. took place only in a part of cross-section of the riverbed, mostly in the riparian region taking into account the characteristics of the ESD. In addition, whenever it was justified by the habitat variability, the sampling

was fragmented and stratified, i.e. consisted of multiple subunits whose length was determined proportionally to the share of the typical habitats.

The character of the sample was „*semiquantitative 2*” when the sampling, while not based on full removal, was extended to the entire cross-section of the riverbed and the numbers of caught fish were precisely recorded, and „*semiquantitative 1*” in case of partial sampling. Each collected fish was precisely recorded in both cases.

In all sampling strategies, the sampling occurred during the daytime. The upstream and downstream endpoints of the sampling units (or, when applicable, subunits) were recorded by GPS. The length of the sampling sections was also recorded using GPS. A fieldform was filled in on each site before the start of sampling. During sampling, the found fish species were identified and their individual numbers were recorded using a voice recorder. Two age groups were distinguished in the field: the 0+ age group and older fish. Their numbers were recorded separately. The fish were identified following Berinkey (1966) and Miller (1986), the nomenclature used was according to Halasi-Kovács & Harka (2012). After the sampling, the basic data reproduced from the voice recorder were ordered into a data base and data matrix.

3.3 Basic data

The background variables of the sampling event and the sampling site were recorded in a fieldform during each sampling events. During the project, the characteristic hydrological and hydromorphological data, as well as the water chemistry parameters of the sampling sites were provided by the General Directorate of Water Management (OVF). The following hydrological data were used for the analyses: (1) altitude above sea level at the upstream endpoint of the sampling site, (2) river gradient, (3) wetted width, (4) medium discharge, (5) distance of the sampling site from the source, (6) catchment area of the watercourse, (7) characteristic water velocity and (8) sediment composition data. The following water chemistry data were fully available: (1) conductivity, (2) chemical oxygen demand (COD_{Cr}), (3) nitrate, (4) total phosphorus. The number of fish per 1000 m unit length (CPUE), i.e. the abundance was calculated from the basic data of the fish data base.

3.4 Data processing methods

The status of the sampling sites was modified by anthropogenic interventions to a various extent. In order to exclude the anthropogenic effects from the subsequent analyses as much as possible, and thus, to avoid that the analyses yield an artifact reflecting only the anthropogenic impact (Halasi-Kovács & Tóthmérész 2011), the data were prefiltered before the statistical analyses.

For this purpose, the anthropogenity index of the sampling sites was introduced and calculated. Catch data from sampling sites with an index value reaching or exceeding 3.5 on a five-grade scale were excluded from further analyses. After this filtering, basic data from 122 sampling sites were used for the statistical analyses.

Water type groups were determined by cluster analysis using the Rogers-Tanimoto binary distance function. During the analyses, Ward's method was used because of its efficient grouping ability. In the next step, the character species of the individual water type groups were identified with the IndVal (Indicator Value) method (Dufrêne & Legendre 1997).

During statistical analyses, the following ordination techniques were used: principal coordinates analysis (PCoA), discriminant analysis (CVA) and redundancy analysis (RDA).

Multiple methods were used for analyzing the diversity, e.g. the Shannon diversity function, whose calculations are based on the abundance-dominance structure of the community. The species richness per unit sampling length of the individual water types was calculated using the Chao1 diversity function. The total species richness was predicted according to Chao et al. (2016). This allows to calculate the total estimated species diversity value of unit samples.

3.5 The species traits of fish species in the Hungarian section of Danube drainage

The contradictions and parallelisms concerning the definition of guild (Hawkins & MacMahon 1989, Simberloff & Dayan 1991), on the one hand, and the validity and utility of ecological characters experienced during community ecological studies (Southwood 1988, Schlosser 1990, Townsend & Hildrew 1994, Poff 1997), on the other hand, require its theoretically based, yet operational ecological redefinition. The presented definition is not new but it allows a novel interpretation. The definition is in agreement with both the ecological indication theory and the niche theory (Hutchinson 1957, MTAÖB 1987). Conceptionally a new Hungarian term was introduced, which corresponds to the expression „species trait” used in English-language professional literature (Southwood 1988, Poff 1997).

Species traits can be ordered into different groups according to different disciplines. A total of six ecological (feeding, feeding habitat, habitat specialization, reproductive, flow) and biogeographic characteristics were used for the analyses in this study.

The determination of species trait groups and the grouping of the Hungarian fish fauna according to functional characters – i.e. the species classification – were based on the work of Halasi-Kovács & Tóthmérész (2011), whose applicability has been thoroughly confirmed by the last years' applied studies (Halasi-Kovács et al. 2009, Halasi-Kovács et al. 2013, Halasi-Kovács et al. 2014, Halasi-Kovács et al. 2015).

4. Results

4.1 Results of the faunal studies

A total of 53 094 individuals of 61 fish species were recorded from the 122 sampling sites used for the analyses. Ecological analyses were also based on this set of species. In the samples, 35 758 older and 17 336 0+ age individuals were identified.

The relative frequency and relative abundance of the native fish species were calculated. It should be noted that the results were influenced and distorted by many factors, yet the large number of sampling sites and catches, as well as the relatively statistical distribution of the sampling sites allow at least a robust conclusion. Three groups were identified on the basis of the calculated frequency and abundance values, i.e. least concern species, threatened species and endangered species. Based on the calculation, each group included 16 species. It should be stressed that the native species not found during the sampling events (11) are even rarer, and therefore, they should also be included into the endangered group.

4.2 Types of Hungarian running waters based on their fish communities

As a result of the cluster analysis based upon a binary distance function and using species composition data, eight running water type groups were distinguished. Despite the fact that Ward's method is the strongest group-forming algorithm in cluster analysis, the dendrogram did not show clear clusters, the sampling site distribution rather appeared as a series. In the dendrogram, branches 1 and 2 split into a cluster first, then branches 3 and 4, followed by branch 8, branch 5, and finally, 6 and 7. Of the cluster branches, branches 1 and 2, 3 and 4, and 6 and 7 are closer to each other.

The water type groups were named after the hydrological characteristics of the watercourses occurring in the individual cluster branches. As the Danube and its near tributaries sections directly connected to the Danube formed a separate group on their own, I used the name of the river there: (1) Small highland watercourses; (2) Small watercourses and small rivers in hilly regions; (3) Hilly section of medium and large rivers with larger gradient and gravel bottom; (4) Hilly section of medium and large rivers with smaller gradient and sandy bottom; (5) Small lowland watercourses; (6) Small and medium size lowland rivers and canals; (7) Lowland section of large rivers; (8) The Danube.

The sampling sites were also grouped by principal coordinate analysis. Jaccard's binary distance function was used during the ordination. On the one hand, the ordination corroborated the results of the cluster analysis, on the other hand, it further highlighted that there was a continuous transition between the groups identified by the dendrogram. According to the principal coordinate analysis, the water types did not appear as separate groups at a 95% confidence level. The sampling sites showed a horseshoe distribution with „small highland watercourses” (1) and „small lowland watercourses” (5) being on the branches farthest from each other, and both branches being directed towards „lowland section of large rivers” (7) and „the Danube” (8).

Based on the ordination, it was determined that the fish community of „small highland watercourses” (1) was the closest to the communities of „small watercourses and small rivers in hilly regions” (2) and „hilly section of medium and large rivers with larger gradient and gravel bottom” (3). Moving further on this branch, the fish community of Group 3 showed, in addition to the above, a close link with the community of „hilly section of medium and large rivers with smaller gradient and sandy bottom” (4). This latter was related to the fish communities of „the Danube” (8.) and the „lowland section of large rivers” (7); the results of the principal coordinate analysis showed its closer link with the Danube fish community. The fish community of „small lowland watercourses” (5) is at the end of the other branch and is the most closely related to the fish community of „small and medium size lowland rivers and canals” (6). At the same time, this latter group is also closely linked to the fish community of the „lowland section of large rivers” (7) water type. The fish community of the „small watercourses and small rivers in hilly regions” (2) type show a special transitional character. The ordination results clearly distinguish the groups 1-2; 3-4; 6-7.

4.3 Analysis of the abiotic environmental characteristics of the water type groups

Analyzing the hydrological characteristics of the watercourses appearing on the same cluster branch, the typical hydrological characteristics of the water type groups were determined based on the water velocity, medium discharge, altitude, wetted width, catchment area, river gradient and bottom sediment parameters. The diagrams clearly show that all variables range between relatively wide limits. Besides natural variability, this also highlights the uncertain character of the biotic and abiotic data. At the same time, a given type group can be well characterized by these variables. The comparison of the ideal type (determined according to hydrological characteristics) and the actual type (identified through the study of the fish community) could help in the practice of water quality assessment.

The relationship between the described water type groups and the abiotic environmental variables potentially affecting them was studied using redundancy analysis. Of the studied variables, the fish community structure was determined (at a 95% significance level) by altitude, water velocity, medium discharge, wetted width and conductivity. The analysis showed that water velocity was of principal importance in determining the structure of the fish community. In addition, the fish community structure of „small highland watercourses” (1) was most influenced by the altitude, while moving from the fish communities of „hilly sections of medium and large rivers” (3, 4) towards those of „lowland section of large rivers” (7) and „the Danube” (8) the medium discharge (KÖQ) and the wetted width became increasingly important. In addition to water velocity and altitude, water chemistry played a more important role in the development of the fish community of „small watercourses and small rivers in hilly regions” (2). In the direction from „small and medium lowland rivers” (6) to „small lowland watercourses” (5), the role of hydrological characteristics decreased;

the fish communities of these water types are basically determined by water chemistry parameters.

4.4 Ecological analysis of the fish community structure of the water type groups

Three indices were used to evaluate the species richness of the water types. One was the species number per sampling unit, calculated as Chao1 diversity. Another was the total species number characteristic of the given water type. For this, two indices were used: the total species number found in the given water type during the sampling events and the predicted species number. In addition, the Shannon diversity index and evenness of the communities were also calculated. The calculated species numbers per unit sampling length showed that water types were divided into a group with a smaller species number and one with a larger number of species. The former included the small watercourses of highlands, hilly areas and lowlands, while the latter contained medium and large rivers. The calculated total species number of the water types gradually increased with the watercourse size. The sampling events allowed to detect this change quite well, the species numbers gradually increasing from small watercourses of the highland and hilly areas through the hilly sections of medium and large rivers with gravel and sandy bottom and small and medium lowland rivers to the lowland sections of large rivers. The values of α -diversity were the lowest in small highland and lowland watercourses and in the „lowland section of large rivers” type, and the highest in the types regarded as transitional.

The character species of the fish communities were determined using the IndVal method. Character species were defined as species whose occurrence was the most typical for a given water type, as they occurred exclusively or at least decisively in one water type. Elements character at a 95% confidence level were determined in the eight water type groups through statistical analysis. Based on this analysis, there were three character species in the small highland watercourses: *Barbatula barbatula*, *Phoxinus phoxinus*, *Salmo trutta*. The transitional character of the „small watercourses and small rivers in hilly regions” type was confirmed by the character species found during the analysis. Two of the four species (*Squalius cephalus*, *Gobio gobio* species complex) were clearly rheophilic, while the other two (*Cobitis elongatoides*, *Rhodeus amarus*) were more frequent in lowland watercourses. Nine character species were identified in the „hilly section of medium and large rivers with larger gradient and gravel bottom” type. Four of these (*Vimba vimba*, *Romanogobio kesslerii*, *Zingel streber*, *Barbus carpathicus*) were species whose occurrence was clearly linked to this type, while the others rather indicated the types 3 and 4 together. Of the five character species identified during the analysis for the „hilly section of medium and large rivers with smaller gradient and sandy bottom” type, three (*Rutilus virgo*, *Ballerus sapa*, *Zingel zingel*) were decidedly character for this type. The analysis found four character species in the „small lowland watercourses” type: *Carassius carassius*, *Misgurnus fossilis*, *Umbra krameri*, *Tinca tinca*. Only two species (*Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*) were identified as character species of the „small and medium

lowland rivers and canals” type. The former species appeared to some extent in all water types, the latter can be regarded as character specifically for this type, which is best characterized by the lack of strong specialist species. Nine character species were identified in the „lowland section of large rivers” type. The „real” character species of this type were *Leuciscus idus*, *Ballerus ballerus* and *Gymnocephalus baloni*. Five of the six character species of the Danube water type were non-indigenous gobiid species. With the exception of monkey goby, these now occur only in the Danube and the mouth area of the watercourses directly connected to the Danube. Therefore, the gobiid species occurring only here play a major part in the isolation of the Danube branch during the cluster analysis. *Eudontomyzon mariae* – while known from several waters of the right-side tributary system of the Danube (Harka & Sallai 2004) – can be rather considered a character species of the Danube type.

4.5 Analysis of the fish communities on the basis of the species traits

The fish communities of the identified eight watercourse types were also analyzed on the basis of six species traits (feeding, feeding habitat, reproductive guild, flow, ecological specialization, origin). The objective of the analyses was to find out if the chosen traits and guilds allow to adequately interpret the fish community structure. For this purpose, the changes of the indices of species traits in the different community types were analyzed on the basis of histograms. The relationship between the species traits and the studied environmental variables was studied using redundancy analysis.

A stronger relation between hydrological factors and species traits was revealed by the model. The altitude mostly determined the higher occurrence of the invertivorous/detritivorous feeding group. In addition to altitude, water velocity showed a strong positive correlation with specialist, open-water, rheophilic species, as well as those belonging to the lithophilic reproduction guild. The frequency of eurytopic, phyto-lithophilic, invertivorous/benthivorous and piscivorous species grew with the increase of the medium discharge and the size of the watercourse. With decreasing the intensity of hydrological factors, chemical variables increasingly affected the frequency distribution of several species traits. In relation to the generalist, eurytopic and omnivorous functional characters, a dual influence existed. The disturbance-tolerant, metaphytic, stagnophilic, phytophilic and ostracophylic species traits showed strong positive correlation with the increasing values of chemical indices.

Discriminant analysis was used to compare the water type groups defined on the basis of species traits and fish community structure. On this basis, the water type groups appeared clearly separate; the totality of species traits was suitable to distinguish between the water type groups. The results also proved the closest fit in the case of the reproductive guild, which had a relatively higher number of variables, while the species traits, which had a lower number of indices, could be well used to indicate the changes in environmental conditions.

5. Discussion

The statistical analysis of the basic data shows that the watercourses of Hungary can be divided into eight distinct types on the basis of their fish community structure. Their topological distance from each other is not uniform, which allows to identify better isolated groups and other, more blurred ones, which can be regarded partly as transitional types, partly as quasi-subtypes. Examples of the former are the „small highland watercourses” (1), „small lowland watercourses” (5) types, as well as the Danube type, which is separated into a distinct branch (8). While the latter is obviously close to the „hilly sections of large rivers” type, its clear separation is explained by the presence of several non-indigenous gobiid species, which occur only here. On the contrary, the „small watercourses and small rivers in hilly areas,” type group (2) can be seen as an obviously transitional type. The cluster analysis shows smaller distance between the two hilly reaches of medium and large rivers (3-4), and between the lowland reaches of small and medium rivers and large rivers (6-7). The separation of these groups is defensible on the basis of ecological considerations, albeit because of different reasons. In the former types, it is justified by their well-distinguished sets of species, while in the two latter ones, the fact that the effect of physical and chemical factors starts to appear as an increasingly significant organizing principle in addition to hydrological variables in the development of their fish communities is of decisive importance.

The topological distance of the type groups also yields topographic information. In the topographic space, the watercourse types of Hungary appear as several typical series.

a.: 1 → 3 → 4 → 7; b.: (1) → 2 → 6 → 7; c.: (2) → 5 → 6 → 7

When analyzing the series, it is important to answer the question what types of watercourse relationships are indicated by the study results. The results of the classification and the ordination analyses confirm that the communities do not appear as separate groups but show a gradient-like arrangement on the studied water drainage scale. The results of the principal coordinate analysis and the redundancy analysis both show a typical horseshoe distribution (Podani 1997). At the same time, the watercourse series also prove that this gradient-like change is not only an attribute of individual watercourses from the source to the mouth, but is characteristic of the different interlinked parts of the water network. Therefore, compared to the zonal river models (Borne 1877, Huet 1949, Ilies & Botosaneanu 1963), the results of the present study prove that all parts of a fluvial network play a certain role in the gradient-like changes, thus highlighting the importance of maintaining the connectivity for the integrity of fish communities. The results also confirm that our fish communities show a continuous arrangement at the watershed scale. This agrees with the basic inference of the River Continuum Concept (Vannote et al. 1980), but also complements it by stressing the importance of watercourse connections. In this respect, my results agree

with the corresponding conclusions of the later river models (Junk et al. 1989, Sedell et al. 1989, Junk & Wantzen 2004, Thorp et al. 2006).

The results of the analyses prove that it is the hydrological factors that are fundamentally responsible for the development of fish community types on a water drainage scale. This generally agrees with both the results of earlier zonation studies (Huet 1946, 1954, Burton & Odum 1945, Dittmar 1955, Ilies 1961) and the conclusions of later models (Vannote et al. 1980, Oberdorff et al. 1995, Poff & Allan 1995, Thorp et al. 2006). My studies also prove that the fish community structure is not influenced by a single – hydro-geomorphological – environmental factor but by several of them jointly, typically in a different composition and to a different extent in each type. Thus, altitude is the determining environmental factor besides water velocity in the „small highland watercourses” type, while medium discharge and wetted width become increasingly important in the direction from the „hilly sections of medium and large rivers” types (3, 4) toward the „lowland section of large rivers” (7) and „the Danube” (8) types. The analyses also prove the existence of communities whose development is less influenced by hydrological factors and more by hydrophysical and hydrochemical properties. My results prove that there is no leap but a gradual change on the studied scale. The impact of the hydrophysical and hydrochemical factors is first detected in the „lowland section of small and medium rivers and canals” (6) type and increases in strength toward the „small lowland watercourses” (5) type. The results agree with the findings of a survey by Halasi-Kovács et al. (2001) on a medium-size lowland canal.

Thus, my studies generally confirm that mostly hydro-geomorphological factors are responsible for the development of fish communities, which change continuously on the water drainage scale, but other factors – in my measurements, hydrophysical and hydrochemical ones – are also involved to a different extent. Thus, both deterministic and stochastic factors play a role in regulating the communities. Therefore, my results suggest that the fish communities of our watercourse types are rather in a state of oscillating inequilibrium.

The analysis of the diversity values of the identified fish communities proves that the predictable species numbers of the community types mostly correlate with the watercourse size. This corroborates the important role of the watercourse size in the development of fish community structure. In addition, the values of species diversity are the highest in the types regarded as transitional, which agrees with the inference of the Integrated River Model (Thorp et al. 2006) that species diversity shows its maximum values at ecological nodes.

The zonation system developed by Borne (1877) and modified several times (Thiennemann 1925, Huet 1949, 1954, Gyurkó et al. 1956) is still the most frequently used in the general characterization of watercourses. Zonal systems mostly aimed for the classification of large rivers, while small watercourses were divided by Bănărescu (1964) into two zones, a hilly and a lowland one. These classic zonal systems only partly agree with my results. My studies refine both the water type groups and the

character species. According to them, watercourses of Hungary are better characterized by the following species: *Phoxinus phoxinus*, *Vimba vimba* (Zingel streber), *Ballerus sapa* (Zingel zingel), *Ballerus ballerus* (*Gymnocephalus baloni*), complementing them with *Gobio gobio species complex* in small watercourses of hilly regions, *Misgurnus fossilis* in small lowland watercourses and *Scardinius erythrophthalmus* in medium-size lowland watercourses. Endemic character species of the Danube, which, due to their Danube distribution, result in a classification typical only of the Danube drainage, are shown in parentheses. The analysis of the character species of the groups confirms the results of the statistical analysis, in that some communities are clearly separate, with well-identifiable character species, while in case of the transitional types, the borders are more blurred. At the same time, this also indicates that the types can be better delimited on the basis of community structure metrics rather than single „indicator species”.

During the studies, the suitability of six species traits – reproductive, feeding, feeding habitat, flow, ecological specialization, origin – to interpret the fish community structure was analyzed. The frequency distribution of species trait indices in the different types exhibited differences that could be well interpreted from an ecological point of view. The results showed that the „general” character became increasingly typical toward the lowland reaches. Thus, the frequency of phyto-lithophilic species gradually increased in the reproductive guild, that of eurytopic species, in the flow trait and that of generalist species, in the habitat specialization trait. As a rule, the same trend appears within one altitude category in the direction from smaller to larger watercourses. These results agree with those formulated in the RCC (Vannote et al. 1980). The results of the analyses also confirmed the conclusions of the RCC on the changes in feeding attributes. The frequency of invertivorous species shows a decreasing trend with the increasing size of the watercourses, while the frequency of piscivorous and omnivorous species increases. At the same time, the study of species traits also highlighted the fact that, beside zonal changes, the watercourse size also has a decisive importance in the development of species traits. Thus, the results on species traits also underline the eminent significance of watercourse connectivity in maintaining the natural structure of fish communities.

The results of the analysis of species traits are of special importance from several aspects. In addition to confirming the division into eight distinct fish communities defined by their species structure, they clearly highlight the fact that the clinal model of RCC is insufficient for fully explaining the fish community structure of the studied fluvial network of Hungary. It does not allow to interpret the unconventional zonal system characterizing the community structure of the watercourse types of hilly and, especially, lowland regions where the main community-organizing factor is not of hydrological but of physical and chemical character. This is especially important in view of the predominantly lowland situation of Hungary, this is why the importance of the connectivity of the network of small and medium watercourses of hilly and lowland regions must be emphasized.

Finally, the study of species traits shows that, if viewed together, they are a good indicator of the structural characteristics of the fish communities. At the same time, the analyses show that the species traits with lower number of indices can be well used to indicate special environmental conditions, e.g. the typical flow indices show a strong correlation with the changes in water velocity, while the feeding characteristics correlate well with the changes in the nutrient content of the water.

The fact that watercourses can not only be classified on the basis of their hydrological properties but also their fish communities has a special importance for the development of the mostly ecologically minded water drainage management required by the Water Framework Directive. These types form groups that can be fitted to hydro-geomorphological indices, and thus, a map showing to what type our waters belong on the basis of their principal hydro-geomorphological properties can be constructed. This is important because an adequate-quality water drainage management can be conducted only if water bodies are delimited by the aquatic organisms. In addition, the typology also yields important results from the point of view of ecological water quality assessment, as this information forms the basis for a fish community based water quality assessment system corresponding to Water Framework Directive requirements. The results also prove that the analysis of species traits is suitable to filter out anthropogenic effects.

My results also provide new information for nature conservation. The basic data of the first national, unified, standardized water drainage-scale ichthyological survey contribute to a better knowledge of the distribution and abundance of the fish species occurring in the Hungarian section of Danube drainage. Based on the frequency and abundance values of the basic data set, only 18% of the domestic fish species can be regarded as least concern. The share of threatened species was the same, while the share of endangered ones was 64%. Comparing my data to the latest paper providing Hungarian conservational evaluation (Guti et al. 2014), the conservational status of native species correspond to the occurrence data of the species to 61%, 29% are under-evaluated and 10% are overvalued.

My results show that the endangered species include five stagnophilic ones (*Carassius carassius*, *Leucaspis delineatus*, *Misgurnus fossilis*, *Tinca tinca*, *Umbra krameri*). Comparing this information to the frequency data of non-indigenous species in the different community types, it is clearly visible that the fish communities of our small waters and small rivers are vulnerable from a conservational point of view, not only because of abiotic, but also biotic causes, i.e. invasive species. The degradation of small waters also merits special attention because the important lesson of the ecological analyses was that the maintenance of connectivity in the fluvial network is one of the most important elements of preserving the natural status of fish communities. Thus, reaching the required conservational status of large rivers is unrealistic without ensuring the adequate conservational status of small waters.

6. New scientific results

1. I identified eight types of fish communities and, accordingly, eight watercourse types in Hungary based on data from a water drainage-scale standard sampling procedure. The results of the data analyzing, I confirmed that the topological distance of these types was not uniform, there were better isolated groups and others that could be regarded as transitional. Based on the analyses, I determined the watercourse type series typical in the topographic space.
2. I determined the environmental factors actually influencing the fish communities through multivariate statistical analysis of the abiotic background variables. On this basis, I confirmed that mainly hydrological environmental factors were responsible for the development of fish communities in Hungarian watercourses on a drainage scale, but the community structure was also affected or determined by physical and chemical environmental factors in some types. I also confirmed that the communities were not linked linearly but showed a gradient-like arrangement in the topological space, and thus, the watercourses acted as continuous systems affected by both stochastic and deterministic factors on the studied drainage scale.
3. I identified the character species of the eight described fish communities through ecological interpretation of the statistical analyses, and demonstrated that communities were mostly defined by their community structure metrics, not by individual indicator species.
4. I proved that the complex of studied species traits was suitable for interpreting the structure of fish communities, and also confirmed that some species traits could be used to efficiently detect changes resulting from anthropogenic influences.
5. My studies confirm that some Hungarian watercourse types – i.e. small watercourses and small rivers in hilly regions and small and medium size lowland running waters – do not fit into the one-dimensional clinal model of the River Continuum Concept, as the fish community structure of these types is mostly determined by hydrophysical and hydrochemical factors instead of hydrological ones. This fact highlights the eminent importance of the connectivity of the watercourse network.
6. Based on hydro-geomorphological, -physical and -chemical background variables, I determined the hydro-geomorphological character of the eight watercourse types, which can be the basis for an aquatic organism-based water body classification complying with WFD requirements during watershed management planning. In addition, the results provide a scientific basis for the creation of an ecological water quality assessment system. The results of the comprehensive, drainage-level study provide fundamental data for nature conservation in Hungary. Besides, the ecological results highlight the conservational hot spots of our fluvial systems.

Irodalom / References

- Allen, T. F. H., Starr, T. B. (1982) *Hierarchy: Perspectives in Ecological Complexity*. University of Chicago Press, Chicago, London. Pp. xvi+310.
- Bănărescu, P. (1964) Fauna Republicii Populare Romine. Vol. XIII. Pisces - Osteichthyes. Acad. R.P.R. București. P. 959.
- Berinke, L. (1966) Halak. Fauna Hung., vol.79. Akadémiai Kiadó, Budapest. P. 136.
- Borne, V. D. M. (1877) Wie kann man unsere Gewässer nach den in ihnen vorkommenden Arten klassifizieren? Cirk. Dt. Ver. 4.
- Brown, J. H. (1995) *Macroecology*. Univ. Of Chicago Press, Chicago.
- Brown, H., Maurer, A. B. (1989) Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Burton, G. W., Odum, E. P. (1945) The distribution of stream fish in the vicinity of Mountain lake, Virginia. *Ecology*, 26: 182-194.
- Chao, A., Ma, K. H., Hsieh, T. C. (2016) iNEXT (iNterpolation and EXTrapolation) Online. Program and User's Guide published at http://chao.stat.nthu.edu.tw/wordpress/software_download/.
- Dévai, Gy., Dévai, I., Felföldy, L., Wittner, I. (1992c) A vízminőség fogalomrendszerének egy átfogó koncepciója. 3. rész: Az ökológiai vízminőség jellemzésének lehetőségei. *Acta. Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 4: 49-185.
- Dittmar, H. (1955) Ein Sauerlandbach. Untersuchungen an einem Wiesen-Mittel-gebirgsbach. *Arch. Hydrobiol.*, 50: 305-552.
- Dufrene, M. and Legendre, P. (1997) Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366.
- Dynesius, M., Nilsson, C. (1994) Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. *Science* 266: 753-762.
- Erős, T. (1997) Halközösségek struktúrája a Pilis Bioszféra Rezervátum két patakjában. *Halászat* 90 (4): 175-180.
- Erős, T. (2001) Abiotikus paraméterek hatása halegyüttesek szerveződésére egy közephegységi vízfolyásban. *Hidrol. Közl.*, 81 (5-6): 356-357.
- Erős, T., Botta-Dukát, Z., Grossman, G. D. (2003) Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central European submontane stream – a patch based approach. *Ecology of Freshwater Fish*, 12: 141–150.
- Gallé, L. (1998) Ekvilibrium és nem-ekvilibrum koegzisztencia életközösségekben. In: A közösségi ökológia frontvonalai. Fekete, G. (szerk.) pp. 11-33.
- Guti, G., Sallai, Z., Harka, Á. (2014) A magyarországi halfajok természetvédelmi státusza és a halfauna természetvédelmi értékelése. *Pisces Hungarici*, 8: 19-28.
- Gyurko, S., Szabo, S., Dimoftache, M., Andreka, F. (1956) Zona scobarului (*Chondrostoma nasus*) in principalele rauri din Transilvania. *Bul. ICP.*, 15(4): 57-68.
- Halasi-Kovács, B., Tóthmérész, B. (2011) A hazai vízfolyások Víz Keretirányelv előírásainak megfelelő halegyüttes alapú ökológiai minősítési rendszere. *Acta Biol. Debr. Oecol. Hung.*, 25: 77-101.
- Halasi-Kovács, B., Harka, Á. (2012) Hány halfaj él Magyarországon? A magyar halfauna zoogeográfiai és taxonómiai áttekintése, értékelése. *Pisces Hungarici*, 6: 5-24.
- (Halasi)-Kovács, B., Keresztúri, P., Kiss, M., Gidó, Zs., Takács, P., Lakatos, Gy. (2001) Ökológiai állapotfelmérés alföldi mesterséges vízfolyásokon különös tekintettel a halegyüttesek összetételére. *Hidrológiai közlöny*, 81(5-6): 419-422.
- Halasi-Kovács, B., Dieperink, Ch., Nieuwenhuis, R. (2005) ECOSURV- Biological Quality Elements: Fish. Final Report. EuropeAid/114951/D/SV/2002-000-180-04-01-02-02. KvVM. Arcadis Co.
- Halasi-Kovács, B., Erős, T., Harka, Á., Sallai, Z., Nagy, S. A. (2009) „a Vízyűjtő-gazdálkodási tervek készítése” című KEOP-2.5.0. kódszámú projekt megvalósítása a tervezési

alegységekre, valamint a részvízgyűjtőkre, továbbá ezek alapján az országos vízgyűjtő-gazdálkodási terv, valamint a terv környezeti vizsgálatának elkészítése” című projekt keretén belül a „Halak” résztema. Budapest.

- Halasi-Kovács, B., Györe, K., Józsa, V. (2013) Kisesésű, közepes és nagy folyókon létesítendő hallépcsők környezeti igényeinek vizsgálata a körösladányi és békési hallépcső példáján. XXXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás. Szarvas.
- Halasi-Kovács, B., Maján, Gy., Deák, Cs., Lukács, B., Nagy, P., Németh, J. (2014) A Duna és egyéb felszíni vizek vízminőségének vizsgálata a Víz Keretirányelv szerint. P. 262. In. MVM ERBE. MVM Paks II. Zrt. Új atomerőművi blokkok létesítése a paksi telephelyen. Környezeti hatástanulmány.
- Halasi-Kovács, B., Józsa, V., Györe, K. (2015) A Kiskörei-duzzasztónál létesített hallépcső haltani monitorozása. Zárójelentés. P. 50.
- Harka, Á., Sallai, Z. (2004) Magyarország halfaunája. Képes határozó és elterjedési tájékoztató. Budapest. Pp. 269.
- Hawkins, C. P., MacMahon, J. A. (1989) Guilds: the multiple meanings of a concept. *Annual Review of Entomology*, 34:423-451.
- Huet, M. (1946) Note préliminaire sur les relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. Règle des pentes. *Dodonaea*, 13: 232-243.
- Huet, M. (1949) Aperçu des relations entre la pente et les populations des eaux courantes. *Schweiz. Zool. Hydrol.*, 11: 333-351.
- Huet, M. (1954) Biologie, profils en long et en travers des eaux courantes. *Bull. France Piscic.*, 175: 41-53.
- Hugueny, B., Oberdorff, T., Tedesco, P. A. (2010) Community Ecology of River Fishes: A Large-Scale Perspective. *American Fisheries Society Symposium*, 73: 1-34.
- Hutchinson, G.E. (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium. *Quantitative Biology*, 22, 415-427.
- Hutchinson, G. E. (1961) The paradox of the plankton. *Amer. Nat.*, 113: 81-101.
- Illies, J. (1961) Versuch einer allgemein biozönotischen Gliederung der Fliessgewässer. *Int. rev. ges. Hydrobiol.*, 46: 205-213.
- Illies, J., Botosaneanu, L. (1963) Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. int. Verein. theor. angew. Limnol.*, 12: 1-57.
- Junk, W. J., Wantzen, K. M. (2004) The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications - an update. In Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume 2, Welcomme, R.L, Petr, T. (Eds.): Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16, pp. 117-149.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., Sparks, R. E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 110-127.
- Kestemont, P., Goffaux, D. (2002) Work package 3. Reviewing and classifying metrics and sampling procedure for FAME. Final report. pp. 88.
- Lawton, J. H. (1999) Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Leibold, M. A., Holyoak, M., Mouquet, M., Amarasekare, P., Chase, J. M., Hoopes, M. F., Holt, R. D., Shurin, J. B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, 7: 601-613.
- Malmqvist, B., Rundle, S. (2002) Threats to the running water ecosystems of the world. *Environmental Conservation*, 29: 134-153.
- Miller, P.J., (1986) Gobiidae. In: Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean, Vol. III (Whitehead P.J.P., Bauchot M.-L., Hureau J.-C., Nielsen J. & E. Tortonese, eds.), pp. 1019-1085. Paris: UNESCO.
- MTA ÖB (1987) Álljunk meg néhány szóra... Az MTA Ökológiai Bizottságának állásfoglalása néhány fogalom definíciójáról. *Magyar Tudomány*, 32 (11): 894-897.

- Nieuwenhuis, R., Dennisoe, J., Dieperink, Ch., Juhász, P., Kiss, B., Müller, Z., Grigorszky, I., Halasi-Kovács, B., Maczalik, K., Padisák, J. (2005) ECOSURV-Final Technical Report. EuropeAid/114951/D/SV/2002-000-180-04-01-02-02. KvVM. Arcadis Co.
- Nilsson, C., Reidy, C. A., Dynesius, M., Revenga, C. (2005) Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308: 405-408.
- Oberdorff, T., Guégan, J. F., Hugueny, B. (1995) Global scale patterns of fish species richness in rivers. *Ecography*, 18:345-352.
- Oertel, N. (2004) A folyókutatás aktuális helyzete. *Hidrológiai Közlöny*, 84 (5-6): 108-111.
- Olson, D. M., Dinerstein, E., Wikramanayake, E. D., Burgess, N. D., George V. N. Powell, G. V. N., Underwood, E. C., D'amico, J. A., Itoua, I., Strand, H. E., Morrison, J. C., Loucks, C. J., Allnutt, T. F., Ricketts, T. H., Kura, Y., Lamoreux, J. F., Wettengel, W. W., Prashant Hedao, P., Kassem, K. R. (2001) Terrestrial ecoregions of the world: a new map of life on earth. *BioScience*, 51 (11): 933-938.
- Podani, J. (1997) Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtjelmeibe. Pp. 412. Scientia Könyvkiadó, Budapest.
- Poff, N. L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 16: 391-409.
- Poff, N. L., Allan, J. D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology*, 76 (2): 606-627.
- Poff, N. L., Allan, J. D., Bain, M. B., Karr, J. R., Prestegard, K. L., Richter, B., Sparks, R., Stromberg, J. (1997) The natural flow regime: a new paradigm for riverine conservation and restoration. *BioScience*. 47: 769-784.
- Schlosser, I. J. (1990) Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management assessment. *Environmnetal Management*, 14: 621-628.
- Sedell, J. R., Richey, J. E., Swanson, F. J. (1989) The river continuum concept: a basis for the expected behavior of very large rivers? In Proceedings of the International Large River Symposium, Dodge, D.P (ed.). Canadian Special Publications in Fisheries and Aquatic Sciences, 106. Pp. 49-55.
- Simberloff, D., Dayan, T. (1991) The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics*, 22: 115-43.
- Southwood, T. R. E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, 52:3-18.
- Szilágyi, F., Ács, É., Borics, G., Halasi-Kovács, B., Juhász, P., Kiss, B., Kovács, T., Müller, Z., Lakatos, Gy., Padisák, J., Pomogyi, P., Stenger-Kovács, K., Szabó, É., Szalma, E., Tóthmérész, B. (2008) Application of Water Framework Directive in Hungary: Development of biological classification systems. IWA Publishing. 2008. Water Science and Technology-WST. 58.11. Pp. 2117-2125.
- Tejerina-Garro, F. L., Maldonado, M., Ibañez, C., Pont, D., Roset, N., Oberdorff, T. (2005) Effects of Natural and Anthropogenic Environmental Changes on Riverine Fish Assemblages: a Framework for Ecological Assessment of Rivers. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 48 (1): 91-108.
- Thienemann, A. (1925) Die Binnengewässer Mitteleuropas. *Die Binnengewässer*, 1: 54-83.
- Thorp, J. H., Martin C. Thoms, M. C., DeLong, M. D. (2006) The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Res. Applic.*, 22: 123-147.
- Townsend, C. R., Hildrew, A. G. (1994) Species trait in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31: 265-275.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., Cushing, C. E. (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.