



SZENT ISTVÁN EGYETEM

DOKTORI ÉRTEKEZÉS

LOKÁLIS ÉS TÁJLÉPTÉKŰ TÉNYEZŐK HATÁSA A
JÖVEVÉNY HALFAJOK ELTERJEDÉSÉRE A
BALATON VÍZGYŰJTŐJÉNEK
KISVÍZFOLYÁSAIBAN

Sály Péter

Gödöllő

2013

A doktori iskola

- megnevezése :** Szent István Egyetem, Környezettudományi Doktori Iskola
- tudományága :** Környezettudomány
- vezetője :** Dr. Heltai György DSc
tanszékvezető, egyetemi tanár
Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Környezettudományi Intézet
Kémia és Biokémia Tanszék
- Témavezető:** Dr. Kiss István PhD
egyetemi docens
Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar
Állattudományi Alapok Intézet
Állattani és Állatökológiai Tanszék
- Társkonzulens :** Dr. Erős Tibor PhD
tudományos főmunkatárs
MTA Ökológiai Kutatóközpont, Balatoni Limnológiai Intézet

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A társkonzulens jóváhagyása

Tartalomjegyzék

	Oldal
Táblázatok jegyzéke	7
Ábrák jegyzéke	10
Jelölések, rövidítések jegyzéke	10
1. BEVEZETÉS	13
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	17
2.1. A minta reprezentativitása	17
2.2. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája	18
2.3. Lokális és tájleptékű környezeti, és térbeli tényezők mintázatileíró jelentősége	20
2.4. A biológiai invázió	23
2.5. Biológiai homogenizáció	25
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	27
3.1. Vizsgálati terület – a Balaton vízgyűjtőjének általános jellemzői	27
3.2. A minta reprezentativitásának vizsgálata	28
3.2.1. Adatgyűjtés	28
3.2.2. Adatelemzés	28
3.2.2.1. Fajtelítődési görbék	28
3.2.2.2. Becslés megbízhatósága és pontossága	29
3.2.2.3. Autoszimilitás	29
3.3. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunájának vizsgálata	29
3.3.1. Adatgyűjtés	29
3.3.2. Adatértékelés	30
3.4. Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban	30
3.4.1. Adatgyűjtés – A hároméves adatsor	30
3.4.2. Adatelemzés	31
3.5. Lokális, tájleptékű és térbeli tényezők relatív mintázatileíró jelentősége	32
3.5.1. Adatgyűjtés	32
3.5.2. Adatelemzés	32
3.5.2.1. Az extrém ritka fajok kizárása	32
3.5.2.2. A térbeli változók csoportja	32
3.5.2.3. A környezeti változók csoportja	33
3.5.2.4. A releváns változók kiválogatása	34

3.5.2.5.	A releváns változók egymás közötti kapcsolatai	34
3.5.2.6.	Variancia-partícionálás	34
3.6.	Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése	36
3.6.1.	Adatgyűjtés	36
3.6.2.	Adatelemzés	36
3.7.	Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban	38
3.7.1.	Adatgyűjtés	38
3.7.2.	Adatelemzés	38
3.8.	Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata	39
3.8.1.	Adatgyűjtés	39
3.8.2.	Adatelemzés	40
3.9.	Az adatalemzésekhez felhasznált szoftverek	40
4.	EREDMÉNYEK	41
4.1.	A minta reprezentativitásának vizsgálata	41
4.1.1.	Fajtelítődési görbék	41
4.1.2.	Becslés megbízhatósága és pontossága	42
4.1.3.	Autoszimilaritás	44
4.2.	A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája	44
4.3.	Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban	44
4.4.	Lokális, tájléptékű és térbeli tényezők relatív mintázatlanító jelentősége	49
4.5.	Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése	58
4.5.1.	A térbeli hatások jelentősége	58
4.5.2.	Előfordulás	58
4.5.3.	Relatív abundancia	58
4.5.4.	Fajszaám	58
4.6.	Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban	63
4.7.	Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata	64
5.	KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK	69
5.1.	A minta reprezentativitásának vizsgálata	69
5.2.	A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája	71
5.3.	Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban	72
5.4.	Lokális, tájléptékű és térbeli tényezők relatív mintázatlanító jelentősége	73
5.4.1.	Az egyedi környezeti változók jelentősége	73
5.4.2.	A térbeli és a környezeti hatások jelentősége	74
5.4.3.	A lokális és a táji tényezők jelentősége	75
5.5.	Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése	76
5.6.	Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban	77
5.7.	Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata	79

5.8. Új tudományos eredmények	81
5.9. A doktorjelölt hozzájárulása a doktori program keretében elvégzett kutatási tevékenységhez	82
6. ÖSSZEFOGLALÁS	83
SUMMARY	85
MELLÉKLETEK	87
M1. Irodalomjegyzék	89
M2. A mintavételi módszer reprezentativitásának vizsgálatához kiválasztott mintavételi helyek környezeti jellemzői	99
M3. Mintavételi helyek és faunisztikai eredmények vízfolyásonkénti bontásban	101
Az északi fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (15 db) halfaunája	101
Az déli fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (10 db) halfaunája	106
A zalai fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (18 db) halfaunája	109
M4. A hároméves adatsor környezeti változói	115
M5. A hároméves adatsorban szereplő halfajok előfordulási gyakoriságai és relatív tömegessége	117
M6. A variancia-partícionálás pRDA modelljeiben szereplő változók	119
M7. A kollineáris környezeti változók korrelációi az átlagolt hároméves táblához szelektált változókkal	121
M8. Az értekezés témakörében megjelent publikációk jegyzéke	123
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	127

Táblázatok jegyzéke

	Oldal
1. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiból 2006. év előtti kutatásokkal kimutatott jövevény halfajok	19
2. A jövevény halak rövidtávú dinamikájának vizsgálatába bevont mintavételi helyek	38
3. A biotikus homogenizáció vizsgálatába bevont mintavételi helyek	39
4. A 200 m-es mintavételi szakasz egyszeri és a kétszeri mintavételével fogott halfajok száma és az abundancia	41
5. A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaiból 2006–2010 között végzett halfaunisztikai vizsgálatok során kimutatott jövevény halfajok	45
6. A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaiból 2006–2010 között végzett halfaunisztikai vizsgálatok során kimutatott védett és fokozottan védett halfajok	45
7. A halfajok időbeli előfordulási gyakorisága, a rangalapú gyakorisági indexük (RGyI) kilenc felmérés közötti átlaga (\bar{x}_{RGyI}) és szórása (SD_{RGyI})	47
8. A rangalapú gyakorisági index (RGyI) átlagos- és szórásérték eloszlásainak kvartilisei	48
9. A halegyüttes teljes varianciájának partícionálása	54
10. A halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának partícionálása	56
11. A jövevényhalak előfordulásának, relatív abundanciájának és fajszámának térbeli eloszlását leíró környezeti változók	62
12. A jövevény halak relatív abundanciájára illesztett általánosított kevert modellből számított patak hatás	66
13. A mintavételi helyek páronkénti fajkészletbeli hasonlósága az 1987-es, a 2007-es és a 2008-as július felmérésekben	67
14. A mintavételi helyek páros kombinációinak eloszlása a két időpont között változatlan, növekedett és csökkent fajkészletbeli hasonlóság esetei között	67

Ábrák jegyzéke

	Oldal
1. A biológiai invázió folyamatának fogalmi modellje	24
2. A halegyüttesek teljes varianciájában a varianciafrakciók viszonyát szemléltető hal- mazmodell	35
3. Mintavételi egység alapú fajtelítődési görbék	42
4. A fajszám, a fajkészlet és a relatív abundancia referencia mintához viszonyított öko- lógiai hasonlósága (becslés megbízhatósága) a mintázott patakszakaszhossz függvé- nyében	43
5. A fajszám, a fajkészlet és a relatív abundancia referencia mintához viszonyított öko- lógiai hasonlóságának helyek közötti variációs koefficiense (becslés pontossága) a mintázott patakszakaszhossz függvényében	43
6. A fajszám, a fajkészlet és a relatív abundancia ismételt független minták közötti öko- lógiai hasonlósága (autoszimilitás) a mintázott patakszakaszhossz függvényében .	44
7. A 2006–2010 között felmért 94 mintavételi hely elhelyezkedése a Balaton vízgyűjtőjén	46
8. A halegyüttes térbeli előfordulási gyakoriság és tömegesség szerinti kompozíciós szerkezete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban	48
9. A halfajok általános gyakorisága a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban a rangalapú gya- korisági index (RGyI) kilenc felmérés közötti átlagos értéke és szórása szerint	49
10. A térbeli és környezeti változók szelekciós gyakorisága a hároméves adatsor kilenc felmérésének egyedi haladat-mátrixaival végzett változódátumozásában	51
11. A változódátumozás eljárásban kiválogatott változók standardizált főkomponens elem- zésének (PCA) ordinációs ábrája	52
12. A halegyüttes teljes varianciájának partícionálása	53
13. A halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának partícionálása	55
14. Az átlagolt hároméves haladat-tábla variancia-partícionálásában a környezeti hatáso- kat tartalmazó parciális Redundancia Analízis modell ordinációs ábrája	57
15. A jövevény halak előfordulási valószínűségének parciális függősége a szelektált kör- nyezeti változóktól	59
16. A jövevény halak előfordulását leíró klasszifikációs fa modell	60
17. A jövevény halak relatív abundanciájának parciális függősége a szelektált környezeti változóktól	61
18. A jövevény halak relatívabundancia-eloszlását leíró regressziós fa modell	62
19. A jövevény halak fajszámának parciális függősége a szelektált környezeti változóktól	63
20. A jövevény halak fajszámeloszlását leíró regressziós famodell	64
21. A jövevény halfajok relatív abundanciájának eloszlása a mintavételi helyek és a fel- mérési időpontok között két patak hossz-szelvénye mentén	65

22.	A regionális fajkészlet három felmérési időpont (1987, 2007, 2008) közötti hasonlósági viszonyai	66
23.	A mintavételi helyek páronkénti fajkészletbeli hasonlóságának változásai	68
24.	A természetesen honos (natív) és a jövevény halfajok mennyiségének változása a Marót-völgyi-csatorna kisvidi szakaszán 2006 és 2011 között	79

Jelölések, rövidítések jegyzéke

- Abundancia** Tömegesség. Általános értelemben egy populáció vagy egy fajegyüttes egyedeinek összessége. Statisztikai szempontból egy faj, illetve fajegyüttes mintába került egyedeinek a száma.
- BD** Biológiai differenciáció, közösségek kompozíciós hasonlóságának egy meghatározott időtartam alatt végbement csökkenése.
- BH** Biológiai homogenizáció, közösségek kompozíciós hasonlóságának egy meghatározott időtartam alatt végbement növekedése.
- CV%** Variációs koefficiens (*Coefficient of Variation*), az átlaghoz viszonyított szórás százalékosan kifejezve.
- Denzitás** Területegységre (pl. m²) vonatkoztatott egyedek (egyedsűrűség) vagy fajok száma (fajsűrűség).
- Extrém ritka fajok** A zoocönológiai és közösségökológiai vizsgálatainkban extrém ritka fajoknak tekintettük azokat a halfajokat, melyeknek a hároméves adatsorbéli relatív tömegessége nem érte el a 0,1%-t.
- Fajkészlet** Általános értelemben egy földrajzi vagy élőhelyi téregységen (pl. vízgyűjtő vagy adott hosszúságú patakszakasz) belül előforduló fajok halmaza. Statisztikai szempontból a mintában levő fajok halmaza.
- Fajszám** Általános értelemben egy földrajzi vagy élőhelyi téregységen (pl. vízgyűjtő vagy adott hosszúságú patakszakasz) belül előforduló fajok száma. Statisztikai szempontból a mintában levő fajok száma.
- GLMM** Általánosított lineáris kevert modell (*Generalized Linear Mixed Model*), olyan általánosított lineáris modell, amelyben a főhatású tényező(k) várható értékre adott becslése mellett, véletlentől függő tényező(k) variabilitására gyakorolt hatása is megvizsgálható.
- Kvartilisek** Azon számértékek, melyek egy sorba rendezett mintát négy, azonos számú adatot tartalmazó részre osztanak. Első kvartilis: az az érték, melytől a mintában levő adatok 25%-a kisebb; második kvartilis (medián): az az érték, melytől a mintában levő adatok 50%-a kisebb; harmadik kvartilis: az az érték, melytől a mintában levő adatok 75%-a kisebb.
- MEM** Moran-féle sajátvektor-térkép módszer (*Moran's Eigenvector Maps*). Objektumok térbeli kompozíciójából eredő hatások vizsgálatára alkalmas többváltozós adatelemzési eljárás, amely a mintavételi objektumok térbeli konfigurációját leíró változókat eredményez.
- Natív halegyüttes** A lokális, tájleptékű és térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentőségének vizsgálatában csak a természetesen honos fajokat tartalmazó halegyüttes.
- Ökológiai állapotváltozók** A disszertációban a jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezési vizsgálatában a jövevény halak lokális (patakszakasz léptékű) halegyüttesen belüli térbeli előfordulását, relatív abundanciáját és fajszámát értelmezzük ökológiai állapotváltozóként.

- PCA** Főkomponens analízis (*Principal Component Analysis*), többváltozós nem kötött ordinációs eljárás, amely a változók korrelációs mátrixának (standardizált PCA), vagy variancia-kovariancia mátrixának (centrál PCA) sajátértékelemzésén alapul.
- pRDA** Parciális Redundancia Analízis, olyan redundancia analízis, melyben a magyarázó és a függő változók kapcsolata egy kovariáns változócsoporthatásának kiküszöbölése mellett vizsgálható.
- RDA** Redundancia analízis (*Redundancy Analysis*), többváltozós lineáris kötött ordinációs eljárás. A főkomponens analízis (PCA) kötött ordinációs változata.
- RF** Random Forests modell, olyan nagyszámú egyedi döntési fát tartalmazó modell, melyben az egyes döntési fák véletlenszerűen kiválasztott magyarázó változókkal készülnek.
- RGyI** Rangalapú gyakorisági index, a térbeli előfordulási gyakoriság rangját és a tömegességi rangot egyesítő általános gyakoriságot kifejező mutató.
- SD** Szórás (*Standard Deviation*).
- TD** Taxonómiai differenciáció, a biológiai differenciáció (BD) egyik formája, ami a taxonómiai (általában faj) összetétel változására utal.
- Teljes halegyüttes** A lokális, tájléptékű és térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentőségének vizsgálatában a természetesen honos és a jövevény fajokat is tartalmazó halegyüttes.
- Térbeli előfordulás** Egy faj adott mintavételi helyen való jelenléte.
- Térbeli előfordulási gyakoriság** A felmért mintavételi helyek közül azoknak a mintavételi helyeknek a száma, ahol a faj jelen volt.
- TH** Taxonómiai homogenizáció, a biológiai homogenizáció (BH) egyik formája, ami a taxonómiai (általában faj) összetétel változására utal.
- Tömegesség** Ld. **Abundancia**.

1. BEVEZETÉS

A biológiai sokféleség drasztikus mértékű eltűnése figyelhető meg Földünkön. A sokféleség változásának alapvető oka az élőhelyek átalakulása és a jövevény fajok terjeszkedése (Clavero & García-Berthou 2005). Jövevények azok a fajok, melyek meghatározott idő léptékre vonatkoztatott természetes elterjedési területükön kívül fordulnak elő (Falk-Petersen *et al.* 2006; Gozlan *et al.* 2010). Az ilyen fajok megnevezésére a magyar szaknyelvben szinonimaként az idegen honos, egzóta, egzotikus, adventív kifejezéseket is használják. Egy faj természetes elterjedési területén kívülre a természetes aktív és passzív szétterjedési mechanizmusok (Udvarý 1983) mellett, valamilyen emberi közreműködés eredményeként kerülhet: közvetlenül szándékos betelepítéssel, véletlen behurcolással vagy közvetetten az areáját korlátozó biogeográfiai barrier módosításával (pl. hajózási csatorna építése miatt). Terjeszkedésük során az új területeken tömegessé váló jövevény fajok az ún. inváziós vagy özön fajok (Botta-Dukát *et al.* 2004), melyek jelentős gazdasági és ökológiai hatásokat okozhatnak, esetenként akár közvetlenül az emberi egészségre is hatással lehetnek (pl. az ürömlevelű parlagfű [*Ambrosia artemisiifolia*] pollenjének allergén hatása). Az inváziós fajok által okozott gazdasági hatások egyrészt a növénykultúrákban, háziállat-állományokban, természeti erőforrásokban, és ökoszisztéma-szolgáltatásokban bekövetkező károkozás miatti hozamcsökkenésben, másrészt az inváziós fajok elleni védekezés költségeiben jelentkeznek. A jövevény fajok ökológiai hatása kompetíción, predáción, hibridizáción és kórokozók, paraziták terjesztésén keresztül érvényesülhet, ami végső soron a biológiai sokféleség megváltozásához vezet (Miller *et al.* 1989; Allan & Flecker 1993; Vitousek *et al.* 1996).

Az édesvízi élőhelyek ökológiai értelemben vett szigetszerű jellegük (tavak, vízgyűjtő medencék) és általában egyidejűleg többcélú emberi hasznosításuk (pl. hajózás, halászat, rekreáció) miatt különösen ki vannak téve a jövevény fajok térhódításának (pl. Mills *et al.* 1993). A vízi élőlények közül az ember a halakat gazdasági (halászat, akvakultúra), sporthorgászati, biológiai védekezési céllal számos helyre betelepítette már. Sok halfajjal folytatnak nemzetközi díszhal-kereskedelmet. Ezek a tevékenységek mind magukban rejtik annak a lehetőségét, hogy jövevény halfajok kerüljenek a természetes vizekbe. Habár a jövevény halfajok nem kívánt gazdasági, ökológiai hatására eddig már sok példa akadt, a szocio-ökonómiai érdekekből kifolyólag a jövevény halak betelepítése globális szinten a jövőben is folytatódni fog. Ráadásul, az emberi népesség gyorsuló ütemű növekedése miatt az élelemellátási céllal történő betelepítések és az ezekkel járó véletlen behurcolások gyakorisága várhatóan szintén nagyobb lesz. Azonban a jövevény fajok terjeszkedésének több ökológiai és evolúciós hatása jelenleg még nem ismert megfelelően (Olden *et al.* 2004), nehéz megjósolni, hogy egy konkrét faj adott területen való megjelenése milyen veszélyekkel járhat. Épp ezért, a terjeszkedés megakadályozásában nem lehet eléggé hangsúlyozni a megelőzés fontosságát, és az újonnan megjelent jövevényekkel szembeni elővigyázatosság elvét. A már kialakult nem kívánt hatások mérsékléséhez, kiküszöböléséhez, pedig szükségszerű, hogy minél változatosabb téridő skálák mentén legyenek ismereteink a jövevény fajok ökológiai viselkedéséről. Ennek megismerési folyamata a populációökológiai vizsgálatok mellett nem nélkülözheti a közösségökológiai vizsgálatokat sem, hiszen a jövevény fajok interspecifikus kölcsönhatásokból eredő hatásai a közösségszerkezet változásában indikálnak. A jövevények közösségek szintjén tapasztalható ökológiai hatásai összetettebbek – esetenként emergens jellegűek – lehetnek, mint a populációk szintjén érezhető hatások, hiszen a hierarchikus biológiai szerveződés magasabb szintjein zajló folyamatok mindig komplexebbek az alacsonyabb szintre jellemző folyamatoknál. Különösen igaz lehet ez az ember által bolygatott területeken, illetve ott, ahol több jövevény faj található

meg egyidejűleg. Ezek a magasabb szinten jelentkező hatások tehát csak a jövevény halfajok közösségalkotó szerepének kutatásával ismerhetők meg.

Célkitűzések

Az értekezésben hét kisebb vizsgálat eredményén keresztül mutatjuk be, hogy a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban milyen a jövevény halfajok halegyüttesen belüli szünbiológiai jelentősége. Célkitűzéseink a minta reprezentativitásának vizsgálatát, a halfauna feltárását, a jövevény halfajok halállományon belüli cönológiai helyzetének leírását, térbeli eloszlási mintázatukkal összefüggésben levő környezeti tényezők feltárását, rövidtávú tér-időbeli dinamikájuk megismerését, és a biológiai sokféleséget módosító hatásuk jelentőségének értékelését ölelték körül. A konkrét megoldandó feladatok, illetve megválaszolendő kérdések az alábbiak voltak:

1. A kisvízfolyások halállományainak tudományos vizsgálatához leggyakrabban alkalmazott mintavételi módszerrel, a gázolva, elektromos mintavételi eszközzel gyűjtött minta reprezentativitásának vizsgálata.
 - a) Mekkora az alapvető közösségszerkezeti jellemzők (fajszám, fajkészlet, relatív abundancia) becslésének megbízhatósága, pontossága, illetve a patakszakaszon belüli független minták közötti hasonlósága a mintázott patakszakasz-hossz függvényében, illetve adott hosszúságú patakszakasz kétszeri mintázása esetén?

Hipotézisünk:

Mivel az ismételt mintavétel növeli a ritka fajok megtalálásának esélyét, bármely hosszúságú patakszakasz kétszeri mintavétele az egyszeri mintavételhez képest a közösségszerkezeti mutatók lényegesen megbízhatóbb és pontosabb becslését eredményezi. Ugyanakkor egy adott hosszúságú patakszakasz kétszeri mintázásával nyert reprezentativitás, egy hosszabb patakszakasz egyszeri mintavételével is elérhető.

2. A Balaton vízgyűjtő kisvízfolyásainak aktuális halfaunisztikai feltárása, a jelenleg előforduló jövevény halfajok számbavétele.
3. A Balaton vízgyűjtő kisvízfolyásaiban a halállomány általános szerkezetének regionális szintű feltárása.
 - a) Milyen a regionális halegyüttes előfordulási gyakorisági és tömegességi szempontú texturális szerkezetében a jövevény halfajok helyzete?
4. A patakszakasz szintű (lokális) halegyüttesek Balaton vízgyűjtőn belüli térbeli előfordulási mintázatát leíró környezeti változók azonosítása, a térbeli és környezeti változók relatív mintázatléíró erejének összehasonlítása.
 - a) Melyek a közösségszerkezetet leíró leglényegesebb környezeti tényezők?
 - b) Milyen a térbeli és környezeti változócsoporthoz relatív mintázatléíró hatékonysága?
 - c) Milyen a táji és a lokális térléptéken értelmezett környezeti tényezőcsoporthoz viszonyított mintázatléíró hatékonysága?
 - d) Befolyásolják-e mindezt a jövevény halak, ha igen milyen változást okoznak?

Hipotéziseink:

A fajszám–terület és fajszám–térfogat összefüggés alapján feltételezzük, hogy a pataki

halegyüttesek szerveződésében a táji környezeti tényezők közül elsősorban a vízgyűjtő mérete és a tengerszint feletti magasság (forrás-torkolat grádiens), a lokális környezeti tényezők közül pedig a vízfolyás-szakasz szélessége és mélysége a legfontosabb közösségszerkezetet leíró tényezők.

A módosított vízfolyásokban a halfajok környezeti tényezőkkel való asszociáltsága gyengébb, mint a természetes állapotú vízfolyásokban, mert a halállományban nagyobb az opportunisták részaránya. A lokális közösségszerkezet kialakításában ezért jelentős szerepe van a diszperzióknak, amely folyamat intenzitása a mintavételi helyek térbeli konfigurációjától is függ. Ezért a térbeli folyamatok mintázatléíró hatékonysága a módosított Balaton vízgyűjtőn legalább akkora, mint a környezeti tényezők mintázatléíró hatékonysága.

Irodalmi előzmények alapján azt várjuk, hogy az intenzív emberi hatások alatt álló Balaton vízgyűjtőn, a táji tényezőknek nagyobb jelentősége van a halegyüttes közösségszerkezetének leírásában, mint a lokális tényezőknek.

Mivel a jövevény halfajok többsége már meghonosodott (integrálódott) a térség halegyüttesébe, nem befolyásolják a közösségszerkezet térbeli, illetve környezeti tényezőkkel magyarázható változatosságát.

5. A jövevény halak Balaton vízgyűjtőn levő térbeli eloszlási mintázata és a mintázatot magyarázó környezeti tényezők közötti összefüggések leírása.

- a) Milyen környezeti tényezőkkel és hogyan magyarázható közvetlenül a jövevény halak patakszakaszon belüli előfordulásának, relatív abundanciájának és fajsámának (ökológiai állapotváltozók) térbeli eloszlási mintázata?

Hipotézisünk:

Terepi megfigyeléseink szerint a jövevény halak a halastavak közelében levő patakszakaszokon fordulnak elő leginkább. Ez alapján azt várjuk, hogy térbeli eloszlásuk elsősorban a vízgyűjtőn levő halastavak területével magyarázható, és ehhez képest a patakszakasz lokális jellemzőinek kisebb a magyarázó ereje.

6. A jövevény halak vízfolyáson belüli rövidtávú térbeli és időbeli dinamikai változatosságának összehasonlítása.

- a) Hogyan változik a jövevény halak relatív abundanciája halastavakkal terhelt vízfolyásokon a forrástól a torkolat felé ható térbeli grádiens mentén, egy kora tavasztól késő ősziig tartó periódusban?
- b) Milyen mértékben köthető a relatív abundancia varianciája a mintavételi helyek (forrás-torkolat grádiens), illetve a felmérési időpontok különbségeihez?

Hipotézisünk:

A jövevény halak patakokban levő állománya részben a halastavakból jut a patakba, részben *in situ* reprodukcióból származik. Mivel a térség leggyakoribb jövevény halfajai már régóta integrálódtak a halállományba, a jövevények lokális népességének kialakításában alapvetően a patakban történő reprodukciónak van jelentősége, és a halastavakból történő kijutás csak alkalomszerűen növeli a népességet. Ezért a jövevény halak mennyiségének

hossz-szelvény mentén való eloszlása az év nagy részében alapvetően egyenletes, de esetenként, a tavak vizének leengedésekor, a tavak közelében megnő a mennyiségük. Ez alapján a jövevény halak lokális relatív abundanciájának nagyobb az időbeli változatossága, mint a térbeli változatossága.

7. A jövevény halfajok fajkészlet módosító hatásának vizsgálata.

- a) Végbemehetett-e a halegyüttesek taxonómiai összetételében biológiai homogenizáció / differenciáció egy kis kiterjedésű területen két évtized alatt?
- b) Mennyire megbízhatóak a két évtized alatt végbement biológiai homogenizációra / differenciációra vonatkozó, csupán két időpont összevetésén alapuló következtetések?

Hipotézisünk:

Kis térbeli kiterjedésű területen a fajkészlet évek között tapasztalt hasonlóságának kialakításában a véletlen tényezőknek is jelentős szerepe lehet. Mivel a Balaton vízgyűjtőjén élő jövevény halfajok többsége már meghonosodott (integrálódott) a térség halegyüttesébe, ezért a viszonylag rövid időkülönbség alatt tapasztalt változások főleg a véletlen hatásokból és nem a jövevény halak elterjedési mintázatának változásából erednek.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A minta reprezentativitása

Az ökológiai állapotot minősítő vizsgálatok egyik alapvető feladata a fajegyüttesek szerkezetét leíró jellemzők (pl. fajszám, fajkészlet, relatív abundancia) megbízható becslése. Megbízható becslések reprezentatív mintákból származhatnak, de a minta reprezentativitása, és így a becslések minősége is függ a mintanagyságtól, illetve közvetetten a mintavételi ráfordítástól. A kutatási források (pénz, idő, szakember) korlátozottsága miatt a mintavételi ráfordítás tényleges mértéke a gyakorlatban a ráfordítás költségeinek csökkentése és a minta reprezentativitásának növelése függvényében optimalizálódik.

Kisvízfolyások halegyütteseinek felmérésekor a minta reprezentativitása alapvetően kétféleképpen növelhető: (1) egyszeri mintavétel esetén a mintázott patakszakasz hosszának növelésével, és (2) ugyanazon patakszakasz többszöri mintázásával. Észak-Amerikában többször vizsgálták már a közösség szerkezeti jellemzők, különösen a fajszám változását a mintázott patakszakasz-hossz függvényében (pl. Lyons 1992; Angermeier & Smogor 1995). Általános következtetésük az volt, hogy egyszeri mintavétellel a valós fajszám általában meglehetősen nagy ráfordítás esetén sem mindig érhető el, de a patak 30–40-szeres átlagos szélességének megfelelő hosszúságú mintavételi szakasz monitorozási célokra elfogadhatóan hatékony lehet, különösen ha az extrém ritka fajokat kizárják az értékelésből (Lyons 1992; Paller 1995; Reynolds *et al.* 2003). Ettől eltérően Európában a Víz Keretirányelvhez (VKI) kapcsolódóan, a folyó vizek halegyütteseken alapuló minősítésére kidolgozott eljárás (*European Fish Index* – EFI) gázolható vízfolyások mintázására az átlagos vízfolyásszélesség 10–20-szorosát, de legalább 100 m-es patakszakasz-hosszt javasol (FAME Consortium 2004).

Egységnyi patakszakasz ismételt, illetve többszöri mintázása az egyszeri mintavételhez képest pontosabb becslést szolgáltathat a közösség szerkezeti jellemzőkről, de a többszöri mintavétel az egyszeri mintavételhez képest sokkal időigényesebb, ráadásul lényegesen nagyobb élőhelyi bolygatással jár és elektromos mintavételnél intenzívebb az élőlényeknek okozott stressz. Továbbá, a közösség szerkezeti jellemzők mintavételi ráfordításra való érzékenysége, azaz a becslések pontossága is eltérő: nem extrém hosszú mintavételi szakaszt feltételezve, egységnyi ráfordítás mellett a populációdensitások rendszerint jobban alul vannak becsülve, mint a relatív abundanciák (pl. Erős 2001). A pontosabb becslést eredményező többszörös mintavétel ezért elsősorban a denzitásbecslésre irányuló (pl. Meyer *et al.* 2006), illetve relatíve kis térléptékű vizsgálatokban (pl. Freeman *et al.* 1988; Penczak & Głowacki 2008) lehet előnyös, de nem igazán alkalmas a regionális léptékű monitorozásra, ahol a fő cél általában a halállomány faji összetételének, a relatív abundancia viszonyoknak és a funkcionális csoportoknak helyek és időpontok közötti megbízható összevetése (Meador *et al.* 2003; Bertrand *et al.* 2006). Ha a kutatási cél a fajegyüttes-szerkezet tér- és időbeli mintázatainak vizsgálata, akkor az egyszeri és többszöri mintavétel között a kétszeri (ismételt) mintavétel jelenthet kompromisszumot, mivel a legfontosabb közösség szerkezeti jellemzők (fajszám, fajkészlet és relatív abundancia) becslését a legtöbb esetben a második, de olykor még a harmadik mintavétel sem változtatja meg lényegesen (Bertrand *et al.* 2006; Humpl & Lusk 2006; Reid *et al.* 2009). Az egyszeri mintavétel ismételt, illetve többszöri mintavételhez viszonyított relatív reprezentativitásának mértéke azonban úgy tűnik földrajzi régióként változik: a ráfordítás–reprezentativitás kapcsolat jellegéből következő optimális mintavételi stratégiák esetenként ellentmondásosak. A kérdéssel foglalkozó tanulmányok többsége arra enged következtetni, hogy egy hosszabb patakszakasz egyszeri mintázása hatékonyabb mintavételi stratégia, mint egy rövidebb patakszakasz többszöri mintázása (Paller 1995; Reynolds *et al.* 2003;

Bertrand *et al.* 2006; Reid *et al.* 2009), míg egyesek ennek az ellenkezője mellett érvelnek (Kennard *et al.* 2006). Annak ellenére tehát, hogy a monitorozási munkák mintavételi optimalizálásának egyik alapvető szempontja a közösségszerkezeti jellemzők reprezentativitása, a hazai kisvízfolyásainkban nem ismert pontosan, hogy hogyan változnak a közösségszerkezeti jellemzők a mintavételi terület növelésekor, illetve az adott terület kétszeri mintázásakor.

A minta reprezentativitása hagyományosan a közösségszerkezeti jellemzők becslésének minősítésével értékelhető, melyre általánosan a torzítás (*bias*), megbízhatóság (*accuracy*) és pontosság (*precision*) mutatók használhatók. A torzítás a becslés várható értéke (a statisztikai alapsokaságból vett összes lehetséges minta átlaga) és a becsült paraméter (valódi érték) különbsége (*nota bene*: előjeles mennyiség). A megbízhatóság egy becslés és a becsült paraméter (valódi érték) közötti eltérés abszolút mértéke. A pontosság az ismételt becslések véletlen hibából adódó statisztikai variabilitása a becslés várható értéke körül (Hellmann & Fowler 1999; Walther & Moore 2005). Míg egy becslés pontossága nagyszámú ismételt becslést végezve jól vizsgálható, addig a torzítás és a megbízhatóság egzakt vizsgálata csak a becsült paraméter, azaz a valós közösségszerkezeti jellemzők ismeretében lehetséges. Ezek a paraméterek azonban a gyakorlatban ismeretlenek, ezért a közösségszerkezeti jellemzők becslései torzításának és megbízhatóságának vizsgálata csak egy elfogadott referencia értékhez történő viszonyítással végezhető. Ez korlátozza a levont következtetések helytállóságát: a becslések torzítása, megbízhatósága csak a referencia értékre vonatkoztatható. A referencia érték meghatározása intenzív mintavétellel lehetséges (pl. Paller 1995; Kennard *et al.* 2006), de a fajszámra vonatkozóan statisztikai megközelítés is rendelkezésre áll (nemparaméteres fajszámbecslők [Chao 1984; Hellmann & Fowler 1999; Erős 2007]).

A minta reprezentativitásának objektív vizsgálatára Cao *et al.* (2001, 2002) egy hasonlóság alapú eljárást javasolt, melynek alap gondolata a következő. Ha egy minta reprezentatív az alapsokaságra nézve, melyből a minta származik, akkor a minta és az alapsokaság ökológiai hasonlósága magas. Azonban a minta és az alapsokaság összehasonlítása közvetlenül nem lehetséges, mert az alapsokaság ismeretlen. Ha az első mintát előállító módszerrel egy ismételt, független¹ mintát veszünk az alapsokaságból, akkor az ismételt minta és az alapsokaság között is magas lesz a hasonlóság. Következésképpen ekkor az első és az ismételt minta között is magasnak kell lennie a hasonlóságnak. Az azonos mintavételi ráfordítással származtatott nagyszámú ismételt minta közötti ökológiai hasonlóság (autoszimilitás) tehát alkalmas a reprezentativitás közvetett mérésére. A reprezentativitás megbízhatósággal történő vizsgálatához képest a Cao *et al.* féle megközelítésnek előnye, hogy nincs szükség referencia értékre, hátránya, hogy a független ismételt minták közötti hasonlóság legfeljebb csak a teljes mintanagyság felére számítható.

2.2. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája

Bizonyos halfajok lelőhelyeként feltüntetve már Herman (1887) munkájában található utalások a Balaton vízgyűjtőn levő vízfolyásokra és a Hévízi-tóra. Vutskits (1902) a Hévízi-tóból és a környékén levő csatornákból, majd Entz & Sebestyén (1942) a Balaton vízgyűjtő északi, déli oldalán és a Zala vízgyűjtőjén levő vízfolyásokból közölt előfordulási adatokat. Az eddig idézett források olyan monografikus, illetve összefoglaló munkák, melyek tartalma nem egy konkrét víztér halfaunájának bemutatására irányul, a bennük közölt előfordulási adatok gyakran másodlagos forrásértékűek, ezért e műveket az értekezésben csak mint tudománytörténeti forrásokat említettük meg, és a továbbiakban eltekintünk azok módszeres faunisztikai értékelésétől. A Hévízi-tó és elfolyó csatornája termikus adottságai miatt a vízgyűjtő egyedi vízterei, melyekben két melegkedvelő jövevény halfaj is előfordul, az elevenszülő szűnyogirtó fogaspony (*Gambusia holbrooki*) és a bölcsőszájúhal-félék közé

¹ Függetlenség alatt azt értjük, hogy az első és az ismételt minta nem tartalmaz azonos mintavételi objektumokat.

1. táblázat. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiból 2006. év előtti kutatásokkal kimutatott jövevény halfajok.

Magyar név	Tudományos név
Fekete törpeharcsa	<i>Ameiurus melas</i>
Barna törpeharcsa	<i>Ameiurus nebulosus</i>
Angolna	<i>Anguilla anguilla</i>
Ezüstkárász	<i>Carassius gibelio</i>
Amur	<i>Ctenopharyngodon idella</i>
Pettyes busa	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>
Fehér busa	<i>Hypophthalmichthys nobilis</i>
Naphal	<i>Lepomis gibbosus</i>
Pisztrángsügér	<i>Micropterus salmoides</i>
Folyami géb	<i>Neogobius fluviatilis</i>
Szivárványos pisztráng	<i>Oncorhynchus mykiss</i>
Tarka géb	<i>Proterorhinus semilunaris</i>
Kínai razbóra	<i>Pseudorasbora parva</i>
Sebes pisztráng	<i>Salmo trutta fario</i>
Pataki szajbling ^a	<i>Salvelinus fontinalis</i>

^a A pataki szajblingot a Viszlói-patakból Harka & Sallai (2004) összefoglaló faunisztikai könyve említi, de az észlelési adat elsődleges forrására könyvükben nincs utalás.

tartozó szivárványsügér (*Archocentrus multispinosus*¹) (Bíró 1976; Specziár 2004), illetve magából a Hévízi-tóból Specziár (2004) megemlíti még az *Oreochromis amphi-melas* fajt is. Melegkedvelésükből adódóan e fajok elterjedése a Balaton vízgyűjtőn csak a Hévízi-tóra és elfolyó csatornájára korlátozódik. Lévén, hogy a Hévízi-tó állóvíz, és közvetlen elfolyójával (Hévíz-folyás) együtt sajátos élőhelyi adottsággal rendelkezik, az értekezésben sem a tó, sem közvetlen elfolyójának halfaunájával nem fogunk foglalkozni.

A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak célzott, megbízható faunisztikai feltárása az 1980-as években végzett mintavételekkel kezdődött. Ezek a vizsgálatok a pataki halközösségek szerkezetének megismerésére (Przybylski *et al.* 1991), a védett és veszélyeztetett halak állományfelmérésére (Szipola & Végh 1992), és a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer I. ütemben létesített tározójában (Hídvégi-tó) a halállomány összetételének monitorozásához kapcsolódó faunisztikai felmérésekre (Bíró & Paulovits 1994) irányultak. Az 1990-es évektől kezdve a terület vizsgálata intenzívebbé vált. A Zala teljes hossz-szelvényét átfogó halfaunisztikai vizsgálatot végzett Harka & Juhász (1996); három évvel később Sallai & Györe (1999) közölt faunisztikai adatokat a Zalából. Más kutatások a Zala vízgyűjtő déli részén levő jelentősebb vízfolyások érintése mellett alapvetően az északi és déli vízgyűjtő befolyóira koncentráltak (Keresztessy 1998; Bíró *et al.* 2001; Bíró *et al.* 2003; Lendvai & Keresztessy 2004).

Az 1980-as években kezdődött vizsgálatok összesen 43 halfaj² előfordulását közölték a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiból. Ezek között 15 olyan halfaj van, melyek Balaton vízgyűjtőn való előfordulása közvetett vagy közvetlen emberi tevékenységre vezethető vissza, azaz a vízgyűjtőre nézve jövevénynek tekinthetők (1. táblázat).

¹ Syn. *Herotilapia multispinosa*.

² Ebbe beleértendő a Harka & Sallai (2004) által a Viszlói-patakból jelzett pataki szajbling (*Salvelinus fontinalis*) is, ld. az 1. táblázatot.

A 2006. év előtt elvégzett halfaunisztikai vizsgálatok eredményei között előfordulnak eseti hiányosságok és téves identifikáció is. Bíró & Paulovits (1994), valamint Sallai & Györe (1999) dolgozatában nincs megadva, hogy a halfajok melyik mintavételi helyről kerültek elő. Keresztessy (1998) nem közölte, hogy a vizsgált vízfolyásokon hol voltak a mintavételi helyszínek. A Szipola & Végh (1992) által a Garabonci-malomcsatornából jelzett felpillantó küllő (*Romanogobio uranoscopus*¹) minden bizonnyal téves azonosításból származó adat, a gyűjtés nagy valószínűséggel halványfoltú küllő (*Romanogobio vladykovi*²) lehetett (ld. Harka & Juhász 1996; Harka 1996). Az utóbbi évtizedek idézett kutatási eredményei együttesen lefedik a Balaton vízgyűjtő területét, és minden jelentősebb vízfolyás halairól közölnek adatokat. Azonban a teljes Balaton vízgyűjtőre kiterjedően a vízfolyások azonos módszerrel, rövid időintervallumon belül végzett halfaunisztikai felmérése, valamint a halállományaik időbeli monitorozása ezidáig nem történt meg. Nem ismerjük pontosan, hogy a pataki halegyütések szempontjából milyen jellegű és mértékű emberi hatások (elsősorban az élőhely fizikai szerkezetének módosításai) találhatók a Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásain, milyen a halegyüttes és az élőhelyi jellemzők közötti kapcsolat, milyen gyakorisági viszonyok jellemzők a patakok halfajaira, különös tekintettel a jövevény halfajokra. Ezeket a kérdéseket csak jól megtervezett, standardizált módszertant követő, a teljes vízgyűjtőt lefedő kutatások eredményei alapján lehet megválaszolni.

2.3. Lokális és tájleptékű környezeti, és térbeli tényezők mintázatléíró jelentősége

A közösségökológia központi problémája a közösségek, élőlényegyüttesek koegzisztenciális tér-időbeli mintázatait kialakító folyamatok és az azokat vezérlő mechanizmusok leírása, feltárása. Néhány kivételtől eltekintve (pl. MacArthur & Wilson 1967; Sale 1977), az ökológusok a közösségek szerveződésében korábban a közösségeken belül érvényesülő, helyi szintű mechanizmusoknak, különösen a fajok közti versengésnek tulajdonítottak alapvető jelentőséget (pl. Diamond 1975; Huston 1979; Roughgarden 1983). Pusztán a fajok közötti interakciókkal azonban nem lehetett minden esetben kielégítően értelmezni a közösségszerkezet dinamikáját, ami megkérdőjelezte a kompetíció közösségszervező jelentőségét (pl. Connor & Simberloff 1979). Egyre több kutató kezdte felismerni, hogy a helyi közösségek dinamikájában a lokális folyamatok mellett a nagyobb térléptékű, regionális folyamatoknak és a történeti hatásoknak is számottevő a szerepe (Ricklefs 1987; Menge & Olson 1990; Cornell & Lawton 1992). Ennek a szemléletváltozásnak további lendületet adott, hogy Levin (1992) rámutatott a közösségek eloszlásában észlelt mintázatok szabályszerűségeinek és sztochasztikus változatosságának a megfigyelési skálától való függőségére.

A folyóvízi ökológiában a több térléptekben való gondolkodás már az 1980-as években is jelen volt és azt követően egyre szorosabban ötvöződött a tájökölógiai szemlélettel. Vannote *et al.* (1980) folyó folytonossági elve (*river continuum concept*) szerint a folyóvizek fizikai változóinak a forrásvidékétől a torkolatig tartó gradiense a szerves anyag mennyiségének, szállításának, valamint annak hasznosítására épülő közösségek szerkezetének konzisztens mintázatait eredményezi a folyó hosszszelvénye mentén, amit nagy részben a fluviális geomorfológiai folyamatok szabályoznak. Frissell *et al.* (1986) hierarchikusan osztályozta a pataki élőhelyeket a kilométeres nagyságrendű vízgyűjtő lépték és a néhány deciméteres mikroélőhely lépték között, ami a patakok vízgyűjtő-szemléletű vizsgálatára irányította a figyelmet. Schlosser (1991) összefoglalta azokat a fizikai és biológiai folyamatokat, amelyek a méretstruktúrált populációkkal jellemezhető élőlények³ populáció- és közösségdinamikáját szabályozzák, szintetizálta és értékelte a táj strukturális és funkcionális tulajdonságainak a pataki

¹ Syn. *Gobio uranoscopus*.

² Syn. *Gobio albipinnatus*.

³ Ez arra utal, hogy a legtöbb halfajnál a populációt alkotó egyedek testhosszuk alapján különböző, esetenként akár több nagyságrendbeli különbséget is átfedő (pl. harcsa [*Silurus glanis*]) méretcsoportokba tartoznak.

halak közösségdinamikájával való kapcsolatát, kiemelve a tájhasználati tevékenységekből adódó táji változások szerepét. Poff *et al.* (1997) felhívta a figyelmet arra, hogy a folyóvizek ökológiai integrálásának fenntartásában kritikus jelentősége van a folyók természetes vízhozam-ingadozásának. Az ezredforduló előtt és az azt követő években több összefoglaló tanulmány is foglalkozott a vízgyűjtő tájborításának, a diszturbanciáknak és az antropogén tájátalakításoknak a folyóparti és a vízi élőhelyek és életközösségeik szerkezetére, dinamikájára gyakorolt hatásokkal és e hatások konzervációbiológiai jelentőségével (Ward 1998; Wiens 2002; Fausch *et al.* 2002; Allan 2006). Ezek az összefoglaló tanulmányok a folyó, a folyópart és a vízgyűjtő terület által alkotott komplex élőhelyrendszert egy sajátos, térben heterogén, időben dinamikus táji egységnek („*riverscape*”) tekintik. Egyes kutatások arra szolgáltatnak példát, hogy a vízgyűjtő tájhasználatában bekövetkező változásoknak időben elhúzó hatása lehet a vízi élőlényegyüttesek sokféleségére, mert az aktuálisan tapasztalt közösségszerkezet a tájhasználati változók múltbeli értékeivel lényegesen jobban magyarázható, mint azok aktuális értékeivel (Harding *et al.* 1998; Brown *et al.* 2009). Mindezen tanulmányokból az az általánosan levonható következtetés, hogy a lokális szintű tényezők mellett a vízi élőlényegyüttesek szerkezetének kialakításában is fontos szerepe van a regionális, vízgyűjtőszintű tényezőknek és a történeti hatásoknak.

Az eltérő térléptéken játszódó folyamatok közötti kapcsolatok felismerése a közösségökológiában a térbeli dinamika (diszperzió) és a lokális interspecifikus interakciók közösségszerkezet-formáló hatását egységesítő metaközösségi modellek megfogalmazásához vezetett. Egy metaközösség olyan lokális közösségek halmaza, melyek több, egymással potenciálisan interakcióban levő faj diszperziója által vannak kapcsolatban (Wilson 1992; Leibold *et al.* 2004). Az élőlények eloszlásának dinamikáját magyarázó négy metaközösségi modell („paradigma”), a lokális közösségek élőhely-foltjaira és a fajok ökológiai tulajdonságaira vonatkozó feltételezéseiktől függően hangsúlyozza a diszperzió és a fajok közti interakciók jelentőségét a lokális biodiverzitás kialakításában. Az ún. neutrális modell (*neutral model*) szerint az élőhely-foltok környezeti adottságai azonosak, és a fajok sem különböznek egymástól a diszperziós képességük és kompetíciós képességük vonatkozásában. Következésképpen, a fajok rátermettsége minden élőhely-foltban azonos, így a lokális közösségszerkezet kialakításában csak a sztochasztikus imigrációnak, speciációnak és emigrációnak, extinkciónak van szerepe. A folt dinamika modellben (*patch dynamics model*) az élőhely-foltok környezeti adottságai szintén azonosak, azonban a fajok ökológiai tulajdonságai eltérőek: a diszperziós képesség és a kompetíciós képesség csereviszonyban (*trade-off*) áll egymással. Vagyis a modell szerint a versengő fajok regionális koegzisztenciája homogén környezetben sztochasztikus (spontán) és determinisztikus (kompetíció által indukált) térbeli diszperzóra által valósul meg. A tömeghatás modellben (*mass effect model*) az élőhely-foltok környezeti adottságai egymástól eltérőek, ezért egy adott faj rátermettsége egy bizonyos folt típusban magas, míg egy másik típusban alacsony. Ebből következően a fajok kompetíciós képességükben különböznek. A modell a diszperzóra lokális populációdensitásra gyakorolt hatását hangsúlyozza: egy faj elkerülheti a kompetitív kizárást egy olyan foltban, ahol gyenge kompetítor azáltal, hogy egyedei vándorolnak be olyan foltokból, ahol a szóban forgó faj erős kompetítor (*rescue effect*). A faj-szortírozó modellben (*species sorting model*), a tömeghatás modellhez hasonlóan, az élőhely-foltok környezeti adottságai eltérőek, a fajok rátermettsége bizonyos folt típusban magas, másokban alacsony. A modell szerint a fajok közti niche-szegregáció a koegzisztenciát biztosító elsődleges mechanizmus, azonban a diszperzióknak is van jelentősége, mert lehetővé teszi a fajok számára, hogy a nekik legnagyobb rátermettséget biztosító élőhelyeket keressék fel az élőhely-foltok környezeti adottságainak megváltozásakor (Leibold *et al.* 2004). A metaközösségi modelleket tesztelő eddigi vizsgálatok eredményének többsége a tömeghatás és a fajszortírozó modellt támogatta (Cottenie 2005; Logue *et al.* 2011).

A valóságban megfigyelt ökológiai mintázatok a térbeli dinamikából (diszperzió) adódóan inhe-renszen rendelkeznek egy térbeli tényezővel megmagyarázható résszel (térbeli szerkezettel). Ezt a fajta térbeli szerkezetet kialakító folyamatot Dray *et al.* (2006) térbeli autokorrelációnak nevezi. Az ökológiai mintázatok térbeli szerkezetének másik forrása az ún. indukált térbeli függőség. Ez arra utal, hogy a fajok eloszlását meghatározó környezeti tényezők rendszerint térben struktúráltak, és ez

a közösség szerkezetben egy közvetett térbeli szerkezetet eredményez. A legtöbb esetben a populációk és közösségek térbeli heterogenitása a térbeli autokorreláció és az indukált térbeli függőség együttes következménye (Dray *et al.* 2006). Adott térlépték mellett (pl. patakszakasz), az ökológiai mintázatok hasonlóságának kialakításában a környezeti kényszerfeltételek mellett annál nagyobb szerepe lehet a térbeli tényezőknek, minél közelebb vannak egymáshoz térben a vizsgált szünbiológiai objektumok. Ebből következően, ha az ökológiai modellek nincsenek kontrollálva a térbeli tényezők hatására, akkor egyrészt a modellek túlbecsülhetik a környezeti tényezők mintázatléíró szerepét, másrészt rejtve maradhat a térbeli autokorrelációhoz vezető diszperzió szerkezetformáló jelentősége (Legendre & Legendre 1998).

A közösségökológiai modellekben a térbeli hatásokat kezdetben a mintavételi helyek geokoordinátaival készített polinomiális regresszió tagjaival modellezték (*trend-surface analysis*) (pl. Borcard *et al.* 1992; Legendre 1993). A polinomiális regressziós tagokkal való modellezés azonban csak a nagy térbeli kiterjedésű mintázatok variabilitásának leírására alkalmas megfelelően, ezért az újabb, egyszerűen több térléptéken jelenlevő mintázatok leírására is képes modellezési módszerek, a mintavételi helyek távolságmátrixának sajátértékelemzésén alapulnak (Borcard *et al.* 2004; Dray *et al.* 2006).

Habár a térbeli tényezők környezeti tényezők melletti jelentősége a közösség szerkezet változosságának kialakításában viszonylag régóta ismert, a halegyüttesek variabilitását elemző kutatások közül csak néhány foglalkozott a térbeli kontextussal (Magálhes *et al.* 2002; Beisner *et al.* 2006; Steward-Koster *et al.* 2007; Erős *et al.* 2009). Ezek az eredmények arra utalnak, hogy a tisztán térbeli hatásokkal magyarázható variabilitás mértéke a tisztán környezeti hatásokkal magyarázható variabilitás mértékéhez képest alacsony, ha a környezeti változók között nagy térbeli kiterjedésű környezeti grádienseket átfogó táji változók (pl. vízgyűjtő területe, tengerszint feletti magasság) is szerepelnek (pl. Steward-Koster *et al.* 2006; Erős *et al.* 2009). Táji változók hiányában a térbeli hatások jelentősége akár nagyobb is lehet, mint a környezeti változóké (pl. Beisner *et al.* 2006).

Az eddigi kutatási eredmények tükrében a halegyüttesek tisztán lokális és tisztán táji (regionális) környezeti tényezőkkel megmagyarázható variabilitásának relatív viszonya nem egyértelmű. Például, Hoeninghaus *et al.* (2007) vizsgálatában a regionális tényezők szerepe nagyobb volt, mint a lokális tényezőké ha a halegyüttes taxonómiai szerkezetét elemezték, azonban a funkcionális szerkezet elemzésében azonos jelentőségűnek találták a két tényezőcsoportot. Ferreira *et al.* (2007) kutatásában szintén azonos jelentőségű volt a két tényezőcsoport, habár ők taxonómiai alapú elemzést végeztek. Más eredmények azt mutatják, hogy a táji tényezőkhöz képest a lokális tényezőknek nagyobb a mintázatléíró szerepe (Wang *et al.* 2003; Smith & Kraft 2005; Mesquita *et al.* 2006; D'Ambrosio *et al.* 2009). Wang *et al.* (2003) arra a következtetésre jutott, hogy a közösség szerkezet leírásában a patakszakasz léptékű lokális változóknak a degradálatlan területeken magas a relatív jelentősége, és a vízgyűjtő léptékű változók szerepe a táj antropogén módosításának növekedésével fokozódik, amit Smith & Kraft (2005) alacsony népsűrűségű, erdővel borított vízgyűjtőn végzett vizsgálata támogatott. Ezért a lokális és táji tényezők relatív fontosságára vonatkozó eredmények inkonzisztenciája részben kapcsolatban lehet a vizsgálati terület perturbáltságával. Ugyanakkor, Mesquita *et al.* (2006) szembeötlő eredményei azt példázzák, hogy mennyire különbözhet a lokális és táji tényezők által magyarázott variabilitás mértéke az eltérő években. Az eddigi vizsgálatok azonban jellemzően csak egy vagy két évben gyűjtött (pl. Wang *et al.* 2003; Smith & Kraft 2005), illetve többéves gyűjtéseket tartalmazó adatbázisok (pl. Hoeninghaus *et al.* 2007) összesített adatait elemezték (kivéve Steward-Koster *et al.* 2006), és nem vizsgálták, hogy időben mennyire változékony a különböző tényezőcsoportok mintázatléíró jelentősége. Végül, az eredmények közötti ellenmondások egy része a független tanulmányokban alkalmazott adatelemzési eljárások, módszerek szubjektív lépéseivel is összefüggésben van (pl. ritka fajok kezelése [Cao *et al.* 1998]). Napjaink alkalmazott ökológia tudományágának jellegzetes vonása, hogy egy adott ökológiai probléma vizsgálatára alkalmazható statisztikai eljárások gyors ütemben fejlődnek, így a leközölt tanulmányok módszertani megközelítése is meglehetősen sokféle.

A jövevény halak halegyüttesek sokféleségére gyakorolt hatását vizsgáló kutatásokból az derült ki, hogy a természetesen honos halfajok leggyakrabban alkalmazott diverzitási indexekkel (fajszám, Shannon-Weaver index, Pielou-féle egyenletesség, Simpson index) mért diverzitását a jövevény halak nem befolyásolják lényegesen (Mitchell & Knouft 2009), azonban jelentősen módosítják a lokális halegyüttesek közötti különbségek sokféleségét, azaz a β diverzitást (Erős 2007). Pool *et al.* (2010) bemutatta, hogy a természetesen honos és a jövevény halfajok taxonómiai összetételének magyarázatában a hidrológiai, klimatikus és tájhasználati tényezőcsoportok jelentősége kismértékben különbözhet, de a funkcionális alapú összetétel esetén a tényezőcsoportok magyarázó ereje nem különbözik a természetesen honos és a jövevény fajok között. Ezekből az eredményekből az az általános megállapítás tükröződik, hogy a jövevény halak okozhatnak közösségi szintű változásokat, de ezek a változások a közösségszerkezetet leíró állapotjellemzőktől függően eltérő mértékben észlelhetők. Azt, hogy a halegyüttes-szerkezet kialakításában szerepet játszó térbeli, lokális, és táji tényezők jelentőségét miként befolyásolják a jövevény halak, még alig ismerjük. Továbbá azt sem tudjuk pontosan, hogy a lokális és táji tényezők milyen összefüggésben állnak a jövevény halak Balaton vízgyűjtőn való elterjedésével, mennyiben más ez az összefüggés a természetesen honos halfajokkal való összefüggéshez képest. A jövevény halak kontrollálását megcélzó kezelési eljárások csak ezen összefüggések tükrében lehetnek eredményesek.

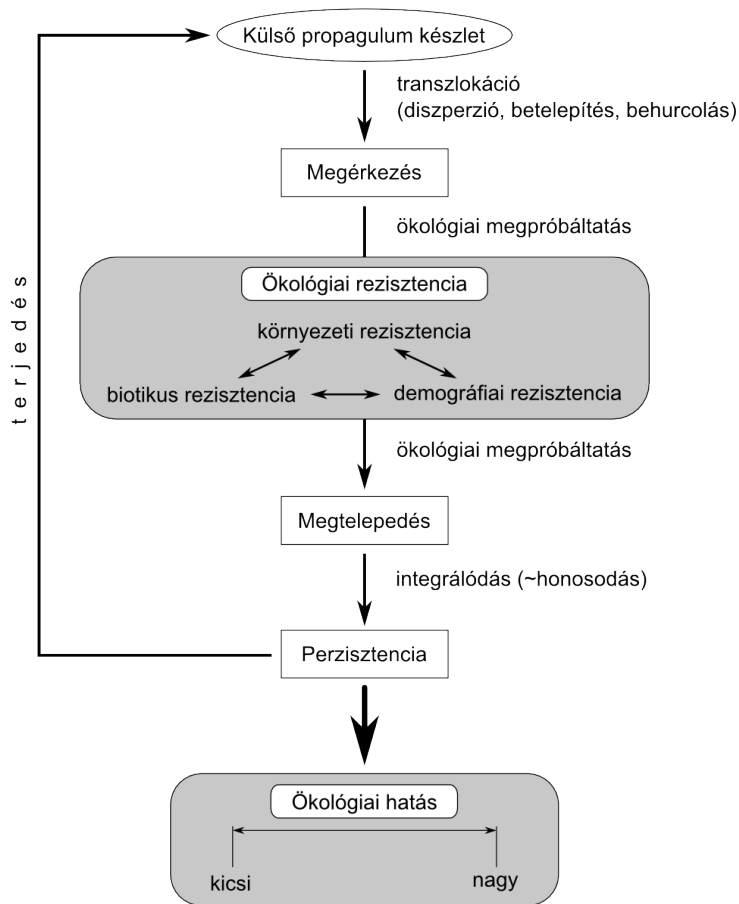
2.4. A biológiai invázió

Az invázióbiológia terminológiájának használatát az alapfogalmak többféle értelmezése jellemezte. A fogalomhasználat egységesítésére irányuló törekvések számos definíciót, ajánlást szültek (pl. Richardson *et al.* 2000; Copp *et al.* 2005; Gozlan *et al.* 2010), de a különböző szakterületek között még ma sem tekinthető teljesen egységesnek e fogalmak használata. A biológiai invázió fogalmának általános, ellentmondásoktól talán leginkább mentes értelmezése, összefonódik az inváziós faj megfogalmazásával: egy adott területen akkor történik biológiai invázió, ha egy jövevény faj elterjedési területe és tömegessége egy bizonyos tér- és időskálán monoton módon növekszik; az ilyen jövevény faj az adott területen inváziós vagy özönfajnak tekintendő (Botta-Dukát *et al.* 2004).

A biológiai invázióhoz vezető események kimenetelét számos tényező befolyásolja, ezért nehéz általánosan érvényes megállapításokat tenni arra vonatkozóan, hogy milyen feltételei vannak az invázió kialakulásának. A biológiai invázió jelentőségének Elton (1958) úttörő könyve után történt felismerését követően, a folyamat megértésére irányuló törekvések kezdetben két, jellemzően független vonalon történtek: a kutatások egy része az inváziós fajok biológiai sajátosságaira (inváziós képesség [*invasiveness*]), míg másik része az előzőlött területek biotikus és abiotikus tulajdonságaira (előzőnölhetőség [*invasibility*]) összpontosított. Az ellentmondó eredmények tükrében azonban világossá vált, hogy a biológiai invázió folyamatát ezekkel a megközelítésekkel nem lehet kellően eredményesen vizsgálni (Lodge 1993; Davis 2009). A biológiai invázió erősen kontextusfüggő: a folyamat lefolyását a potenciális özönfaj és az invázióknak kitett terület ökológiai komplementaritása határozza meg, és döntő szerepe van a folyamaton belüli események időbeli lefolyásának, illetve az érintett területet ért történeti hatásoknak is. Azaz, egy bizonyos faj egy adott időben sikeres özönfajjává válhat egy bizonyos területre kerülve, de egy másik terület ugyanezen fajjal szemben kellő rezisztenciát mutathat. Tehát a biológiai invázió kialakulásának esélyét, az invázió lehetséges hatásait a potenciális inváziós fajok és a veszélyeztetett terület tulajdonságainak együttes szem előtt tartásával lehet csak megalapozottan értékelni (Moyle & Light 1996a; Facon *et al.* 2006; Davis 2009).

Bár az eddig lezajlott inváziós események hatása sokrétű és nehezen jósolható, az esettanulmányok alapján a kutatók a sikeres invázió eseménysorát olyan átfogó fogalmi modellekkel írják le, melyben az egyes fázisok szekvenciálisan követik egymást (Moyle & Light 1996a; Kolar & Lodge 2001; Lockwood *et al.* 2007). E némiképpen egymástól eltérő modellek szintézisével a biológiai invázió a következőképpen írható le. A folyamat első fázisa a jövevényfaj egyedeinek (propagulumoknak)

diszperzió vagy betelepítés, behurcolás útján való *megérkezése* a faj természetes areáján kívül eső, új területre. Az új területre érkezve a jövevény faj egyedeinek megtelepedése csak akkor lehet sikeres, ha képesek helytállni az új környezet ökológiai rezisztenciájával (Elton 1958; Moyle & Light 1996a) szemben. Az ökológiai rezisztencia az abiotikus (életfeltételek minősége) és biotikus (prédák, kompetítorok, predátorok, paraziták és kórokozók) környezeti tényezők, valamint az újonnan érkezett jövevény egyedek demográfiai paraméterei (propagulumok száma, sikeres szaporodás kevés propagulum esetén is: Alle-hatás) által nehezíti a folyamat további lefolyását. Az ökológiai rezisztenciával szemben sikeres propagulumok elég hosszú ideig túlélnek ahhoz, hogy szaporodhassanak, ezzel a folyamat a második, a *megtelepedés* fázisába lép át. Az időben hosszan tartó sikeres szaporodás vezet a harmadik fázishoz, a *perzisztenciához*. A perzisztens (meghonosodott) jövevény stabil önfenntartó állománnyal integrálódott az új terület közösségébe, kisebb-nagyobb mértékű szerkezetbeli, funkcionális, viselkedésbeli változásokat idézve elő abban. A jövevényfaj perzisztens állományaiból a propagulumok terjeszkedés révén ismét új területekre juthatnak, ahol a folyamat szintén végbemehet (1. ábra).



1. ábra. A biológiai invázió folyamatának fogalmi modellje (Moyle & Light 1996a; Kolar & Lodge 2001; Lockwood *et al.* 2007 nyomán szintetizálva).

A sikeres invázió eseménysorában az egyik legkritikusabb az új területre történő megérkezés. Ez nem elsősorban a korábban terjedést korlátozó biogeográfiai barrieren való átjutás módja miatt lényeges, hanem abból a szempontból, hogy a potenciális inváziós fajnak egy megérkezési esemény során mennyi propagulum kerül az új területre, időben milyen gyakoriságúak a megérkezési események, és milyen a propagulumok fiziológiai állapota. E három tényező együtt képezi az ún. propaguláris nyomást (*propagule pressure*) (Lockwood *et al.* 2007). A propaguláris nyomásnak az invázió kialakulásában való jelentőségét tükrözi, hogy mind az inváziós képességnek, mind az előzőnölhetőségnek jó prediktora (Colautti *et al.* 2006). A jövevény faj új területen való megtelepedését nehezítő demográfia-

fiai rezisztenciát (demográfiai sztochaszticitást) az egy megérkezési eseményen belüli propagulumok száma, a környezeti rezisztenciát (környezeti sztochaszticitást) pedig az időben ismétlődő megérkezési események csökkentik. A propaguláris nyomás e két tényezője így egyaránt növeli a megtelepedés valószínűségét (Simberloff 2009). Egységes ökológiai és evolúciós keretrendszerben a sikeres invázió kialakulásának feltételeivel foglalkozó elméleti forráskönyvek, a potenciális inváziós faj és az új terület kapcsolatba kerülése után a környezet (pl. antropogén élőhely-átalakítások), illetve a jövevény faj genetikai (egy új genotípus megjelenése) megváltozását hangsúlyozzák (Facon *et al.* 2006). Időben hosszan tartó propaguláris nyomás mellett mindkét feltétel megvalósulhat.

Egy adott területen az invázió kialakulását közvetett módon a bolygatottság is segítheti. Az élőhelyek antropogén hatásokra történő megváltozása (pl. vízfolyások szabályozása, vízerőművek létesítése) olyan környezeti feltételeket eredményezhet, amelyhez a természetesen honos fajok nincsenek adaptálódva. Ezért az újonnan érkező jövevény fajokkal szemben kompetíciós hátrányba kerülhetnek (Byers 2002; Shea & Chesson 2002), így a biotikus rezisztencia gyengülése növeli a jövevények megtelepedésének valószínűségét.

2.5. Biológiai homogenizáció

A jövevény fajok terjeszkedéséhez kapcsolódó ökológiai hatások egyike a viszonylag nemrégiben felismert biológiai homogenizáció (BH). „A biológiai homogenizáció az a folyamat, mely során két vagy több lokalitás [biótájának] genetikai, taxonómiai vagy funkcionális hasonlósága egy meghatározott időintervallum alatt fajinváziók és -kihalások által növekszik.” (Olden 2008). Ezzel ellentétes folyamat a biológiai differenciáció (BD), amikor a bióták hasonlósága csökken (Olden & Rooney 2006; Olden 2008). Az iménti definícióból kitűnik, hogy a biológiai homogenizáció sokrétű, összetett dolog. A BH különböző komponensei (genetikai, taxonómiai, funkcionális homogenizáció) a valóságban egymástól nem választhatók szét, azonban a témával foglalkozó szakirodalomban a taxonómiai homogenizáció (TH) foglal el vitathatatlanul központi helyet; a TH valamint BH fogalmakat sok esetben egymással felcserélhető módon, szinonimaként használják. Ez részben abból fakad, hogy a BH első, a fogalom jelenleg használt értelmezésnek megfelelő megfogalmazásaiban (McKinney & Lockwood 1999; Rahel 2002; Olden & Poff 2003; Olden & Poff 2004) a bióták genetikai és funkcionális szerkezetét érintő változások explicite nem voltak benne, másrészt abból, hogy a BH taxonómiai komponensének vizsgálata módszertanilag könnyebben megvalósítható, mint a genetikai és a funkcionális homogenizáció vizsgálata.

A BH folyamata globális skálán alapvetően két, antropogén hatásokra végbemenő mechanizmus eredményeként zajlik le. Az egyik az élőhelyek, életfeltételek módosítása, módosulása, ami elősegíti az emberi tevékenységekre nézve intoleráns lokális endemizmusok eltűnését (pl. Miller *et al.* 1989). A másik a globális, interkontinentális kereskedelem és a közvetlen fajbetelepítések, melyek nagymértékben segítik az idegen honos, jövevény fajok terjedését (Vitousek *et al.* 1996; Lockwood 1999; Rahel 2000). Ezek a mechanizmusok a biológiai sokféleség összetett változását idézik elő. Míg a globális taxondiverzitás az antropogén hatások következtében csökken (tényleges fajkihalások), addig a jövevény fajok megjelenése lokális szinten gyakran a taxondiverzitás (α -diverzitás) növekedését okozza. Ezzel a lokális diverzitásnövekedéssel egyidejűleg viszont a helyi bióták egyre hasonlóbbá válnak egymáshoz, azaz csökken a bióták közötti különbségek sokfélesége (β -diverzitás) (Olden & Rooney 2006). A BH folyamata tehát lényegében véve a lokális bióták különböző mértékű egyhangúsodásához vezet. Az ilyen összetett diverzitásváltozásra tankönyvi példa a kaliforniai Clear tó halainak esete (Hunter & Gibbs 2007). A tóban eredetileg 12 halfaj élt, közülük három faj a tó vízrendszerérének endemikus faja volt. A XIX. század végén, majd a XX. század folyamán összesen 16 idegen halfajt telepítettek a tóba, hogy növeljék a fogható fajok változatosságát. Az egyik 1967-ben betelepített faj (*Menidia berillyna*) hamarosan a tó legabundánsabb halává vált, míg a természetesen honos fajok állománya drasztikusan lecsökkent, csak négy faj maradt továbbra is gyakori a tóban. A

betelepítések és az élőhely-átalakítások (duzzasztó építése a tó kifolyójához; mezőgazdasági terület létesítéséhez mocsarak lecsapolása, vízfolyások szabályozása) után a tó két endemikus halfaja (*Pogonichthys ciscooides*, *Gila crassicauda*) végleg eltűnt. Számba véve a változásokat elmondható, hogy a tó halfaunájának lokális fajgazdagsága ugyan 16 fajjal növekedett, így növekedett annak más Egyesült Államokbeli halfaunához való hasonlósága, de a globális fajkészletből két faj kihalt (Miller *et al.* 1989; Hunter & Gibbs 2007).

A BH nem újkeletű jelenség, a földtörténeti múltban zajlott földtani folyamatok és események következtében többször is előfordultak nagy térléptéket felölelő faunakeveredések, pl. a Panama-földszoros kialakulásakor a harmadidőszakban, vagy a tengervíz szintjének visszahúzódása miatt a különféle földhidak létrejöttékor a negyedidőszakban. Azonban a napjainkban végbemenő faunakeveredések okai alapvetően emberi hatásokban gyökereznek. A biogeográfiai barrierék felszámolása (pl. hajózási csatornák építésével) a földtörténeti faunakeveredésekhez képest nagyobb mértékű és sokkal gyorsabb ütemű faunakeveredéseket okoz (Lodge 1993; Olden & Poff 2003), ami a BH napjainkban használatos (konzervációbiológiai kontextusú) értelmezését alapvetően megkülönbözteti a földtörténet során lezajlott természetes biológiai homogenizációs folyamatoktól.

A BH folyamatának egyik jellemzője, hogy egy adott regionális fajkészletből és meghatározott jövevény fajokból kiindulva, két időpont között lezajló fajkészletbeli változások attól függően vezethetnek hasonlóság növekedéséhez (homogenizáció) vagy csökkenéshez (differenciáció), hogy a folyamat során konkrétan mely természetesen honos fajok tűnnek el és jövevény fajok jelennek meg a lokális fajkészletekben (Olden & Rooney 2006; Olden 2008). A konkrét fajeltűnések és -megjelenések a véletlentől és a potenciális interspecifikus hatásoktól is függenek. Ezért még a kiindulási fajkészlet és a jövevény fajok ismeretében is nehéz megjósolni, hogy a jövevény fajok regionális fajkészletbe való belépését követően milyen irányú változások várhatóak.

Édesvízi halfaunák TH / TD-ját már több tanulmány is vizsgálta, főként Észak-Amerikában (Radomski & Goeman 1995; Rahel 2000; Walters *et al.* 2003; Taylor 2004; Marchetti *et al.* 2006; Leprieur *et al.* 2008; Villéger *et al.* 2011; Hermoso *et al.* 2012). Az eredmények többsége a faunák összetételének különböző mértékű homogenizációjáról számol be, differenciációt kevesebb esetben mutattak ki (pl. Taylor 2004; Marchetti *et al.* 2006). A taxonómiai hasonlóság átlagos növekedését a fajeltűnésekkel szemben elsősorban a betelepített fajok okozzák (Radomski & Goeman 1995; Rahel 2000; Villéger *et al.* 2011:18005). Az eddigi vizsgálatok eredményei egyúttal arra is felhívják a figyelmet, hogy a taxonösszetétel változásának iránya és mértéke függ a térléptéktől. Például, a kanadai Brit Kolumbiában a halfauna nyolc ökorégió közötti hasonlóságának átlagos változása 3,5%-os differenciálódást, míg 13 tartomány között (beleértve Brit Kolumbiát is) 1,2%-os (Taylor 2004), az Amerikai Egyesült Államok 48 állama között, pedig 7,2%-os (Rahel 2000) homogenizációt mutatott az európai telepések megjelenése előtti és a jelenlegi állapot összevetésében.

Az eddigi vizsgálatok azonban jellemzően irodalmi forrásokból, internetes adatbázisokból összeállított adatokon alapultak, hosszú időablakot (általában > 100 év) és nagy térbeli kiterjedést (*spatial extent*, *sensu* Legendre & Legendre [1998]) íveltek át. Kisvízfolyások halfaunájának BH / BD-ja kevésbé kutatott; néhány tanulmány elsősorban az élőhelyváltozással összefüggésben vizsgálta a hal-együttesek hasonlóságának megváltozását (pl. Walters *et al.* 2003; Buisson & Grenouillet 2009), mások az élőhely-degradációnak és a jövevény fajoknak a szerepét tanulmányozták a hasonlóság-változásban (Hermoso *et al.* 2012). Hitt & Roberts (2012) szintén a hasonlóság-változás irányának (homogenizáció *vs.* differenciáció) a vizsgálat térléptékétől való függését tapasztalta. A BH nagy téridő léptékű vizsgálatainak eredményei nem általánosíthatók a kis és közepes skálákon zajló folyamatokra. Kisebb téridő léptéken az ökológiai folyamatok gyorsabban zajlanak, és nem tudjuk vajon a pataki halegyüttesekben kis léptéken végbemenő hasonlósági változások milyen mértékűek, és időben mennyire perzisztensek.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Vizsgálati terület – a Balaton vízgyűjtőjének általános jellemzői

A Balaton Közép-Európa legnagyobb természetes sekély tava. A tó teljes vízgyűjtő területe (5775 km², melyből a Balaton felülete 594 km² [Virág 1998]) három fő részvízgyűjtőre tagolódik: az északi, a déli részvízgyűjtőre, és a Zala vízgyűjtőjére. A teljes vízgyűjtő domborzata jellemzően dombsági (legmagasabb pont Badacsony, 437 m [Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság 2010]), nagyobb sík területek a Zala vízgyűjtő déli részén, illetve a déli fő részvízgyűjtőn találhatóak. A vízgyűjtő állandó vízhozammal rendelkező vízfolyásai közül a zalai fő részvízgyűjtőn és egyben a teljes Balaton vízgyűjtőn a Zala folyó a legjelentősebb, ami Óriszentpéter felett középhegységi, lentebb döntő részben dombvidéki jelleget mutat. Nagyobb mellékvízfolyásai jobb oldalon a Felső-Válicska és a Szévíz, bal oldalon a Sárvíz; vízgyűjtőjének déli részén a Zala-Somogy-határárok és a Marót-völgyi-csatorna. Az északi fő részvízgyűjtő jelentősebb vízfolyásai az Eger-víz, a Tapolca-, a Viszlói- és a Lesence-patak. A déli fő részvízgyűjtő számottevő vízfolyásai jellemzően délről észak felé futnak. Ezek a közvetlenül Balatonba torkolló Büdös-gáti-víz, Tetves-patak, Pogány-völgyi-vízfolyás, és a Nyugati-övcatornába torkolló Koroknai-vízfolyás. A déli fő részvízgyűjtő vízfolyásai leginkább alacsony, vagy igen alacsony esésű, síkvidéki jellegű vízfolyások. A Balaton vize a Siófoknál levő zsilippel szabályozott módon folyik le a Sió csatornán keresztül a Dunába.

A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaira általánosan jellemző, hogy jelenlegi állapotuk erős antropogén hatásokat tükröz. Az északi fő részvízgyűjtő földtani környezete karsztképződményekben gazdag, és a XX. század második felében végzett bauxitbányászat miatt éveken keresztül szivattyúztak karsztvizet a Viszlói-patakba. A szivattyúzás biztosította vízbőség pisztrángnevelő telepek (Ódörögd) üzemeltetését is lehetővé tette. A szivattyúzás miatt a térség karsztvízkészlete jelentősen sérült, több északi oldali vízfolyás vízhozama csökkent, illetve időszakosan elapadt. A Tapolcai-medence patakjainak vízrendszere mesterséges keresztcsatornákon való vízkormányzás révén helyenként jelenleg is összeköttetésben áll. A Balaton vízgyűjtőn közvetlenül a vízfolyásokon és azoktól távolabb is számos tározó, halastó, illetve halastórendszer található elszórtan (pl. a Szévízen, Zala-Somogy-határáron, Marót-völgyi-csatornán, Eger-vízen, Tetves-patakon, Pogány-völgyi-vízfolyáson), melyekben a gazdaságilag hasznosított halfajok mellett jövevény halfajok is megtalálhatók. Több vízfolyás hosszszelvényének nagyobb része szabályozott, oldalgáták között fut, medrük helyenként erősen bevágódott.

A Balaton vízgyűjtőjén élő népesség kb. 364 000 fő, a népsűrűség 63,2 fő/km². A települések többsége kevés helyi lakosságból álló kistelepülés (Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság 2010). A CORINE CLC50 tájborítási adatbázis (Földmérési és Távérzékelési Intézet, Budapest) adatai szerint a domináns tájhasználati forma a mezőgazdasági hasznosítás (nagyobb részt szántó, kisebb részt szőlő és gyümölcsös, illetve egyes mezőgazdasági hasznosítás), ami a teljes vízgyűjtő területének mintegy 40%-át teszi ki. Az erdőterületek (28%), és a rétek, legelők (12%) szintén jellemző tájhasznosítási formák. A tájborítás 14%-át az állóvizek, vízfolyások és vizes élőhelyek alkotják; a lakott területek aránya 6% (Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság 2010).

3.2. A minta reprezentativitásának vizsgálata

3.2.1. Adatgyűjtés

A minta reprezentativitásának vizsgálatához hét kisvízfolyás középső és alsó szakaszán, összesen nyolc mintavételi helyszínen gyűjtöttünk adatokat, 2008 áprilisában. A mintavételi szakaszok átlagos víztükör szélessége $3,6 (\pm 0,8 \text{ SD})$ m, átlagos mélysége $0,42 (\pm 0,11 \text{ SD})$ m, átlagos pH-ja $8,16 (\pm 0,22 \text{ SD})$, átlagos vezetőképessége pedig $773 (\pm 85 \text{ SD}) \mu\text{S cm}^{-1}$ volt (M2).

Minden mintavételi helyen egy 200 m hosszúságú mintavételi szakaszt 10 db, egyenként 20 m hosszúságú alszakaszra (mintavételi egységre) osztottunk. A mintavétel az alvízi végen levő mintavételi egység mintázásával kezdődött: először a mintavételi egységet apró szemű (2 mm szembőségű) hálóval lerekesztettük. A háló alinja lánccal volt lesúlyozva, hogy minél tökéletesebben felfeküdjön a meder aljára. A rekesztés után az elektromos mintavételi eszközt (Hans-Grassl IG200/2B, PDC, 50–100 Hz, 350–650 V, max. 10 kW) üzemeltető személy áramlással szemben gázolva végigpásztázta a lekerített mederszakaszt, és összegyűjtötte az elkábult halakat. A menekülő, vagy észre nem vett halakat egy segédzákos merítőhálóval gyűjtötte. A kifogott halakat átmenetileg műanyag kádakban tároltuk, és a mintavételi egység mintázásának végeztével faji szinten azonosítottuk, és összeszámoltuk őket. Az adatok feljegyzését követően a halakat a mintavételi egység alatt engedték vissza a patakba. Ez eredményezte az *egyszeri mintavétellel* gyűjtött minta adatait. Kb. 15 perc elteltével, mikor a víz átlátszósága visszaállt a kiindulási állapotra, a mintavételi egységet az imént leírt módon újra mintáztuk. Ez az *ismételt mintavétel* adatait eredményezte. A ismételt mintavétel után az egész eljárást, kezdve a lerekesztéssel, a szomszédos felvízi mintavételi egységen is elvégeztük, és addig folytattuk, míg végül mind a tíz mintavételi egység két egymást követő mintavétele meg nem történt. A mintavételi egységek *kétszeri mintavételi* adatai az egyszeri és az ismételt mintavétel adatainak kumulatív összevonásával álltak elő. Felhívjuk az Olvasó figyelmét arra, hogy a terepi adatgyűjtés jellegéből adódóan ebben a vizsgálatban a mintavételi ráfordítás a mintázott patakszakasz hosszával, vagy a mintavételi egységek számával (mintanagyság) történő kifejezése egyenértékű.

3.2.2. Adatelemzés

A reprezentativitás vizsgálatához fajtelitődési görbéket, és két hasonlóságon alapuló megközelítést (becslés megbízhatósága és pontossága; autoszimilitás) alkalmaztunk. Az elemzéseket külön-külön végeztük az egyszeri és a kétszeri mintavétel adataival.

3.2.2.1. Fajtelitődési görbék

A mintázott patakszakasz-hossz egyszeri és kétszeri mintavétele mellett várható fajszámokat, illetve adott mintavételi helyen a fajgazdagság feltártságára vonatkozó mintavételi hatékonyságot mintavételi egység alapú fajtelitődési görbék (*sample-based rarefaction curve analysis*) alapján értékeltük (Goteli & Colwell 2001). A mintavételi egység alapú fajtelitődési görbék a mintavételi egységek random sorrendű kumulatív összevonásakor a várható fajszámot és annak szórását írják le az összevonásra került mintavételi egységek számának függvényében.¹ A görbéket analitikus (egzakt) módszerrel (Ugland *et al.* 2003; Colwell *et al.* 2004) szerkesztettük meg, minden mintavételi helyre külön-külön. A várható fajszámok szórásának számítása momentum-alapú becsléssel történt, amelyben az adott mintavételi helyen a maximális ráfordítással (200 m kétszeri mintavétele) kimutatott fajszám volt a viszonyítási alap (Oksanen *et al.* 2010).

¹ Mivel az összevont mintavételi egységek száma csak pozitív egész szám lehet, a fajtelitődési függvények nem folytonosak, így a függvény grafikonja valójában nem görbe, hanem diszkrét pontok halmaza. Azonban mind a hazai, mind az angol nyelvű szakirodalomban elfogadott a „görbe” kifejezés használata.

3.2.2.2. Becslés megbízhatósága és pontossága

A közösségszerkezeti jellemzők becslésének megbízhatóságát a 200 m-es mintavételi szakasz kétszeri mintázásával (alkalmazott maximális ráfordítás) nyert teljes mintához (referencia minta) viszonyítva vizsgáltuk. Először mintavételi helyenként külön-külön visszatevés nélküli random mintavételezéssel a mintavételi egységekből 2000 db $n = 1, 2, \dots, 10$ db mintavételi egységet tartalmazó mintát kombináltunk, és meghatároztuk a minták és a teljes minta (referencia) közötti ökológiai hasonlóságot. A hasonlóságot a fajszám esetén az aktuális és a teljes minta fajszámának arányával (Ruzicka index), a fajkészlet esetén a Jaccard indexszel, a relatív abundancia esetén a Bray-Curtis indexszel mértük (Podani 1997; Legendre & Legendre 1998). Ezt követően minden mintanagyság ($n = 1, 2, \dots, 10$) mellett kiszámítottuk az adott helyre becsült 2000 minta hasonlóságainak átlagából azok nyolc mintavételi hely közötti átlagát (referenciához képesti megbízhatóság) és szórását.

A közösségszerkezeti jellemzők becslésének pontosságát a nyolc mintavételi hely referencia mintához képesti ökológiai hasonlóságának átlagából és szórásból (ld. az előző bekezdést) képzett variációs koefficienssel ($CV\% = SD/\bar{x} \times 100$) számszerűsítettük.

3.2.2.3. Autoszimilaritás

A minta Cao *et al.* (2001, 2002) által értelmezett reprezentativitásának vizsgálatához először minden mintavételi helyen visszatevés nélküli random mintavétellel kiválasztottunk $k = 2, 4, 6, 8, 10$ db mintavételi egységet. Azután a kiválasztott mintavételi egységeket random módon két db, egyenként $k/2$ mintavételi egységet tartalmazó csoportra osztottuk. A mintavételi egységek adatait csoportokon belül összevonva, a két csoportból két darab, egyenként $n = 1, 2, 3, 4, 5$ mintavételi egységet tartalmazó mintát képeztünk (ez megfelel két darab független 20, 40, 60, 80, 100 m-es patakszakasz mintázásának). Majd kiszámítottuk a két független minta közötti ökológiai hasonlóságot (autoszimilaritás), amihez a fajszám esetén a kisebb fajszámú minta fajszámának és a nagyobb fajszámú minta fajszámának hányadosát (Ruzicka index [Podani 1997]), a fajkészlet esetén a Jaccard, a relatív abundancia esetén pedig a Bray-Curtis indexet használtuk. A random mintavételezési ciklusok száma 2000 volt. Végül az $n = 1, 2, 3, 4, 5$ méretű mintanagyságok mellett kiszámított autoszimilaritások nyolc mintavételi hely közötti átlagának és szórásának számításával becsültük a 20, 40, 80, 100 m mintavételi hossz mellett várható mintareprezentativitást.

3.3. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaununája

3.3.1. Adatgyűjtés

A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunisztikai vizsgálatát 2006 és 2010 között 43 vízfolyáson, összesen 94 mintavételi helyen végeztük (M3). A 2006-os és 2007-es években a potenciális mintavételi helyeket turistatérképek és területbejárás alapján választottuk ki, a megközelíthetőség függvényében. A halállomány mintázásához mind a faunisztikai, mind az egyéb szempontú vizsgálatok felméréseihez elektromos mintavételi eszközt (Hans-Grassl IG200/2B, PDC, 50–100 Hz, 350–650 V, max. 10 kW) használtunk. Ha a mintázásra kijelölt vízfolyásszakasz gázolásra alkalmas volt, akkor a mintavétel a folyásiránnyal szemben gázolva történt, a gázolhatóságtól (növényzet és lágy üledék vastagsága) függően 150 m, de legalább 100 m hosszán. A halakat a mintavételi eszközt üzemeltető személy és egy, esetenként két segédszákos gyűjtötte össze. A túlzott mélység (> kb. 80 cm) miatt gázolásra alkalmatlan szakaszokon a mintavételt gumicsónakból végeztük. A csónakban levő kétfős személyzet közül az egyik kormányzott, illetve a mintavételi eszközt üzemeltette, a másik személy a halakat gyűjtötte; a mintavétel a folyásirány szerint a víztükör szélességétől függően 200–300 m volt. Az előkerült halakat a helyszínen azonosítottuk, majd visszaengedtük őket a vízbe.

3.3.2. Adatértékelés

Vizsgálatainkban azokat a halfajokat tekintettük jövevénynek, melyek Balaton vízgyűjtőn való jelenléte szándékos vagy véletlen, közvetlen, illetve közvetett emberi közreműködéshez kapcsolható. A jövevény fajok mellett a hazai jogszabályi védelem alatt álló halfajokat is számba vettük. A halfajok védettségi státuszát (védett, illetve fokozottan védett) a 13/2001. (V.9.) KöM rendelet 2. és 4. számú melléklete szerint vettük figyelembe. A halfajok tudományos nevét a Fish Base on-line ichthyológiai adatbázisban (<http://www.fishbase.org>) megadott érvényes formának megfelelően használtuk.

3.4. Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban

3.4.1. Adatgyűjtés – A hároméves adatsor

A 2006. és 2007. években felmért mintavételi helyek közül, a terepi tapasztalatok alapján kiszűrtük a halállománnyal rendelkező, megfelelően gázolható mintavételi szakaszokat, melyeket 2008–2010. között évenként háromszori gyakorisággal monitoroztunk a halállomány változásának nyomon követése céljából. Ez a szezonális ütemezésű monitorozás 40 mintavételi helyet érintett (M3). A mintavételi helyeken a halállományt 150 m hosszúságú patakszakasz mentén, az áramlással szemben cikk-cakk alakban haladva, egyszeri gázolásos módszerrel elektromos mintavevővel (Hans-Grassl IG200/2B) mintáztuk. Az elkábított halakat a szélesebb (> kb. 4 m), illetve a sebes sodrású mintavételi szakaszokon egy segédszakos segített összegyűjteni. A halakat a helyszínen történt azonosításuk és megszámlálásuk után a gyűjtés helyén visszaengedtük élőhelyükre.

A mintavételi helyeket jellemző környezeti adottságokat olyan 11 tájléptékű, és 20 lokális, vízfolyásszakasz szintű változóval jellemeztük (M4), melyek más vízgyűjtőkön (pl. Wang *et al.* 2003; Hoeninghaus *et al.* 2007) a halegyüttesekre nézve befolyásoló hatásúnak bizonyultak. A halállomány mintázását követően a mintavételi helyeken a lokális környezeti változók közül a víztükör szélességét a patak medrére merőlegesen kihelyezett, az élőhelyi változatosságtól függően 6–15 db transzekt mentén mérőszalaggal mértük. A vízmélységet és a vízáramlási sebességet a transzekt mentén a szélességtől függően 3–6 db, egymástól egyenletes távolságra lévő ponton mérőrudas vízsebességmérővel (Global Water FP101 modell) mértük. A transzektpontokon az aljzatkomponens jellegét (iszap, iszapos-homok, homok, kavics stb., ld. M4) vizuálisan becsültük, majd az egyes komponensek gyakoriságát az adott szakasz összes transzektpontjának arányként százalékosan fejeztük ki. A pH-t, vezetőképességet, oxigéntartalmat a halak mintázása előtt hordozható kéziműszerrel (OAKTON Waterproof PCD 650), a nitrogénformák és a foszfát koncentrációját pedig terepi kittel (VISCOLOR ECO), fotometrián mértük. A táji környezeti változók közül a mintavételi helyek vízgyűjtőn belüli pozícióját azok tengerszint feletti magasságával (Garmin 76 cx GPS vevő), a vízfolyás forrásától és torkolatától mért vízfolyásmenti távolságával írtuk le. A tavak területe változó azoknak a tavaknak az összterülete, melyek a mintavételi hely patakszegmensének (*sensu* Frissell *et al.* [1986]) vízgyűjtő területén található. A tájborítási változókat a mintavételi hely feletti vízgyűjtőn levő százalékos arányukkal fejeztük ki. A tájborítási információkat a CORINE 2000 adatbázisból (CLC2000, European Environmental Agency, <http://www.eea.europa.eu>) gyűjtöttük ki.

Az értekezés további részében a 40 mintavételi hely három éven keresztül történt monitorozásával gyűjtött adatsorra *hároméves adatsor* néven fogunk hivatkozni.

3.4.2. Adatelemzés

Egy fajegyüttes kompozíciós szerkezete alapvetően a jelenlévő fajok előfordulási gyakoriságával és tömegességével jellemezhető. Az egyes halfajok fajegyüttesen belüli gyakorisági viszonyait kiindulásképpen a fajoknak az átlagolt és a legközelebbi felső egész számra kerekített hároméves adatsoron belüli térbeli előfordulási gyakoriságai és tömegességei szerinti elrendezésével vizsgáltuk, hogy általános betekintést nyerjünk a halegyüttes Balaton-vízgyűjtőszintű kompozíciós szerkezetébe. Az értekezés további részében ezzel az átlagolási eljárással készített adatsorra *átlagolt hároméves adatsor* néven fogunk hivatkozni.

A fajok előfordulási gyakoriságának, illetve tömegességének eloszlása önmagában nem informál arról, hogy időben mennyire változik egy halfajnak a fajegyüttesen belüli kompozíciós helyzete. Ezért a fajok előfordulási gyakorisági és tömegességi rangjából egy egységes gyakorisági indexet képeztünk, majd a hároméves adatsor kilenc felmérésének adatait felhasználva megvizsgáltuk, hogy az index mekkora ingadozást mutat az egyes felmérések között. Az index felmérések közti átlaga és szórása megmutatja, hogy milyen mértékű, illetve mennyire változékony a fajok általános gyakorisága a kompozíciós szerkezetben.

Az egységes gyakorisági indexet (a továbbiakban rangalapú gyakorisági index – RGyI) a következő formula szerint számítottuk:

$$RGyI_{ij} = \frac{ro_{ij} \times ra_{ij}}{S_i^2} \times 100.$$

$RGyI_{ij}$ a j -dik faj i -dik felmérésre vonatkozó rangalapú gyakorisági indexének értéke; ro_{ij} és ra_{ij} a j -dik faj térbeli előfordulási, illetve tömegességi rangja az i -dik felmérésben. A rangok az előfordulási gyakoriság, illetve tömegesség növekedésével növekedtek, tehát az $ro = 1$ -es rangot a legkevesebb helyen előfordult, illetve az $ra = 1$ -es rangot a legkisebb egyedszámban jelenlévő faj kapta. S_i az i -dik felmérésben előfordult fajok száma. A mintában levő legnagyobb előfordulási gyakoriságra, illetve legnagyobb abundanciára vonatkozó kapcsolt rangok hiányában, az ro_{ij} és ra_{ij} rangok lehetséges maximuma éppen S_i -vel egyenlő. Az S_i -vel való standardizálás teszi lehetővé a különböző fajszerű felmérések adatainak összehasonlítását. Az RGyI értéke $[0, 100]$ intervallumba eső értéket vehet fel, melyhez a faj előfordulása és tömegessége egyforma súllyal járul hozzá. Ha $RGyI = 100$, az azt jelenti, hogy az adott halfaj a felmérés minden mintavételi helyén előfordult, és a mintában levő összes faj közül a legabundánsabb volt.

A fajok általános gyakoriságát a kilenc felmérés közötti RGyI indexek átlagának (\bar{x}_{RGyI}) és szórásának (SD_{RGyI}) eloszlásai alapján a következő kategóriákkal, illetve azok kombinációival jellemeztük:

- igen ritka gyakoriságú fajok: $\bar{x}_{RGyI} < Q1.\bar{x}_{RGyI}$,
- ritka gyakoriságú fajok: $Q1.\bar{x}_{RGyI} \leq \bar{x}_{RGyI} < Q2.\bar{x}_{RGyI}$,
- közepesen gyakori fajok: $Q2.\bar{x}_{RGyI} \leq \bar{x}_{RGyI} < Q3.\bar{x}_{RGyI}$,
- gyakori fajok: $\bar{x}_{RGyI} \geq Q3.\bar{x}_{RGyI}$;
- igen stabil gyakoriságú fajok: $SD_{RGyI} < Q1.SD_{RGyI}$,
- stabil gyakoriságú fajok: $Q1.SD_{RGyI} \leq SD_{RGyI} < Q2.SD_{RGyI}$,
- változó gyakoriságú fajok: $Q2.SD_{RGyI} \leq SD_{RGyI} < Q3.SD_{RGyI}$,
- igen változó gyakoriságú fajok: $SD_{RGyI} \geq Q3.SD_{RGyI}$.

Ahol $Q1.\bar{x}_{RGyI}$, $Q2.\bar{x}_{RGyI}$, $Q3.\bar{x}_{RGyI}$ a fajok kilenc felmérés között számított átlagos RGyI értékeinek (\bar{x}_{RGyI}) eloszlásában az első, második és harmadik kvartilisek. Hasonlóképpen, $Q1.SD_{RGyI}$, $Q2.SD_{RGyI}$, $Q3.SD_{RGyI}$ a fajok kilenc felmérés között kiszámolt RGyI szórásértékeinek (SD_{RGyI}) eloszlásában az első, a második és a harmadik kvartilisek.

3.5. Lokális, tájleptékű és térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentősége

3.5.1. Adatgyűjtés

Ehhez a vizsgálathoz a hároméves adatsort, és az átlagolt hároméves adatsort használtuk. A hároméves adatsor összeállításának leírása az értekezés 3.4.1., az átlagolási eljárás pedig a 3.4.2. fejezetében olvasható.

3.5.2. Adatelemzés

A különböző térléptéken ható környezeti, és a mintavételi helyek patakhalózaton belüli topológiai leíró térbeli magyarázóváltozó-csoportok relatív mintázatléíró hatékonyságát két közösségi szinten vizsgáltuk. Az elemzéseket elvégeztük a természetesen honos (natív) és jövevény halfajokat is tartalmazó teljes halegyüttessel, és a jövevény halfajok kizárása után, a csak természetesen honos halfajokból álló (natív) halegyüttessel is. A két közösségi szinten kapott eredmények összevetésével értékeltük a jövevény halaknak a változócsoportok mintázatléíró hatékonyságára gyakorolt befolyását.

Mindkét közösségi szinten (teljes halegyüttes vs. natív halegyüttes) először külön-külön elemeztük a hároméves haladat-sor kilenc felmérését, hogy képet kapjunk az egyes változócsoportok mintázatléíró erejének időbeli változatosságáról. Ezt követően az elemzést szintén mindkét közösségi szinten az átlagolt hároméves adatsorral is elvégeztük, ami a változócsoportok jellegzetes mintázatléíró hatékonyságát tükrözte.

Az adatelemzés előkészítő szakaszában kizártuk az extrém ritka fajokat, megszerkesztettük a térbeli változók csoportját, transzformáltuk és kollinearításra szűrtük a környezeti változókat, majd az egyes változócsoportokból kiszelektáltuk a haladatokkal statisztikailag szignifikáns kapcsolatban levő releváns változókat. A fő adatelemzésben a kiszelektált térbeli és környezeti változók csoportjaival variancia-partícionálást végeztünk.

3.5.2.1. Az extrém ritka fajok kizárása

Az adatelemzés kezdetén kizártuk az elemzésből a kis varianciájú, extrém ritka fajokat, hogy méréseljűk a ritka fajok befolyásoló hatását a többváltozós elemzésekben (Podani 1997; Legendre & Legendre 1998). Extrém ritka fajoknak tekintettük azokat, melyeknek a hároméves adatsorbéli relatív abundanciája kisebb volt, mint 0,1%.

3.5.2.2. A térbeli változók csoportja

A mintavételi helyek topológiáját leíró térbeli változók megszerkesztéséhez a Moran-féle sajátvektor-térkép módszert (*Moran's Eigenvector Maps* – MEM) alkalmaztuk (Dray *et al.* 2006), ami lehetővé teszi az adatok változatos skálákon jelenlévő térbeli struktúráinak a modellezését. A MEM változók megszerkesztésének első lépéseként elkészítettük a mintavételi helyek páronkénti távolságmátrixát. A távolságokat a vízfolyások mentén, 0.1 km-es pontossággal térinformatikai környezetben

(Quantum GIS Development Team 2010) mértük le. A második lépésben a helyek közötti páronkénti távolságokból a következő súlyokat képeztük:

$$S_{ij} = 1 - \left(\frac{D_{ij}}{\max(D_{ij})} \right),$$

ahol S_{ij} az i és j mintavételi hely közötti kapcsolat súlya; D_{ij} az i és j mintavételi hely patak-hálózat mentén mért távolsága; $\max(D_{ij})$ a távolságmátrix maximum értéke. A súlyokat tartalmazó, ún. súlyozó mátrix (SM), így standardizált formában fejezte ki a mintavételi helyek közti lehetséges ökológiai kapcsolatok intenzitását. Harmadik lépésként egy bináris négyzetes mátrixban, az ún. kapcsolsági mátrixban (KM), kódoltuk le a mintavételi helyek térbeli szomszédsági viszonyait. Két mintavételi helyet akkor tekintettünk térben szomszédosnak, ha azok azonos vízfolyáson közvetlenül egymás mellett helyezkedtek el. Ezeket a kapcsolsági mátrixban 1-esel, a térben nem szomszédos helypárokat pedig 0-val kódoltuk. A negyedik lépésben az SM és a KM mátrixok elemenkénti (Hadamard) szorzatával létrehoztuk a súlyozott kapcsolsági mátrixot (SKM), ami a mintavételi helyek térbeli viszonyait mind a térbeli kapcsolság ténye, mind a fennálló kapcsolat erőssége szempontjából egyetlen mátrix formájában reprezentálta. Végül az SKM mátrixot sajátérték elemzésnek vetettük alá, és az ebből származó pozitív sajátértékű sajátvektorokat használtuk térbeli magyarázó változóként (MEM változók) az elemzéseinkben (Dray *et al.* 2006).

3.5.2.3. A környezeti változók csoportja

A környezeti változók közül csak azokat a potenciálisan releváns változókat vontuk be az elemzésekbe, melyek más hasonló vizsgálatok (pl. Wang *et al.* 2003; Hoeninghaus *et al.* 2007) eredményei szerint számottevő jelentőségűek voltak a halegyüttesek eloszlásának leírásában. Ez alapján 11 táji és 20 lokális környezeti változó került be az elemzésbe (ld. M4). A környezeti változókból az adatok kilenc felmérés közötti átlagolásával egy egységes környezeti adattáblát készítettünk. Ennek az egységes használatnak részben az volt az oka, hogy változóink többsége (a 11 táji változó; lokális változók közül a hét aljzatkomponens) – a vizsgálatunk teljes időtartamára vonatkozóan – időben állandó jellemzői voltak a mintavételi helyeknek, másrészt a lokális változók közül többnek is voltak hiányzó értékei az egyedi felmérések adataiban. A mintavételi helyek időbeli változatosságát az egyes felmérésekkor mért átlagos víztükörszélesség, átlagos vízmélység és átlagos vízáramlási sebesség változók kilenc felmérés közötti variációs koefficienseivel (CV%) jellemeztük, mert a patakok élőhelyi tulajdonságainak legdinamikusabb tényezői a vízhozam-ingadozással kapcsolatosak (Poff *et al.* 1997).

A környezeti változókat transzformáltuk, hogy eloszlásukat közelítsük a normál eloszláshoz (Podani 1997) (M4). Mivel egy mintavételi helyen (Széplaki-patak, Mikosszéplak) a lakott terület (%) táji változónak az értéke extrém kiugró volt (az eloszlás felső kvartiliséből való távolsága 24,9-szer volt nagyobb, mint az eloszlás interkvartilis tartománya), és ezen az alkalmazott transzformáció sem változtatott lényegesen, az érintett mintavételi helyet kizártuk, és így a további elemzések 39 mintavételi hely adataival történtek.

A lineáris modellekben az egymással erősen korreláló, azaz kollineáris magyarázó változók megnehezítik az egyes magyarázó változók függő változóval való kapcsolatának vizsgálatát (Legendre & Legendre 1998; Reiczigel *et al.* 2007), többváltozós lineáris elemzésekben a nagyszámú magyarázó változók közül a lényeges magyarázó változók azonosítását (Blanchet *et al.* 2008). A túlzottan kollineáris környezeti magyarázó változók kiszűrését a transzformált változók korrelációs elemzésével végeztük. A problémás változókat szakmai megfontolások és a változók variancia inflációs faktorának (Cropper 1984; Reiczigel *et al.* 2007) figyelembevétel alapján zártuk ki. A cél az volt, hogy a változók között ne maradjon olyan, amelynek egy másik változóval való Pearson-féle korrelációs együtthatója nagyobb, mint $|0,7|$.

3.5.2.4. A releváns változók kiválogatása

A térbeli változók, és a kollinearitás kiszűrése után fennmaradt potenciálisan releváns környezeti változók csoportjaiból *forward selection* eljárással (Blanchet *et al.* 2008) válogattuk ki a halegyüttes-szerkezetre nézve ténylegesen releváns változókat. A szelekciót külön-külön végeztük a térbeli, a táji és lokális változók csoportjaiból. Az eljárás az egyes magyarázó változókat egyenként lépteti be egy redundanciaanalízis-modellbe (ld. a következő fejezetet), és egy randomizációs teszttel megvizsgálja, hogy ennek hatására hogyan változik meg a modell által magyarázott variancia nagysága. Vizsgálatainkban azokat a változókat tekintettük ténylegesen relevánsnak, melyeknél a randomizációs teszt p értéke kisebb, vagy egyenlő volt 0,05-nél.

A *forward selection* előtt minden változócsoporthal egy-egy ún. globális tesztet végeztünk. Ez a randomizációs teszt egy olyan redundanciaanalízis-modellen alapul, amely egy adott változócsoporthal minden egyes változót tartalmaz. A globális teszttel azt vizsgáltuk, hogy az adott változócsoporthal van-e hatása a haladatokat tartalmazó függőváltozókra. Amennyiben a globális teszt eredménye nem szignifikáns, az érintett változócsoporthal nincs számottevő hatása a közösségszerkezetre, ezért nincs értelme bevonni a variancia-partícionálásba (Blanchet *et al.* 2008).

A randomizációs tesztekben a randomizációs ciklusok száma 25 000 volt.

3.5.2.5. A releváns változók egymás közötti kapcsolatai

A változók kiválogatása után standardizált főkomponens elemzést (PCA) végeztünk a kiszelektált térbeli, táji, és lokális környezeti változókkal, hogy megismerjük az ökológiai szerkezetet leíró változók egymás közötti viszonyát, különösen a térbeli változók környezeti változók kapcsolatát.

3.5.2.6. Variancia-partícionálás

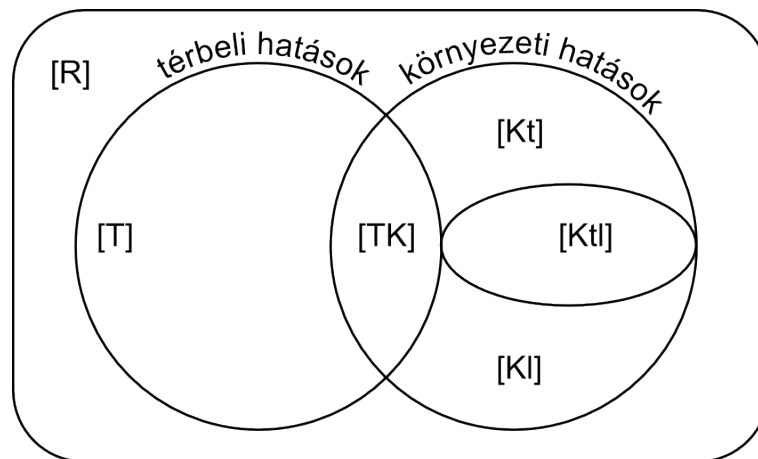
A variancia-partícionálást Borcard *et al.* (1992) vezette be a többváltozós ökológiai adatelemzés módszertanába. A módszer lényege, hogy kanonikus ordinációk alkalmazásával a fajok adatmátrixának varianciája additívan komponensekre bontható. Például, a rendelkezésre álló környezeti és térbeli változók esetén, egy közösségi mátrix teljes varianciája felosztható tisztán környezeti változókkal, tisztán térbeli változókkal, környezeti és térbeli változókkal közösen, valamint nem magyarázott (reziduális) varianciafrakciókra. Ez alapján megbecsülhető, hogy a különböző változócsoporthal milyen mértékben képesek megmagyarázni a fajegyüttesek ökológiai szerkezetét és értékelhetővé válik a mintázatléíró hatékonyságuk egymáshoz viszonyított jelentősége is.

Az előzetesen kiszelektált releváns térbeli, táji és lokális környezeti változókkal végzett variancia-partícionálást az R *vegan* (Oksanen *et al.* 2010) csomagjának *varpart* függvényével hajtottuk végre, amely a módszer Peres-Neto *et al.* (2006) által javított változatának redundancia analízisét (RDA) használó implementációja. A kanonikus ordinációs módszerek közé tartozó RDA-ban az objektumok (mintavételi helyek) függő változók (fajok) szerinti ordinációjának ordinációs tengelyei a magyarázó változók (pl. környezeti változók) olyan lineáris kombinációi, melyek a legnagyobb mértékben magyarázzák a függő változók mátrixának varianciáját (Podani 1997; Borcard *et al.* 2011). Az elemzésben arra is lehetőség van, hogy a függő és magyarázó változók viszonyát egy további változócsoporthal (kovariánsok) függő változókra gyakorolt hatásának kiszűrése után vizsgáljuk meg. Az ilyen elemzéseket parciális redundancia analízisnek (pRDA) nevezzük (Legendre & Legendre 1998; Borcard *et al.* 2011) és ezek képezik a variancia-partícionálás alapját.

Peres-Neto *et al.* (2006) felhívta a figyelmet arra, hogy a variancia-partícionálásban az egyes változó-csoportok által magyarázott varianciafrakciók nagyságát az adatsorban levő mintavételi objektumok száma és a változócsoporthal levő változók száma is jelentősen befolyásolja. A szerzők bemutatták, hogy a magyarázott varianciafrakciónak Ezekiel formulája szerint a mintavételi

objektumok és a magyarázó változók számával végzett korrigálása, a ténylegesen magyarázott varianciafrakciók torzítatlan becslései.¹ A *vegan* varpart függvénye a variancia-partícionálást ezzel a korrekcióval végzi.

A variancia-partícionálás előtt, a hároméves adatsor és az átlagolt hároméves adatsor abundancia adatait Hellinger-transzformáltuk. Ez az átalakítás a fajok mintavételi helyeken belüli relatív abundanciájának négyzetgyök-számítását jelenti (Legendre & Legendre 1998), ami csökkenti a nagyon nagy abundanciájú fajok jelentőségét, és emellett javasolt eljárás a sok nullát tartalmazó kompozíciós adatok többváltozós lineáris elemzésre való alkalmassá tételéhez (Legendre & Gallagher 2001). A partícionálást mindkét közösségi szinten (teljes halegyüttes és natív halegyüttes) hierarchikus elrendezésben végeztük. Az első partícionálásban a teljes varianciát bontottuk fel tisztán térbeli [T], tisztán környezeti (táji és lokális tényezők együtt) [K], térbeli és környezeti tényezőkkel közösen [TK] magyarázott, valamint reziduális [R] komponensekre. A második variancia-partícionálásban a tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott frakciót ([K]-t) bontottuk tovább tisztán táji [Kt], tisztán lokális [Kl], és táji és lokális tényezőkkel közösen [Ktl] magyarázott komponensekre egy olyan modellel, melyben a térbeli változók csoportja kovariánsként szerepelt (2. ábra). A partícionálásokat követően randomizációs tesztekkel (Legendre & Legendre 1998) $\alpha = 0,05$ szignifikancia szinten vizsgáltuk a [T], [K], illetve a [Kt] és [Kl] variancia komponensek szignifikanciáját; a tesztekben a randomizációs ciklusok száma 24 999 volt.



2. ábra. A halegyüttesek teljes varianciájában a reziduális [R], a tisztán térbeli [T], a térbeli és környezeti tényezőkkel közösen [TK], a tiszta táji [Kt], a tiszta lokális [Kl] és a táji és lokális tényezőkkel közösen [Ktl] magyarázott varianciafrakciók viszonyát szemléltető halmazmodell. A tiszta környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció a [Kt], [Ktl] és [Kl] frakciók összege.

Amely esetekben szükségesnek láttuk, a kilenc egyedi felmérés varianciafrakciónak közösségi szintek közötti összehasonlítását egyoldali páros Wilcoxon-féle előjeles rangpróbákkal végeztük. A próba alkalmazási feltétele, hogy a páros adatsor különbségeinek eloszlása szimmetrikus. A próba nullhipotézise, hogy a páros adatsor különbségeinek mediánja nulla; az alternatív hipotézis egyoldali esetben a különbségek mediánjának nullától pozitív, avagy negatív irányba való eltérését állítja (Reiczigel *et al.* 2007).

¹ Ez a probléma analóg a többszörös lineáris regresszió determinációs koefficiensének (R^2) mintanagyságtól és a magyarázó változók számától függő torzításával. A determinációs együtttható korrekciója is Ezekiel formuláján alapul, ami a többszörös lineáris regressziós modell korrigált determinációs koefficiensét (R_{adj}^2) eredményezi (Reiczigel *et al.* 2007).

3.6. Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése

3.6.1. Adatgyűjtés

A jövevény halfajok térbeli elterjedésének modellezését a térbeli eloszlási mintázat jellegzetes szerkezetét reprezentáló átlagolt hároméves haladatsorral végeztük, hogy az egyes felmérések közötti időbeli változatosságot kiszűrjük az elemzésből. A hároméves adatsor összállításának leírása 3.4.1. fejezetben, az átlagolási eljárás a 3.4.2. fejezetben olvasható.

3.6.2. Adatelemzés

A jövevény halfajok lokális előfordulását (prezencia-abszencia), együttes relatív tömegességét és fajszámukat (ökológiai állapotváltozók) mint függő változókat, környezeti és térbeli változók függvényében klasszifikációs, illetve regressziós fa modellekkel (döntési fák, *Random Forests*) elemeztük.

A döntési fák (TREE) a mintavételi objektumokat (itt: mintavételi helyek) rekurzívan partícionálják: A rendelkezésre álló magyarázó változók közül megkeresik azt a változót, amelynek egy bizonyos értéke (csoportosítási kritérium) alapján a mintavételi objektumokat úgy lehet két csoportra osztani, hogy a függő változó értékei a csoportokon belül a lehető leghomogénebbek legyenek. Az így kialakított csoportokat szintén kétfelé osztják, és így tovább addig, amíg a csoporton belüli homogenitás a mintavételi objektumok kétfelé bontásával már nem növelhető. Ezek a modellek hajlamosak a túlillesztésre, ezért a túlillesztett modellek korrigálása eredményezi a végleges modelleket. Egy TREE modell adott objektumra vonatkozó prediktált értéke klasszifikáció esetén a függő változó azon kategóriája, amelybe az objektumot a fa legutolsó elágazása besorolota. Regressziónál a függő változónak a fa legutolsó elágazása után közös csoportba került objektumok között kiszámított átlaga lesz a csoport objektumainak közös prediktált értéke. (Breiman *et al.* 1984; De'Ath & Fabricius 2000). A *Random Forests* modellek (RF) nagyszámú egyedi döntési fát tartalmaznak. Azonban a TREE modellektől eltérően az egyes döntési fák elágazásainak készítésekor nem minden rendelkezésre álló magyarázó változó közül keresik ki a legjobb csoportosító változót, hanem csak néhány, véletlenszerűen kiválasztott magyarázó változót használnak az objektumok kétfelé osztásához. Egy további véletlenszerű lépés az RF algoritmusban, hogy a fák építése előtt a mintavételi objektumok random két csoportba allokálódnak. Az algoritmus az egyik csoport objektumaival (*in-bag data*, az összes objektumnak kb. a háromnegyede) felépíti a fát, majd a kész modellt felhasználja a másik csoport objektumainak (*out-of-bag data*) prediktálására. Ez az eljárás a predikciós hiba torzítatlan becslését eredményezi, és nem illeszti túl a modelleket. Egy RF modell adott mintavételi objektumra vonatkozó predikciója klasszifikáció esetén az az osztály, amelybe az objektumot az egyedi fák a legtöbbször besorolták, illetve regresszió esetén az egyedi fák adott objektumra prediktált értékeinek átlaga (Breiman 2001; Liaw & Wiener 2002). A lineáris modellekkel szemben a fa modellek különösen alkalmas statisztikai eszközök a komplex, gyakran nem-lineáris kapcsolatokat és bonyolult interakciókat tartalmazó ökológiai adatok modellezéséhez (De'Ath & Fabricius 2000; Cutler *et al.* 2007).

Fa modelljeinkben magyarázó változóként a lokális, a tájléptékű és a térbeli tényezők relatív jelentőségének vizsgálatához is felhasznált 11 db táji és 20 db lokális környezeti változót (M4), illetve térbeli változóként a Moran-féle sajátvektor-térkép módszerrel (Dray *et al.* 2006) megszerkesztett MEM változókat alkalmaztuk. A térbeli MEM változók elkészítésének módszere a 3.5.2.2. fejezetben olvasható. A hároméves felmérés környezeti változóiból a lokális változók felmérések közti átlagolásával készítettünk egységes környezeti adattáblát, ugyan úgy mint a lokális, a tájléptékű és a térbeli tényezők relatív jelentőségének vizsgálatában. A lakott terület (%) változó extrém kiugró értéke miatt egy mintavételi helyet (Széplaki-patak, Mikosszéplak) kizártunk az elemzésből, így az elemzések 39 mintavételi hellyel történtek. Mivel a fa alapú modellek érzéketlenek a monoton transzformációk-

ra (De'Ath & Fabricius 2000), ezekben az elemzéseinkben sem a függő változók, sem a környezeti változók adatait nem transzformáltuk.

A fő adatelemzési eljárást három lépésben végeztük. Első lépésként egy *Random Forests* (RF) modellel kiválogattuk az adott függő változóra nézve releváns környezeti változókat, külön a táji és a lokális csoportból. A szelekció során vizuális értékeléssel azokat a változókat választottuk ki, melyeknek a változófontossági mutatója (*variable importance measure*) a többi változóhoz képest kiugróan magasabb volt. Az RF modellben a változófontossági mutató azt jelzi, hogyan növekedik a modell predikciós hibája (klasszifikációs modellnél ez az osztályozási hibaráta [*misclassification error rate*]; regressziós modellnél az átlagos négyzetes hiba [*mean squared error*]), ha az adott környezeti változó értékei a mintavételi helyek között random összekeverednek miközben a többi változó értékei nem változnak (Liaw & Wiener 2002). A második lépésben a függő változót egy újabb *Random Forests* modellel modelleztük, melyben magyarázó változóként együttesen szerepeltek az előzőleg szelektált táji és lokális változók. Ezzel a modellel lehetővé vált a releváns környezeti változók relatív fontosságának vizsgálata, másrészt az ún. parciális függőségi ábrák (*partial dependence plots*) elkészítésével a függő és független változók közötti statisztikai kapcsolat jellegének vizualizálása. A környezeti változók relatív fontosságát az RF modellel meghatározott változófontossági mutatójuk szerinti sorbarendezés alapján értékeltük. A parciális függőségi ábra egy adott magyarázó változónak a függő változóra gyakorolt azon részleges hatását szemlélteti, amit a kérdéses magyarázó változó a modellben levő összes többi magyarázó változó konstans átlagos értéke mellett fejt ki a függő változóra (Hastie *et al.* 2009). Az RF modellek építéskor az egyedi fa modellek száma minden esetben 50 000 volt; az egyedi fák készítéséhez használt, random kiválasztott magyarázó változók számát minden függőváltozóra előzetes kalibrálással állapítottuk meg. A kalibrálás során készítettünk egy a változók számának (p) megfelelő RF modellt tartalmazó modellsorozatot. Ebben a modellsorozatban, az egymást követő RF modellek abban különböztek egymástól, hogy az egyedi fák készítéséhez rendre $1, 2, \dots, p$ darab változót használtak fel. Ezután megnéztük, hogy melyik változószám mellett a legkisebb a predikciós hiba, és a tényleges modellezéshez a random kiválasztandó magyarázó változók számát erre az értékre állítottuk (Kuhn 2010). Végül, a harmadik lépésben, a szelektált magyarázó változókkal egy fa modellt (TREE) készítettünk, hogy a legnagyobb magyarázó erővel rendelkező változókat tartalmazó, könnyen interpretálható modellhez jussunk. A túlillesztett TREE modelleket 10-szeres kereszt-validációs eljárás és az ún. egy standard hiba szabály (*one-standard-error rule*) alkalmazásával korrigáltuk (De'Ath & Fabricius 2000). A klasszifikációs modellek adatokra való illeszkedését az osztályozási hiba ráta, a Cohen-féle κ (Cohen 1960) és a Hand-féle H mutató (Hand 2009) alapján értékeltük. A regressziós modellek illeszkedését RF modell esetén a pseudo- R^2 érték ($[1 - \text{MSE}] / \text{SD}_Y^2$, ahol MSE az átlagos négyzetes hiba, SD_Y^2 az függő változó varianciája, Liaw & Wiener 2002), TREE modell esetén a hagyományos determinációs koefficiens (R^2 , a megfigyelt adatok és a prediktált értékek Pearson korrelációjának négyzete) alapján értékeltük.

A jövevényhalak relatív abundanciájának és fajszámának modellezéséhez csak azokat a mintavételi helyeket használtuk, ahol a jövevények előfordultak. E döntésünk a jövevényfajok terepi abszenciájának okára vonatkozó bizonytalanságon alapult. Nehezen megállapítható ugyanis, hogy kellő mintavételi ráfordítást feltételezve, egy jövevényfaj hiányának oka a környezet tolerálhatatlansága, vagy pedig egyszerűen az a tény, hogy a faj még nem jelent meg a területen, de ha eljutna oda, akkor képes lenne a megtelepedésre (Martin *et al.* 2005). Ebből adódóan a relatív abundancia- és fajszám-modelljeink inherensen feltételezik a jövevényfajok jelenlétét.

A fő adatelemzési eljárás előtt, a függő változókat a térbeli MEM változók függvényében egy RF modellel modelleztük, hogy számszerűen becsülhető legyen a térbeli hatások mintázatléíró szerepe. A relatív abundancia- és a fajszám-adatok esetén a fő adatelemzési eljárás második lépésében készített RF modell reziduálisai és a mintavételi helyek távolsággal súlyozott szomszédsági struktúrája (SKM) között a térbeli autokorrelációt Moran-féle I mutatóval *a posteriori* is teszteltük, hogy megtudjuk tartalmaz-e a modell szignifikáns térbeli autokorrelációt (Bivand *et al.* 2008).

2. táblázat. A jövevény halak rövidtávú dinamikájának vizsgálatába bevont mintavételi helyek.

Vízfolyás	Mintavételi helyszín	Kód	EOV Y	EOV X	T.sz.m. (m)
Eger-víz	Pula	eg7 ^a	542587	184080	198
Eger-víz	Monostorapáti	eg6	536632	176983	158
Eger-víz	Hegyesd	eg5	533952	175581	147
Eger-víz	Diszel	eg4	532055	172782	130
Eger-víz	Gyulakeszi	eg3	529729	171115	129
Eger-víz	Nemesgulács	eg2	530343	166978	121
Eger-víz	Szigliget	eg1	528753	163694	107
Marót-völgyi-csatorna	Tapsony	mar5	516238	126634	127
Marót-völgyi-csatorna	Kisvid	mar4	515219	131019	126
Marót-völgyi-csatorna	Csákány	mar3	515343	135169	118
Marót-völgyi-csatorna	Sávoly	mar2	514636	139830	110
Marót-völgyi-csatorna	Főnyed	mar1	513379	144849	107

^a Az eg7 kódú mintavételi hely *sensu stricto* nem az Eger-vízen, hanem a Vigándpetend felett az Eger-vízbe torkolló Vázsonyi-séden (hossza: 13 km, vízgyűjtő területe: 167 km² [Dövényi 2010]) volt. A hosszszelvény menti folytonosság miatt azonban ezt a helyet is az Eger-vízhez tartozónak tekintettük.

3.7. Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban

3.7.1. Adatgyűjtés

Ezt a vizsgálatot két vízfolyáson, a Balaton északi fő részvízgyűjtőjének legjelentősebb patakján, az Eger-vízen (hossza: 32 km, vízgyűjtőterülete: 365 km² [Dövényi 2010]), és a zalai fő részvízgyűjtő déli részén levő, erősen módosított Marót-völgyi-csatornán (hossza: 32,9 km, vízgyűjtőterülete: 178 km² [ÖKO ZRt *et al.* 2010]) végeztük. A vízfolyások hossz-szelvénye mentén összesen 12 mintavételi helyen (Eger-vízen hét, Marót-völgyi-csatornán öt hely [2. táblázat]) végeztünk felmérést egy vegetációs perióduson belül, kilenc alkalommal 2009-ben. Mindkét vízfolyáson található halastavak: az Eger-vízen a Monostorapáti és Hegyesd között fekvő, völgyzárógátas Hegyesdi-tározó; a Marót-völgyi-csatorna felső részén Tapsony közelében. Az Eger-vízen a tározót a felvízi helyzetű eg6 és az alvízi helyzetű eg5 mintavételi helyek fogták közre, míg a tapsonyi halastó vízlevezető árka a mar5 mintavételi hely alatt torkollott a Marót-völgyi-csatornába. A halállomány mintavételezés módja megegyezett a hároméves monitorozás mintavételi módszerével, ami az értekezés 3.4.1. fejezetében van ismertetve.

3.7.2. Adatelemzés

A 12 mintavételi hely 9 felmérése összesen 108 mintát eredményezett. A relatív abundancia mintavételi helyek közti különbségekből (adott felméréskor a különböző helyek), illetve az időbeli különbségekből (adott helyen a különböző felmérések) adódó variabilitását, általánosított lineáris kevert modellel (*Generalized Linear Mixed Model – GLMM*) vizsgáltuk (Zuur *et al.* 2009). A kevert modellek a függő változót fix (szisztematikus) és random magyarázó változók (hatások) függvényében modellezik: a fix hatású magyarázó változók a függő változó várható értékét, míg a random hatású változók (random faktorok) a függő változó varianciáját befolyásolják. A kevert modellek alkalmazása lehetőséget ad olyan adatsorok elemzésére, melyekben a megfigyelések nem függetlenek egymástól. Tipikusan ilyen eset, amikor ugyanazon mintavételi egységről időben többször történik adatgyűjtés (longitudinális adatok) (Zuur 2009). Ha a modellekbe több random faktor van beépítve,

3. táblázat. A biotikus homogenizáció vizsgálatába bevont mintavételi helyek.

Vízfolyás	Mintavételi helyszín	Kód	EOV Y	EOV X	T.sz.m. (m)
Lesence-p.	71-es út	hely1	524602	163452	107
Tapolca-p.	71-es út	hely2	526516	163786	107
Tapolca-p.	Tapolca	hely3	527006	170124	135
Eger-víz	71-es út	hely4	528753	163694	107
Eger-víz	Gyulakeszi	hely5	529729	171115	129
Eger-víz	Hegyesd	hely6	533952	175581	147
Eger-víz	Monostorapáti	hely7	536632	176983	158
Eger-víz	Pula	hely8 ^a	542587	184080	198

^a A hely8 kódú mintavételi hely *sensu stricto* nem az Eger-vízen, hanem a Vigándpetend felett az Eger-vízbe torkolló Vázsonyi-séden (hossza: 13 km, vízgyűjtő területe: 167 km² [Dövényi 2010]) volt. A hossz-szelvény menti folytonosság miatt azonban ezt a helyet is az Eger-vízhez tartozónak tekintettük.

akkor a variancia dekomponálható az egyes random faktoroknak tulajdonítható frakciókra (Crawley 2007).

Vizsgálatunkban a jövevény halak mintákon belüli együttes relatív abundanciája volt a függő változó. A helyek, illetve felmérések közti különbségekből fakadó variancia-frakciókat logit linkfüggvénnyel illesztett, binomiális GLMM modellel becsültük, REML (*Restricted Maximum Likelihood*) módszerrel. A modellben fix faktorként szerepelt a patak változó, és random faktorokként, kereszt faktoros elrendezésben a mintavételi hely, illetve a felmérési időpont. A patak változónak két (Eger-víz, Marót-völgyi-csatorna), a mintavételi hely változónak 12, a felmérési időpontnak kilenc szintje volt.

3.8. Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata

3.8.1. Adatgyűjtés

A biotikus homogenizáció vizsgálatához Przybylski *et al.* (1991) 1987. júliusi felméréseinek adatait, és 2007., illetve 2008. júliusában gyűjtött saját adatainkat használtuk. A felmérések 1987-ben elektromos mintavételi eszközzel (50 m hossz) és helyenként kerítőhálóval,¹ 2007-ben és 2008-ban elektromos mintavételi eszközzel (150 m hossz) történtek. Przybylski *et al.* (1991) négy vízfolyás 13 mintavételi szakaszán végzett mintavételt. Azonban 2007-ben az Örvényesi-sédből (Pécsely-patak) halak jelenléte nem volt igazolható: a patak Pécsely faluban majdnem teljesen, Klárapusztánál teljesen ki volt száradva; Örvényes faluban, illetve a torkolat előtt ugyan volt benne víz, de halakat nem találtunk. Ezért a biotikus homogenizáció vizsgálatát a másik három vízfolyáson levő nyolc mintavételi helyre korlátoztuk (3. táblázat).

¹ A szerzők pontos információt nem közöltek arról, mely helyeken végeztek elektromos, és mely helyeken kerítőhálós mintavételt.

3.8.2. Adatelemzés

A halállomány patakszakasz-léptékű térbeli felbontása mellett elsősorban a fajkészletében 20 év alatt végbement változásra (homogenizáció / differenciáció) voltunk kíváncsiak. Ugyanakkor az is érdekelt bennünket, hogy a második időpontnak megválasztott év befolyásolja-e a két évtizedre becsült fajkészletbeli változást. Ezért az adatelemzés során az 1987-es évet a 2007-es és a 2008-as évvel is, illetve a 2007-es évet a 2008-as évvel is összehasonlítottuk.

Először a nyolc mintavételi szakaszt egybevonva azonosítottuk a regionális fajkészletben az egyes felmérési időpontokra (1987 július, 2007 július és 2008 július) egyedi és a több időpontra közös halfajokat, és kiszámítottuk az időpontok közötti regionális fajkészletbeli hasonlóságot (Jaccard index), hogy kvantitatív képet kapjunk a regionális fajkészlet különböző időpontok közötti hasonlósági viszonyáról. Majd a három időpontra külön-külön, kiszámítottuk a nyolc mintavételi hely közötti páronkénti fajkészletbeli hasonlóságok (Jaccard index) mátrixait (J_{1987} , J_{2007} és J_{2008}). Azután a felmérési időpontok mintavételi helyenként történő összehasonlításához a mintavételi helyek időben későbbi (második) felméréssorozatának páronkénti hasonlóságaiból kivontuk az időben korábbi (első) felméréssorozat megfelelő páronkénti hasonlóságait (ΔJ különbségmátrixok, pl. $\Delta J_{1987,2007} = J_{2007} - J_{1987}$). Ezzel minden helypárra értékelhetővé vált, hogy a fajkészletben történt-e változás, és ha igen milyen jellegű volt az: nulla különbség a fajkészletbeli hasonlóság változatlanására, pozitív különbség a hasonlóság növekedésére, negatív különbség pedig annak csökkenésére utalt (Rahel 2000). Végül a két felmérési időpont között végbement TH / TD mértékét a páronkénti hasonlóságok különbségeinek átlagával ($\overline{\Delta J}$) becsültük (Olden 2006).

A páronkénti hasonlóságok átlagos különbségeinek statisztikai szignifikanciáját nemparaméteres páros randomizációs tesztekkel vizsgáltuk (Manly 2007; Taylor 2004). A tesztek null hipotézise, hogy a megfigyelt páronkénti hasonlóságok átlaga nulla, azaz az eltelt időintervallum alatt a mintavételi helyek közötti átlagos fajkészletbeli hasonlóság nem változott. Az alternatív egyoldalú hipotézis ezzel szemben azt állítja, hogy a páronkénti hasonlóságok átlaga nagyobb (homogenizáció tesztelésekor), avagy kisebb (differenciáció tesztelésekor), mint nulla, vagyis a mintavételi helyek közötti átlagos fajkészletbeli hasonlóság növekedett, illetve csökkent. Adott két időpont összehasonlításakor egy randomizációs ciklusban permutáltuk a hasonlósági mátrixok (pl. J_{1987} és J_{2007}) elemeit, ami a páronkénti hasonlósági értékeket random rendelte hozzá az összehasonlításban levő két évhez, illetve a mintavételi hely-párokhoz. Majd a randomizált adatokból kiszámítottuk a megfelelő páronkénti hasonlóságok különbségeit ($\Delta J_{1987,2007}^*$), és a különbségek átlagát ($\overline{\Delta J_{1987,2007}^*}$). 4999 randomizációs ciklussal előállítottuk a különbségek átlagának (próbat statisztika) nulleloszlását. Végül a teszt szignifikancia szintjét (p érték) a megfigyelt átlagos különbség ($\overline{\Delta J_{1987,2007}}$) nulleloszláshoz való hasonlításával határoztuk meg: p érték = a nulleloszlásban a $\overline{\Delta J_{1987,2007}}$ -vel egyenlő, vagy tőle nagyobb (differenciáció tesztelésekor kisebb) átlagos különbségek aránya.

3.9. Az adatelemzésekhez felhasznált szoftverek

Az adatok geoinformációs kezelését a Quantum GIS (Quantum GIS Development Team 2010) térinformatikai programmal, a statisztikai elemzéseket az R (Ihaka & Gentleman 1996; R Development Core Team 2010) programcsomaggal végeztük. Az R csomagjai közül az egzakt fajtelitődési görbék szerkesztéséhez és a variancia partíciónáláshoz a *vegan* (Oksanen *et al.* 2010); a MEM analízishez a *spacemaker* (Dray *et al.* 2010); a *forward selection* eljáráshoz a *packfor* (Dray *et al.* 2009); a fa modellekhez az *rpart* (Therneau & Atkinson 2010), a *randomForest* (Liaw & Wiener 2002) és a *caret* (Kuhn 2010); a GLMM modellezéshez az *lme4* (Bates & Maechler 2010) csomagokat használtuk.

4. EREDMÉNYEK

4.1. A minta reprezentativitásának vizsgálata

A módszertani vizsgálat során a nyolc mintavételi helyről összesen 27 halfaj került elő. Az egyes mintavételi helyekről a 200 m-es mintavételi szakasz kétszeri mintázásával (alkalmazott maximális ráfordítás) kimutatott fajok száma 6–17 között változott. A 200 m kétszeri mintavételéhez képest a 200 m egyszeri mintavételével a fajok 95,7%-át ($\pm 4,9$ SD), az abundancia 71,1%-át ($\pm 5,1$ SD) sikerült megfogni (4. táblázat).

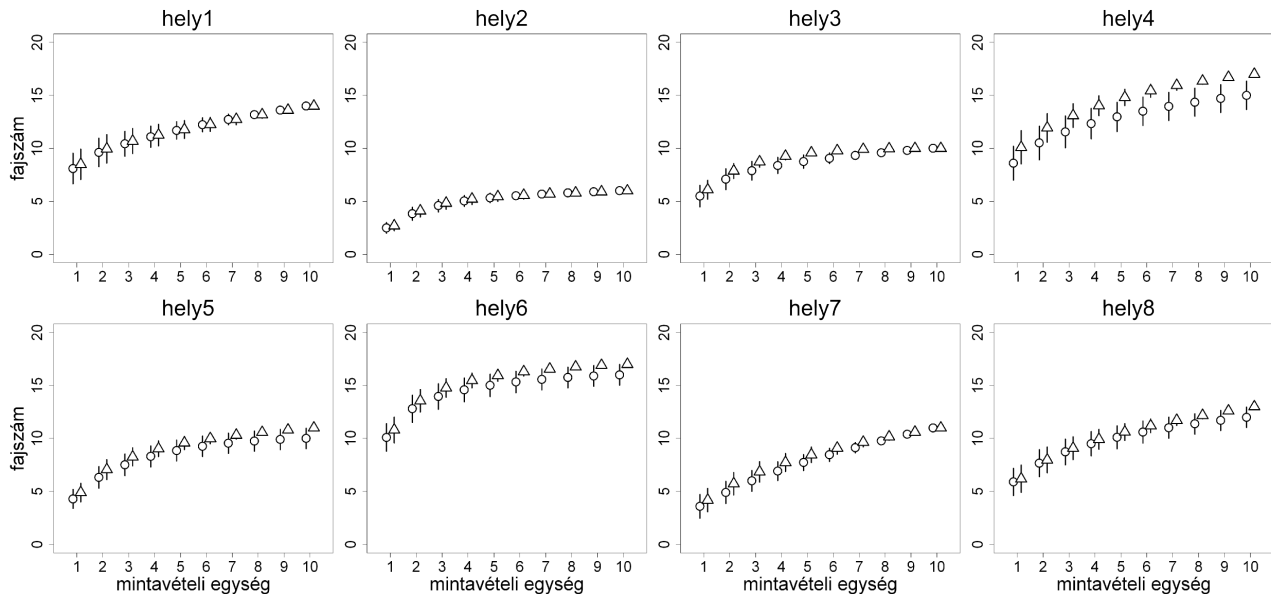
4. táblázat. A 200 m-es mintavételi szakasz egyszeri és a kétszeri mintavételével fogott halfajok száma és az abundancia. A kétszeri mintavétel a mintavételi szakasz egyszeri és az ismételt mintavételének kumulatív adatait jeleneti.

Vízfolyás	Mintavételi helyszín	Kód	Fajszám			Abundancia		
			Egyszeri mintavétel	Egyszeri mintavétel a kétszeri mintavétel %-ában	Kétszeri mintavétel	Egyszeri mintavétel	Egyszeri mintavétel a kétszeri mintavétel %-ában	Kétszeri mintavétel
Eger-víz	Hegyesd	hely1	14	100	14	1101	75,8	1453
Eger-víz	Nemesgulács	hely2	6	100	6	35	68,6	51
Felső-Válicka	Bak	hely3	10	100	10	393	69,8	563
Koroknai-vízfolyás	Csömend	hely4	15	88,2	17	600	67,7	886
Marót-völgyi-csatorna	Kisvid	hely5	10	90,9	11	175	75,4	232
Pogány-völgyi-víz	Lengyeltóti	hely6	16	94,1	17	4950	79,6	6218
Szévíz	Kisbucsa	hely7	11	100	11	199	65,5	304
Zala-Somogy-határárok	Ormándpuszta	hely8	12	92,3	13	916	66,7	1374
átlag			11,75	95,69	12,38	1046,13	71,14	1385,13
szórás			3,24	4,89	3,70	1620,61	5,11	2020,07

4.1.1. Fajtelítődési görbék

A fajtelítődési görbék lefutási profilja helyről-helyre változott. A hely1, hely4, hely7 és hely8 mintavételi szakaszokon a görbék nem érték el a telítődési szakaszt. Ezekről a helyekről további mintavétellel várhatóan újabb fajok kerültek volna elő. A görbék lefutása szerint azonban egy-egy újabb faj kimutatása már extrém mintavételi ráfordítást igényelne. Ellenben a másik négy mintavételi hely görbéi elérték a telítődési szakaszt, ami azt jelzi, hogy a mintavétel növelése már csak kis valószínűséggel eredményezte volna újabb fajok kimutatását. A fajok várható száma a mintavételi szakasz hosszának növelésével határozott növekedést mutatott, azonban az egyszeri és kétszeri mintavétellel

várható fajszámok között egy mintavételi hely kivételével (hely4) gyakorlatilag nem volt különbség (3. ábra). Az egyszeri és kétszeri mintavétellel várható fajszámok közötti differencia azonban a fajszám szórásértékeinek átfedései miatt a szóban forgó helyen sem tekinthető szignifikáns eltérésnek.¹



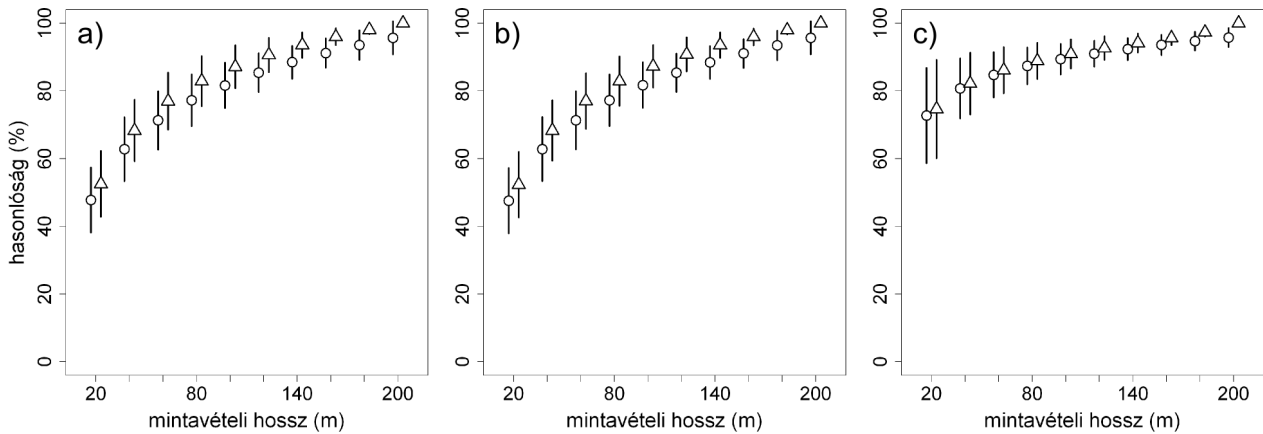
3. ábra. Mintavételi egység alapú fajtelítődési görbék. ○ egyszeri mintavétellel; △ kétszeri mintavétellel várható fajszám $n = 1, 2, 3, \dots, 10$ db mintavételi egység összevonása esetén. Egy mintavételi egység egy 20 m hosszúságú patakszakaszt jelent. A függőleges hibásávok a fajszám mintavételi helyen belüli szórását jelzik. A függő változó adott számú mintavételi egységhez tartozó egyszeres és kétszeres mintavételből származtatott értékei az átfedések csökkentése végett vízszintesen kissé szét vannak húzva.

4.1.2. Becslés megbízhatósága és pontossága

A közösség szerkezeti jellemzők becsléseinek teljes mintához viszonyított megbízhatósága a mintavételi hossz növelésével kezdetben (kb. 80 m-es mintavételi hossz) gyors ütemben nőtt, azután a növekedés üteme mérséklődött. A fajszám és a fajkészlet becslésének megbízhatósága minden mintavételi ráfordítás mellett azonos volt. A fajszám / fajkészlet esetén adott hosszúságú mintavételi szakasz kétszeri mintázásakor a várható megbízhatóság enyhén magasabb volt, mint az egyszeri mintavételénél, de a szórások átfedése miatt ez a különbség nem volt jelentős. A relatív abundancia egyszeri és kétszeri mintavétellel várható megbízhatósága gyakorlatilag megegyezett. 100 m hosszú patakszakasz (az átlagos patakszélességeknek kb. a 28-szorosa) egyszeri mintavétele a 200 m kétszeri mintázáshoz viszonyítva több mint 80%-os megbízhatóságot eredményezett a fajszám / fajkészlet és a relatív abundancia esetén is (4. ábra).

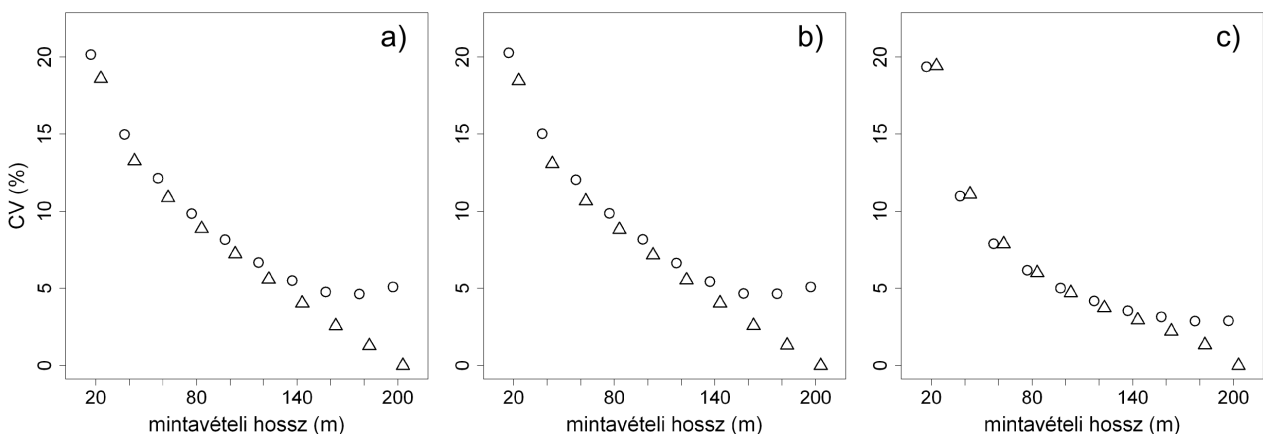
A fajszám és a fajkészlet becslésének pontossága minden mintavételi ráfordítás mellett azonos volt. A fajszám / fajkészlet és a relatív abundancia becsléseinek pontosságát a mintavételi szakasz már kismértékű növelése is számottevően javította. 100 m hosszúságú mintavételi szakasz egyszeri mintázásával a fajszám / fajkészlet és a relatív abundancia becslésének pontossága is 9 CV% alatt volt. Kb. 140 m-es mintavételi hosszal az ismételt mintavétel a fajszám / fajkészlet esetén kis mértékben

¹ A kétszeres szórásnak megfelelő intervallum a várható érték 95%-os konfidencia intervallumának becslését adja meg. Ha a várható értékek 95%-os konfidencia intervallumai átfednek, akkor a várható értékek között $\alpha = 0,05$ szinten nincs szignifikáns statisztikai különbség.



4. ábra. A fajszám (Ruzicka index) (a), a fajkészlet (Jaccard index) (b) és a relatív abundancia (Bray-Curtis index) (c) referencia mintához viszonyított ökológiai hasonlóságának (becslés megbízhatósága) mintavételi helyek közti átlaga (○ egyszeri mintavétel; △ kétszeri mintavétel) és szórása a mintázott patakszakasz-hossz függvényében. Mintavételi helyek száma: nyolc. Adott mintavételi hely referencia mintája a 200 m-es mintavételi hossz kétszeri mintázásával nyert (teljes) minta. A függő változó adott számú mintavételi egységhez tartozó egyszeres és kétszeres mintavételből származtatott értékei az átfedések csökkentése végett vízszintesen kissé szét vannak húzva. A fajszám és a fajkészlet referencia mintához viszonyított hasonlósága minden ráfordítási szint mellett azonos, a magyarázat az 5.1. fejezetben olvasható.

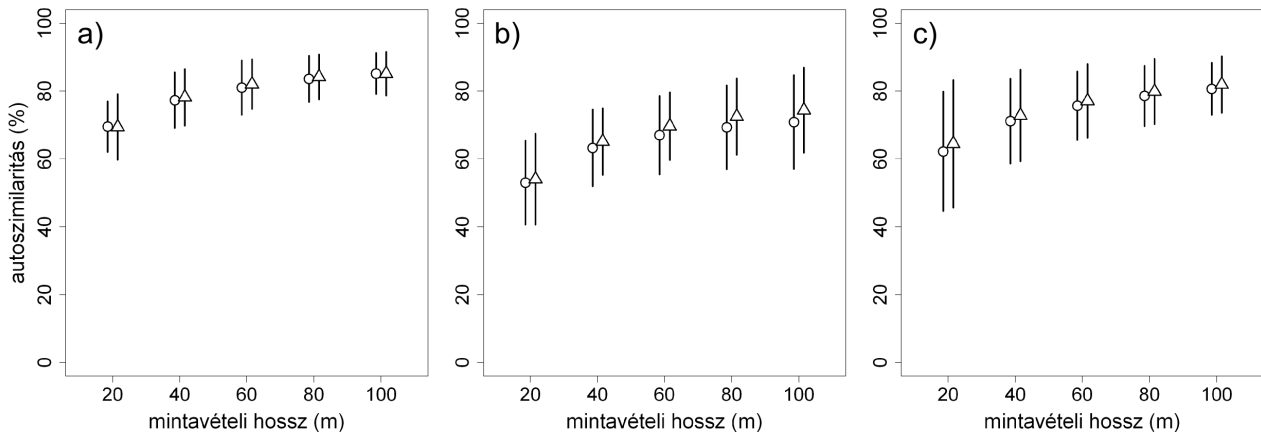
javította a becslés pontosságát, míg a relatív abundanciánál az egyszeri és kétszeri mintavétel pontossága gyakorlatilag nem különbözött. 140 m mintavételi hossz fölött a mintavételi szakasz hosszának növelésével az egyszeri mintavétel becslési pontossága tovább már nem javult sem a fajszám / fajkészlet, sem a relatív abundancia esetén, míg kétszeri mintavétellel a pontosság töretlen ütemű javulást mutatott (5. ábra).



5. ábra. A fajszám (Ruzicka index) (a), a fajkészlet (Jaccard index) (b) és a relatív abundancia (Bray-Curtis index) (c) referencia mintához viszonyított ökológiai hasonlóságának helyek közötti variációs koefficiense (CV%) (becslés pontossága) a mintázott patakszakasz-hossz függvényében. ○ egyszeri mintavétel; △ kétszeri mintavétel. Mintavételi helyek száma: nyolc. Adott mintavételi hely referencia mintája a 200 m-es mintavételi hossz kétszeri mintázásával nyert (teljes) minta. A függő változó adott számú mintavételi egységhez tartozó egyszeres és kétszeres mintavételből származtatott értékei az átfedések csökkentése végett vízszintesen kissé szét vannak húzva. A fajszám és a fajkészlet variációs koefficiense minden ráfordítási szint mellett azonos, a magyarázat az 5.1. fejezetben olvasható.

4.1.3. Autoszimilaritás

Az autoszimilaritás mindhárom közösségszerkezeti jellemzőre nézve növekedett a mintavételi hossz növelésével, de az egyszeri mintavételhez képest nem változott az ismételt mintavétel hatására. A három közösségszerkezeti jellemző egymáshoz viszonyított autoszimilaritása kis mértékben, de nem szignifikánsan különbözött: az átlagos autoszimilaritás bármely mintavételi hossz mellett a fajszámra volt a legmagasabb, a fajkészletre a legalacsonyabb, a relatív abundancia autoszimilaritása pedig a kettő között volt. 100 m hosszú patakszakasz egyszeri mintavételével a minták fajszámra, fajkészletre és relatív abundanciára vonatkozó átlagos autoszimilaritása rendre 85,2%, 70,9% és 80,7% volt (6. ábra).



6. ábra. A fajszám (Ruzicka index) (a), a fajkészlet (Jaccard index) (b) és a relatív abundancia (Bray-Curtis index) (c) ismételt független minták közötti ökológiai hasonlóságának (autoszimilaritás) mintavételi helyek közötti átlaga (○ egyszeri mintavétel; △ kétszeri mintavétel) és szórása a mintázott patakszakasz-hossz függvényében. Mintavételi helyek száma: nyolc. A függő változó adott számú mintavételi egységhez tartozó egyszeres és kétszeres mintavételből származtatott értékei az átfedések csökkentése végett vízszintesen kissé szét vannak húzva.

4.2. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája

Halfaunisztikai vizsgálatunkban a 43 vizsgált vízfolyáson felmért 94 mintavételi hely közül 75 helyen (35 vízfolyás) tudtuk halak jelenlétét kimutatni (7. ábra; M3).

Az azonosított halfajok száma összesen 43 volt. Közülük 15 volt a Balaton vízgyűjtőre nézve jövevény halfajok száma (5. táblázat). Megjegyezzük, hogy a busák között voltak a fehér és a pettyes busa kevert morfológiai bélyegeit mutató hibrid példányok is. A védett halfajok közül nyolcat, a fokozottan védettek közül egy fajt mutattunk ki (6. táblázat).

4.3. Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban

A 40 mintavételi hely kilenc alkalommal történt felmérésének adatait tartalmazó hároméves adatsorban az összes halegyed száma (összabundancia) 71 291, az összes halfaj száma 39 volt. Ebből a jövevény halfajok együttes egyedszáma 14 377-nek, fajszámuk 12-nek adódott (M5).

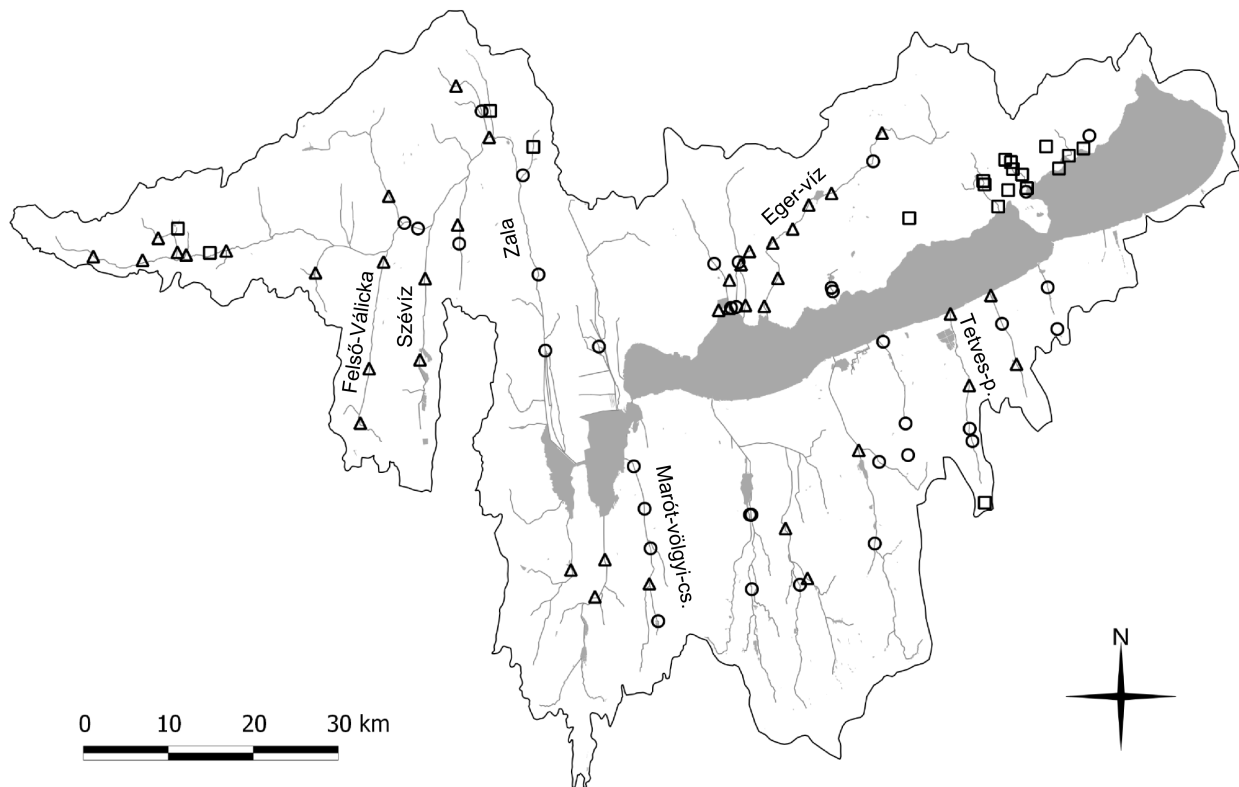
Az átlagolt és legközelebbi felső egész számra kerekített hároméves adatsorban az összes halegyed száma 8209, a jövevény halfajok együttes egyedszáma pedig 1658 volt.

5. táblázat. A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaiból 2006–2010 között végzett halfaunisztikai vizsgálatok során kimutatott, a Balaton vízgyűjtőre nézve jövevény halfajok.

Magyar név	Tudományos név
Fekete törpeharcsa	<i>Ameiurus melas</i>
Barna törpeharcsa	<i>Ameiurus nebulosus</i>
Angolna	<i>Anguilla anguilla</i>
Ezüstkárász	<i>Carassius gibelio</i>
Amur	<i>Ctenopharyngodon idella</i>
Szúnyogírtó fogasponty	<i>Gambusia holbrooki</i>
Fehér busa	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>
Pettyes busa	<i>Hypophthalmichthys nobilis</i>
Naphal	<i>Lepomis gibbosus</i>
Folyami géb	<i>Neogobius fluviatilis</i>
Szivárványos pisztráng	<i>Oncorhynchus mykiss</i>
Amurgéb	<i>Perccottus glenii</i>
Tarka géb	<i>Proterorhinus semilunaris</i>
Kínai razbóra	<i>Pseudorasbora parva</i>
Sebes pisztráng	<i>Salmo trutta fario</i>

6. táblázat. A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaiból 2006–2010 között végzett halfaunisztikai vizsgálatok során kimutatott védett és fokozottan védett halfajok.

Magyar név	Tudományos név	Védettségi státusz
Kövicsík	<i>Barbatula barbatula</i>	védett
Vágócsík	<i>Cobitis elongatoides</i>	védett
Fenekjáró küllő	<i>Gobio obtusirostris</i>	védett
Kurta baing	<i>Leucaspis delineatus</i>	védett
Réticsík	<i>Misgurnus fossilis</i>	védett
Fürge cselle	<i>Phoxinus phoxinus</i>	védett
Halványfoltú küllő	<i>Romanogobio vladykovi</i>	védett
Szivárványos ökle	<i>Rhodeus sericeus</i>	védett
Lápi póc	<i>Umbra krameri</i>	fokozottan védett



7. ábra. A 2006–2010 között felmért 94 mintavételi hely elhelyezkedése a Balaton vízgyűjtőjén.

- △ (40 db): jelen voltak halak és a mintavételi hely szerepelt a hároméves monitorozásban;
- (35 db): jelen voltak halak de a mintavételi hely nem szerepelt a hároméves monitorozásban;
- (19 db): a felmérés során halak jelenléte nem volt kimutatható és a mintavételi hely nem szerepelt a hároméves monitorozásban.

Az átlagolt hároméves adatsorban a halfajok térbeli előfordulási gyakorisága és tömegessége között pozitív volt az összefüggés (8. ábra). Legnagyobb előfordulási gyakoriságot (34 mintavételi hely) a bodorka, a legkevesebbet (egy mintavételi hely) pedig a márna, a jász, az amurgéb, a tarka géb és a sebes pisztráng mutatta. A legtömegesebb (2160 egyed) a bodorka volt. Összesen két példánnyal volt jelen a fehér busa és a kősüllő, egyetlen példánnyal pedig a jász, az amurgéb és a sebes pisztráng (8. ábra).

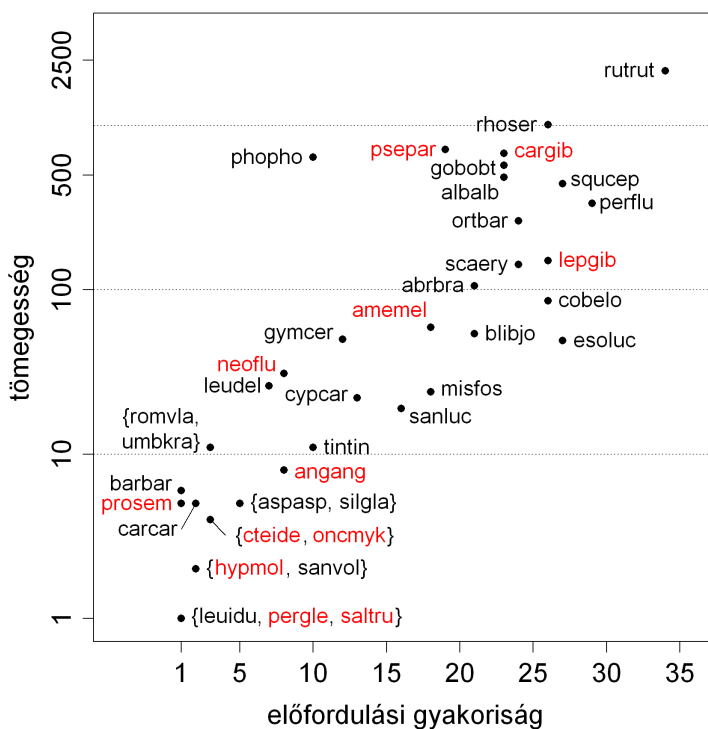
A jövevény halfajok közül a leggyakoribb térbeli előfordulású (26 mintavételi hely) a naphal volt. Nem sokkal maradt el tőle az ezüstkárász (23 mintavételi hely). A kínai razbóra és a fekete törpeharcsa előfordulási gyakorisága is számottevő volt (19, illetve 18 mintavételi hely). A többi jövevény halfaj nyolc, vagy annál kevesebb mintavételi helyről került elő (8. ábra).

Tömegesség tekintetében a legdominánsabb jövevény halfaj a kínai razbóra (715 egyed), és az ezüstkárász (677 egyed) volt. E két fajhoz képest mérsékelt, de még mindig számottevő tömegességű volt a naphal (151 egyed). Egy nagyságrenddel kisebb (< 100 egyed) tömegesség jellemezte a fekete törpeharcsát és a folyami gébet; a többi jövevény halfaj kevesebb, mint tízpéldányos tömegességet mutatott.

A halfajok többsége (23 faj) mind a kilenc felméréskor előkerült. A jövevények közül ide tartozott az ezüstkárász, a kínai razbóra, a naphal, a fekete törpeharcsa és a folyami géb. Csupán három fajnak, köztük két jövevénynek (amurgéb, sebes pisztráng) volt egy felmérés az időbeli előfordulási gyakorisága. A rangalapú gyakorisági index átlaga 99,67 (bodorka) és 0,50 (sebes pisztráng) között változott; szórása 20,62 és 0,84 (kősüllő) között változott (7. táblázat; 8. táblázat).

7. táblázat. A halfajok időbeli előfordulási gyakorisága (f_t), a rangalapú gyakorisági indexük (RGyI) kilenc felmérés közötti átlaga (\bar{x}_{RGyI}) és szórása (SD_{RGyI}). Időbeli előfordulási gyakoriság: a faj a kilenc felmérés közül hány felméréskor került elő. A csak egy felmérés során előkerült fajok RGyI-ének szórása nem számolható.

Magyar név	Tudományos név	Rövidítés	f_t	\bar{x}_{RGyI}	SD_{RGyI}
Bodorka	<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	9	99,67	0,98
Szivárványos ökle	<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	9	86,04	4,30
Fenekéjáró küllő	<i>Gobio obtusirostris</i>	gobobt	9	78,87	6,38
Domolykó	<i>Squalius cephalus</i>	squcep	9	74,76	7,56
Sügér	<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	9	67,52	7,63
Ezüstkárász	<i>Carassius gibelio</i>	cargib	9	64,84	6,45
Kövicsík	<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	9	62,69	6,58
Kínai razbóra	<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	9	60,97	7,84
Küsz	<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	9	54,56	12,06
Fürge cselle	<i>Phoxinus phoxinus</i>	phopho	9	53,21	6,63
Naphal	<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	9	47,07	9,30
Vágócsík	<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	9	41,62	9,60
Vörösszárnyú keszeg	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	9	38,81	8,94
Csuka	<i>Esox lucius</i>	esoluc	9	36,16	20,62
Dévérkeszeg	<i>Abramis brama</i>	abrbra	9	28,54	8,11
Fekete törpeharcsa	<i>Ameiurus melas</i>	amemel	9	25,73	8,95
Réticsík	<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	9	19,71	9,06
Folyami géb	<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	9	16,48	6,41
Vágódurbincs	<i>Gymnocephalus cernua</i>	gymcer	9	14,92	10,08
Kurta baing	<i>Leucaspius delineatus</i>	leudel	9	9,41	6,52
Lápi póc	<i>Umbra krameri</i>	umbkra	9	8,68	5,67
Compó	<i>Tinca tinca</i>	tintin	9	6,63	5,46
Halványfoltú küllő	<i>Romanogobio vladykovi</i>	romvla	9	4,66	2,87
Karikakeszeg	<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	8	26,83	11,14
Ponty	<i>Cyprinus carpio</i>	cypcar	8	12,62	6,05
Süllő	<i>Sander lucioperca</i>	sanluc	8	9,70	6,70
Angolna	<i>Anguilla anguilla</i>	angang	8	6,52	5,27
Márna	<i>Barbus barbus</i>	barbar	8	3,56	1,74
Szivárványos pisztráng	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	oncmyk	6	1,95	0,94
Tarka géb	<i>Proterorhinus semiluaris</i>	prosem	5	2,92	2,20
Széles kárász	<i>Carassius carassius</i>	carcar	4	3,90	6,25
Amur	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	cteide	4	3,69	2,92
Balín	<i>Aspius aspius</i>	aspasp	4	3,06	2,65
Harcsa	<i>Silurus glanis</i>	silgla	4	2,71	3,19
Fehér busa	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	hypmol	4	1,76	2,19
Kősüllő	<i>Sander volgensis</i>	sanvol	2	1,18	0,84
Jász	<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	1	1,09	–
Amurgéb	<i>Perccottus gelnii</i>	pergle	1	1,02	–
Sebes pisztráng	<i>Salmo trutta fario</i>	saltru	1	0,50	–



8. ábra. A halegyüttes térbeli előfordulási gyakoriság és tömegesség szerinti kompozíciós szerkezete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban. Az előfordulási és tömegességi értékek az átlagolt hároméves adatsorból lettek meghatározva. A címkék a halfajok tudományos neveinek rövidítései; a jövevény halfajok címkéi piros színűek. A teljes nevek az M5-ben olvashatók. A kapcsos zárójelben levő fajok azonos helyzetűek. A vízszintes segédvonalak a tömegesség nagyságrendbeli határait (10, 100, 1000) jelölik.

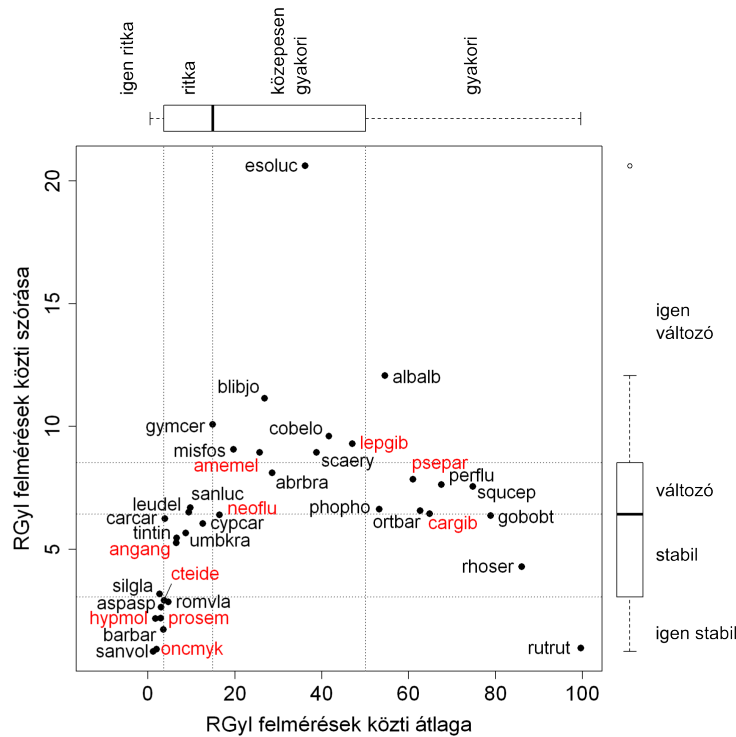
8. táblázat. A rangalapú gyakorisági index ($RGyI$) átlagos értékeinek (\bar{x}_{RGyI}) és szórásértékeinek (SD_{RGyI}) eloszlásában az első (Q1), a második (Q2), és a harmadik (Q3) kvartilis értékei.

	Q1	Q2	Q3
\bar{x}_{RGyI}	3,62	14,92	50,14
SD_{RGyI}	3,06	6,43	8,53

A rangalapú gyakorisági index alapján a jövevény halfajok általános gyakorisága és annak változatossága között a következő mintázat látszódott. A gyakori (ezüstkárász, kínai razbóra) és közepesen gyakori fajok (naphal, fekete törpeharcsa, folyami géb) gyakorisági állapota változó vagy igen változó volt. Ellenben a ritka (amur) vagy igen ritka (tarka géb, szivárványos pisztráng, fehér busa) általános gyakoriságú jövevény halfajok gyakorisági állapota stabilnak vagy igen stabilnak mutatkozott (9. ábra).

Az önfenntartó állományokkal rendelkező jövevény halfajok (fekete törpeharcsa, ezüstkárász, naphal, folyami géb, amurgéb¹, tarka géb, kínai razbóra) $RGyI$ átlaga ($31,29 \pm 26,54$ SD) nagyobb volt, mint az önfenntartó állományokkal feltehetően nem rendelkező jövevény halfajok (angolna, amur, fehér busa, szivárványos pisztráng, sebes pisztráng) $RGyI$ átlaga ($2,88 \pm 2,33$ SD) (egyoldalú randomizációs Mann-Whitney teszt, $Z = -187$, $p = 0,036$, randomizációk száma: 9999).

¹ Az amurgébet annak ellenére tekintjük önfenntartó állománnyal rendelkező fajnak a Balaton vízgyűjtőn, hogy a hároméves adatsorból csupán csak egyetlen példánnyal szerepelt. Ennek részletesebb háttere az értekezés 5.3. fejezetében olvasható.



9. ábra. A halfajok általános gyakorisága a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban a rangalapú gyakorisági index (RGyI) kilenc felmérés közötti átlagos értéke és szórása szerint. A címkék a halfajok tudományos neveinek rövidítései; a jövevény halfajok címkéi piros színűek. A teljes nevek az 7. táblázatban, illetve az M5-ben olvashatók. A felső és a jobb oldali szegélyen található dobozdiagramok az RGyI átlagos értékének és szórásának eloszlását reprezentálják (○ kiugró érték). A függőleges és vízszintes segédvonalak az eloszlások első (Q1), második (Q2) és harmadik (Q3) kvartiliséjét jelölik (8. táblázat). Az ábrán csak azok a halfajok (35 faj) vannak feltüntetve, melyek legalább két felméréskor előkerültek a vízgyűjtőről (ld. 7. táblázat).

4.4. Lokális, tájleptékű és térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentősége

A Széplaki-patak mikosszéplaki mintavételi helyének kiugró érték miatti kizárásával a mintavételi helyek száma 40-ről 39-re csökkent. Extrém ritkaság miatt 15 halfaj (köztük hét jövevény) lett kizárva az elemzésből (M5). A hároméves adatsorban így az összegyedszám 70 859, a fajok száma 24 volt, köztük jövevényként a fekete törpeharcsa, ezüstkárász, naphal, folyami géb és a kínai razbóra szerepelt, együttesen 14 262 (20,1%) egyedszámmal. Az átlagolt hároméves adatsorban az összes halegyed száma 8113, az öt jövevény halfaj együttes egyedszáma pedig 1632 volt.

A Moran-féle sajátvektor térkép módszer szerint a súlyozott kapcsoltsági mátrix (SKM) első 12 sajátvektora rendelkezett pozitív sajátértékkel, így összesen 12 MEM változó írta le a mintavételi helyek térbeli topológiáját.

Kollinearitás miatt a környezeti változók táji csoportjából három, lokális csoportjából négy változót zártunk ki az elemzésből (M4).

A hároméves adatsor kilenc felméréseinek egyedi haladat-mátrixaival végzett változódobozválogatásában (*forward selection*) a térbeli változók közül a MEM7-esnek és MEM1-esnek a teljes és a natív halegyüttesnél is azonos és magas volt a szelekciós gyakorisága (kilenc, illetve hét). A teljes halegyüttesnél magas (nyolc), míg a natív halegyüttesnél csak közepes (négy) volt a MEM5-ös szelekciós gyakorisága. A MEM11 változó szelekciós gyakorisága a teljes halegyüttesben közepes (négy), a natív

halegyüttesnél alacsony (kettő) volt, míg a MEM9-es változó ezzel pontosan ellentétesen viselkedett. A többi MEM változó csak egyszer, vagy egyszer sem került kiválasztásra (10. ábra a). A tájleptékű környezeti változók közül a tengerszint feletti magasság és tavak területe változóknak a két halegyüttes szinten azonos és magas volt a szelekciós gyakorisága (kilenc, illetve hét). A vízgyűjtő terület a teljes halegyüttes szinten közepes (négy), a natív halegyüttesnél alacsony (kettő) gyakoriságú volt; a többi táji változó szelekciós gyakorisága egynek vagy nullának adódott (10. ábra b). A szelekciós gyakoriságuk alapján a lokális változók közül az iszap, az átlagos víztükörszélesség és variációs koefficiense, az átlagos vízáramlási sebesség, a vezetőképesség, a NO_2^- koncentráció, az oxigéntartalom és a kavics változók tűntek leglényegesebbnek (10. ábra c).

Az átlagolt hároméves tábla változódialógatásában a térbeli változók közül a MEM7-es szerepelt mindkét közösségi szinten; a MEM1, MEM5 és MEM11 változók pedig csak a teljes halegyüttesnél. A táji változókból mindkét közösségi szinten ugyanaz a két változó szelektálódott ki (tengerszint feletti magasság és tavak területe). A lokális változókból a teljes halegyüttesnél hat változó szelektálódott ki, melyek a vezetőképesség kivételével a natív halegyüttes esetén is kiválasztásra kerültek. A pH és az átlagos víztükörszélesség változók csak a natív halegyüttesnél szelektálódtak ki (M6; 14. ábra).

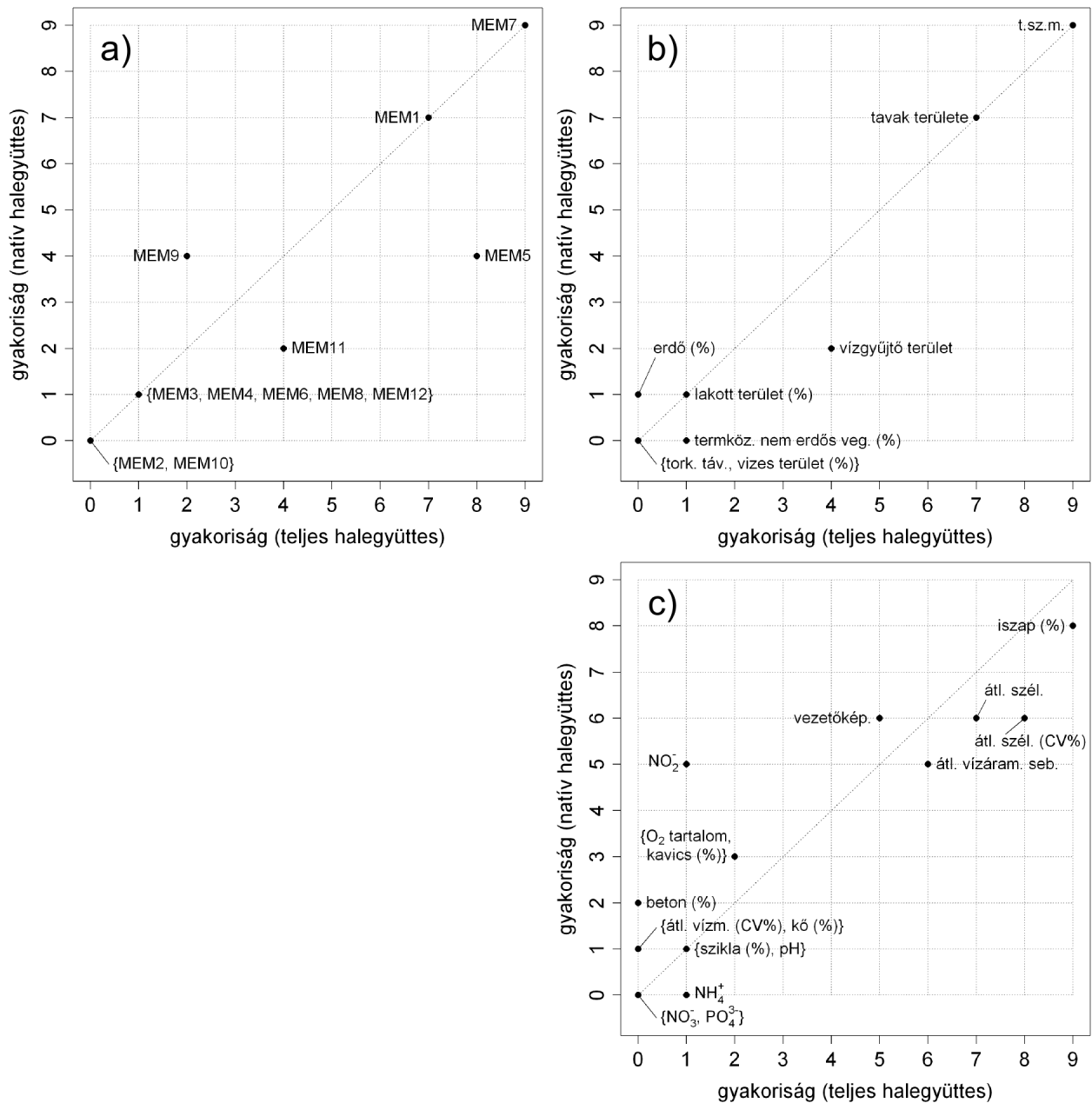
A változószelekciós eljárásban kiválogatott, összesen 30 db (10 térbeli, 6 táji és 14 lokális) változóval készített standardizált főkomponens elemzés (PCA) első két főkomponense együttesen 29,4%-t ragadta meg a mintavételi helyek közötti térbeli és környezeti variabilitásnak. A magas szelekciós gyakoriságú, és az átlagolt haladat-sornál is kiválasztásra került térbeli változók olyan környezeti változókkal mutattak összefüggéseket, melyek maguk is magas szelekciós gyakoriságúak voltak, illetve az átlagolt adatsornál is szelektálódtak. Például, a MEM7-es változó a tengerszint feletti magassággal pozitív, a vezetőképességgel és tavak területével negatív viszonyban állt. A MEM1 változó az átlagos vízáramlási sebességgel fordított, a MEM5 változó az iszap frakció arányával pozitív kapcsolatban volt (11. ábra).

Az első variancia-particionálásban, amikor a halegyüttesek teljes varianciája volt additívan felbontva, a kilenc felmérés egyedi elemzéseiben a térbeli és környezeti tényezők a teljes varianciának átlagosan a 38,98%-t ($\pm 3,46$ SD) magyarázták meg a teljes, és 41,03%-t ($\pm 5,93$ SD) a natív halegyüttes szintjén.¹ A tisztán térbeli tényezőkkel magyarázott variancia [T] a teljes halegyüttes esetén 1,81–8,21% között (átlag \pm SD: $4,87 \pm 2,27\%$), a natív halegyüttesnél 0–7,68% között (átlag \pm SD: $4,76 \pm 2,44\%$) változott. Ettől szembeötlően magasabb volt a tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [K], amely a teljes halegyüttesnél 21,41–31,90% között (átlag \pm SD: $25,01 \pm 3,38\%$), a natív halegyüttesnél pedig 16,46–37,75% között (átlag \pm SD: $27,79 \pm 5,86\%$) variált. A térbeli és környezeti tényezőkkel közösen magyarázott varianciafrakció [TK] a teljes halegyüttesnél 4,35–11,14% között (átlag \pm SD: $9,10 \pm 2,09\%$), a natív halegyüttesnél 5,03–11,49% között (átlag \pm SD: $8,48 \pm 2,42\%$) változott (9. táblázat; 12. ábra a b; M6).

A kilenc felmérés során a reziduális varianciafrakció [R] kismértékben alacsonyabb volt a natív közösségi szinten, mint a teljes halegyüttesnél (egyoldalú páros Wilcoxon-féle előjeles rangpróba, $V = 36$, $p = 0,004$; a tesztből a 2009Ő felmérés kiugró értéke miatt ki lett zárva²). Ezzel együtt a tisztán környezetileg magyarázott varianciafrakció [K] kismértékben magasabb volt a natív halegyüttesnél, mint a teljes halegyüttesnél ($V = 36$, $p = 0,004$; a tesztből a 2009Ő felmérés kiugró értéke miatt ki lett zárva). A tisztán térbeli hatásokkal magyarázott varianciafrakciók eloszlásában nem látszott különbség a közösségi szintek között ($V = 26$, $p = 0,156$; a tesztből a 2008Ő felmérés kiugró értéke miatt ki lett zárva) (12. ábra a).

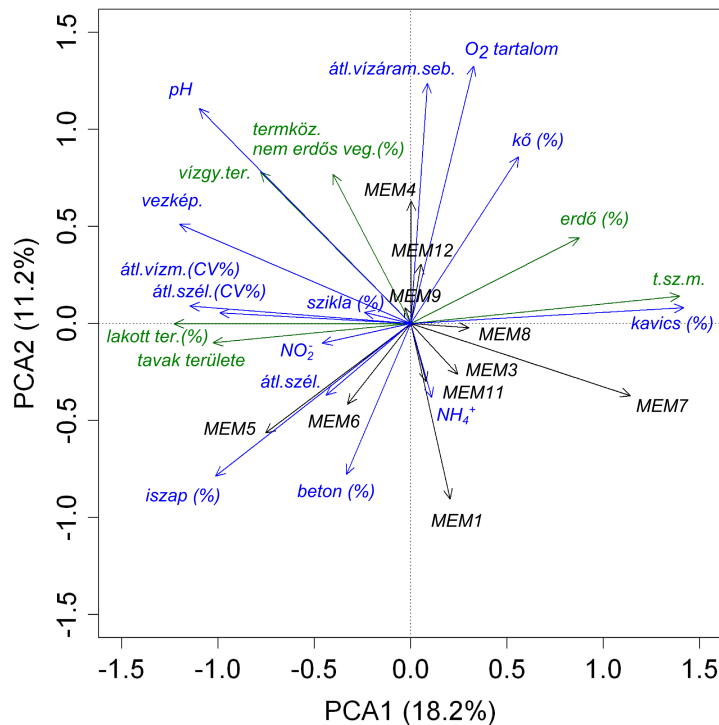
¹ A teljes magyarázott variancia = $100\% - \text{reziduális varianciafrakció [R]}$.

² A kiugró érték aszimmetrikussá tette a páros adatok különbségeinek eloszlását, ami így alkalmatlan lett volna a páros Wilcoxon-féle előjeles rangpróbaival való tesztelésre.



10. ábra. A térbeli és környezeti változók szelektációs gyakorisága a hároméves adatsor kilenc felméréseinek egyedi haladat-mátrixaival végzett változéválogatásában (*forward selection* eljárás). Térbeli változók csoportja (a); táji változók csoportja (b); lokális változók csoportja (c). Az átlós segédvonal által érintett rácspontokra eső változók szelektációs gyakorisága azonos volt a teljes és a natív halegyüttes esetén; az átló alatti rácspontokra esőké a teljes, míg az átló feletti rácspontokra esőké a natív halegyüttes szintjén volt nagyobb. A kapcsos zárójelben levő változók azonos helyzetűek. Rövidített nevű változók: átl. szél. (CV%): átlagos víztükörszélesség (CV%), átl. szél.: átlagos víztükörszélesség, átl. vízár. seb.: átlagos vízáramlási sebesség, átl. vízm. (CV%): átlagos vízmélység (CV%), t.sz.m.: tengerszint feletti magasság, termköz. nem erdős veg.: természetközeli nem erdős vegetáció, tork. táv.: torkolattól való távolság, vezetőkép.: vezetőképesség.

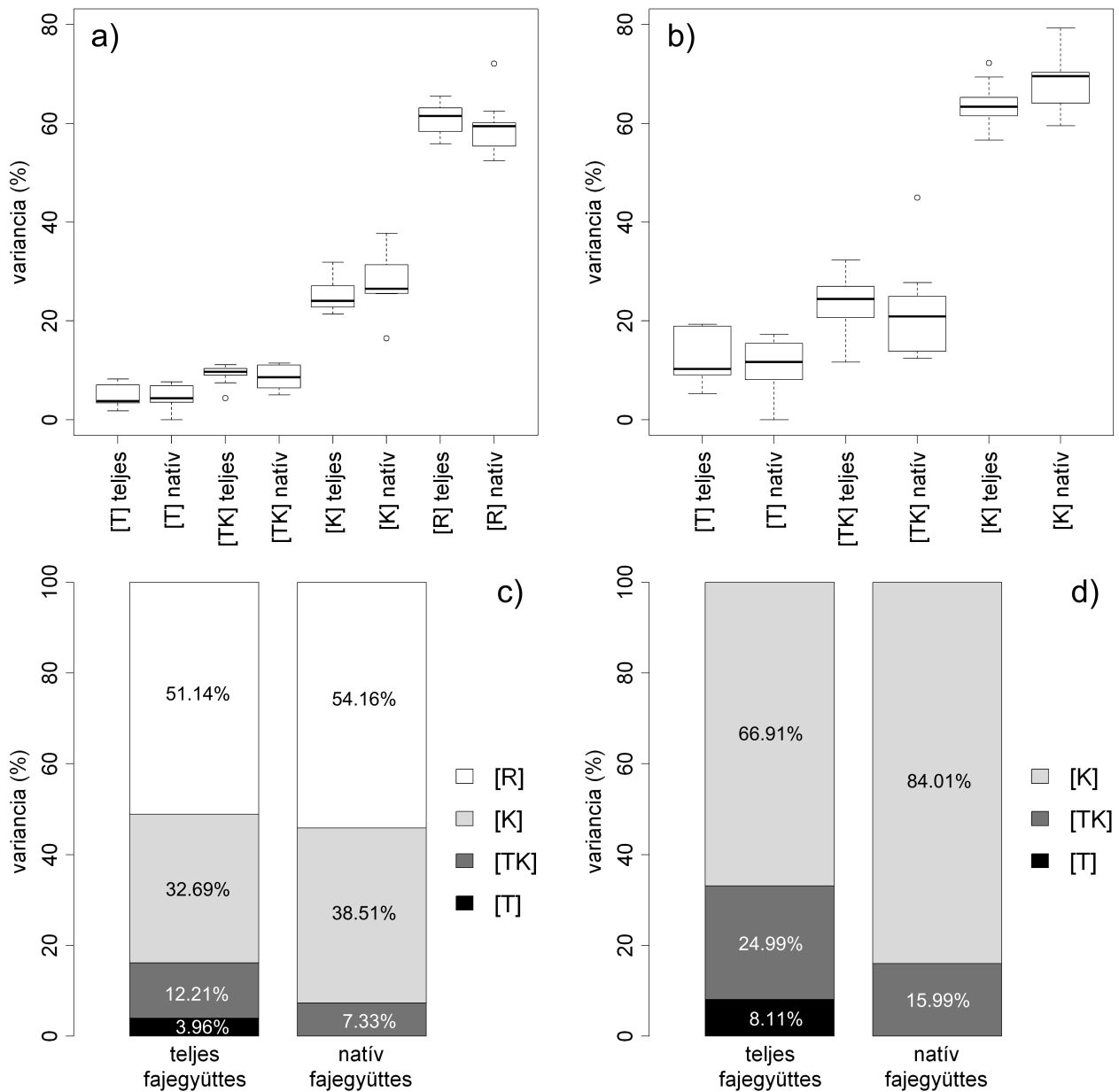
Az átlagolt hároméves tábla teljes varianciájának felosztásában a különböző varianciafrakciók egymáshoz viszonyított nagysága hasonló volt, mint az egyedi felméréseknél. Azonban az azonos varianciafrakciók közösségi szintek közötti viszonya esetenként eltért az egyedi felmérések eloszlási mintázatában mutatkozó kovarianciális viszonytól. Például, a teljes halegyüttes átlagolt hároméves



11. ábra. A változószelekciós eljárásban kiválogatott változók standardizált főkomponens elemzésének (PCA) ordinációs ábrája. Fekete nyilak: térbeli változók; zöld nyilak: táji környezeti változók; kék nyilak: lokális környezeti változók. A rövidített nevű változók: *átl.szél.(CV%)*: átlagos víztükörszélesség (CV%), *átl.szél.*: átlagos víztükörszélesség, *átl.vízár.am.seb.*: átlagos vízáramlási sebesség, *átl.vízm.(CV%)*: átlagos vízmélység (CV%), *lakott ter. (%)*: lakott terület, *termköz. nem erdős veg.*: természetközeli nem erdős vegetáció, *vezkép.*: vezetőképesség, *vízgy.ter.*: vízgyűjtő terület.

táblájának elemzésében a reziduális [R] varianciafrakció (51,14%) közel ugyanakkora volt, mint a natív halegyüttesnél (54,16%) (12. ábra c), az egyedi felmérések varianciafelosztáskor azonban a teljes halegyüttes [R] frakciójának mediánja kissé nagyobbak tűnt, mint a natív halegyüttes [R] frakcióinak mediánja (12. ábra a). A térbeli tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [T] a teljes halegyüttesnél 3,96%, míg a natív halegyüttesnél gyakorlatilag nulla volt. A tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [K] néhány százalékkal alacsonyabbnak adódott a teljes halegyüttesnél (32,69%), mint a natív halegyüttesnél (38,51%), azonban ez az eltérés a teljes magyarázott variancia arányában tekintve sokkal szembeötlőbb volt (17,10% a különbség). A térbeli és környezeti tényezők által közösen magyarázott varianciafrakció 12,21% volt a teljes, és 7,33% a natív közösségi szinten (9. táblázat; 12. ábra c d; M6).

A második variancia-particionálásban, amikor a halegyüttesek tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciája volt tovább bontva, a kilenc felmérés egyedi elemzéseiben a tisztán táji tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [Kt] a teljes halegyüttesnél 2,02–9,55% között (átlag \pm SD: 5,93 \pm 2,11%), a natív halegyüttesnél 3,17–9,88% között (átlag \pm SD: 6,17 \pm 2,56%) változott. Ehhez képest magasabb volt a tisztán lokális környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció, amely a teljes halegyüttesnél 6,40–17,06% között (átlag \pm SD: 11,58 \pm 3,50%), a natív halegyüttesnél pedig 7,38–21,28% között (átlag \pm SD: 13,39 \pm 4,68%) variált. A táji és lokális környezeti tényezőkkel közösen magyarázott varianciafrakció a teljes halegyüttesben 2,46–11,33% között (átlag \pm SD: 7,50 \pm 2,98%), a natív halegyüttesben 2,41–14,11% között (átlag \pm SD: 8,22 \pm 3,86%) változott (10. táblázat; 13. ábra a b).



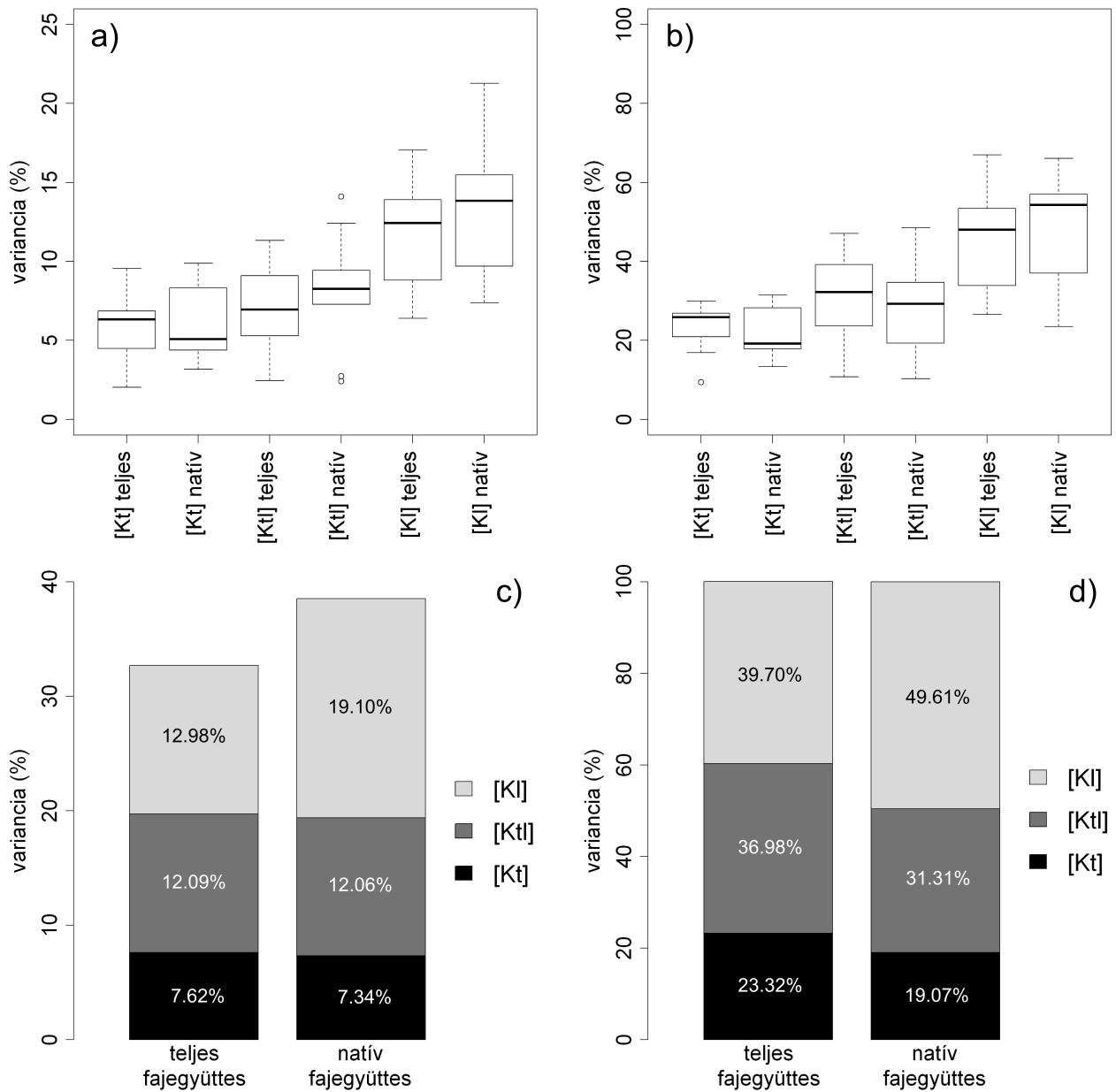
12. ábra. A halegyüttes teljes variációjának partícionálása. A kilenc egyedi felmérés varianciafrakcióinak eloszlása; a varianciafrakciók a halegyüttes teljes variációjának százalékaként vannak kifejezve (a). A kilenc egyedi felmérés varianciafrakcióinak eloszlása; a varianciafrakciók a halegyüttes teljes magyarozott variációjának százalékaként vannak kifejezve (b). Az átlagolt hároméves tábla varianciafrakciói a halegyüttes teljes variációjának százalékaként kifejezve (c). Az átlagolt hároméves tábla varianciafrakciói a teljes magyarozott variancia százalékában kifejezve (d). [T] tisztán térbeliséggel magyarozott varianciafrakció; [K] tisztán környezeti tényezőkkel magyarozott varianciafrakció; [TK] térbeli és környezeti tényezőkkel közösen magyarozott varianciafrakció; [R] nem magyarozott (reziduális) variancia frakció.

9. táblázat. A halegyüttes teljes varianciájának partícionálása. [T] tisztán térbeliséggel magyarázott varianciafrakció; [K] tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció; [TK] térbeli és környezeti tényezőkkel közösen magyarázott varianciafrakció; [R] nem magyarázott (reziduális) variancia frakció. F és p a tesztelhető varianciafrakciók ([T] és [K]) randomizációs tesztjében (randomizációs ciklusok száma minden esetben 24 999) a próbastatisztika és a szignifikancia szint. Az $\alpha = 0,05$ szinten szignifikáns varianciafrakciók p értékei félkövéren vannak kiemelve. Az átlagolt felmérés az átlagolt hároméves adatsor variancia-partícionálásának eredményét mutatja be. *Teljes*: teljes halegyüttes; *Natív*: natív halegyüttes.

Felmérés	Teljes variancia	[T] R_{adj}^2 (%)	F	p	[K] R_{adj}^2 (%)	F	p	[TK] R_{adj}^2 (%)	[R] R_{adj}^2 (%)
<i>Teljes</i>									
2008T	0,63	3,16	1,585	0,038	31,90	3,857	< 0,001	9,12	55,82
2008Ny	0,69	3,80	1,467	0,043	24,07	2,852	< 0,001	9,03	63,10
2008Ő	0,69	3,37	1,401	0,084	21,41	2,595	< 0,001	10,02	65,20
2009T	0,69	4,86	1,593	0,017	23,22	2,604	< 0,001	10,39	61,53
2009Ny	0,65	7,06	2,200	< 0,001	25,86	3,404	< 0,001	4,35	62,74
2009Ő	0,71	1,81	1,214	0,185	21,51	2,594	< 0,001	11,14	65,54
2010T	0,69	3,78	1,453	0,059	27,17	2,583	< 0,001	10,71	58,35
2010Ny	0,67	8,21	2,148	< 0,001	27,13	3,688	< 0,001	7,46	57,20
2010Ő	0,70	7,77	1,806	0,002	22,81	2,800	< 0,001	9,69	59,73
átlagolt	0,54	3,96	1,581	0,022	32,69	3,717	< 0,001	12,21	51,14
<i>Natív</i>									
2008T	0,61	3,51	2,037	0,012	37,75	4,704	< 0,001	6,33	52,42
2008Ny	0,67	4,39	1,750	0,017	26,18	3,444	< 0,001	6,93	62,50
2008Ő	0,67	6,22	1,809	0,013	25,51	3,077	< 0,001	8,63	59,65
2009T	0,66	3,25	1,419	0,060	25,58	3,068	< 0,001	11,08	60,09
2009Ny	0,63	7,01	2,218	0,001	28,51	3,398	< 0,001	5,03	59,45
2009Ő	0,68	0,00	0,655	0,906	16,46	2,289	< 0,001	11,49	72,05
2010T	0,67	3,89	1,474	0,063	31,37	2,749	< 0,001	9,32	55,42
2010Ny	0,65	7,68	2,383	< 0,001	32,21	3,333	< 0,001	6,42	53,70
2010Ő	0,64	6,90	1,747	0,006	26,54	2,975	< 0,001	11,13	55,43
átlagolt	0,51	0,00	0,765	0,636	38,51	3,899	< 0,001	7,33	54,16

A kilenc felmérés során a tisztán táji tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [Kt] nem különbözött szignifikánsan a teljes és a natív közösségi szintek között (egyoldalú páros Wilcoxon-féle előjeles rangpróba, $V = 19$, $p = 0,674$). A tisztán lokális tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [Kl], azonban enyhén nagyobb volt a natív halegyüttes szintjén, mint a teljes halegyüttesnél ($V=37$, $p = 0,049$) (13. ábra a).

Az átlagolt hároméves tábla tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakciójának [K] felosztásában a különböző varianciafrakciók egymáshoz viszonyított nagysága hasonló volt, mint az egyedi felméréseknél. Az azonos varianciafrakciók közösségi szintek közötti viszonya alapján véve összhangban volt az egyedi felmérések eloszlási mintázatában mutatkozó kovariációs viszonyal. A tisztán táji tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [Kt] gyakorlatilag mindkét közösségi szinten azonos volt (teljes halegyüttes 7,62%, natív halegyüttes 7,34%). A tisztán lokális tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [Kl] kismértékben alacsonyabb volt a teljes halegyüttesnél (12,98%), mint a natív halegyüttesnél (19,10%). A táji és lokális tényezők által közösen magyarázott varianciafrakció [Kt] ugyancsak azonos nagyságú volt mindkét közösségi szinten (teljes halegyüttes 12,09%, natív halegyüttes 12,06%) (10. táblázat; 13. ábra c d).

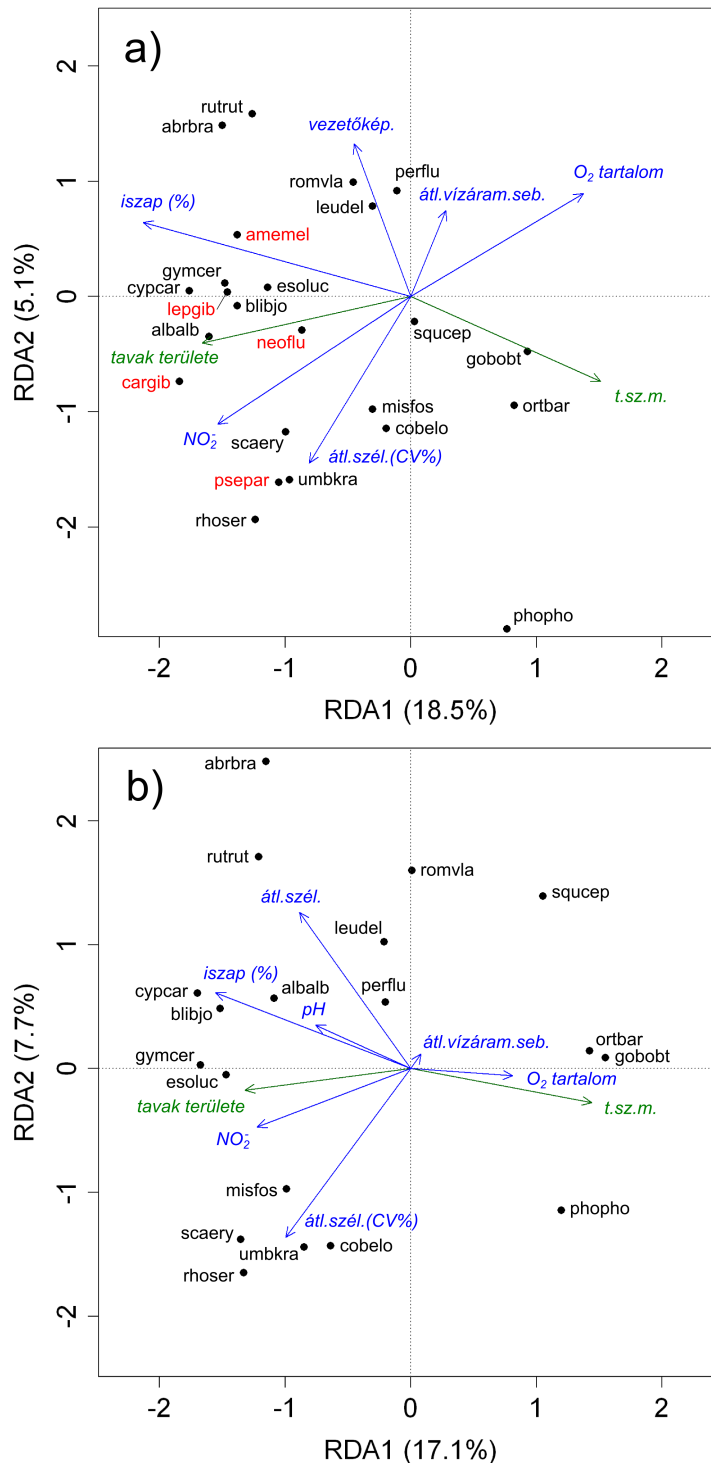


13. ábra. A halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának [K] partícionálása. A kilenc egyedi felmérés varianciafrakcióinak eloszlása; a varianciafrakciók a halegyüttes teljes varianciájának százalékaként vannak kifejezve (a). A kilenc egyedi felmérés varianciafrakcióinak eloszlása; a varianciafrakciók a halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának ([K]) százalékaként vannak kifejezve (b). Az átlagolt hároméves tábla varianciafrakciói a halegyüttes teljes varianciájának százalékaként kifejezve (c). Az átlagolt hároméves tábla varianciafrakciói a halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának ([K]) százalékaként kifejezve (d). [Kt] tisztán táji tényezőkkel magyarázott varianciafrakció; [Kl] tisztán lokális környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció; [Ktl] táji és lokális környezeti tényezőkkel közösen magyarázott varianciafrakció.

10. táblázat. A halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának [K] partícionálása. [Kt] tisztán táji tényezőkkel magyarázott varianciafrakció; [Kl] tisztán lokális környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció; [Ktl] táji és lokális környezeti tényezőkkel közösen magyarázott varianciafrakció. F és p a tesztelhető varianciafrakciók ([Kt] és [Kl]) randomizációs tesztjében (randomizációs ciklusok száma minden esetben 24 999) a próbastatisztika és a szignifikancia szint. Az $\alpha = 0,05$ szinten szignifikáns varianciafrakciók p értékei félkövéren vannak kiemelve. Az átlagolt felmérés az átlagolt hároméves adatsor variancia-partícionálásának eredményét mutatja be. *Teljes*: teljes halegyüttes; *Natív*: natív halegyüttes.

Felmérés	[Kt] R_{adj}^2 (%)	F	p	[Kl] R_{adj}^2 (%)	F	p	[Ktl] R_{adj}^2 (%)
<i>Teljes</i>							
2008SP	9,55	3,567	< 0,001	17,06	3,017	< 0,001	5,29
2008SU	6,34	2,004	0,003	6,40	1,786	0,004	11,33
2008AU	4,48	1,688	0,020	10,01	2,190	< 0,001	6,91
2009SP	6,24	1,980	0,002	7,88	1,794	0,002	9,10
2009SU	4,38	2,082	0,004	12,44	2,635	< 0,001	9,05
2009AU	2,02	1,864	0,052	14,40	2,208	< 0,001	5,09
2010SP	7,04	1,845	0,004	8,82	1,756	0,002	11,31
2010SU	6,86	2,799	< 0,001	13,32	2,863	< 0,001	6,96
2010AU	6,43	2,507	< 0,001	13,92	2,445	< 0,001	2,46
átlagolt	7,62	3,087	< 0,001	12,98	2,354	< 0,001	12,09
<i>Natív</i>							
2008SP	9,19	3,717	< 0,001	21,28	3,761	< 0,001	7,28
2008SU	7,40	2,834	< 0,001	9,70	2,280	< 0,001	9,09
2008AU	3,41	1,828	0,034	13,85	2,486	< 0,001	8,25
2009SP	4,71	2,137	0,006	8,45	1,900	0,001	12,42
2009SU	5,08	2,283	0,003	15,15	2,682	< 0,001	8,28
2009AU	3,17	2,276	0,025	10,88	1,993	0,001	2,41
2010SP	9,88	1,998	0,001	7,38	1,644	0,011	14,11
2010SU	4,38	2,142	0,007	18,39	2,615	< 0,001	9,44
2010AU	8,34	3,031	< 0,001	15,47	2,442	< 0,001	2,73
átlagolt	7,34	3,017	< 0,001	19,10	2,749	< 0,001	12,06

Az átlagolt hároméves adatsor variancia-partícionálásában mindkét közösségi szinten a tengerszint feletti magasság és iszap frakció aránya volt a halegyüttes szerkezetet leíró két elsődleges környezeti változó (14. ábra). Az első kanonikus tengely mentén a jellegzetes dombvidéki halfajok (fürges cselle, kövicsík, fenékjáró küllő, domolykó) elkülönültek a többi halfajtól. A jövevény halfajok halegyüttesből való kizárása után ez az elkülönülés még kontrasztosabbá vált. A második kanonikus tengely által magyarázott variancia mindkét közösségi szinten alacsony volt, és leginkább az átlagos vízáramlási sebesség (CV%) változó vágott egybe a második kanonikus tengellyel. A jövevény halfajok kizárásával enyhén növekedett a halfajok tengely menti szóródása, és ezáltal a tengely által magyarázott variancia is. A halfajok tengely menti elrendeződésében a dombvidéki fajok helyzete változott legfeltűnőbben, melyek a teljes halegyüttesben a második kanonikus tengely negatív oldalán voltak, a jövevények kizárása után pedig a fürges cselle kivételével a tengely pozitív oldalára kerültek (14. ábra).



14. ábra. Az átlagolt hároméves haladat-tábla variancia-partícionálásában a környezeti hatásokat tartalmazó parciális Redundancia Analízis modell (kovariánsok a térbeli változók) ordinációs ábrája.

Teljes halegyüttes **(a)**; natív halegyüttes **(b)**. A fekete pontok a halfajok helyzetét jelzik az ordinációs síkon, a mellettük levő címkék a fajok tudományos neveinek rövidítései; a jövevény halfajok címkei piros színűek. A teljes nevek az M5-ben olvashatók. A nyilak a modellben magyarázó változóként szereplő környezeti változókat reprezentáló grádiensek; zöld nyilak: táji változók, kék nyilak: lokális változók. Rövidített nevű környezeti változók: *átl.szél.(CV%)*: átlagos víztükörszélesség (CV%), *átl.szél.*: átlagos víztükörszélesség, *átl.vízárám.seb.*: átlagos vízáramlási sebesség, *t.sz.m.*: tengerszint feletti magasság, *vezkép.*: vezetőképesség.

4.5. Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése

A Széplaki-patak mikosszéplaki mintavételi helyének kizárása után, a 39 mintavételi helyet tartalmazó átlagolt hároméves adatsorban a halfajok összes egyedszáma 8192, a jövevények összes egyedszáma pedig 1657 (20,2%) volt. A minta fajkészlete a 40 mintavételi helyet tartalmazó adatsorhoz képest nem változott: összesen 39 halfaj, köztük 12 jövevény szerepelt az adatsorban (M5).

4.5.1. A térbeli hatások jelentősége

A mintavételi helyek térbeli konfigurációja alapján megszerkesztett MEM változók száma 12 db volt. A jövevény halfajok előfordulási adataiban a térbeli változóknak nem volt mintázatléíró szerepe (klasszifikációs RF modell, osztályozási hibaráta = 17/39, Cohen-féle $\kappa = -0,28$, Hand-féle $H = 0$). Ellenben a relatív abundancia mintázat kis része magyarázható volt a térbeli hatásokkal (regressziós RF modell, pseudo- $R^2 = 21,75\%$); ebben a 12 MEM változó közül a MEM5-ös tűnt a leglényegesebbnek. A fajsám-adatok mintázatának leírásában a térbeli változók szintén jelentéktelennek bizonyultak (regressziós RF modell, pseudo- $R^2 = -27,29\%$). A szelektált környezeti változókkal készített RF modellek reziduálisai sem a relatív abundancia adatok (Moran-féle $I = 0,08$, $p = 0,29$), sem a fajsám-adatok (Moran-féle $I = -0,16$, $p = 0,67$) esetén nem tartalmaztak szignifikáns térbeli autokorrelációt.

4.5.2. Előfordulás

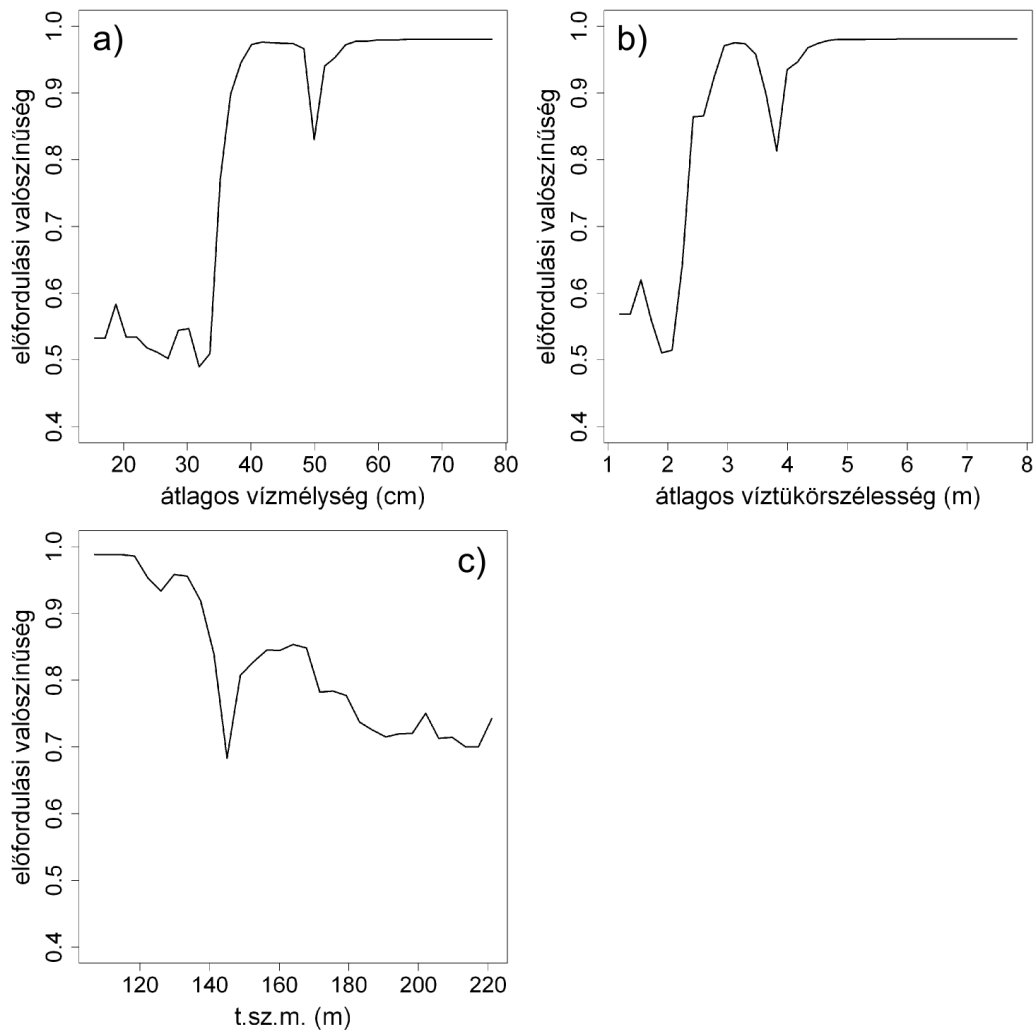
Jövevény halak a 39 mintavételi hely közül 31 helyről kerültek elő. Térbeli előfordulásuk két lokális és egy táji környezeti változóval volt összefüggésben (11. táblázat). A RF modell szerint az előfordulási valószínűség az átlagos vízmélységgel és víztükörszélességgel növekedett, míg a tengerszint feletti magassággal csökkent (osztályozási hibaráta = 6/39, Cohen-féle $\kappa = 0,53$, Hand-féle $H = 0,29$) (15. ábra). Ezzel összhangban a TREE modellben a jövevények jelenléte a nagyobb átlagos mélységű (> 34,18 cm), hiányuk pedig a sekélyebb patakszakaszokhoz kötődött (osztályozási hibaráta = 3/39, Cohen-féle $\kappa = 0,77$, Hand-féle $H = 0,62$) (16. ábra).

4.5.3. Relatív abundancia

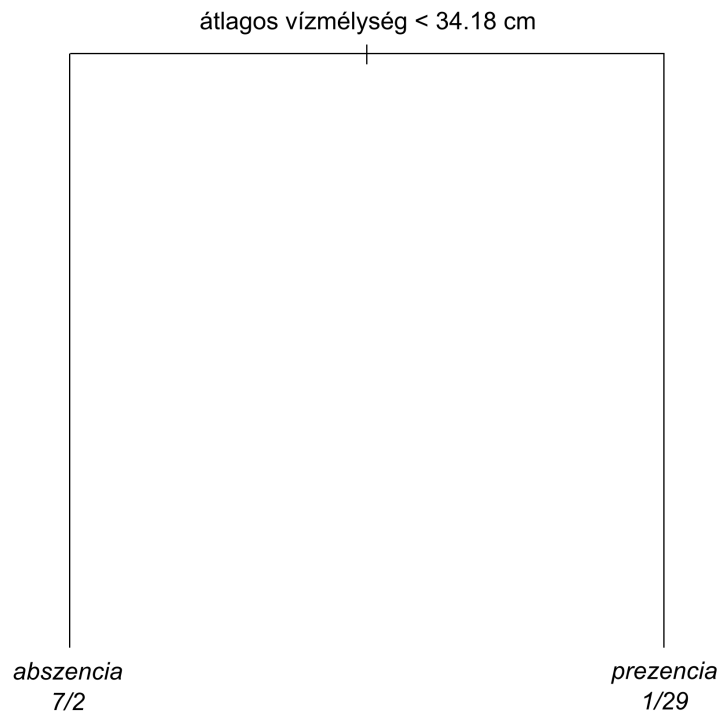
Azokon a helyeken, ahol a jövevény halfajok előfordultak, az átlagos adatsorbéli lokális relatív abundanciájuk 0,32% és 68,87% között változott. A relatív tömegesség három táji és két lokális tényezővel volt összefüggésben (11. táblázat). Ezek közül a vízfolyásszegmens vízgyűjtőjén levő tavak területe volt a legnagyobb hatással a relatív abundanciára. A tavak területének növekedésével a jövevényfajok lokális tömegessége is növekedett (RF modell, pseudo- $R^2 = 46,39\%$) (17. ábra). A relatív abundancia TREE modellje ($R^2 = 71,5\%$) szerint alacsony relatív tömegesség (5,50–6,79%) egyrészt azokra a szakaszokra volt jellemző, melyeknél a tavak területe viszonylag kicsi (< 1,74 km²) és számottevő az átlagos vízáramlási sebesség ($\geq 9,97$ cm s⁻¹); másrészt azokra a nagy tóterülettel (> 1,74 km²) rendelkező szakaszokra, melyeknek a tengerszint feletti magassága nagyobb vagy egyenlő, mint 128 m. Azokon a helyeken, ahol a vízfolyásszegmensen levő tavak területe és az átlagos áramlási sebesség is viszonylag alacsony, a közepes mértékű relatív abundancia (24,41%) volt jellemző. A legmagasabb relatív abundancia (45,52%) pedig a magas tóterületű és az alacsony fekvésű (< 128 m) helyeken volt jellegzetes (18. ábra).

4.5.4. Fajsám

Azokon a helyeken, ahol a jövevény halfajok előfordultak, az átlagos adatsorbéli lokális fajsámuk egy és hét között változott. A jövevényfajok száma csak a táji tényezőkkel mutatott összefüggést

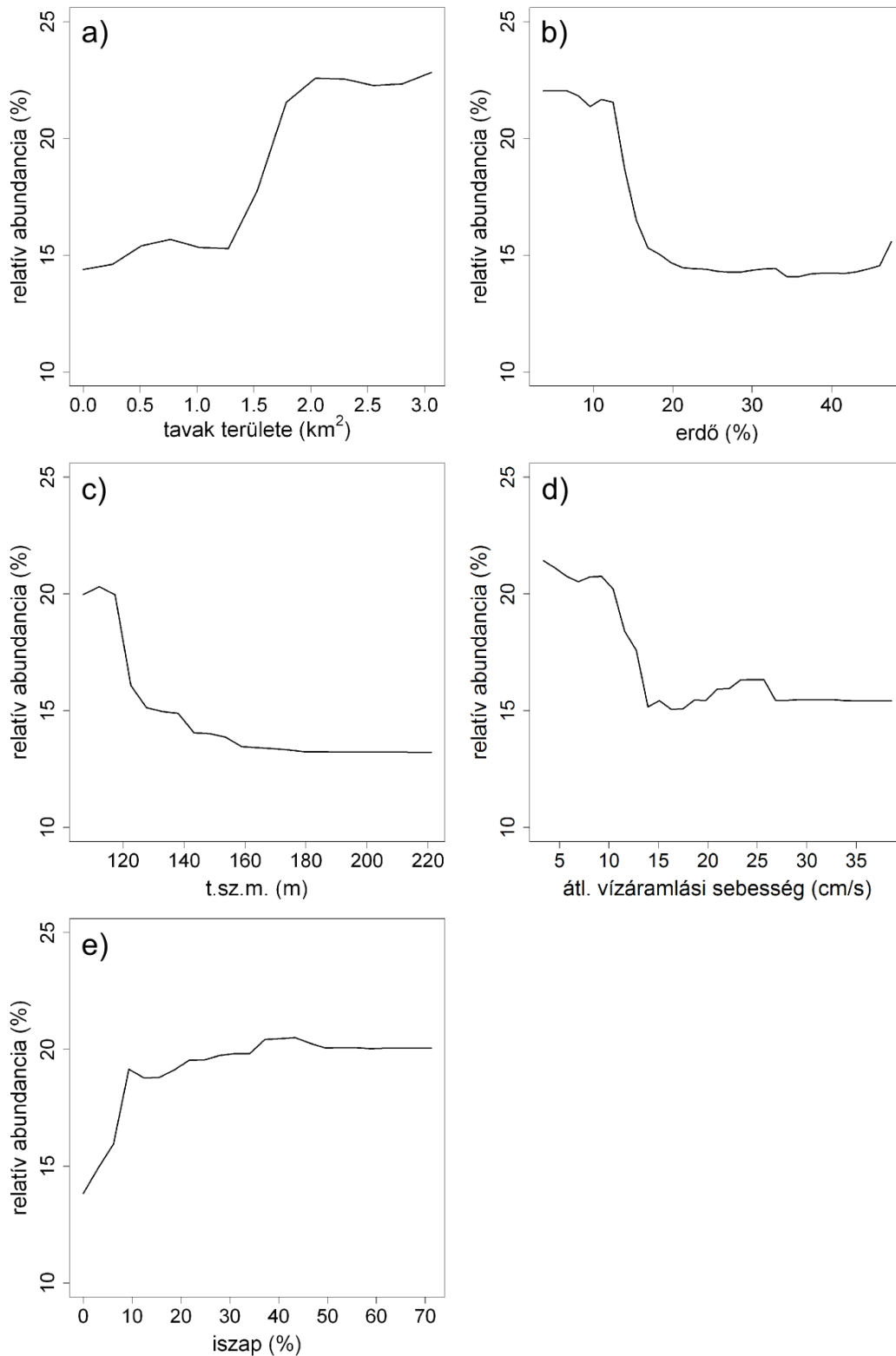


15. ábra. A jövevény halak előfordulási valószínűségének parciális függősége a szelektált környezeti változóktól (*Random Forests* modell, osztályozási hibaráta = 6/39, Cohen-féle $\kappa = 0,53$, Hand-féle $H = 0,29$). A környezeti változók relatív mintázatléíró fontossága az ábrák betűjelét betűrendben követve csökken.



16. ábra. A jövevény halak előfordulását leíró klasszifikációs fa modell (osztályozási hibaráta = $3/39$, Cohen-féle $\kappa = 0,77$, Hand-féle $H = 0,62$). Ha egy mintavételi helyre igaz az adott környezeti változón alapuló felosztási kritérium, akkor azt a helyet a modell a fa bal oldali ágába sorolja.

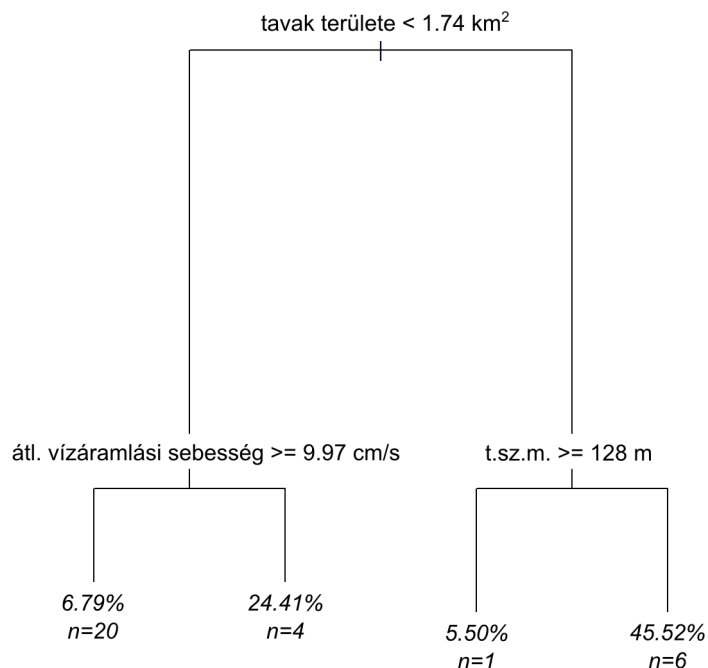
Például, ha egy mintavételi helyen az átlagos vízmélység kisebb, mint $34,18$ cm, akkor az a bal oldali ágba sorolódik. A fa alján levő „levelek” a függő változó adott csoportra vonatkozó várható értékét (abszencia vagy prezencia) jelzik. A „/” jel előtti szám a csoportba tartozó helyek közül azok számát jelöli, ahol nem volt előfordulás, míg a „/” jel utáni szám azon helyek számát, ahol volt előfordulás.



17. ábra. A jövevény halak relatív abundanciájának parciális függősége a szelektált környezeti változóktól (*Random Forests* modell, $\text{pseudo-R}^2 = 46,39\%$). A környezeti változók relatív mintázatlanleíró fontossága az ábrák betűjelét betűrendben követve csökken.

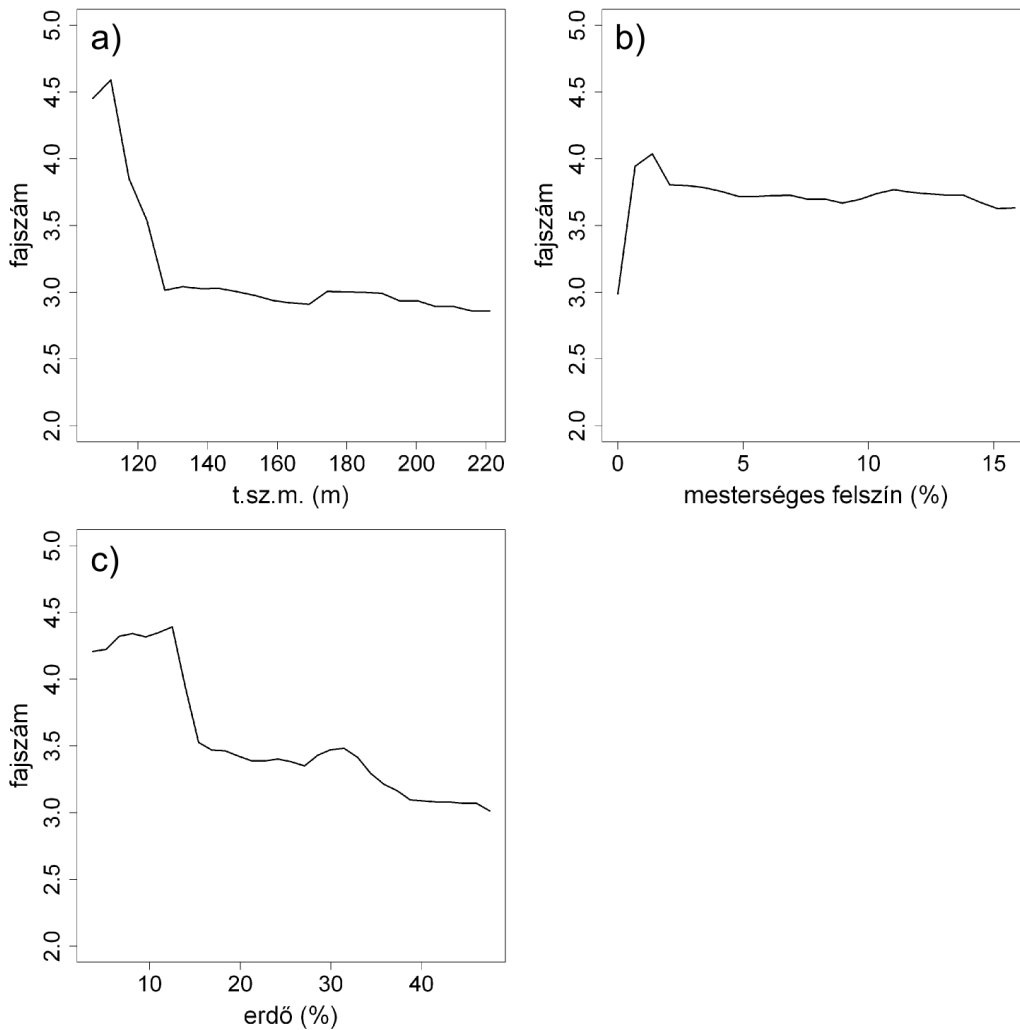
11. táblázat. A jövevényhalak előfordulásának, relatív abundanciájának és fajszámának térbeli eloszlását leíró környezeti változók. A számértékek a *Random Forests* modellel meghatározott változófontossági mutatók értékei. Ezek az értékek azt jelzik, hogy milyen mértékben nő meg a modell predikciós hibája (klasszifikációs modellnél: osztályozási hibaráta, regressziós modellnél: átlagos négyzetes hiba) ha az adott változó értékei random összekeverednek a mintavételi helyek között. Rövidített nevű változó: t.sz.m.: tengerszint feletti magasság.

Előfordulási adatok	Osztályozási hibaráta növekedése (%)
átlagos vízmélység	29,89
átlagos víztükörszélesség	28,11
t.sz.m.	11,90
Relatív abundancia adatok	Átlagos négyzetes hiba növekedése (%)
tavak területe	94,65
erdő (%)	91,07
t.sz.m.	90,31
átlagos vízáramlási sebesség	82,65
iszap (%)	79,44
Fajszám-adatok	Átlagos négyzetes hiba növekedése (%)
t.sz.m.	219,01
mesterséges felszín (%)	150,56
erdő (%)	133,25



18. ábra. A jövevény halak relatívabundancia-eloszlását leíró regressziós fa modell ($R^2 = 71,5\%$). A fa alján levő „levelek” az adott csoportba tartozó helyeken várható relatív abundanciát mutatják; n az adott csoportba tartozó mintavételi helyek száma.

(11. táblázat), a lokális csoportból egyetlen releváns változó sem került szelektálásra (RF modell, pseudo- $R^2 = 3,33\%$). A táji tényezők közül a legmeghatározóbb a mintavételi helyek tengerszint feletti magassága volt, amelynek kis mérvű kezdeti növekedésével (a Balaton szintjétől, azaz 107 m-től

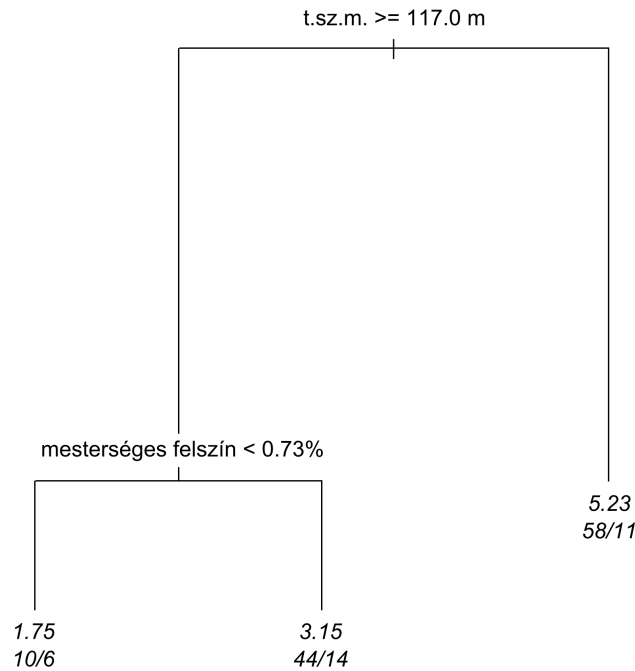


19. ábra. A jövevény halak fajszámának parciális függősége a szelektált környezeti változóktól (*Random Forests* modell, $\text{pseudo-R}^2 = 55,38\%$). A környezeti változók relatív mintázatléíró fontossága az ábrák betűjelét betűrendben követve csökken.

kb. 125 m-ig) erősen csökkent a várható fajszám. A mesterséges felszínnek inkább a vízgyűjtőn belüli jelenléte, mintsem arányának nagysága tűnt lényegesnek: kis arányú mesterséges felszín esetén a várható fajszám hirtelen megemelkedett, de a mesterséges felszín további növekedésével lényegében már nem változott. A vízgyűjtőn levő erdőterületek arányának növekedésével a jövevényfajok várható száma markáns csökkenést mutatott (RF modell, $\text{pseudo-R}^2 = 55,38\%$) (19. ábra). A TREE modell ($R^2 = 72,0\%$) szerint a legalacsonyabb várható fajszám (1,75) a magasabban fekvő (t.sz.m. ≥ 117 m), elhanyagolható mértékű mesterséges felszínnel (< 0,73%) rendelkező vízgyűjtőjű helyekre volt jellemző. A magasabban fekvő, mesterséges felszínt is tartalmazó vízgyűjtőjű helyeken közepes mértékű (3,15) volt a fajok várható száma. A legmagasabb lokális fajszám az alacsony fekvésű (t.sz.m. < 117,0 m) szakaszokra volt jellemző (20. ábra).

4.6. Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban

A 2009-ben kilenc alkalommal végzett felmérés során előkerült jövevény halak döntő hányadát (> 93%) mindkét patakban lassú folyású, illetve állóvízet kedvelő (stagnofil) fajok (ezüstkárász, kínai razbóra, naphal) alkották. A jövevény halak relatív abundanciájának patak hossz-szelvénye menti mintázata az éven belüli felmérések során a Marót-völgyi-csatornán meglehetősen hasonló volt, míg



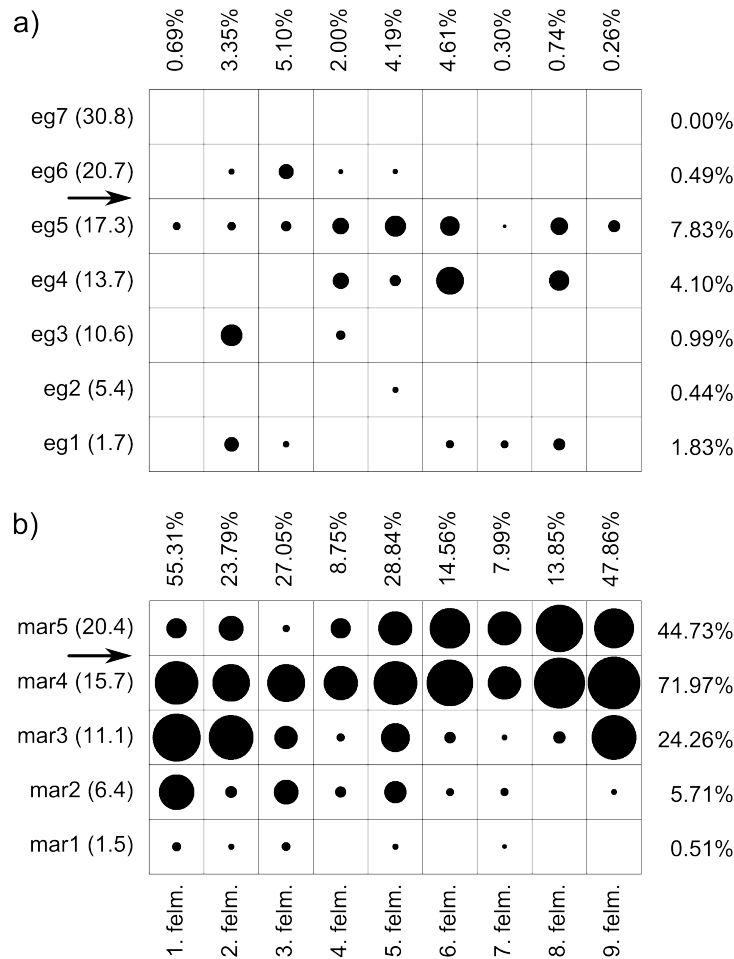
20. ábra. A jövevény halak fajszámeloszlását leíró regressziós famodell ($R^2 = 72,0\%$). A fa alján levő „levelek” az adott csoportba tartozó helyeken várható fajszámot mutatják. A „/” jel előtti szám az adott csoportba tartozó helyek fajszámainak összegét, a „/” jel mögötti szám pedig a csoportba tartozó helyek számát jelzi.

az Eger-vízen a felmérések között élesebb különbségek látszottak (21. ábra). Mindkét patakra jellemző volt, hogy a közvetlenül halastavak alatt levő mintavételi helyeken, a jövevény halak minden felmérési időpontban kimutathatóak voltak. A helyeken belül összevont összes felmérés adataiban a relatív abundancia a halastavaktól a torkolat felé haladva fokozatosan csökkent, kivéve a torkolat közeli Eg1 mintavételi helyet (21. ábra jobb oldali marginális értékek) (Spearman rang korreláció, egyoldalú teszt: Eger-víz: $\rho = -0,70$, $n = 5$, $S = 34$, $p = 0,117$; Marót-völgyi-csatorna: $\rho = -1,0$, $n = 4$, $S = 20$, $p = 0,042$). A felméréseken belül összevont összes mintavételi hely adataiban a relatív abundancia egyértelmű trendet nem mutatott egyik pataknál sem (21. ábra felső marginális értékek) (Spearman rang korreláció, kétoldalú teszt: Eger-víz: $\rho = -0,42$, $n = 9$, $S = 170$, $p = 0,270$; Marót-völgyi-csatorna: $\rho = -0,30$, $n = 9$, $S = 156$, $p = 0,218$). A jövevény halak relatív mennyiségében viszont éles különbség volt a két patak között (12. táblázat).

A mintavételi helyek közötti különbségekből fakadó véletlen variancia ($\hat{\sigma}^2 = 2,975$) kb. hatszor nagyobb volt, mint a felmérések közötti variancia ($\hat{\sigma}^2 = 0,478$).

4.7. Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata

A három felmérési időpont egybevont adataiban a regionális (együttesen nyolc mintavételi hely) fajszám 30 volt, közöttük nyolc volt a Balaton vízgyűjtőre nézve jövevény halfajok száma. Az egyes felmérési időpontokra szétbontva a regionális fajszám 1987-ben, 2007-ben és 2008-ban rendre 22, 23 és 24; a jövevények fajszáma pedig rendre öt, hat és hat volt.



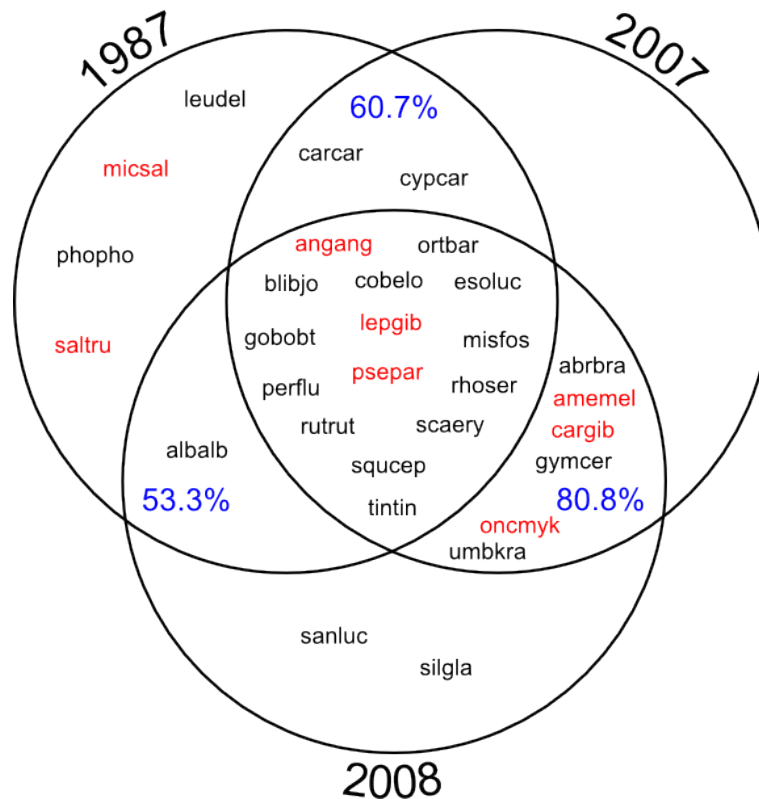
21. ábra. A jövevény halfajok relatív abundanciájának eloszlása a patak hossz-szelvénye mentén a mintavételi helyek és a felmérési időpontok között: Eger-víz (a); Marót-völgyi-csatorna (b). A sorok a mintavételi helyeknek felelnek meg: a bal oldalon levő marginális feliratok a mintavételi helyeket jelölő címkék, zárójelben az adott mintavételi hely torkolattól való távolsága (km). A mintavételi helyek címkéi között levő vízszintes nyilak a halastavak topológiai pozícióját mutatják. Az oszlopok a felmérési időpontoknak felelnek meg: az alsó marginális feliratok a felmérések sorszámát jelölő címkék. A cellákban levő fekete körök területe a jövevény halaknak az adott mintavételi hely, adott felmérésével nyert mintájában levő relatív abundanciájával arányos. 100%-os relatív abundanciát az a kör jelölne, amely érintené a cella oldalait. Az üres cellák a jövevény halak hiányát jelzik. A jobb oldalon levő marginális érték a jövevény halaknak az adott helyen belüli összes felmérés összevont adataiban levő relatív abundanciája. A felső oldalon levő marginális érték a jövevény halaknak az adott felmérésen belül az összes mintavételi hely összevont adataiban levő relatív abundanciája.

A regionális fajkészletben az egy felmérési időpontra egyedi halfajok száma 1987-ben négy, 2007-ben nulla és 2008-ban kettő volt. Ezek között a jövevény halfajok száma 1987-ben kettő, 2008-ban nulla volt. A mindhárom időpontban előforduló 15 halfaj között három jövevény faj volt. A regionális fajkészlet 1987-es évi állapotának 2007-es évhez viszonyított hasonlósága (60,7%) kis mértékben magasabb volt, mint a 2008-as évhez viszonyított hasonlósága (53,3%). Ugyanakkor mindkét érték lényegesen elmaradt a 2007-es és 2008-as év közötti hasonlóságtól (80,8%) (22. ábra).

A három felmérési időpontban a mintavételi helyek közötti páronkénti fajkészletbeli hasonlóságok (J) minimum és maximum értéke mindhárom időpontban hasonló volt: 1987-ben 0% és 53,85%, 2007-ben 0% és 58,33%, 2008-ban 0% és 58,82% (13. táblázat). A páronkénti hasonlóságok át-

12. táblázat. A jövevény halak relatív abundanciájára illesztett általánosított kevert modellből (binomiális eloszlás logit link függvényével) számított patak hatás. A Marót-völgyi-csatornára becsült átlagos relatívabundancia-érték a referenciához képesti additív hatást jelenti logit skálán. Az utolsó oszlopban a két patakra becsült átlagos relatív abundanciák eredeti arányskálára visszatranszformált értékei olvashatók.

Hatás	Becsült relatív abundancia (logit)	Standard hiba	z	p	Becsült relatív abundancia (%)
Eger-víz (referencia)	-4,536	0,745	-6,093	< 0,001	1,06
Marót-völgyi-csatorna	2,744	1,049	2,615	0,009	14,27



22. ábra. A regionális fajkészlet három felmérési időpont közötti hasonlósági viszonyai. Mintavételi helyek száma: nyolc. A címkék a fajok tudományos neveiből képzett rövidítések: micsal: pisztrángsügér (*Micropterus salmoides*), a többi faj teljes neve az M5-ben olvasható. A piros színnel szedett fajok a Balaton vízgyűjtőjére nézve jövevény halfajok. A százalékos értékek a felmérési időpontok páronkénti fajkészletbeli hasonlóságának értékei (Jaccard index).

laga (\bar{J}) enyhén különbözött, szórása mindhárom esetben nagynak adódottak: 1987-ben $16,67 \pm 14,85\%$, 2007-ben $25,53 \pm 18,10\%$ és 2008-ban $20,00 \pm 17,69\%$.

Két időpont között a mintavételi szakaszok páronkénti fajkészletbeli hasonlóságában történt változások (ΔJ) gyakorisági eloszlása durván hasonló volt a 1987 vs. 2007 és az 1987 vs. 2008 összehasonlításokban. Ezekben az összehasonlításokban viszonylag alacsony volt a változatlan hasonlóságot mutató helypárok száma, és a növekvő hasonlóságot mutató helypárok száma volt a legmagasabb, melyektől csak kevéssé maradt el a csökkent hasonlóságot mutató helypárok száma. Ezekből eltérően a 2007 vs. 2008 összehasonlításban nagyobb volt a változatlan, illetve csökkent hasonlóságot mutató helypárok száma, és alacsonyabb a növekedett hasonlóságú helypároké (14. táblázat; 23. ábra).

Két felmérési időpont között végbement TH / TD becsült mértéke 1987 vs. 2007 összehasonlításban 8,86% (TH; nemparaméteres páros randomizációs teszt, $p = 0,026$), 1987 vs. 2008 összehason-

13. táblázat. A mintavételi helyek páronkénti fajkészletbeli hasonlósága (Jaccard index [%]) az 1987-es, a 2007-es és a 2008-as július felmérésekben.

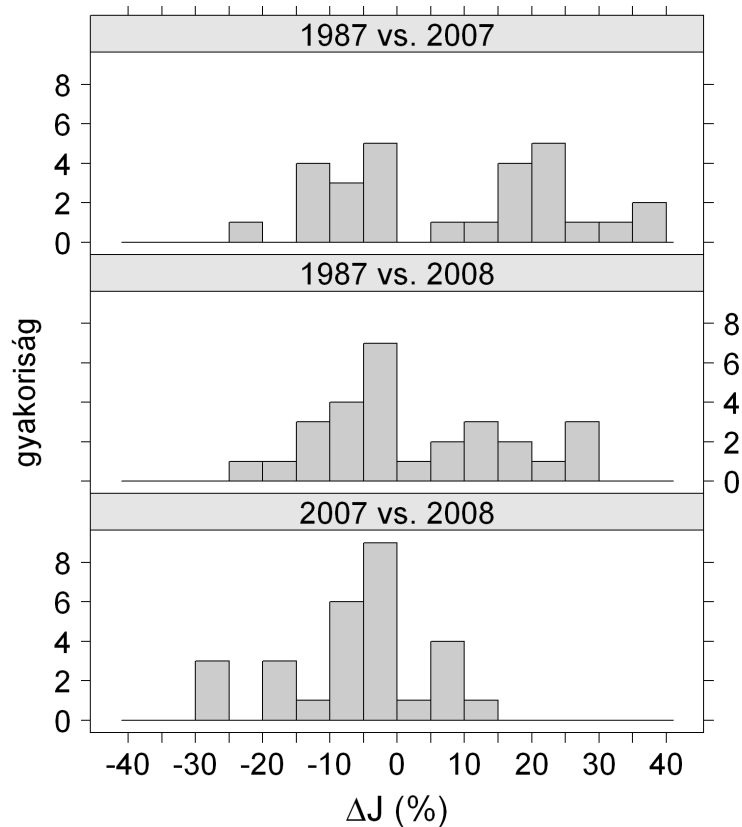
J_{1987}	hely1	hely2	hely3	hely4	hely5	hely6	hely7	hely8
hely1	100							
hely2	23,08	100						
hely3	7,69	0	100					
hely4	53,85	27,27	9,09	100				
hely5	30,77	37,50	12,50	36,36	100			
hely6	26,67	8,33	22,22	30,77	40	100		
hely7	6,25	0	0	15,38	9,09	27,27	100	
hely8	0	0	20	0	0	10	12,50	100
J_{2007}	hely1	hely2	hely3	hely4	hely5	hely6	hely7	hely8
hely1	100							
hely2	46,67	100						
hely3	25,00	40	100					
hely4	47,06	58,33	21,43	100				
hely5	18,75	30	37,50	23,08	100			
hely6	47,06	46,15	21,43	46,67	33,33	100		
hely7	26,67	30	22,22	23,08	25,00	45,45	100	
hely8	0	0	0	0	0	0	0	100
J_{2008}	hely1	hely2	hely3	hely4	hely5	hely6	hely7	hely8
hely1	100							
hely2	29,41	100						
hely3	5,26	11,11	100					
hely4	55,56	38,46	6,67	100				
hely5	23,53	22,22	28,57	30,77	100			
hely6	55,00	16,67	11,76	58,82	33,33	100		
hely7	18,75	28,57	16,67	15,38	33,33	20	100	
hely8	0	0	0	0	0	0	0	100

14. táblázat. A mintavételi helyek páros kombinációinak eloszlása a két időpont között változatlan, növekedett és csökkent fajkészletbeli hasonlóság esetei között. A mintavételi helyek önmagukhoz való hasonlóságának változása nem szerepel a páros kombinációk között, így a helypár-kombinációk összes száma 28. (A mintavételi helyek önmagukhoz való hasonlóságának változása [pl. $\Delta J_{hely1.1987, hely1.2007}$] 0% lenne.) Például, 1987 és 2007 között 4 helypár fajkészletbeli hasonlósága nem változott, 15 helypáré növekedett és 9 helypáré csökkent.

Időpontok	Változatlan hasonlóság ($\Delta J = 0$)	Növekedett hasonlóság ($\Delta J > 0$)	Csökkent hasonlóság ($\Delta J < 0$)
1987 vs. 2007	4	15	9
1987 vs. 2008	5	12	11
2007 vs. 2008	8	6	14

lításban 3,33% (TH; nemparaméteres páros randomizációs teszt, $p = 0,230$), illetve 2007 vs. 2008 összehasonlításban $-5,53\%$ (TD; nemparaméteres páros randomizációs teszt, $p = 0,130$) volt.¹

¹ A TH / TD becslő értékei a mintavételi helyek közötti átlagos páronkénti fajkészletbeli hasonlóságokból (\bar{J}) közvetlenül is számíthatók, például a biotikus homogenizáció 1987 vs. 2007 összehasonlításban: $25,53\% - 16,67\% = 8,86\%$.



23. ábra. A mintavételi helyek páronkénti fajkészletbeli hasonlóságának változásai (ΔJ).

A helypárok összes száma 28, melyek között a mintavételi helyek önmagukhoz viszonyított hasonlóságának változása nem szerepel. (A mintavételi helyek önmagukhoz való hasonlóságának változása [pl. $\Delta J_{hely1.1987, hely1.2007}$] 0% lenne.) A hisztogramok osztályközeinek szélessége 5%; az osztályok balról nyitottak, jobbról zártak, ezért az osztályhatárra eső értékek a bal oldali osztályba kerültek (pl. a $\Delta J = 0\%$ értékek a $] - 5; 0]$ osztályba).

5. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

5.1. A minta reprezentativitásának vizsgálata

Azonos mintavételi módszerrel vett minták reprezentativitását, így a különböző vizsgálatok eredményei közötti eltéréseket is a vízfolyások élőhelyi komplexitása, a halállományt alkotó halfajok morfológiája, zavarással szembeni viselkedése (bizonyos fajok gyors úszással elmenekülnek, mások a part vagy a meder mélyedéseibe, a növényzet közé bújnak), az előfordulás és az abundancia eloszlása befolyásolja elsősorban. Az általunk vizsgált patakszakaszokon a meder szabályozott volt, hiányzott a mezo-léptékű élőhelyi komplexitás (gázló-medence élőhelyszerkezet), nem voltak a parton fák víz fölé hajló lombborítással, mederbe dőlt fatörzsek, és leszakadt, alámosott (padmalyos) partszakaszok. Bár a mederben levő vízi növényzetből fakadt bizonyos fokú élőhelyi változatosság, de szakaszléptéken a mintavételi helyek hidrogeomorfológiailag meglehetősen homogének voltak. Angermeier & Smogor (1995) és Fischer & Paukert (2009) szerint az élőhelyi komplexitás tekintében homogénebb patakszakaszokon nagyobb ráfordítás kell a halegyüttes szerkezeti jellemzőinek becsléséhez, mint a heterogén patakszakaszokon. Habár módszertani vizsgálatunkat csak síkvidéki kisvízfolyásokon végeztük, a terepi tapasztalataink megerősítik ezt a megállapítást, mert a viszonylag homogén síkvidéki patakokra elfogadott ráfordítás mértéke a változatosabb, ugyanakkor gyakran fajszegényebb dombvidéki patakok vizsgálatához is megfelelő reprezentativitású mintát szokott eredményezni. Továbbá, a közép- és kelet-európai síkvidéki halegyüttesekre jellemzően, a halállomány nagy részét vízközt élő pontyfélék alkották, melyek gázolható kisvízfolyásokban viszonylag könnyen foghatók elektromos mintavételi módszerrel. Mindezek a tényezők együttesen eredményezhették az egyszeri mintavétel kétszeri mintavételhez képesti nagyfokú átlagos hatékonyságát. A fajszám kimutatásra vonatkozóan az egyszeri mintavétel hasonlóan magas átlagos hatékonyságát (> 95%) közölte Bertrand *et al.* (2006) és Humpl & Lusk (2006), míg Paller (1995) és Meador *et al.* (2003) eredményei enyhén alacsonyabbak (kb. 88–90%) voltak.

A fajtelítődési görbék lefutási profiljainak helyek közötti eltérései (négy helyen a görbék elérték, a másik négy helyen meg sem közelítették a telítődési szakaszt) azonban azt jelzik, hogy a fajszám-mintavételi hatékonyság kapcsolata még az azonos régióban levő síkvidéki kisvízfolyások között is meglehetősen különbözhet. Bizonyos helyeken rövidebb mintavételi szakaszok mintázása már elegendő a lokális fajgazdagság feltáráshoz, más helyeken viszont az átlagos patakszélességnek legalább a 30–40-szerese szükséges ennek eléréséhez (Lyons 1992; Angermeier & Smogor 1995; Paller 1995). Azokon a helyeken, ahol a fajtelítődési görbék nem érték el a telítődési szakaszt, a ritka előfordulású (csak legfeljebb két mintavételi egységben előfordult) fajok gyakorisága nagyobb volt ($5,3 \pm 0,5$ SD), mint a telítődést mutató helyeken ($2,0 \pm 1,2$ SD). E ritka fajok egy része természetesen honos ugyan a Balaton vízgyűjtőn, de nem tipikus pataklakó hal (élőhely-idegen, pl. harcsa, süllő, ponty), illetve jövevény (pl. amurgéb, naphal, folyami géb). Az élőhely-idegen és jövevény halfajok feltehetően halastavakból jutottak a patakokba, és a lokális halegyüttes térbeli heterogenitásának növelésével csökkentették az egységnyi ráfordításra eső mintavételi hatékonyságot (Thompson & Withers 2003; Kanno *et al.* 2009). Paller (1995) a teljes fajgazdagság feltáráshoz szükséges hosszú szakaszok mintázásnak szükségességét szintén a sporadikusan előforduló ritka fajok előkerülésével indokolta.

A halegyüttesben a halak előfordulási és abundancia eloszlása nem csak a helyek közötti reprezentativitásbeli különbségre, hanem a különböző közösségszerkezeti mutatók egymáshoz viszonyított reprezentativitására is hatással van. Egységnyi ráfordítás mellett a relatív abundancia becslésének fajszámhoz / fajkészlethez viszonyított magasabb megbízhatósága azzal magyarázható, hogy a

ritka előfordulású és ritka tömegességű (legfeljebb két példánnyal előforduló) fajok előkerülésének valószínűsége is a mintavételi ráfordítás növelésével általában kezdetben nő, majd egy maximális valószínűség elérése után csökken (Longino *et al.* 2002; Cao *et al.* 2004; Kanno *et al.* 2009). Ezért a tömegességükben gyakori fajok ritka fajokhoz képesti nagyobb számú előkerülése miatt magasabb az abundancia alapú kompozíciós hasonlóság, mint a fajkészletbeli hasonlóság, különösen a mintavétel kezdetén.

A fajkészlethez viszonyítva a fajszám autoszimilaritással mért magasabb reprezentativitása szintén a halak térbeli eloszlásával kapcsolatos. Ez az eredmény arra utal, hogy a vizsgált síkvidéki patakokban a patakszakas 20 m-es térbeli felbontásánál a fajszám (tulajdonképpen fajdenzitás) már viszonylag homogén, azaz a 20 m-es szakaszokon a jelenlevő fajok száma közel azonos, és a fajkészletben levő különbségek nagyobb részben a fajok térbeli kicserélődéséből (*species turnover*), és nem a fajszám változásából erednek. Mivel a relatív abundancia reprezentativitása enyhén magasabb volt, mint a fajkészlet reprezentativitása, ezért a fajkicserélődést elsősorban a szórványosan előforduló, vagy a patakokban kis csapatokat alkotó fajok (pl. küsz) okozhatják, melyek előkerülésükkel nem befolyásolják lényegesen a mintavételi egységek összabundanciáját. A térbeli fajkicserélődés (lényegében véve β diverzitás) miatt a minta reprezentativitásának kizárólag a fajszám autoszimilaritása (Ruzicka index) alapján való értékelése félrevezető lehet. 100 m patakszakas egyszeri mintavételekor a fajszám várható reprezentativitása 85,2% (6. ábra a), de ettől a fajkészlet kompozíciós reprezentativitásának várható értéke alacsonyabb (70,9% [6. ábra b]). A térbeli fajkicserélődés intenzitásától függően azonban a fajszámra és a fajkészletre vonatkozó autoszimilaritás viszonya régióról régióra változhat.

A reprezentativitás vizsgálatokban a különböző közösségszerkezeti jellemzők egymáshoz viszonyított reprezentativitását a fajok előfordulási és abundancia eloszlása mellett a kompozíciós hasonlóság mérésére alkalmazott indexek is befolyásolják. A fajszám és a fajkészlet becslések azonos megbízhatóságának és pontosságának magyarázata a Jaccard indexben keresendő. Mivel az egyes minták fajkészlete a teljes minta (referencia minta) fajkészletének részhalmaza, a minták és a teljes minta között Jaccard indexszel mért fajkészletbeli hasonlóság az aktuális minta és a teljes minta fajszámának hányadosa.¹ Tehát a minta és a referenciaminta közötti fajkészletbeli hasonlóság a talált fajok számától függ, ezért a fajszámbecslés megbízhatósága és pontossága egyben megfelel a Jaccard indexszel mért fajkészletbeli hasonlóság becslési megbízhatóságának és pontosságának. Például, eredményeinktől eltérően Kennard *et al.* (2006) vizsgálatában a fajkészlet becslésének megbízhatósága magasabb volt, mint a relatív abundanciáé. Viszont Kennard *et al.* (2006) a fajkészletbeli és a relatív abundanciabeli hasonlóságot is a Bray-Curtis indexszel mérte, ami bináris adatokra alkalmazva a Sørensen indexszel azonos (Podani 1997). A Sørensen index két minta közös fajainak számát a Jaccard indexhez képest kétszeresen súlyozza, így mindig magasabb értéket ad a Jaccard indexhez képest. Ezért a fajkészlet és relatív abundancia egymáshoz viszonyított megbízhatóságának értékelésekor az élőhelyi változatosság és halállomány jellege mellett az adatelemzéshez alkalmazott indexek sem hagyhatók figyelmen kívül.

Az egyszeri és kétszeri mintavétel között, a mintavételi szakasz 140 m feletti növelésének a minta pontosságára gyakorolt eltérő hatása (5. ábra) azzal magyarázható, hogy vizsgálatunkban az alkalmazott maximális ráfordítással nyert mintát választottuk referencia mintának. A mintavételi ráfordításnak maximális ráfordításhoz való közelítésével a közösségszerkezeti mutatók referenciához viszonyított becslési megbízhatósága és pontossága szükségszerűen javul, és a maximális ráfordítás mellett a megbízhatóság és a pontosság is maximális.

Eredményeink összességében arra utalnak, hogy az egyszeri mintavételhez képest az ismételt mintavétel nem javítja számottevően a minta reprezentativitását. Ugyanakkor egy rövid mintavételi sza-

¹ Legyen a az aktuális minta és a teljes minta közös fajainak száma, b azon fajok száma, melyek csak az aktuális mintában vannak jelen, c a teljes mintában előforduló, de az aktuális mintából hiányzó fajok száma. Mivel az aktuális minta inkluzív része a teljes mintának $b = 0$, így a Jaccard-hasonlóság $JC = a/(a + b + c) = a/(a + c)$.

kasz (< 60–80 m) még kétszeri mintavétel esetén is meglehetősen torzított mintát eredményez. Ezért a halegyüttesek tér- és időbeli változatosságának vizsgálatához szükséges monitorozásra az idő- és munkaigényesebb kétszeri mintavételhez képest egy kellően hosszú patakszakasz egyszeri mintavétele előnyösebb stratégia (Paller 1995; Meador *et al.* 2003; Bertrand *et al.* 2006; Humpl & Lusk 2006; Reid *et al.* 2009). A Balaton vízgyűjtőjén a gázolható kisvízfolyások mintázásakor legalább 100–120 m hosszú patakszakasz mintázása már elfogadható reprezentativitású mintát eredményez, de a sok ritka fajt (élőhely-idegen és jövevény halfajok) tartalmazó halállományok reprezentatív mintázása ettől hosszabb mintavételi szakaszt igényel. Más vízgyűjtőn a regionális különbségek (élőhelyi komplexitás, halfauna, abundancia eloszlások stb.) miatt az optimális mintavételi hossz felmérése néhány helyszínen helyben végzett intenzív mintázását teheti indokolttá, különösen nagy térléptékű vizsgálatok megkezdése előtt.

5.2. A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halfaunája

A 43 vizsgált vízfolyás közül 20 vízfolyáson 2006 előtt halfaunisztikai felmérés nem történt (M3).

Azok a vízfolyások, melyekből nem kerültek elő halak (M3), jellemzően alacsony rendű patakok voltak. Annak ellenére, hogy pl. az Örvényesi-séd alsó szakaszáról korábban Przybylski *et al.* (1991) két faj (angolna és sebes pisztráng) előfordulását is jelezte, lehetséges, hogy a szóban forgó patakok többségében korábban sem éltek halak, avagy csak alkalmasszerűen fordultak elő bennük, mivel eredendően kis vízhozamú vízfolyásokról van szó. Másrészt, a faunisztikai vizsgálat időszakában, illetve az azt megelőző években a csapadék eloszlása és mennyisége tartósan alacsony vízhozamot eredményezett, aminek következtében több mintavételi helyen is alacsony teltségű volt, illetve teljesen kiszáradt a patakmeder (pl. Koloska-patak Balatonfürednél és a Koloska-völgyben is; Örvényesi-séd Klárapusztánál és Pécselynél; Szőlősi-séd Balatonszőlősnél).

A jövevény halfajok közül az angolnának, amurnak, a busáknak (*Hypophthalmichthys spp.*), a szivárványos és sebes pisztrágnak a Balaton vízgyűjtőjén ismereteink szerint nincs önfenntartó állománya. Ezért ezeknek a fajoknak a halfaunában való jelenléte a vízgyűjtőn folytatott halgazdálkodási tevékenységektől függ.

Az amurgéb balatoni megjelenése egyben a faj első dunántúli észlelése is. Megjelenésének oka nagy valószínűséggel a Marót-völgyi-csatorna felső részén végzett halgazdálkodással kapcsolatos: véleményünk szerint a fajt véletlenül hurcolták be a tapsonyi tavakba, ahonnan az elfolyó vízzel a patakba jutott. Ez a terjedési mechanizmus más országokban is ismert: Klaczak *et al.* (2011) arról számolt be, hogy Lengyelországban, a Nida folyó vízgyűjtőjén az amurgéb és kínai razbóra először észlelt előfordulása is minden bizonnyal a területen levő tógazdasági tevékenységhez köthető. Mivel az amurgéb élőhely-preferenciája és életmódja nagyon hasonló a fokozottan védett endemikus lápi pócéhoz, az amurgéb Balaton vízgyűjtőn való tömegessé válása ichthyológiai szempontból elsősorban a lápi póc állományokra nézve rejthet magában kedvezőtlen hatásokat.

A korábbi vizsgálatoktól eltérően felméréseink során nem igazolódott a bagolykeszeg (*Ballerus sapa*) és a jövevény pisztrángsüger (*Micropterus salmoides*) vízfolyásokban való jelenléte. A bagolykeszeg a korábbi kutatások során egyetlen példánnyal került elő a Zalából (Harka & Juhász 1996), így úgy tűnik a faj balatoni vízfolyásokban való előfordulása eredendően ritka. Azonban a Balatonban élnek állományai (Bíró *et al.* 2001; Bíró *et al.* 2003), így a közvetlen befolyókban való későbbi felbukkanása lehetséges. A pisztrángsüger jelenléte a Lesence-patakból és az Eger-vízből volt ismert (Przybylski *et al.* 1991; Bíró *et al.* 2001; Bíró *et al.* 2003). Mára a faj nagy valószínűség szerint teljesen eltűnt a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiból. A bauxitbányászattal járó vízszivattyúzás elmaradása után a többletvízhozam hiányában a Viszlói- és Lesence-patakok élőhelyi adottságai is megváltoztak: növekedett az aljzatösszetételben a finom frakció mennyisége, és a meder gyökerező makrofitonokkal való borítottsága. A kemény aljzatot kedvelő pisztrángsüger (Harka & Sallai 2004) számára kedvező

zötlen élőhelyi változások és a további telepítések elmaradása feltehetően együttesen vezettek a faj eltűnéséhez.

A pataki szajbling Viszlói-patakból Harka & Sallai (2004) által jelzett egykori előfordulása minden bizonnyal az ódörögdi pisztrángtelepről való véletlen kijutásra vezethető vissza.

A barna törpeharcsa (*Ameiurus nebulosus*) még a fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) 1980-as betelepítését követő években is általánosan elterjedt volt hazánk vizeiben, és a Balaton vízgyűjtőjén is többfelé előfordult (Keresztessy 1998; Bíró *et al.* 2001; Bíró *et al.* 2003; Lendvai & Keresztessy 2004). Azonban felméréseink során barna törpeharcsából mindössze egyetlen példányt fogtunk (Eger-víz), míg a fekete törpeharcsa tizennégy vízfolyásból is előkerült. Ez arra enged következtetni, hogy a barna törpeharcsa a Balaton vízgyűjtőjéről eltűnőben van, ellenben a fekete törpeharcsa tartósan beilleszkedett a vízgyűjtő halfaunájába.

A védett halfajoknak több vízfolyásban is stabil önfenntartó állományai élnek a vízgyűjtőn. Kiemelt természeti értéket képvisel a Zala felső szakasza és felső vízgyűjtőjének kis mellékpatakjai (pl. Denke-patak, Szentjakabi-patak), a bennük élő fürge cselle állományok miatt, illetve a Marót-völgyicsatorna középső–alsó szakasza (Csákánytól lefelé), és még néhány Balatonhoz közeli síkvidéki jellegetű vízfolyásszakasz (pl. Balatonedericsi-patak, Lesence-patak), tömeges lápi póc állományaik miatt.

Összefoglalásképpen megállapítható, hogy kutatásunk révén a Balaton vízgyűjtő halfaunisztikai feltártsága számottevően javult, különösen a zalai fő részvízgyűjtő számos kisvízfolyásának első alkalommal végzett felmérése által. A Balaton vízgyűjtőjére nézve új faunisztikai eredmény az invázióra hajlamos amurgéb kimutatása.

5.3. Jövevény halfajok ichthyocönológiai helyzete a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban

A fajok gyakorisági és tömegességi textúrájában a vízgyűjtő különböző típusú élőhelyeinek mintavételi helyek általi reprezentáltsága is tükröződik. Például, ha egy adatsorban lévő mintavételi helyek 90%-a középhegységi patakszakaszt képvisel, 10% pedig síkvidékit, akkor a mintában a középhegységi halfajok előfordulási gyakorisága is értelemszerűen nagyobb lesz, mint a síkvidéki fajoké. Ez csak akkor reprezentatív a vizsgált terület halállományára, ha az élőhelytípusok mintán belüli eloszlása közel egyezik azok vizsgálati területen való eloszlásával. Úgy véljük, hogy vizsgálatunk mintavételi elrendezése a mintavétel gyakorlati megkötöttségeihez képest egyenletesen fedte le a Balaton vízgyűjtő állandó vizű vízfolyásait, ezért a halfajok előfordulási és tömegességi textúrájának mintából becsült állapotát az élőhelyek mintán belüli eloszlásának torzítása nem terheli.

A halfajok időbeli előfordulási gyakoriságainak eloszlása arra utal, hogy a regionális fajkészlet megismeréséhez, a jövevény halfajok számbavételéhez az egyszeri felmérés, még ha térben intenzív is, nem elegendő (ld. 7. táblázat, a 39 fajból 11 fajnak volt hat, vagy annál kevesebb az időbeli előfordulási gyakorisága; illetve az egyes felmérések fajszáma az összevont kilenc felmérés teljes fajszámahoz viszonyítva átlagosan 80,63% ($\pm 4,98$ SD) volt). Ugyanerre hívja fel a figyelmet Erős & Schmera (2010) is, akik egy régió ökológiai állapotminősítéséhez szükséges referencia-halegyüttesének meghatározásában, a fajsám (diverzitás) és az idő (adatgyűjtési alkalmak száma) közötti összefüggés (*species–time relationship* [Preston 1960; Adler & Lauenroth 2003]) figyelembevételének jelentősége mellett érvelnek.

Eredményeinkből mind az átlagolt hároméves adatsorbéli előfordulási gyakoriság és tömegesség, mind a rangalapú gyakorisági index alapján az mutatkozik, hogy a 12 jövevény halfaj elszórta illeszkedik bele a halegyüttes kompozíciós szerkezetébe. A stabilan ritka, alacsony tömegességű jövevény halfajok (pl. szivárványos pisztráng, fehér busa, amur, angolna) kompozíciós szerkezetbeli helyzete olyan természetesen honos halfajok kompozíciós helyzetéhez hasonló, melyek egy része nem tipi-

kus pataklakó faj (pl. balin, ponty, harcsa, kőszüllő), sokkal inkább a Balatonban és tógazdaságokban fordul elő. Másik része pedig, a Balaton vízgyűjtőjén korlátozott térbeli előfordulású (pl. márna), illetve kis állomány nagyságú (széles kárász). Ezekre a jövevény halfajokra nem jellemző az, hogy önfenntartó állományokkal rendelkeznek; a halegyüttes fajszámát regionális (Balaton vízgyűjtő) és lokális (patakszakas) szinten is alkalomszerűen növelik, de a texturális szerkezetre alacsony tömegességük miatt lényegében nincsenek hatással. Megjegyezzük, hogy bár az amurgéb a hároméves monitorozásban szereplő helyekről, a monitorozási felmérések során mindösszesen egyetlen helyről (Marót-völgyi-csatorna, Kisvid), egyetlen példánnyal került elő (2008 tavasz), 2008 őszén, egy másik vizsgálat adatgyűjtéséhez kapcsolódó mintavételkor 29 példányt gyűjtöttünk a fajból. Továbbá, a monitorozásban nem szereplő mintavételi helyekről (Marót-völgyi-csatorna, Sávoly, Főnyed), 2009. évtől kezdve néhány példánnyal több alkalommal is gyűjtöttük a fajt. Tehát ennek a fajnak a téridőbeli ritkasága abból adódik, hogy újonnan való megjelenését követően a megtelepedése és terjeszkedése még kezdeti fázisban volt.

Az önfenntartó állományokkal rendelkező jövevény halfajok közül a fekete törpeharcsa, folyami géb és naphal kompozíciós helyzete köztes, míg az ezüstkárászé és a kínai razbóráé a vízgyűjtő tipikus természetesen honos halfajainak (pl. sügér, domolykó, fenékjáró küllő, szivárványos ökle) kompozíciós helyzetéhez hasonló. Ezek a halfajok integrálódtak a halegyüttesbe, amit az az eredmény is alátámaszt, hogy gyakoriságuk változékonysága nem különbözik a természetesen honos fajok gyakoriságának változékonyságától. Jelenlétük regionális és lokális szinten is jelentősen befolyásolhatja a halegyüttes texturális szerkezetét.

Legfontosabb következtetéseink a következők. A halfajok gyakoriságának időbeli változatossága fajonként eltérő. Az időbeli változatosság miatt egy vízfolyás, illetve vízfolyásrendszer ökológiai állapotminősítéséhez még térben intenzív mintavételi elrendezés mellett is esetenként (az alkalmazott minősítő eljárástól függően) több felmérésre lehet szükség a halfajok tényleges gyakorisági viszonyainak (kompozíciós szerkezet) feltárásához. Ezért az olyan, nem monitorozásból származó adatbázisok, amelyeket egy nagy vízgyűjtő terület halegyütteseinek egyszéri, de részvízgyűjtőnként eltérő időpontokban (pl. évek) végzett felméréseivel állítottak össze, a halegyüttesek kompozíciós viszonyának torzított képét mutathatják. Együttesen figyelembe véve a téridőbeli előfordulási gyakoriságot és tömegességet, a Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban előforduló jövevény halfajok közül a kínai razbóra, az ezüstkárász és a naphal a halegyüttes kompozíciós szerkezetének domináns részében helyezkedik el.

5.4. Lokális, tájleptékű és térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentősége

5.4.1. Az egyedi környezeti változók jelentősége

A kilenc felmérés valamint az átlagolt hároméves adatsor változóinak válogatásában fontosnak bizonyult környezeti változók általában más vizsgálatokban is releváns közösségszerkezet-leíró változók voltak (pl. Godinho *et al.* 2000; Wang *et al.* 2003; Ferreira *et al.* 2007; Hoeninghaus *et al.* 2007). Ezek a változók, az átlagos víztükör-szélesség (CV%) kivételével, szorosan korreláltak számossal, a kollinearitás miatt kizárt környezeti változóval (pl. az iszap az átlagos vízmélységgel és a homok frakcióval), jelezve, hogy a kizárt környezeti változók is fontos mintázatléíró tényezők lehetnek (M7). Az átlagos víztükör-szélesség (CV%) változó a tavak területe és a tengerszint feletti magasság változókkal volt szoros összefüggésben. E három változó kapcsolata a következőképpen értelmezhető: A Balaton vízgyűjtőn főleg az alacsony fekvésű, déli fő részvízgyűjtőn található nagy vízfelületű halastavak. A halastavak vízének leengedésekor a patakok vízhozama lényegesen megemelkedhet, ami más patakok természetes vízhozam-ingadozásához képest sokkal nagyobb mértékben befolyá-

solja a víztükör-szélességet. Érdekes, hogy a tájborítási jellemzők a tengerszint feletti magassághoz és a tavak területéhez képest mennyire kis jelentőségűnek bizonyultak. Ennek oka részben az lehet, hogy a vizsgált patakszakaszok többségének a vízgyűjtő tájborítási összetétele viszonylag homogén, amit a különböző mezőgazdasági hasznosítású területek dominanciája jellemez. Például, domináns erdőborítású vízgyűjtővel csak néhány patakszakasz rendelkezik. Ezért a tájborítási jellemzők csak viszonylag rövid környezeti grádiens képeznek a vízgyűjtőn. Ennek ellenére a kollinearitás miatt kizárt mezőgazdasági terület változó hatása a MEM1 változóval való korrelációján (M7) keresztül részben érvényesült a magyarázott varianciában. Másrészt, a balatoni patakok jelentős részének a medre erőteljesen bevágódott, illetve töltések között fut. Mivel bizonyos táji tényezők (pl. felszínborítás jellege) a parti öv közvetítésével hatnak a vízfolyásra, a bevágottság, illetve a töltések miatt a parti öv vízgyűjtő–vízfolyás közötti közvetítő hatása megváltozhat (Shields *et al.* 2010), illetve gyengébben érvényesülhet. A tájborítási jellemzők hasonlóan alacsony jelentőségűnek mutatkoztak Wang *et al.* (2003) vizsgálatában is, ahol a táji változók közül főleg az alapkőzettípusok és tengerszint feletti magasság volt összefüggésben a halegyüttes abundancia-szerkezetével, illetve Moyle *et al.* (2003) vizsgálatában is, ahol ugyancsak a tengerszint feletti magasság, illetve a vízhozam volt a leglényegesebb környezeti változó.

A jövevény halfajok kizárása nem változtatta meg alapvetően a változók szelekciós gyakoriságát, azonban a NO_2^- koncentráció a natív halegyüttes szerkezetleírásában számottevően lényegesebbnek bizonyult. Ez a változó az átlagos víztükör-szélesség (CV%) és a tavak területe változókkal volt pozitív összefüggésben. Továbbá, figyelemfelkeltő, hogy a tavak területe változó szelekciós gyakorisága mindkét közösségi szinten azonos volt. Ez egyrészt arra enged következtetni, hogy a NO_2^- egy része a tavakból jut a patakokba. Másrészt, a felmérések során általánosan megfigyelhető jelenség volt, hogy a halastavak közelében a halállomány nagyobb mennyiségben tartalmaz jövevény halakat, és a természetesen honos halfajok száma és mennyisége is szembeötlően magasabb, mint a patakok halastavaktól távol eső szakaszain. A jövevények kizárásakor, a NO_2^- változó a természetesen honos halállományban tavak hatására bekövetkező változással kovariált, ám ez a teljes halegyüttes vizsgálatokor háttérbe szorult a jövevény halak által okozott erőteljesebb, a tavak területével jobban magyarázható változás miatt.

5.4.2. A térbeli és a környezeti hatások jelentősége

A halegyüttes teljes variabilitásának felosztásából becsült térbeli [T], környezeti [K], közös [TK], valamint reziduális [R] varianciafrakciók kilenc felmérés közötti eloszlásának variabilitása alapvetően mind a négy frakciónál hasonló mértékű volt. Az eloszlásokban mutatkozó kiugró értékek 2009 és különösen 2010 őszenek csapadékos időjárására vezethetők vissza, amikor az áradások csökkenthették a mintavétel hatékonyságát, illetve megváltoztathatták a halegyüttes összetételét (pl. Szepesi & Harka 2012).

A halegyüttes teljes variabilitásának összesen (térbeli és környezeti tényezőkkel együtt) megmagyarázott hányada hasonló volt más vizsgálatok (Godinho *et al.* 2000; Magalhães *et al.* 2002; Wang *et al.* 2003; Mesquita *et al.* 2006) eredményéhez. A reziduális variancia tájtörténeti, interspecifikus és sztochasztikus hatásokat foglalhat magában. A teljes variabilitás magyarázott részének felosztása azt jelzi, hogy a halegyüttesek szerveződésében a környezeti és a térbeli tényezőknek is van szerepe, azonban a környezeti tényezők mintázatléíró jelentősége lényegesen nagyobb, mint a térbeli tényezőké. A közösségszerkezet térbeli szerkezetének nagy része környezeti tényezőkkel is magyarázható ([TK] frakció), amiből arra következtetünk, hogy a Balaton vízgyűjtőn a halegyüttesek térbeli szerkezetének döntő hányada indukált térbeli függőségből ered. A tisztán térbeli tényezőkkel magyarázható variancia ([T] frakció) reflektálhat olyan környezeti tényezők hatására, melyeket nem mértünk, azonban úgy gondoljuk, hogy minden nagy jelentőségű környezeti változót vizsgálatba fogtunk. Ezt alátámasztani látszik az is, hogy a natív halegyüttes szintjén az átlagolt hároméves adatsorban nem

volt tiszta térbeli szerkezet. Ezért a tiszta térbeli hatásokkal magyarázott varianciafrakció elsősorban a halak diszperziójából származhat. Ennek a varianciafrakciónak az alacsony mértéke a Balaton vízgyűjtő vízrajzhálózatának tulajdonságaival lehet összefüggésben: A patakok vízgyűjtő területe alacsony vízfolyás-sűrűségű, azaz kevés az állandó vízhozamú mellékpatakok száma. Továbbá, a fő részvízgyűjtők nagyobb vízfolyásai küllőszerűen futnak a Balatonba, ami csillagszerű vízrajzhálózatot eredményez. A jellegzetes pataklakó halak (pl. kövicsík) számára a Balaton diszperziós barrier, így a fő részvízgyűjtők közötti mozgás valószínűsége alacsony.¹ Ez a két tényező együtt a pataklakó halak mozgását elsősorban a patakok hossz-szelvénye mentén történő lineáris mozgásra korlátozhatja. Azonban a Balatonban élő és a tó medencéi között vándorló halfajok (pl. dévérkeszeg, karikakeszeg, balin) képesek lehetnek a fő részvízgyűjtők nagyobb befolyóvízeinek torkolati tájéka között mozogni (pl. szaporodási időszakban).

A kilenc felmérés reziduális varianciájának eloszlása arra utal, hogy a jövevény halfajok csekély, de észlelhető mértékben csökkentik a halegyüttes szerkezet eloszlási mintázatának megmagyarázható hányadát ($1 - [R]$). Az átlagolt hároméves adatsor variancia-particionálásának eredménye ezt nem támasztja alá, amit véleményünk szerint a natív halegyüttes reziduális varianciafrakciójának eloszlásában levő kiugró érték (2009 őszi felmérés) okoz. A kiugró értéket okozó felmérés nélkül elkészített átlagolt adatsor variancia-particionálásának eredménye feltehetően összhangban lenne a kilenc felmérés eloszlásának kovarianciájával. Az összes magyarázott variancia jövevény halfajok jelenléte mellett történő csökkenése a tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciafrakció [K] csökkenéséből ered. Ezzel együtt úgy tűnik, hogy a tiszta térbeli hatásokkal magyarázott [T] frakció a jövevény fajok jelenlétében enyhén megnő. Bár ez utóbbi következtetésnek a teljes variancia százalékaként kifejezett [T] frakciók eloszlásának közösségi szintek közötti összehasonlítási eredménye ellentmondott (12. ábra a), a teljes *magyarázott* variancia százalékaként megadott [T] frakciók eloszlásban látható az erre mutató trend (12. ábra b). A jövevény halfajok jelenlétében a térbeli tényezők relatív mintázatléíró jelentőségének kismértékű megemelkedését az átlagolt hároméves adatsor variancia-particionálása is megerősíti (12. ábra c d).

5.4.3. A lokális és a táji tényezők jelentősége

A halegyüttes tisztán környezeti tényezőkkel magyarázott varianciájának felosztásából becsült táji [Kt], lokális [Kl] és közösen magyarázott [Ktl] varianciafrakciók kilenc felmérés közötti eloszlásának variabilitásában enyhe, de nem számottevő heterogenitás mutatkozott. A lokális tényezőkkel magyarázott frakció szóródása kissé magasabbnak tűnt a másik két frakció szóródásához képest, ami feltehetően szintén a kiugró 2009 és 2010 őszi felméréseknek a hatása.

A lokális szintű környezeti tényezők tiszta mintázatléíró jelentősége nagyobb volt, mint a regionális, táji szintű környezeti tényezőké. Ez összhangban áll több korábbi kutatás eredményével (Wang *et al.* 2003; Mesquita *et al.* 2006; D'Ambrosio *et al.* 2009), de ellentmond Wang *et al.* (2003) következtetése alapján kijelenthető várakozásnak, miszerint a bolygatott vízgyűjtőkön a degradálatlan vízgyűjtőkhöz képest a táji tényezők relatív jelentősége megemelkedik, és a lokális tényezőké pedig visszaszorul. Ugyanakkor a táji és lokális tényezők által közösen magyarázott varianciafrakció [Ktl] a két egyedi tényezőcsoport által tisztán magyarázott frakciókhoz ([Kt] és [Kl]) viszonyítva meglehetősen magas volt. Ezek az eredmények az egyedi környezeti változók jelentősége alapján érthetők meg. Bár a Balaton vízgyűjtő tájborításának nagy része antropogén hatásokat tükröz, a tájborítási tényezők hatása a csatornázott, töltések közé szorított vízfolyásokon kevésbé érvényesülhet (ld. fentebb). Az elemzésbe fogott táji változóink közül a tengerszint feletti magasság viszont általános és nagy hatású változónak bizonyult. Ez a változó széles környezeti grádienszt fog át a patakok élőhelyi adottságaiban, amivel több nagy hatású lokális élőhelyi változó is szoros összefüggésben van (folyó

¹ A domolykó (*Squalius cephalus*) esetében nem zárható ki, hogy az északi és a déli fő részvízgyűjtő állományai között van diszperziós kapcsolat (Takács *et al.* 2009), de ez még nincs kellően tisztázva.

folytonossági elv [Vannote *et al.* 1980]). Például, a forrásvidéktől a torkolat (Balaton) felé haladva nő a patakok átlagos szélessége, mélysége, vezetőképessége, és csökken a vízáramlás átlagos sebessége. Ezért a parciális RDA modelljeinkben szereplő néhány táji változó, bár a tengerszint feletti magasság mindig köztük volt, nem rendelkezett akkora együttes tiszta magyarázó erővel, mint a több, nagy hatású lokális környezeti változó együttesen. Másrészt, a Balaton vízgyűjtő módosított és mezőgazdasági hasznosítás által dominált tájborítása, egy erősen urbanizált, lefolyástalan területek által dominált vízgyűjtőhöz képest természetközelibb állapotban van. Tehát a táji tényezőknek a pataki élőlény-együttesekre gyakorolt befolyásoló hatása nem csak a vízgyűjtő bolygatottságának intenzitásától, hanem minden bizonnyal a bolygatás jellegétől is függ.

A környezeti tényezők mintázatileíró hatékonyságának jövevény halfajok hatására bekövetkező csökkenése, a lokális környezeti tényezők által tisztán magyarázott varianciafrakció [K1] csökkenéséből származott. Ez arra utal, hogy a jövevény halfajok egymástól némileg eltérő lokális élőhelyi adottságú patakszakaszokon is megjelenhetnek. Figyelembe véve, hogy a jövevények jelenlétében a tiszta térbeli tényezőkkel magyarázható variancia enyhén emelkedő trendet mutatott, úgy tűnik, hogy a halegyüttes összetételének jövevények miatt végbemenő változása a diszperzió által kontrollált folyamat.

Összefoglaló következtetéseink a következők. A halegyüttes-szerkezet leírásában az időbeli változatosságtól függően más-más egyedi térbeli és környezeti változóknak lehet szerepe egy vízgyűjtőn belül is. A térbeli, lokális és táji környezeti tényezők mintázatileíró hatékonysága időben változó, a halegyüttes-szerkezet kialakításában való relatív jelentőségük reális megítélése egyetlen felmérés adatai alapján félrevezető lehet. Az egyetlen felmérésen alapuló vizsgálatok elsősorban nagy térbeli kiterjedés (pl. folyam vízgyűjtő) mellett, illetve kis diszperziós képességű szervezetek (pl. erdei lágyszárú növények) vizsgálatok lehetnek megfelelőek a térbeli és környezeti tényezők mintázatileíró jelentőségének vizsgálatához, a metaközösségi szerkezet feltárásához. Azonban az aktív diszperziós képességű élőlények esetén, mint a halak is, különösen olyan térbeli kiterjedésnél amely egybeesik az élőlények diszperziós képességével, az élőhely és a közösséget alkotó populációk demográfiai jellemzőinek időbeli változatossága miatt, csak a monitorizásból származó adatsorok adhatnak reális információt a térbeli és környezeti tényezők mintázatformáló hatásáról, a vizsgált élőlényegyüttes metaközösségi dinamikájáról. A Balaton vízgyűjtőjének vízfolyásaiban a lokális halegyüttesek térbeli szerveződése erős környezeti kontroll alatt áll, amiben a lokális szintű környezeti változóknak nagyobb szerepe van, mint a táji változóknak. Bár a környezeti tényezők mellett a térbeli tényezőknek is van közösségszervező hatása, a térbeli hatások döntő hányada a környezeti tényezőkkel is magyarázható. Ez arra utal, hogy a lokális halegyüttesek szerkezetének dinamikája a metaközösségi modellek közül a fajszortírozó modellhez (Leibold *et al.* 2004) áll legközelebb. A jövevény halfajok csökkentik a lokális környezeti tényezők mintázatileíró hatékonyságát, de a táji tényezőket nem befolyásolják. A vízgyűjtőn való térbeli eloszlásuk kialakításában jelentős szerepe van a diszperzióknak.

5.5. Jövevény halak térbeli elterjedésének leíró modellezése

A jövevény fajok előfordulási és fajszám adatainak MEM változókkal készített RF modelljeiben a Cohen-féle κ , illetve a pseudo- R^2 mutatók negatív értéke a térbeli változók gyenge predikciós képességére utalt. Ezért úgy tűnik, hogy a jövevény halfajok térbeli előfordulásának és fajszámuk eloszlásának kialakításában a térbeli tényezőknek nincs látványos szerepe. Ellenben a relatív abundancia mintázatuk részben térbeli hatásokkal is leírható volt, bár ez a térbeli hatás a környezeti változókkal készített RF modell reziduáisaiban már nem volt kimutatható. Ennek az az oka, hogy az RF modell környezeti változói korreláltak a térbeli változókkal ezért a relatív abundancia eloszlás térbeli szerkezetének nagy részét a környezeti változók is képesek voltak megmagyarázni. A jövevények relatív abundanciájának leírásában a tavak területe változóknak volt a legnagyobb jelentősége. A relatív abundancia mintázatában levő térbeli szerkezet valószínűleg a tavakból történő diszperzióval van

összefüggésben. Azonban a közvetlenül vízfolyásokra telepített halastavak megváltoztatják a patakok természetes élőhelyi tulajdonságait, feltehetően ezért nem lehetett szétválasztani a relatív abundancia mintázatban a térbeli és a környezeti hatásokat.

A jövevény halfajok elterjedési mintázatának környezeti tényezőkkel való leírásában a 31 környezeti tényezőtől csak viszonylag kevés (nyolc) játszott releváns szerepet. Ezek közül a jövevény halfajok előfordulása elsősorban a lokális, míg relatív tömegessége és fajszáma pedig a tájléptékű környezeti tényezőkkel volt összefüggésben. E releváns környezeti változók alapvetően a patakok hossz-szelvénye mentén a tengerszint feletti magassághoz kapcsolódó táji és lokális szintű környezeti grádiensekhez köthetők (a forrástól a torkolat felé nő az átlagos szélesség és mélység, csökken a vízgyűjtő területen az erdővel borított területek aránya stb.). A középhegységi jellegű, és dombvidéki típusú patakszakaszoknak időben és térben is nagyobb az élőhelyi változatossága, mint a síkvidéki patakszakaszoknak. A dombvidéki patakokon nagyobbak a vízhozam szélsőségei, változatosabb a medermorfológia, míg a síkvidéki patakoknál a vízjárás kiegyenlítettebb, a medermorfológia egysíkú, gyakran csatornaszerű, az élőhelyi változatosság lényegében a növényzet szukcessziós változásait követi. A Balaton vízgyűjtőjén leggyakoribb három jövevény halfaj az ezüstkárász, a kínai razbóra és a naphal élőhelyi igényeit tekintve az álló, illetve lassú folyású vizeket kedvelő halfajok. Így az élőhelyi adottságok és a jövevény halfajok tolerancia jellemzőinek ökológiai komplementaritása a tengerszint feletti magasságtól függően változhat, ezért lehetnek kevésbé sikeresek a jövevény halak a magasabban fekvő szakaszokon, ugyanakkor számottevő állományalkotóvá válhatnak a síkvidéki szakaszokon. A mi tapasztalatainkhoz hasonló megfigyelésekről kaliforniai (USA) patakokon végzett vizsgálatok is beszámoltak. Például, a Cosumnes folyó vízgyűjtőjén a legtöbb jövevény hal a folyó síkvidéki, mezőgazdasági területtel övezett szakaszain került elő (Moyle *et al.* 2003). Hasonlóképpen, Moyle & Light (1996b) az inváziós siker legfontosabb meghatározó tényezőjeként az idegen halfaj és az élőhely vízhozambeli sajátosságai közötti összeillőséget emelte ki. Ennek a kapcsolatnak a jelentősége tükröződött Kiernan & Moyle (2012) vizsgálatának eredményében is, ahol a jövevény halak halegyüttesen belüli aránya fordított viszonyban volt a vízhozam nagyságával. Eredményeink így megerősíteni látszanak Moyle & Light (1996a) édesvizek biológiai inváziójáról szóló egyik empirikus szabályát, miszerint természetes vízi ökoszisztémák előzőlhetősége a környezet változatossága, prediktálhatósága és szélsőségessége közti interakcióval kapcsolatos.

Eredményeinkből a következő általános megállapításokat vonhatjuk le. A jövevény halak térbeli eloszlásának leírásában a térbeli, lokális és táji léptéken ható környezeti tényezők relatív mintázatlíró szerepe az ökológiai állapotváltozóktól (előfordulás, relatív abundancia, fajsám) függően változhat. A térbeli tényezők a jövevény halak relatív abundanciájának eloszlását befolyásolják, a lokális környezeti tényezők elsősorban az előfordulásukkal, míg a táji tényezők a fajsámukkal és relatív abundanciájukkal vannak összefüggésben. A környezeti tényezők közül kiemelt jelentőségű a mintavételi helyek tengerszint feletti magassága és a vízgyűjtőn levő halastavak területe. A jövevény halfajok elsősorban a halastavakkal terhelt síkvidéki kisvízfolyások halegyütteseinek sokféleségét módosíthatják jelentős mértékben.

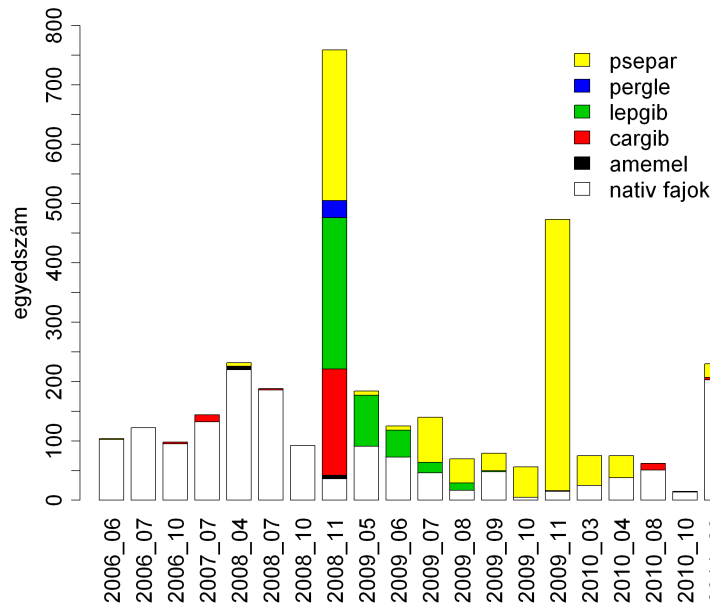
5.6. Jövevény halak rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban

A patakok között a jövevény halak halállományon belüli relatív tömegességében levő markáns különbség a patakok élőhelyi eltéréseiből adódott. A Marót-völgyi-csatorna az északi oldalon levő Eger-vízhez képest kisebb esésű, alsó szakaszán (Sávoly alatt) szinte álló vízű ($2-7 \text{ cm s}^{-1}$), középső-alsó szakaszán a medret gyakran teljesen összefüggő makrofiton borítja, az aljzatösszetételben a finom szerves törmelék, iszap és iszapos-homok keveréke dominál. Ezzel szemben az Eger-víz még a torkolat közelében is viszonylag gyorsan ($\approx 14 \text{ cm s}^{-1}$) folyik, az aljzatösszetételben a Marót-völgyi-csatornához képest magasabb a kavicsfrakció, és kisebb a növényzet borítása. A lassú, illetve állóvizet kedvelő stagnofil jövevények minden bizonnyal nagyobb rátermettségűek a sokkal inkább síkvidéki

jellegű Marót-völgyi-csatornában, mint a domb- és síkvidéki tulajdonságokat egyaránt mutató Eger-vízben.

A relatív abundancia eloszlás mintavételi helyek közötti, illetve felmérések közötti különbségek-ből fakadó varianciafrakcióinak viszonya arra utal, hogy a patak hossz-szelvényén levő pozíciónak nagyobb hatása van a jövevények relatív tömegességére, mint a felmérés időpontjának. A hossz-szelvényen levő pozíció hatása elsősorban a halastavakra vezethető vissza. A relatív abundancia tavaktól való távolodással való csökkenéséből arra következtetünk, hogy a jövevény halak patakon belüli eloszlásának dinamikáját főleg a tavakból történő passzív diszperzió határozza meg, amihez képest a patakon belüli szaporodás kisebb jelentőségű. Ez a mintázat a felmérések között durván állandó volt, ami arra utal, hogy a jövevény halak tavakból történő kijutása az év során *folyamatos*. A tavakból történő vízleengedések időpontjáról sajnos nem állt módunkban információt szerezni, de a Marót-völgyi-csatorna esetén látható, hogy a halastó alatti második helyen (mar3) a jövevény halak relatív mennyisége feltűnően ingadozik a felmérések között. Nem zárható ki tehát, hogy ez az ingadozás a tavasszal és nyáron történt esőzések, illetve az őszi a lehalászás miatt történt vízleengedésekhez kapcsolódik. A tavaktól távolodva, a torkolat felé a jövevény halak mennyisége mintegy „felhígul” a lokális halállományban. Az Eg1 mintavételi helynek ettől a trendtől való eltérését az magyarázza, hogy a Balatonhoz közeli torkolati helyen már megjelennek a Balatonból felúszó jövevény halak is. Az Eger-vízen a forrás–torkolat menti mintázatokban a felmérések közötti egyéb éles különbségek minden bizonnyal véletlen hatásokból adódtak, melyek a kisebb állomány nagysággal rendelkező Eger-vízen feltűnőbb változásokat okozhatnak, mint a több jövevényt eltartó Marót-völgyi-csatornán. Az Eg1 mintavételi helyhez hasonló mintázat a Marót-völgyi-csatornán azért nem látszott, mert a Marót-völgyi-csatorna a Fenéki-tavon keresztül ömlik a Balatonba, amely sajátos lápi adottságai, vagy egyéb ismeretlen ok miatt a halak számára feltehetően nem átjárható.

Eredményeink alapján megállapítható, hogy a halastavak több ponton is segíthetik a biológiai invázió kialakulását. Egyrészt, a tógazdasági telepítésekkel megtörténhet a biológiai invázió első lépése: megérkezés egy új területre. A telepítések során olyan halfajok is átkerülhetnek egyik vízgyűjtőről egy másikra, melyeket eredetileg nem szándékoztak be-, illetve áttelepíteni. Annak ellenére, hogy az elmúlt évtizedek nem kellő körültekintéssel végzett haltelepítéseinek következményei jelenleg is érezhetőek természetes vizeink halfaunáján (pl. a kínai razbóra Magyarországra kerülése [Pintér 2002]), még a közelmúltból is van példa tógazdasági tevékenységhez kapcsolható behurcolásra (pl. az amurgéb Balaton vízgyűjtőjére kerülése, ld. az 5.2. fejezetet). A tógazdasági telepítések a jövevény halak terjesztése mellett inváziós gerinctelenek terjesztésében is szerepet játszhatnak. Borza *et al.* (2011) hasadtlábú rákok (*Mysida*) diszperziós mechanizmusaként a halszállító tartálykocsik vizével történő terjesztést jelöli meg. Másrészt, a tógazdálkodás hatására csökkenhet a patakok biológiai invázió megtelepedési fázisát nehezítő ökológiai rezisztenciája. Ez részben úgy valósulhat meg, hogy a jövevényhalak, melyeknek a halastavakban gyakran nagy denzitású állományai alakulnak ki, a tavakból történő ismételt kijutásukkal gyengítik a demográfiai rezisztenciát. Az ismételt kijutások a pataki hal-együtteseket propaguláris nyomás alatt tartják, amely különösen jelentős lehet az őszi lehalászások idején. Eklatáns példa erre, hogy 2008 őszén a Marót-völgyi-csatornán végzett rendszeres felmérésünk során sem kínai razbórát, sem amurgébet nem találtunk. Pár nap múltán, egy másik vizsgálatához kapcsolódó mintavétel során, ugyanarról a helyszínről 254 kínai razbóra és 29 amurgéb került elő, miközben megkezdődött a vízfolyás felső szakaszán levő halastó vizének leengedése (ld. 24. ábra). Máshol is megfigyelték már, hogy a halászati hasznosítású tavak folyamatos forrását képezik a jövevény halak kolonizációjának (Moyle *et al.* 2003). Részben viszont a völgyzárógátas halastavak a patakok élőhelyi minőségét is módosítják (pl. lassabb vízáramlás, megnövekedett tápanyagtartalom, laza üledék felhalmozódása), ezért gyengül a környezeti rezisztencia. A megváltozott élőhelyi körülmények között a reofil pataki halak rátermettségi hátrányba kerülhetnek az álló, illetve lassú vizet kedvelő, az alacsony oxigéntartalommal szemben toleránsabb jövevény halakkal szemben (Byers 2002).



24. ábra. A természetesen honos (natív) és a jövevény halfajok mennyiségének változása a Marót-völgyi-csatorna kisvidi, 150 m hosszú mintavételi szakaszán, 2006 és 2011 között végzett 20 felmérés során. A vízszintes tengelyen a címkék a mintavétel időpontját (év és hónap) jelölik. A jövevény halfajok tudományos nevéből képzett címkék jelentése: amemel: fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*), cargib: ezüstkárász (*Carassius gibelio*), lepgib: naphal (*Lepomis gibbosus*), pergle: amurgéb (*Peccottus glenii*), psepar: kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*).

Összefoglaló következtetésünk, hogy a halastavakkal terhelt patakokon a jövevény halak patakon belüli eloszlási mintázata forrás-nyelő dinamika (Pulliam 1988) jelleget mutat: a tavakban levő nagy szaporodási rátájú forrás populációkból a patakba passzív diszperzióval jutó egyedek, a tavaktól távoli patakszakaszokon alacsonyabb szaporodási rátájú nyelő populációkat képesek fenntartani. A jövevény halak terjedésének és megtelepedési sikerének esélyét véleményünk szerint a tógazdasági haltelepítések sokkal szigorúbb ellenőrzésével, a halastavak lefolyó zsilipjének hatékonyabb halfogó berendezésével lehetne csökkenteni.

5.7. Jövevény halfajok fajegyüttes-összetételt módosító hatása – a biotikus (taxonómiai) homogenizáció vizsgálata

Két időpont között végbement BH mértéke függ a természetesen honos és a jövevény fajok számától, faji azonosságától, a kezdeti időpontban meglévő hasonlóság mértékétől, a vizsgálat tér- és időbeli kiterjedésétől (Olden & Poff 2003; Taylor 2004; McKinney 2005; Villéger *et al.* 2011). A kis térléptéket és viszonylag rövid időszakot (két évtizedet) felölelő 1987 vs. 2007 és 1987 vs. 2008 összehasonlítás is a halegyüttesek fajkészletbeli hasonlóságának homogenizációs változására utal, ami összhangban van a korábbi hosszú idejű vizsgálatok többségével (Rahel 2000; Taylor 2004; Villéger *et al.* 2011). Az 1987 vs. 2007 összehasonlításban kapott 8,86%-os homogenizációhoz hasonló mértékű (5–10%) homogenizációt a korábbi vizsgálatok eredményeinek kisebb része (Rahel 2000; Villéger *et al.* 2011, Fig.4A) ad közre. A korábbi tanulmányok többsége (Taylor 2004; Villéger *et al.* 2011, Fig.4A) a fajkészletbeli hasonlóság változásának (akár homogenizáció, akár differenciáció) kisebb, mint 5%-os abszolút értékét közli, ami az 1987 vs. 2008 összehasonlításban tapasztalt homogenizációval (3,33%) van összhangban. Tehát mind az 1987 vs. 2007, mind az 1987 vs. 2008 összehasonlítás eredményeként kapott TH mértéke összeegyeztethető a nagy téridőléptékű vizsgálata-

tok eredményével. Azonban eredményeink demonstrálják, hogy kis térléptéknél csupán egyetlen év megváltoztatásával is számottevően csökkenhet a becsült homogenizáció mértéke, és két szomszédos év összehasonlításakor az átlagos hasonlósági változás abszolút értéke nagyobb lehet, mint egy két évtizedes összehasonlításban kapott eredmény. Szakaszléptéken a patakok fajszáma viszonylag alacsony (a vizsgált mintavételi szakaszokon 1–16 halfaj volt), ezért a fajkészletben már kevés faj eltűnése, illetve megjelenése is viszonylag nagy mértékű hasonlósági változást okozhat. Például, a hely2 és hely3 szakaszok között 1987 vs. 2007 összehasonlításban 40%-os fajkészletbeli hasonlóságnövekedés történt. 1987-ben a csak hely2 szakaszon levő fajok száma öt, a csak hely3 szakaszon levőké három volt, és a két szakasznak nem volt közös faja. 2007-re a két mintavételi hely összevont fajkészletéből három faj eltűnt, és öt új faj jelent meg. Ezzel a csak hely2 szakaszon levő fajok száma négyre, a csak a hely3 szakaszon levőké kettőre csökkent, és négyre nőtt a közös fajok száma.

A regionális fajkészletben a legfeltűnőbb változást a csak 1987-ben jelen levő négy faj 2007–2008-ra való eltűnése okozta. Közülük a sebes pisztráng és a fürge cselle a tiszta vízű, középhegységi és dombvidéki patakokat kedveli, a pisztrángsügér sikeres ívásának a kiegyensúlyozott környezeti feltételekkel rendelkező, kemény aljzatú élőhelyek kedveznek (Pintér 2002; Harka & Sallai 2004). E fajok 1987-es évi jelenléte nagy valószínűséggel azzal magyarázható, hogy a XX. század második felében a bauxitbányászat miatt karsztvizet szivattyúztak a Tapolcai-medence patakjaiba, és a halak a bő, üde vízű patakokon létesített pisztrángnevelő telepekből véletlen vagy szándékos telepítéssel jutottak a patakokba. A vízszivattyúzás felhagyásával a patakok vízhozama, áramlási sebessége csökkent, átlaghőmérséklete emelkedett, az aljzatban felhalmozódott a finom üledékfrakció. Ezeket az élőhelyi változásokat a három faj nehezen tolerálta és 2007. évre eltűntek a területről. További feltűnő változás volt a süllő és harcsa 2008-ban való előkerülése. Ennek a két fajnak a patakokban való előfordulása nem jellemző; 2008-as előkerülésük a Lesence-patak torkolatánál a Balaton közelségével, illetve a harcsa Eger-vízen Hegyesdnél való felbukkanása a Hegyesdi tározóból történt kijutással magyarázható. Elképzelhető, hogy a harcsa és a süllő 1987-ben és 2007-ben is jelen volt a Balatonhoz közeli torkolati helyeken, és csupán a véletlen mintavételi hiba miatt nem kerültek kézre. Ez rávilágít arra, hogy egyetlen mintavétel alapján a fajkészletben tapasztalt valós fajmegjelenéseket és fajeltűnéseket nem lehet elkülöníteni a mintavételi hibára visszavezethető fajmegjelenésektől és fajeltűnésektől. A 2007–2008-ban jelen levő jövevény halfajok közül a szivárványos pisztráng előfordulása csak egyetlen helyre korlátozódott, és a fekete törpeharcsa is csak egy-két helyről került elő. Az ezüstkárásznak némileg magasabb volt az előfordulási gyakorisága (2007-ben három, 2008-ban négy), így vélhetően ennek fajnak lehetett kisték jelentősége a hasonlósági viszonyok befolyásolásában. Mindezeket figyelembe véve úgy gondoljuk, hogy a tapasztalt fajkészletbeli hasonlóságok változásait elsősorban az élőhelyi változások (pl. bauxitbányászat felhagyása) és véletlen hatások okozták, és a jövevény fajok megjelenése csak kisebb részben járult hozzá ahhoz. Azt viszont nem tudhatjuk, hogy más, agresszívebben terjedő jövevény halfajok (pl. amurgéb) megjelenése milyen változásokat okozott volna. A jövőre nézve ugyancsak nem tudhatjuk, hogy a nemrégiben megjelent amurgéb milyen változásokat idéz majd elő a balatoni vízfolyások halállományában, ezért a halegyüttesek rendszeres monitorozása és a BH tanulmányozása fontos feladat a jövevény halfajok ökológiai hatásainak alaposabb megértése céljából. Tudomásunk szerint jövevény fajok BH-t okozó hatását vizsgáló tanulmányt magyarországi adatsoron eddig még nem végeztek.

Eredményeink szerint a patakok halfaunájában kis térbeli területen pár évtized alatt is történhet taxonómiai homogenizáció. Azonban a TH mértékére két felmérési időpont alapján nem lehet megbízható becslést adni, mert a kis térlépték miatt számottevő lehet a halállomány évek közötti változottsága. Az évek közötti nagyfokú változottságból adódóan a hosszútávú változások észlelése csak hosszútávú monitorozó felmérések adatai alapján lehet kellően megalapozott. Kis térbeli kiterjedésű területen a tapasztalt homogenizáció / differenciáció kialakulásában a jövevény halfajok mellett a véletlen hatásoknak és az élőhely-történeti hatásoknak is lényeges szerepe lehet.

5.8. Új tudományos eredmények

1.1. Magyarországon először alkalmaztuk a minta reprezentativitásának vizsgálatára az ismételt minták autoszimilaritásán alapuló eljárást. Megállapítottuk, hogy síkvidéki kisvízfolyásokon gázolással történő elektromos mintavétel esetén az egyszeri mintavételhez képest a kétszeri mintavétel nem növeli jelentősen a minta reprezentativitását. Rövid patakszakasz mintázása, még kétszeri mintavétel esetén is kis reprezentativitású mintát eredményez, ezért a halegyüttesek monitorozásához a mintavételi hossz növelése hatékonyabb stratégia a minta reprezentativitásának növelésére, mint egy rövidebb patakszakasz időigényesebb kétszeri mintavétele.

1.2. Igazoltuk, hogy a hazai gázolható domb- és síkvidéki kisvízfolyások halegyütteseinek monitorozásához a Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Rendszer által jelenleg használt gyakorlat, vagyis 150 m hosszúságú patakszakasz elektromos eszközzel való egyszeri mintázása, megfelelő mintavételi ráfordítást biztosít.

1.3. Ráműtöttünk arra, hogy a halegyüttesek közösségszerkezeti mutatóinak egymáshoz viszonyított relatív reprezentativitását az adatelemzésekhez használt hasonlósági indexek jelentősen befolyásolják. A minta reprezentativitásának intenzív mintázással nyert referencia mintához viszonyított hasonlóság elvén történő értékelésekor, a mintavételi egységek fajszámának a referencia fajszám százalékában kifejezett formája (Ruzicka indexszel mért hasonlóság) azonos a fajkészlet Jaccard indexszel mért reprezentativitásával. A Sørensen index alkalmazásával a minta fajkészletre vonatkozó reprezentativitása mindig magasabb, mint a fajszámra vonatkozó reprezentativitás, és egyúttal kisebb a fajkészlet és a relatív abundancia reprezentativitása közötti eltérés, mint a fajkészletbeli hasonlóság Jaccard indexszel való mérése esetén.

1.4. Megállapítottuk, hogy a minta reprezentativitásának a fajszám Ruzicka indexszel mért autoszimilaritása alapján történő értékelése a fajok térbeli kicserélődése (*species turnover*) miatt félrevezető lehet, ha a vizsgált patakszakazon belül a fajdenzitás homogén.

2.1. Először végeztük el a Balaton vízgyűjtő 20 kisvízfolyásának halfaunisztikai vizsgálatát. E kisvízfolyások többsége a Zala vízgyűjtőjén található, és faunisztikai vizsgálatukkal több védett halfaj új előfordulási helye vált ismertté.

2.2. Először mutattuk ki a jövevény amurgéb (*Percottus glenii*) előfordulását a Balaton vízgyűjtőjéről, ami egyben a faj első dunántúli észlelése is.

3.1. Először vizsgáltuk meg, hogy milyen a térbeli, a lokális környezeti és táji környezeti változók relatív jelentősége a halegyüttesek térbeli szerkezetének leírásában a Pannon Ökorégió domb- és síkvidéki kisvízfolyásaiban. Megállapítottuk, hogy a halegyüttesek térbeli szerkezetének leírásában a térbeli, lokális és táji környezeti tényezők mintázatléíró hatékonysága, illetve a halegyüttes-szerkezet kialakításában való relatív jelentősége időben változó. A főleg mezőgazdasági hasznosítású Balaton vízgyűjtő vízfolyásaiban a lokális halegyüttesek térbeli szerveződése erős környezeti kontroll alatt áll, amiben a lokális szintű környezeti változóknak nagyobb szerepe van, mint a táji változóknak.

3.2. Kimutattuk, hogy a jövevény halfajok csökkenthetik a halegyüttes-szerkezet térbeli változatosságának térbeli és környezeti tényezőkkel való megmagyarázhatóságát. Ez a csökkenés a lokális környezeti tényezők mintázatléíró hatékonyságának csökkenéséből ered.

4.1. Megállapítottuk, hogy a jövevény halak térbeli eloszlásának leírásában a térbeli, lokális és táji léptéken ható környezeti tényezők relatív mintázatléíró szerepe az ökológiai állapotváltozóktól (előfordulás, relatív abundancia, fajszám) függően változhat. A jövevény halak térbeli előfordulása elsősorban lokális szintű környezeti, relatív abundanciája táji szintű környezeti és térbeli, fajszáma táji környezeti tényezőkkel van összefüggésben.

5.1. A halegyüttes térbeli szerkezetének leírásában és a jövevény halak térbeli eloszlásának leírásában is a tengerszint feletti magassághoz kapcsolódó táji és lokális élőhelyi grádienseknek és a vízgyűjtőn található tavak területének van kiemelkedő jelentősége. Bemutattuk, hogy a kisvízfolyások vízgyűjtőjén található halastavak jelentős módosító hatást gyakorolnak a pataki halegyüttesek összetételére.

6.1. Megvizsgáltuk és megállapítottuk, hogy a halastavakkal terhelt kisvízfolyásokban a jövevény halak állomány nagysága a halastó és a patak közötti forrás-nyelő dinamikát követhet. A halastavak folyamatos forrásterületei lehetnek a patakba jutó jövevény halaknak.

7.1. A biológiai homogenizáció számszerűsítésére a közelmúltban bevezetett (Olden 2006) megközelítést Magyarországon először alkalmazva megállapítottuk, hogy halegyüttesekben taxonómiai homogenizáció kis térbeli kiterjedésű területen, két évtized alatt is kimutatható, de annak csupán két időpont adatain alapuló becslése patakszakaszként léptékű térbeli felbontás mellett nem megbízható. Kis téridő léptéken a véletlen és élőhely-történeti hatásoknak nagyobb jelentősége lehet a halegyüttes taxonómiai homogenizálódásában / differenciálódásában, mint a jövevény halfajoknak.

5.9. A doktorjelölt hozzájárulása a doktori program keretében elvégzett kutatási tevékenységhez

A doktori program keretében elvégzett kutatási tevékenység csapatmunka volt. Ebben a doktorjelölt a következő formákban vett részt. A vizsgálatok tervezése a témavezetőkkel, Dr. Erős Tiborral és Dr. Kiss Istvánnal közösen történt. Néhány alkalmat leszámítva a jelölt aktívan részt vett a vizsgálatok terepi adatgyűjtésében: a módszertani vizsgálat adatgyűjtése Dr. Erős Tiborral, Dr. Specziár Andrással és Dr. Takács Péterrel közösen történt; a monitorozást megalapozó halfaunisztikai adatgyűjtés és a mintavételi helyek kijelölése Dr. Erős Tiborral és Dr. Takács Péterrel közösen történt, majd a hároméves monitorozás nagy része és a rövidtávú dinamikai vizsgálat adatgyűjtése pedig Dr. Takács Péterrel történt közösen, ahol az adatgyűjtésben alkalomszerűen mások is segítettek. A jelölt az adatok összerendezését Dr. Takács Péterrel közösen, az adatok statisztikai elemzését Dr. Erős Tiborral történő megtervezést követően teljesen önállóan végezte. A vizsgálati eredményekből készült elsőszerzős magyar nyelvű tudományos publikációkat a szerzőtársak javaslatai és korrekció mellett önállóan, az elsőszerzős idegen nyelvű közleményeket Dr. Erős Tiborral közösen készítette. A nem elsőszerzős tudományos közlemények társszerzőjeként a kéziratok szakmai ellenőrzését, korrigálását, másodszerzőként az adatelemzési eljárások leírását végezte.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A biológiai sokféleség változásának alapvető oka az élőhelyek átalakulása és a jövevény fajok terjeszkedése. A terjeszkedésük során tömegessé váló jövevény fajok az ún. inváziós fajok, melyek a biológiai sokféleség drasztikus megváltoztatása mellett jelentős gazdasági károkat is okozhatnak. A vízi élőlények közül a halakat az ember szándékosan vagy véletlenül már számos helyre betelepítette. Bár a jövevény halak nem kívánt gazdasági és ökológiai hatására eddig már sok példa akadt, szocio-ökonómiai érdekek hatására a jövevény halak új helyekre való betelepítése feltehetően a jövőben is folytatódni fog. A jövevény fajok terjeszkedésének több ökológiai és evolúciós hatása azonban jelenleg még nem ismert megfelelően, nehéz megjósolni, hogy egy konkrét faj adott területen való megjelenése milyen veszélyekkel járhat. A terjeszkedés megakadályozásában kulcsfontosságú a megelőzés, és az újonnan megjelent jövevényekkel szembeni elővigyázatosság elve. A már kialakult nem kívánt hatásokkal szembeni hatékony fellépéshez elengedhetetlen, hogy minél változatosabb téridő skálák mentén legyenek ismereteink a jövevény fajok ökológiai viselkedéséről, és az élőlény-együttesekben betöltött ökológiai szerepükről.

Az értekezésben hét vizsgálat eredményén keresztül mutattuk be, hogy a Balaton vízgyűjtő kisvízfolyásaiban milyen a jövevény halfajok szünfenobiológiai jelentősége. Hasonlósági alapú statisztikai eljárásokkal megvizsgáltuk, hogyan változik a gázolva, elektromos mintavevővel gyűjtött minta reprezentativitása a mintázott patakszakasz hosszának, és egy adott hosszúságú patakszakasz kétszeri mintázásának függvényében. A Balaton teljes vízgyűjtőjén elvégeztük a jelentősebb vízfolyások halfaunisztikai vizsgálatát, az arra alkalmas helyeken a halállomány három éven keresztül éves szakos ütemezésű monitorozását. Megvizsgáltuk, hogy milyen és mennyire változékony a jövevény halfajok helyzete a regionális (Balaton vízgyűjtő) halegyüttes előfordulási gyakorisági és tömegesség alapú texturális szerkezetében. Többváltozós adatelemzési módszerek alkalmazásával megbecsültük, hogy mekkora a térbeli, a lokális környezeti és a táji környezeti tényezők relatív mintázatléíró hatékonysága, megvizsgáltuk, hogy hogyan befolyásolják ezt a jövevény halfajok. Klasszifikációs és regressziós fa modellekkel feltártuk, hogy milyen lokális és táji szintű környezeti tényezőkkel és hogyan írható le a jövevény halfajok térbeli eloszlási mintázata a Balaton vízgyűjtőn. Összehasonlítottuk a jövevény halak patakon belüli térbeli és egy vegetációs perióduson belüli időbeni változatosságát két halastóval terhelt kisvízfolyáson. Egy kis térbeli kiterjedésű területen megvizsgáltuk, hogy két évtized alatt mennyire módosultak a lokális halegyüttesek fajkészletbeli hasonlóságai, értékeltük a jövevény halfajok jelentőségét a tapasztalt változásban.

Eredményeink szerint adott hosszúságú patakszakasz kétszeri mintavétele az egyszeri mintavételhez képest nem növelte jelentősen a minta reprezentativitását, ugyanakkor a mintázott patakszakasz hosszával a minta reprezentativitása kezdetben gyors ütemben, majd egyre csökkenő mértékben növekedett. A Balaton vízgyűjtőjén a gázolható kisvízfolyások mintázásakor legalább 100–120 m hosszú mintavételi szakasz egyszeri mintázása már elfogadható reprezentativitású mintát eredményezhet.

A jövevény amurgéb (*Perccottus glenii*) első előfordulási adatát közöltük a Balaton vízgyűjtőjéről.

A Balaton vízgyűjtő vízfolyásainak halállományában a 15 előfordult jövevény halfaj közül, a kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*), az ezüstkárász (*Carassius gibelio*) és a naphal (*Lepomis gibbosus*) volt a három leggyakrabban előforduló és legtömegesebb faj.

A térbeli, lokális és táji környezeti tényezők mintázatléíró hatékonysága időben változékony volt, de a környezeti tényezőknek a térbeli tényezőkhez képest mindig lényegesen nagyobb jelentősége volt a halegyüttes-szerkezet kialakításában. Ez arra utal, hogy a Balaton vízgyűjtő vízfolyásiban a lokális halegyüttesek szerkezetének dinamikája a fajszortírozó metaközösségi modellel magyarázható

leginkább. A jövevény halfajok csökkentették a lokális környezeti tényezők mintázatileíró hatékonyságát. A halegyüttes térbeli szerkezetének leírásában és a jövevény halak térbeli eloszlásának leírásában is a tengerszint feletti magassághoz kapcsolódó táji és lokális élőhelyi grádienseknek és a vízgyűjtőn található tavak területének van kiemelkedő jelentősége. A halastavakkal terhelt kisvízfolyásokban a jövevény halak relatív abundanciájának térbeli változatossága nagyobb volt, mint az időbeli változatossága. Ez arra utal, hogy a jövevény halak állomány nagysága a halastó és a patak közötti forrás-nyelő dinamikát követ, a halastavak folyamatos forrásterületei lehetnek a patakba jutó jövevény halaknak. Mindezek alapján úgy tűnik, hogy a jövevény halak a halastavakkal terhelt síkvidéki kisvízfolyások halegyütteseinek sokféleségét módosíthatják különösen.

A lokális halegyüttesek fajkészletbeli hasonlóságainak a két évtized alatt történt változásai taxonómiai homogenizációt mutattak. A tapasztalt homogenizációt azonban elsősorban az élőhelyi változások és a véletlen hatások okozhatták, és nem a jövevény halfajok. Kis térbeli kiterjedésű területen, a halegyüttesek taxonómiai homogenizációja két időpont alapján patakszakaszcsoport léptékű térbeli felbontás mellett nem becsülhető megbízhatóan, mert a véletlen hatásoknak és az élőhely-történeti hatásoknak is nagy szerepe lehet a lokális fajkészlet kialakításában.

SUMMARY

Effects of local- and landscape-scale factors on the distribution of non-native fishes in streams of the catchment area of Lake Balaton

The two main fundamental reasons for the change of biological diversity are the alteration of habitats and the spreading of non-native species. Those non-native species which become extremely abundant during their spreading are termed invasive species. The invasive can cause significant economic damage besides modifying biological diversity dramatically. Fishes are one of the most frequently introduced or translocated groups of aquatic organisms. They have been introduced intentionally or accidentally to several places worldwide due to fisheries and aquaculture, sport fishing, biological control, and aesthetic motive (ornamental fishes). Although there have been numerous examples for the negative economic and ecological effects of non-native fishes, socio-economic interests suggest that fish introductions will continue in the future. However, there are many ecological and evolutionary impacts of non-native fishes that are less understood; the risk of appearing a given non-native species in a certain area can be hardly predicted. Therefore, prevention and precautionary principle should have a key role in striving with the spreading of non-native species. Effective management of already existing negative impacts of non-native species require comprehensive knowledge on ecological behaviour and role played in communities of non-native species observed on various spatial and temporal scales.

In the dissertation we presented the ecological importance of non-native fishes in small watercourses in the catchment area of Lake Balaton, Hungary, throughout the results of seven investigations. We assessed the sample representativeness of single-pass and double pass electrofishing method in the function of the stream length sampled in wadable lowland streams using similarity-based approaches. We made faunistical surveys in all of the important watercourses of catchment area of Lake Balaton, and monitored the fish assemblages in spring, summer and autumn during three years in the suitable sampling sites. We studied how variable the position of non-native fishes is in the spatial frequency and abundant-based context of the regional scale (catchment of Lake Balaton) fish assemblage. Applying multivariate statistical methods, we estimated the relative pattern descriptive efficacy of the spatial, local- and landscape-scale environmental factors, and studied how non-native fishes affected this. Using regression and classification trees and random forests models, we revealed which local- and landscape-scale factors are the most important in determining the spatial distribution of non-native fishes in the catchment area of Lake Balaton. We compared the spatial and temporal variability of local (reach-scale) relative abundance of non-native fishes in two streams possessing a connection with fishery ponds. We investigated how the taxonomical similarities among local species pools changed in two decades in a small spatial extent (small subcatchments), and assessed the role of non-native fish species in the observed changes.

Results showed that compared to single-pass electrofishing, double-pass electrofishing did not improved significantly the sample representativeness. Contrary, representativeness increased greatly in the beginning of the sampling then this increasing got more and more moderated as the length of the stream reach sampled increased. This suggests that a minimum sampling of single-pass electrofishing of 100–120 m stream reach may yield a relatively unbiased picture on fish assemblage characteristics in the catchment area of Lake Balaton.

We reported the first occurrence of amur sleeper (*Perccottus glenii*) in the catchment area of Lake Balaton, which species is non-native in Hungary.

Out of the 15 non-native fish species occurred in the watercourses, the three most frequently occurred and abundant ones were the stone moroko (*Pseudorasbora parva*), Prussian carp (*Carassius gibelio*) and pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*).

The pattern descriptive efficacy of the spatial, local- and landscape-scale environmental factors showed a temporal variability, but environmental factors had a greater importance in shaping fish assemblage structure at any survey time than spatial factors did. This result suggests that the dynamics of structure of the local fish assemblages is appropriately interpretable by the species sorting metacommunity model. Non-native fishes decreased the descriptive efficacy of local environmental factors. Local-scale and landscape-scale environmental gradients associated with altitude, and the area of fishery ponds on the watershed of stream segments had a highlighted importance in describing both the spatial structure of the local fish assemblages and spatial distribution of the non-native fishes. The spatial variability of the relative abundance of non-native fishes was greater than the temporal variability of that in the two streams with fisheries ponds. This may hint that population size of non-native fishes follows a source-sink dynamics, and fishery ponds may serve as a continuous resource area of non-native fishes occurring in the streams. According to these results, it seems that spectacular alteration of diversity of fish assemblages due to non-native fishes can occur, particularly, in lowland streams connected with fishery ponds.

Changes in the taxonomical similarities among the local species pools suggested a taxonomic homogenization. However, the primary reasons of the observed homogenization probably were the changes of habitats and stochastic effects, and not non-native fishes. In case of small spatial extent and stream reach spatial grain size, the estimation of taxonomic homogenization of fish assemblages on the basis of only two distinct time points can not be reliable, because stochastic and habitat-history events may have a great influence in shaping results on species composition.

MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- Adler, P.B., Lauenroth, W.K. (2003): The power of time: spatiotemporal scaling of species diversity. *Ecology Letters* 6(8):749–756.
- Allan, J.D. (2004): Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35:257–284.
- Allan, J.D., Flecker, A.S. (1993): Biodiversity conservation in running waters: identifying the major factors that threaten destruction of riverine species and ecosystems. *Bioscience* 43(1): 32–43.
- Angermeier, P.L., Smogor, R.A. (1995): Estimating number of species and relative abundances in stream-fish communities: effects of sampling effort and discontinuous spatial distributions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52(5):936–949.
- Bates, D., Maechler, M. (2010): lme4: Linear mixed-effects models using S4 classes. R package version 0.999375-35. <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>. Hozzáférés: 2012. 08. 31.
- Beisner, B.E., Peres-Neto, P.R., Lindström, E.S., Barnett, A., Longhi, M.L. (2006): The role of environmental and spatial processes in structuring lake communities from bacteria to fish. *Ecology* 87(12):2985–2991.
- Bertrand, K.N., Gido, K.B., Guy, C.S. (2006): An evaluation of single-pass versus multiple-pass backpack electrofishing to estimate trends in species abundance and richness in prairie streams. *Transactions of the Kansas Academy of Science* 109(3–4):131–138.
- Bíró P. (1976): A hévízi tó halfaunájáról. *Halászat* 22(6):186–188.
- Bíró P., Specziár A., Keresztessy K. (2001): A Balaton és befolyóinak halfaj-együttese. *Halászat* 94(3):110–114.
- Bíró, P., Paulovits, G. (1994): Evolution of fish fauna in Little Balaton Water Reservoir. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 25(4):2164–2168.
- Bíró, P., Specziár, A., Keresztessy, K. (2003): Diversity of fish species assemblages distributed in the drainage area of Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* 506–509(1–3):459–464.
- Bivand, R.S., Pebesma, E.J., Gómez-Rubio, V. (2008): Applied spatial data analysis with R. New York, NY, USA: Springer. xiv+378 p.
- Blanchet, F.G., Legendre, P., Borcard., D. (2008): Forward selection of explanatory variables. *Ecology* 89(9):2623–2632.
- Borcard D., Gillet., F., Legendre P. (2011): Numerical ecology with R. Use R! series. 1st edition. New York, NY, USA: Springer. xii+306 p.
- Borcard, D., Legendre, P., Drapeau, P. (1992): Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73(3):1045–1055.
- Borcard, D., Legendre, P., Avois-Jacquet, C., Tuomisto, H. (2004): Dissecting the spatial structure of ecological data at multiple scales. *Ecology* 85(7):1826–1832.

- Borza, P., Czirok, A., Deák, Cs, Ficsór, M., Horvai, V., Horváth, Zs, Juhász, P., Kovács, K., Szabó, T., Vad, Cs.F. (2011): Invasive Mysisids (Crustacea: Malacostraca: Mysididae) in Hungary: distributions and dispersal mechanisms. *North-Western Journal of Zoology* 7(2): 222–228.
- Botta-Dukát Z., Balogh L., Szigetvári Cs., Bagi I., Dancza I., Udvardy L. (2004): A növényi invázióhoz kapcsolódó fogalmak áttekintése, egyben javaslat a jövőben használandó fogalmakra és definícióikra. 35–59 p. In: Mihály B., Botta-Dukát Z. (szerk.): *Biológiai inváziók Magyarországon. Özönnövények*. A KvVM Természetvédelmi Hivatalának Tanulmánykötetei 9. Budapest: TermészetBÚVÁR Alapítvány Kiadó, 408 p.
- Breiman, L. (2001): Random forests. *Machine Learning* 45(1):5–32.
- Breiman, L., Friedman, J., Olshen, R.A., Stone, C.J. (1984): *Classification and Regression Trees*. Belmont, CA, USA: Wadsworth International Group. x+358 p.
- Brown, L.R., Cuffney, T.F., Coles, J.F., Fitzpatrick, F., McMahon, G., Steuer, J., Bell, A.H., May, J.T. (2009): Urban streams across the USA: lessons learned from studies in 9 metropolitan areas. *Journal of the North American Benthological Society* 28(4):1051–1069.
- Buisson, L., Grenouillet, G. (2009): Contrasted impacts of climate change on stream fish assemblages along an environmental gradient. *Diversity and Distributions* 15(4):613–626.
- Byers, J.E. (2002): Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97(3):449–458.
- Cao, Y., Larsen, D.P., Hughes, R.M. (2001): Evaluating sampling sufficiency in fish assemblage surveys: a similarity-based approach. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58(9):1782–1793.
- Cao, Y., Williams, D.D., Larsen, D.P. (2002): Comparison of ecological communities: the problem of sample representativeness. *Ecological Monographs* 72(1):41–56.
- Cao, Y., Williams, D.D., Williams, N.E. (1998): How important are rare species in aquatic community ecology and bioassessment? *Limnology and Oceanography* 43(7):1403–1409.
- Chao, A. (1984): Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11(6):265–270.
- Clavero, M., Garcia-Berthou, E. (2005): Invasive species are a leading cause of animal extinctions. *Trends in Ecology & Evolution* 20(3):110.
- Cohen, J. (1960): A coefficient of agreement for nominal scales. *Educational and Psychological Measurement* 20(1):37–46.
- Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J. (2006): Propagule Pressure: a null model for biological invasions. *Biological Invasions* 8(5):1023–1037.
- Colwell, R.K., Mao C.X., Chang, J. (2004): Interpolating, extrapolating, and comparing incidence-based species accumulation curves. *Ecology* 85(10):2717–2727.
- Connor, E.F., Simberloff, D. (1979): The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology* 60(6):1132–1140.
- Copp, G.H., Bianco, P.G., Bogutskaya, N.G., Erős, T., Falka, I., Ferreira, M.T., Fox, M.G., Freyhof, J., Gozlan, R.E., Grabowska, J., Kováč, V., Moreno-Amich, R., Naseka, A.M., Peňáz, M., Povž, M., Przybylski, M., Robillard, M., Russell, I.C., Stakėnas, S., Šumer, S., Vila-Gispert, A., Wiesner, C. (2005): To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21(4):242–262.

- Cornell, H.V., Lawton, J.H. (1992): Species interaction, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology* 61(1): 1–12.
- Cottenie, K. (2005): Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters* 8(11):1175–1182.
- Crawley, M.J. (2007): *The R Book*. Chichester, United Kingdom: John Wiley & Sons Ltd. 942 p.
- Cropper, J.P. (1984): Multicollinearity within selected western North American temperature and precipitation data sets. *Tree-Ring Bulletin* 44:29–37.
- Cutler, D.R., Edwards, T.C. Jr., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J.J. (2007): Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88(11):2783–2792.
- D’Ambrosio, J.L., Williams, L.R., Witter, J.D., Ward, A. (2009): Effects of geomorphology, habitat, and spatial location on fish assemblages in a watershed in Ohio, USA. *Environmental Monitoring Assessment* 148(1–4):325–341.
- Davis, M.A. (2009): *Invasion biology*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press. xiv+244 p.
- De’Ath, G., Fabricius, K.E. (2000): Classification and regression trees: a powerful yet simple technique for ecological data analysis. *Ecology* 81(11): 3178–3192.
- Diamond J.M. (1975): Assembly of species communities. 342–444. p. in: Cody, M.L., Diamond, J.M. (editors): *Ecology and evolution of communities*. Cambridge, Massachusetts, USA: Harvard University Press. 545 p.
- Dövényi Z. (Szerk.) (2010): Magyarország kistájainak katasztere. Budapest: MTA Földrajztudományi Kutatóintézet. 876 p.
- Dray, S. (2010): spacemakeR: Spatial modelling. R package version 0.0-5/r83. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Hozzáférés: 2012. 08. 31.
- Dray, S., Legendre, P., Blanchet, G. (2009): packfor: Forward Selection with permutation (Canoco p.46). R package version 0.0-7/r58. <http://R-Forge.R-project.org/projects/sedar/>. Hozzáférés: 2012. 08. 31.
- Dray, S., Legendre, P., Peres-Neto, P.R. (2006): Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling* 196(3–4):483–493.
- Elton, C.S. (1958): *The ecology of invasions of plants and animals*. University of Chicago Press edition. Printed in 2000. Chicago, IL, USA: University of Chicago Press. 196 p.
- Entz G., Sebestyén O. (1942): *A Balaton élete*. Budapest: Királyi Magyar Természettudományi Társulat. 366 p.
- Erős T. (2001): A mintavételi terület növelésének hatása a halállomány szerkezeti paramétereire egy középhegységi vízfolyásban. *Hidrológiai Közöny* 81(5–6):353–355.
- Erős, T. (2007): Partitioning the diversity of riverine fish: the roles of habitat types and non-native species. *Freshwater Biology* 52(7):1400–1415.
- Erős, T., Heino, J., Schmera, D., Rask, M. (2009): Characterising functional trait diversity and trait–environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* 54(8):1788–1803.
- Erős, T., Schmera, D. (2010): Spatio-temporal scaling of biodiversity and the species–time relationship in a stream fish assemblage. *Freshwater Biology* 55(11): 2391–2400.

- Facon, B., Genton, B.J., Shykoff, J., Jarne, P., Estoup, A., David, P. (2006): A general eco-evolutionary framework for understanding bioinvasions. *Trends in Ecology & Evolution* 21(3):130–135.
- Falk-Petersen, J., Bøhn, T., Sandlund, O.D. (2006): On the Numerous Concepts in Invasion Biology. *Biological Invasions* 8(6):1409–1424.
- FAME Consortium (2004): Manual for the application of the European Fish Index – EFI. A fish-based method to assess the ecological status of European rivers in support of the Water Framework Directive. Version 1.1, January 2005. 66 p.
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V., Li, H.W. (2002): Landscapes to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience* 52(6):483–498.
- Ferreira, M.T., Sousa, L., Santos, J.M., Reino, L., Oliveira, J., Almeida, P.R., Cortes, R.V. (2007): Regional and local environmental correlates of native Iberian fish fauna. *Ecology of Freshwater Fish* 16(4):504–514.
- Fischer, J.R., Paukert, C.P. (2009): Effects of sampling effort, assemblage similarity, and habitat heterogeneity on estimates of species richness and relative abundance of stream fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66(2):277–290.
- Frissell, C.A., Liss, W.J., Warren, C.E., Hurley, M.D. (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10(2): 199–214.
- Godinho, F.N., Ferreira, M.T., Santos, J.M. (2000): Variation in fish community composition along an Iberian river basin from low to high discharge: relative contributions of environmental and temporal variables. *Ecology of Freshwater Fish* 9(1–2):22–29.
- Gotelli, N.J., Colwell, R.K. (2001): Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* 4(4):379–391.
- Gozlan, R.E., Britton, J.R., Cowx, I., Copp, G.H. (2010): Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* 76(4):751–786.
- Hand, D.J. (2009): Measuring classifier performance: a coherent alternative to the area under the ROC curve. *Machine Learning* 77(1): 103–123.
- Harding, H.E., Benfield, J.S., Bolstad, E.F., Helfman, P.V., Jones, E.B.D., III (1998): Stream biodiversity: the ghost of land use past. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 95(25):14843–14847.
- Harka Á. (1996): A küllőfajok hazai elterjedése. *Halászat* 89(3):95–98.
- Harka Á., Juhász P. (1996): A Zala halfaunája. *Halászat* 89(1):8–10.
- Harka Á., Sallai Z. (2004): Magyarország halfaunája. Képes határozó és elterjedési tájékoztató. Szarvas: Nimfea Természetvédelmi Egyesület. 269 p.
- Hastie, T., Tibshirani, R., Friedman, J. (2009): The elements of statistical learning: data mining, inference, and prediction. 2nd ed. New York, NY, USA: Springer. 746 p.
- Hellmann, J.J., Fowler, G.W. (1999): Bias, precision, and accuracy of four measures of species richness. *Ecological Applications* 9(3):824–834.
- Herman O. (1887): A magyar halászat könyve. Budapest: Királyi Magyar Természettudományi Társulat. 860 p.
- Hermoso, V., Clavero, M., Kennard, M.J. (2012): Determinants of fine-scale homogenization and differentiation of native freshwater fish faunas in a Mediterranean Basin: implications for conservation. *Diversity and Distributions* 18(3):236–247.

- Hitt, N.P., Roberts, J.H. (2012): Hierarchical spatial structure of stream fish colonization and extinction. *Oikos* 121(1):127–137.
- Hoeninghaus, D.J., Winemiller, K.O., Birnbaum, J.S. (2007): Local and regional determinants of stream fish assemblage structure: inferences based on taxonomic vs. functional groups. *Journal of Biogeography* 34(2):324–338.
- Humpl, M., Lusk, S. (2006): Effect of multiple electro-fishing on determining the structure of fish communities in small streams. *Folia Zoologica* 55(3):315–322.
- Hunter, M.L. Jr., Gibbs, J.P. (2007): Fundamentals of conservation biology. 3rd edition. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. 497 p.
- Huston, M. (1979): A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist* 113(1):81–101.
- Ihaka, R., Gentleman, R. (1996): R: a language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics* 5(3):299–314.
- Kanno, Y., Vokoun, Y.C., Dauwalter, D.C., Hughes, R.M., Herlihy, A.T., Maret, T.R., Patton, T.M. (2009): Influence of rare species on electrofishing distance when estimating species richness of stream and river reaches. *Transactions of the American Fisheries Society* 138(6):1240–1251.
- Kennard, M.J., Pusey, B.J., Harch, B.D., Dore, E., Arthington, A.H. (2006): Estimating local stream fish assemblage attributes: sampling effort and efficiency at two spatial scales. *Marine and Freshwater Research* 57(6):635–653.
- Keresztessy, K. (1998): A study of the fish species populating the streams flowing into Lake Balaton. *Hungarian Agricultural Research* 1:4–6.
- Kiernan, J.D., Moyle, P.B. (2012): Flows, droughts, and aliens: factors affecting the fish assemblage in a Sierra Nevada, California, stream. *Ecological Applications* 22(4):1146–1161.
- Klaczak, A., Nowak, M., Szczerbik, P., Gosiewski, G., Popek, W. (2011): Two invasive alien fishes, *Perccottus glenii* and *Pseudorasbora parva*, recorded for the first time in the Nida River drainage (Poland). In: Pekárik, L., Koščo, J., Košutová, L. (eds.): *Book of abstracts, 1st International Conference on Fish Diversity of Carpathians*. Bratislava: Institute of Zoology SAS. 23 p.
- Kolar, C.S., Lodge, D.M. (2001): Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16(4):199–204.
- Kuhn, M. (2010): caret: Classification and Regression Training. R package version 4.57. <http://CRAN.R-project.org/package=caret>. Hozzáférés: 2012. 08.31.
- Legendre, P. (1993): Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology* 74(6):1659–1673.
- Legendre, P., Gallagher, E.D. (2001): Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia* 129: 271–280.
- Legendre, P., Legendre, L. (1998): Numerical ecology. 2nd English Edition. Amsterdam: Elsevier Science BV. xv+853 p.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A. (2004): The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters* 7(7):601–613.
- Lendvai Cs., Keresztessy K. (2004): A Balaton befolyóinak halfaunisztikai vizsgálata. *Természetvédelmi közlemények* 11:389–397.

- Leprieur, F., Beauchard, O., Hugueny, B., Grenouillet, G., Brosse, S. (2008): Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* 14(2):291–300.
- Levin, S.A. (1992): The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73(6):1943–1967.
- Liaw, A., Wiener, M. (2002). Classification and Regression by randomForest. *R News* 2(3):18–22.
- Lockwood, J.L. (1999): Using taxonomy to predict success among introduced avifauna: relative importance of transport and establishment. *Conservation Biology* 13(3):560–567.
- Lockwood, J.L., Hoopes, M.F., Marchetti, M.P. (2007): Invasion ecology. Oxford, United Kingdom: Blackwell Publishing. vii+312 p.
- Lodge, D.M. (1993): Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 8(4):133–137.
- Logue, J.B., Mouquet, N., Peter, H., Hillebrand, H., The Metacommunity Working Group (2011): Empirical approaches to metacommunities: a review and comparison with theory. *Trends in Ecology & Evolution* 26(9):482–491.
- Longino, J.T., Coddington, J., Colwell, R.K. (2002): The ant fauna of a tropical rain forest: estimating species richness three different ways. *Ecology* 83(2):689–702.
- Lyons, J. (1992): The length of stream to sample with a towed electrofishing unit when fish species richness is estimated. *North American Journal of Fisheries Management* 12(1):198–203.
- MacArthur, R.H., Wilson, E.O. (1967): The theory of island biogeography. Reprinted in 2001. Princeton, NJ, USA: Princeton University Press. xv+203 p.
- Magalhães, M.F., Batalha, D.C., Collares-Pereira, M.J. (2002): Gradients in stream fish assemblages across a Mediterranean landscape: contributions of environmental factors and spatial structure. *Freshwater Biology* 47(5):1015–1031.
- Manly, B.F.J. (2007): Randomization, bootstrap and Monte Carlo methods in biology. 3rd edition. Boca Raton, FL, USA: Chapman & Hall/CRC. 455 p.
- Martin, T.G., Wintle, B.A., Rhodes, J.R., Kuhnert, P.M., Field, S.A., Low-Choy, S.J., Tyre, A.J., Possingham, H.P. (2005): Zero tolerance ecology: improving ecological inference by modelling the source of zero observations. *Ecology Letters* 8(11):1235–1246.
- McKinney, M.L. (2005): Species introduced from nearby sources have a more homogenizing effect than species from distant sources: evidence from plants and fishes in the USA. *Diversity and Distributions* 11(5):367–374.
- McKinney, M.L., Lockwood, J.L. (1999): Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14(11):450–453.
- Meador, M.R., McIntyre, J.P., Pollock, K.H. (2003): Assessing the efficacy of single-pass backpack electrofishing to characterize fish community structure. *Transactions of the American Fisheries Society* 132(1):39–46.
- Menge, B.A., Olson, A.M. (1990): Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology & Evolution* 5(2):52–57.
- Mesquita, N., Coelho, M.M., Magalhães, M.F. (2006): Spatial variation in fish assemblages across small Mediterranean drainages: effects of habitat and landscape context. *Environmental Biology of Fishes* 77(2):105–120.

- Meyer, K.A., Schill, D.J., Lamansky J.A.Jr., Campbell, M.R., Kozfkay, C.C. (2006): Status of Yellowstone cutthroat trout in Idaho. *Transactions of the American Fisheries Society* 135(5):1329–1347.
- Miller, R.R., Williams, J.D., Williams, J.E. (1989): Extinctions of North American fishes during the past century. *Fisheries* 14(6):22–38.
- Mills, E.L., Leach, J.H., Carlton, J.T., Secor, C.L. (1993): Exotic species and the integrity of the Great Lakes: Lessons from the past. *BioScience* 44(10):666–676.
- Mitchell, A.L., Knouft, J.H. (2009): Non-native fishes and native species diversity in freshwater fish assemblages across the United States. *Biological Invasions* 11(6):1441–1450.
- Moyle, P.B., Crain, P.K., Whitener, K., Mount, J.F. (2003): Alien fishes in natural streams: fish distribution, assemblage structure, and conservation in the Cosumnes River, California, U.S.A. *Environmental Biology of Fishes* 68(2):143–162.
- Moyle, P.B., Light, T. (1996a): Biological invasions of fresh water: empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78(1):149–161.
- Moyle, P.B., Light, T. (1996b): Fish invasions in California: do abiotic factors determine success? *Ecology* 77(6):1666–1670.
- Oksanen, J., Guillaume F.B., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, R.B., Simpson, G.L., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Wagner, H. (2010): vegan: Community Ecology Package. R package version 1.17-4. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>. Hozzáférés: 2012. 08.31.
- Olden, J.D. (2006): Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33(12):2027–2039.
- Olden, J.D. (2008): Biotic homogenization. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester, United Kingdom: John Wiley & Sons, Ltd.
- Olden, J.D. Poff, N.L., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D. (2004): Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19(1):18–24.
- Olden, J.D., Poff, N.L. (2003): Toward a mechanistic understanding and prediction of biotic homogenization. *The American Naturalist* 162(4):442–460.
- Olden, J.D., Poff, N.L. (2004): Clarifying biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* 19(6):282–283.
- Olden, J.D., Rooney, T.P. (2006): On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology & Biogeography* 15(2):113–120.
- ÖKO ZRt, Solvex Kft., VKKI, NYUDU-KÖVIZIG, NYDKTF, ÉDKTVF, Órségi NPI, Balatonfelvidéki NPI (2010): A Víz Keretirányelv hazai megvalósítása. Vízgyűjtő-gazdálkodási terv, 4-1. jelű, Zala vízgyűjtő. Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság, Nyugat-Dunántúli Környezetvédelmi és Vízügyi Igazgatóság. <http://www.vizeink.hu/?module=doklista&lim=20&order=2&f=24&p=10>. Hozzáférés: 2012. 02. 14.
- Paller, M.H. (1995): Relationships among number of fish species sampled, reach length surveyed, and sampling effort in South Carolina coastal plain streams. *North American Journal of Fisheries Management* 15(1):110–120.
- Penczak, T., Głowacki, Ł. (2008): Evaluation of electrofishing efficiency in a stream under natural and regulated conditions. *Aquatic Living Resources* 21(3):329–337.

- Peres-Neto, P.R., Legendre, P., Dray, S., Borcard, D. (2006): Variation partitioning of species data matrices: estimation and comparison of fractions. *Ecology* 87(10):2614–2625.
- Pintér K. (2002): Magyarország halai. Budapest: Akadémiai Kiadó. 222 p.
- Podani J. (1997): Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe. Budapest: Scientia Kiadó. 412 p.
- 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(11):769–784.
- Pool, T.K., Olden, J.D., Whittier, J.B., Paukert, C.P. (2010): Environmental drivers of fish functional diversity and composition in the Lower Colorado River Basin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67(11):1791–1807.
- Preston, F.W. (1960): Time and space and the variation of species. *Ecology* 41(4):612–627.
- Przybylski, M., Bíró, P., Zalewski, M., Tátrai, I., Frankiewicz, P. (1991): The structure of fish communities in streams of the northern part of the catchment area of Lake Balaton (Hungary). *Acta Hydrobiologica* 33(1–2):135–148.
- Pulliam, H.R. (1988): Sources, sinks population regulation. *The American Naturalist* 132(5):652–661.
- Quantum GIS Development Team (2010): Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. <http://qgis.osgeo.org>. Hozzáférés: 2012. 08.31.
- R Development Core Team (2010): R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. <http://www.R-project.org>. Hozzáférés: 2012. 08.31.
- Radomski, P.J., Goeman, T.J. (1995): The homogenizing of Minnesota lake fish assemblages. *Fisheries* 20(7):20–23.
- Rahel, F.J. (2000): Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288(5467):854–856.
- Rahel, F.J. (2002): Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33:291–315.
- Reiczigel J., Harnos A., Solymosi N. (2007): Biostatisztika nem statisztikusoknak. Nagykovácsi: Pars Kft. 455 p.
- Reid, S.M., Yunker, G., Jones, N.E. (2009): Evaluation of single-pass backpack electric fishing for stream fish community monitoring. *Fisheries Management and Ecology* 16(1):1–9.
- Reynolds, L., Herlihy, A.T., Kaufmann, P.R., Gregory, S.V., Hughes, R.M. (2003): Electrofishing Effort Requirements for Assessing Species Richness and Biotic Integrity in Western Oregon Streams. *North American Journal of Fisheries Management* 23(2):450–461.
- Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F. D., West, C.J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions* 6(2):93–107.
- Roughgarden, J. (1983): Competition and theory in community ecology. *The American Naturalist* 122(5):583–601.
- Sale, P. (1977): Maintenance of high diversity in coral reef fish communities. *The American Naturalist* 111(978):337–359.

- Sallai Z., Györe K. (1999): Az Őrség halfaunájáról. *Halászatfejlesztés* 22:159–174.
- Schlosser, I.J. (1991): Stream fish ecology: a landscape perspective. *BioScience* 41(10):704–712.
- Shea, K., Chesson, P. (2002): Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* 17(4):170–176.
- Shields, F.D. Jr., Lizotte, R.E. Jr., Knight, S.S., Cooper, C.M., Wilcox D. (2010): The stream channel incision syndrome and water quality. *Ecological Engineering* 36(1):78–90.
- Simberloff, D. (2009): The role of propagule pressure in biological invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:81–102.
- Smith, T.A., Kraft, C.E. (2005): Stream fish assemblages in relation to landscape position and local habitat variables. *Transactions of the American Fisheries Society* 134(2):430–440.
- Specziár, A. (2004): Life history pattern and feeding ecology of the introduced eastern mosquito-fish, *Gambusia holbrooki*, in a thermal spa under temperate climate, of Lake Hévíz, Hungary. *Hydrobiologia* 522(1–3):249–260.
- Stewart-Koster, B., Kennard, M.J., Harch, B.D., Sheldon, F., Arthington, A.H., Bradley J. Pusey, B.J. (2007): Partitioning the variation in stream fish assemblages within a spatio-temporal hierarchy. *Marine and Freshwater Research* 58(7):675–686.
- Szepesi Zs., Harka Á. (2012): Árvizek hatása egy kis folyó, a Tarna halközösségére. *Pisces Hungarici* 6:39–46.
- Szipola I, Végh Gábor (1992): Védett és veszélyeztetett halaink állományának felmérése a Balaton vízrendszerében. *A halhústermelés fejlesztése* 15:28–33.
- Takács P, Csoma E, Bíró P. (2009): A balatoni vízgyűjtő domolykó állományainak populációs struktúrája. *Hidrológiai Közöny* 89:(6):66–68.
- Taylor, E.B. (2004): An analysis of homogenization and differentiation of Canadian freshwater fish faunas with an emphasis on British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61(1):68–79.
- Therneau, T.M., Atkinson, B. (2010). rpart: Recursive Partitioning. R package version 3.1-46. <http://CRAN.R-project.org/package=rpart>. Hozzáférés: 2012. 08.31.
- Thompson, G.G., Withers, P.C. (2003): Effect of species richness and relative abundance on the shape of the species accumulation curve. *Austral Ecology* 28(4):355–360.
- Udvary M. (1983): Dinamikus állatföldrajz. A szárazföldi állatok elterjedése. Budapest: Nemzeti Tankönyvkiadó. 496 p.
- Ugland, K.I., Gray, J.S., Ellingsen, K.E. (2003): The species–accumulation curve and estimation of species richness. *Journal of Animal Ecology* 72(5):888–897.
- 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(1):130–137.
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. (2011): Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 108(44):18003–18008.
- Virág Á. (1998): A Balaton múltja és jelene. Eger: Egri Nyomda Kft. 904 p.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L., Westbrooks, R. (1996): Biological invasions as global environmental change. *American Scientist* 84(5):468–478.

- Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság (2010): Vízgyűjtő-gazdálkodási terv. Balaton részvízgyűjtő. http://www.vizeink.hu/files/Reszvizgyujto_VGT_Balaton_13.pdf. Hozzáférés: 2012. 02. 21.
- Vutskits Gy. (1902): Classis. Pisces. In: *A Magyar Birodalom Állatvilága (Fauna Regni Hungariae) I. Vertebrata – Mollusca*. Budapest: Királyi Magyar Természettudományi Társulat. 42 p.
- Walters, D.M., Leigh, D.S., Bearden, A.B. (2003): Urbanization, sedimentation, and the homogenization of fish assemblages in the Etowah River Basin, USA. *Hydrobiologia* 494(1–3):5–10.
- Walther, B.A., Moore, J.L. (2005): The concepts of bias, precision and accuracy, and their use in testing the performance of species richness estimators, with a literature review of estimator performance. *Ecography* 28(6):815–829.
- Wang, L., Lyons, J., Rasmussen, P., Seelbach, P., Simon, T., Wiley, M., Kanehl, P., Baker, E., Niemela, S., Stewart, P.M. (2003): Watershed, reach, and riparian influences on stream fish assemblages in the Northern Lakes and Forest Ecoregion, U.S.A. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60(5):491–505.
- Ward, J.V. (1998): Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83(3):269–278.
- Wiens, J.A. (2002): Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology* 47(4):501–515.
- Wilson, D.S. (1992): Complex interactions in metacommunities, with implications for biodiversity and higher levels of selection. *Ecology* 73(6):1984–2000.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A., Smith, G.M. (2009): *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. 1st edition. New York, USA: Springer. 574 p.

M2. A mintavételi módszer reprezentativitásának vizsgálatához kiválasztott mintavételi helyek környezeti jellemzői

A megadott értékek az adott mintavételi helyre jellemző átlagos értékek (\pm SD). A 2 mm-től kisebb szemcseátmérőjű aljzatkomponenseket (homok, iszap) homok és iszap különböző arányú keverékeként egységesen homokos iszap kategóriába vontuk össze. Rövidítés: Vezetőkép.: vezetőképesség.

Kód	Vízfolyás	Mintavételi helyszín	vízutikör szélesség (m)	Vízmélység (m)	Vízáramlási sebesség (cm s^{-1})	pH	Vezetőkép. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	Vegetációs borítás (%)	Homokos iszap (%) (< 2 mm)	Kavics (%) (2-60 mm)	Kő (%) (60-300 mm)	Szikla (%) (> 300 mm)	Beton (%)
hely1	Eger-víz	Hegyesd	2,2 (\pm 0,2)	0,29 (\pm 0,06)	23,5 (\pm 6,1)	8,47	675	38,5 (\pm 16,6)	49,0	22,9	28,1	0	0
hely2	Eger-víz	Nemesgulács	4,3 (\pm 0,5)	0,35 (\pm 0,05)	20,9 (\pm 4,2)	8,00	750	61,0 (\pm 11,5)	64,4	17,8	17,8	0	0
hely3	Felső-Váliska	Bak	3,2 (\pm 0,3)	0,50 (\pm 0,07)	13,5 (\pm 2,1)	8,10	889	52,5 (\pm 18,9)	83,8	0,6	5,0	10,6	0
hely4	Koroknai-vízf.	Csömend	4,0 (\pm 0,2)	0,52 (\pm 0,09)	11,8 (\pm 2,4)	8,30	735	55,0 (\pm 19,9)	90,0	1,3	0,6	8,1	0
hely5	Marót-völgyi-esat,	Kisvid	3,3 (\pm 0,6)	0,31 (\pm 0,08)	13,1 (\pm 7,9)	8,18	757	54,4 (\pm 17,9)	75,0	3,8	21,2	0	0
hely6	Pogány-völgyi-víz	Lengyeltői	4,8 (\pm 0,4)	0,49 (\pm 0,09)	9,2 (\pm 2,5)	7,80	772	63,1 (\pm 24,5)	90,2	5,9	3,9	0	0
hely7	Szévíz	Kisbuccsa	3,8 (\pm 0,3)	0,60 (\pm 0,05)	20,3 (\pm 2,8)	8,04	912	56,2 (\pm 18,4)	50,6	0,6	3,8	38,1	6,9
hely8	Zala-Somogy-határárók	Ormándpuszta	2,9 (\pm 0,5)	0,36 (\pm 0,09)	20,9 (\pm 3,8)	8,39	693	27,5 (\pm 25,4)	95,6	0,6	3,8	0	0
átlag			3,6	0,42	16,7	8,16	773	51,0	74,8	6,7	10,5	7,1	0,9
szórás			0,8	0,11	5,3	0,22	85	12,0	18,3	8,7	10,3	13,2	2,4

M3. Mintavételi helyek és faunisztikai eredmények vízfolyásokénti bontásban

A Balaton vízgyűjtő 43 vízfolyásán, 2006 és 2010 között felmért 94 mintavételi hely, és a halfaunisztikai vizsgálatok részletes eredménye vízfolyásokénti bontásban. A vízfolyások a fő részvízgyűjtők (északi, déli, zalai) szerinti csoportosításban, nevük szerinti betűrendben követik egymást. Egy vízfolyáson belül táblázatos formában közöljük a mintavételi helyek sorszámát (a számozás minden vízfolyásnál 1-től indul); a mintavételi helyekhez legközelebbi település nevét (esetenként más tájékoztató információt, pl. a vízfolyást keresztező közút számát); a mintavételi helyek Egyesült Országos Vetületi rendszerben megadott geokoordinátáit és azt, hogy az adott mintavételi hely szerepelt-e a 2008–2010 közötti monitorozásban (+ igen, – nem). A monitorozásban szereplő mintavételi helyek (40 db) alkották a hároméves adatsor mintavételi objektumait. A táblázat után felsoroljuk az adott vízfolyásból előkerült halfajokat, minden halfaj után szögletes zárójelben feltüntetve azoknak a mintavételi helyeknek a sorszámát, ahol a faj előfordult. A kimutatott halfajok felsorolása előtt külön utalunk arra, ha az adott vízfolyáson 2006. év előtt halfaunisztikai felmérést még nem végeztek.

Az északi fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (15 db) halfaunája

Aszófői-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Aszófő	557434	177361	–
2	71-es út	559529	177137	–

1 faj:

Csuka (*Esox lucius*) [2].

Balatonedericsi-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Balatonederics	523340	163198	+

24 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], széles kárász (*Carassius carassius*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], amur (*Ctenopharyngodon idella*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], süllő (*Sander lucioperca*) [1], kősüllő (*Sander volgensis*) [1],

vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1], compó (*Tinca tinca*) [1], lápi póc (*Umbra krameri*) [1].

Búrnót-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Ábrahámhegy	536801	165445	–
2	Ábrahámhegy	536653	165830	–

7 faj:

Fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2], bodorka (*Rutilus rutilus*) [2], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2].

Cserkúti-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Tagyon	545793	174031	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.
A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Csopaki-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Csopak	564567	181420	–

A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Eger-víz

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	71-es út	528753	163694	+
2	Nemesgulács	530343	166978	+
3	Gyulakeszi	529729	171115	+
4	Diszel	532055	172782	+
5	Hegyesd	533952	175581	+
6	Monostorapáti	536632	176983	+
7	Vigándpetend	541552	180743	–

27 faj:

Dévékeszeg (*Abramis brama*) [1,2,3,4,5], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2,4,5], fekete törpeharcsa

(*Ameiurus melas*) [1,3,4,5], barna törpeharcsa (*Ameiurus nebulosus*) [5], angolna (*Anguilla anguilla*) [2], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [2,3,4,6,7], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2,3,5], széles kárász (*Carassius carassius*) [2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2,3,4,5], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,3,4,5,6], ponty (*Cyprinus carpio*) [1,5], csuka (*Esox lucius*) [1,2,3,4,5,6], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2,3,4,5], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1,2,4,5,6], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2,3,4,5], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1,2,3,4,5,6], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2,3,4,5,6], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,5,6], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2,3,4,5], szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) [6], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2,3,4,5,6], sebes pisztráng (*Salmo trutta fario*) [6], süllő (*Sander lucioperca*) [1,2,3,4], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2,3,4,5,6], harcsa (*Silurus glanis*) [1,5], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,3], compó (*Tinca tinca*) [1,5].

Koloska-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Balatonfüred	563408	179883	–
2	Koloska-völgy	561884	182472	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.
A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Lesence-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	71-es út	524602	163452	+
2	Gubacsi malom	522824	168701	–

22 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], széles kárász (*Carassius carassius*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1,2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], harcsa (*Silurus glanis*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1], compó (*Tinca tinca*) [1], lápi póc (*Umbra krameri*) [1].

Lovasi-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Paloznak	566276	182241	–
2	Lovas (71-es út)	566984	183763	–

3 faj:

Ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [2], csuka (*Esox lucius*) [2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [2].

Örvényesi-séd (Pécsely-patak)

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Örvényes	556262	175428	–
2	Pécsely (Klárapuszta)	554659	178026	–
3	Pécsely (Klárapuszta)	554503	178415	–

A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Szólósi-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Szigliget (71-es út)	559634	177575	–
2	Szeméttelép	559063	179166	–
3	Malom-völgy	557983	179819	–
4	Balatonszőlős	557764	180653	–
5	Balatonszőlős	557084	180919	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Tapolca-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Szigliget (71-es út)	526516	163786	+
2	Raposka	525999	168587	+
3	Tapolca	527006	170124	+

25 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2,3], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], angolna (*Anguilla anguilla*) [1,2,3], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [3], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1,2], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2,3], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2,3], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1,2], szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) [3], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2,3], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [3], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2,3], süllő (*Sander lucioperca*) [1], kőszüllő (*Sander volgensis*) [1], vörösszárnú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2,3], compó (*Tinca tinca*) [1], lápi póc (*Umbra krameri*) [3].

Vázsonyi-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Pula	542587	184080	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

3 faj:

Kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1].

Világos-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Szigliget (71-es út)	524803	163494	–
2	Várad-tanya	524627	166771	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

15 faj:

Fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [2], angolna (*Anguilla anguilla*) [2], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [2], csuka (*Esox lucius*) [2], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [2], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [2], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], domolykó (*Squalius cephalus*) [2], compó (*Tinca tinca*) [2].

Viszlói-patak (Kétöles-patak)

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Szigliget (71-es út)	525420	163589	–
2	Raposka	525714	168860	–

14 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], széles kárász (*Carassius carassius*) [1], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], csuka (*Esox lucius*) [1,2], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [2], lápi póc (*Umbra krameri*) [1,2].

Az déli fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (10 db) halfaunája

Aranyos-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Libickozma	532925	130894	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

1 faj:

Kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1].

Boronkai-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Marcali-Boronka	527210	139132	–
2	Mesztegyő	527282	130377	–

14 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [2].

Büdös-gáti-víz

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Balatonszárszó (7-es út)	555400	164953	+
2	Szólád	556711	161620	–
3	Kötcsé	558417	156872	+

21 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [2,3], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], széles kárász (*Carassius carassius*) [2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2,3], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,3], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1,2], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [3], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2].

Halsok-árok

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Kisberény	542237	145354	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

5 faj:

Kövecskék (*Barbatula barbatula*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1].

Jamai-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Balatonboglár	542708	159506	–
2	Gyugy	545346	149884	–
3	Hács	545663	146168	–

17 faj:

Küsz (*Alburnus alburnus*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], széles kárász (*Carassius carassius*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2,3], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], lápi póc (*Umbra krameri*) [1].

Koroknai-vízfolyás

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Nikla	531240	137549	+
2	Libickozma	533796	131678	+

25 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], balin (*Aspius aspius*) [1], kövecskék (*Barbatula barbatula*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], ponty (*Cyprinus carpio*) [1,2], csuka (*Esox lucius*) [1,2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [1], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], tarka géb (*Proterorhinus semiluaris*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], süllő (*Sander lucioperca*) [1,2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2], harcsa (*Silurus glanis*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2], compó (*Tinca tinca*) [1].

Kőröshegyi-séd

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Kőröshegy	562071	165916	–
2	Kereki	563214	161004	–

3 faj:

Ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1].

Pogány-völgyi-víz

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Lengyeltóti	539850	146737	+
2	Pamuk	541744	135768	–

27 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], angolna (*Anguilla anguilla*) [1], balin (*Aspius aspius*) [1], laposkeszeg (*Ballerus ballerus*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1,2], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix*) [1], pettyes busa (*Hypophthalmichthys nobilis*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [1], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2], harcsa (*Silurus glanis*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1], compó (*Tinca tinca*) [1].

Sári-csatorna

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Marcali-Boronka	527027	139162	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

1 faj:

Kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1].

Tetves-patak

22 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1], balin (*Aspius aspius*) [1], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [2,3,4], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [2], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], jász (*Leuciscus idus*) [1], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2,3,4], szivárványos

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Balatonlelle (7-es út)	550613	162774	+
2	Visz	552850	154367	+
3	Somogybabod	553217	147806	-
4	Somogybabod	552902	149290	-
5	Vadása-puszta	554673	140546	-

ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

A zalai fő részvízgyűjtő vízfolyásainak (18 db) halfaunája

Denke-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Pankasz	455592	169092	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

6 faj:

Kövecsík (*Barbatula barbatula*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

Csörgető-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalavég	496479	186686	-

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Felső-Válicka

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalaegerszeg	483922	168891	+
2	Bak	482220	156350	+
3	Sőjtör	481182	149936	+

20 faj:

Dévékeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], kövecsík (*Barbatula barbatula*) [1,2,3], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2,3], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1,2,3], nap-hal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [2,3], réticsík (*Misgurnus fossilis*)

[1,2], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [2,3], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], halványfoltú küllő (*Romanogobio vladykovi*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2,3], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2,3], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2].

Foglár-csatorna

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Gyűrűs	492628	173230	+
2	Bezeréd	492817	171025	-

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

12 faj:

Kövecsik (*Barbatula barbatula*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], csuka (*Esox lucius*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], kurta baing (*Leucaspius delineatus*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [2], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2].

Kiskomáromi-csatorna

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalacomár	505968	132633	+

8 faj:

Kövecsik (*Barbatula barbatula*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], halványfoltú küllő (*Romanogobio vladykovi*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

Magyarórsdi-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Hegyhátszentjakab	459741	172820	-

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Marót-völgyi-csatorna

25 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [2], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [4], kövecsik (*Barbatula barbatula*) [3,4,5], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [2,4], széles kárász (*Carassius carassius*) [2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2,3,4], vágócsík (*Cobitis elongatoides*)

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Főnyed	513379	144849	–
2	Sávoly	514636	139830	–
3	Csákány	515343	135169	–
4	Kisvid	515219	131019	+
5	Tapsony	516238	126634	–

[1,2,3,4,5], ponty (*Cyprinus carpio*) [1,2,4,5], csuka (*Esox lucius*) [1,2,3,4,5], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [3,4,5], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2,3,4,5], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [1,2,3,5], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1,2,3,4], sügér (*Perca fluviatilis*) [2,3,4], amurgéb (*Perccottus gelnii*) [1,2,4], tarka géb (*Proterorhinus semiluaris*) [2,3], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2,3,4,5], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [2,3,4,5], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2,3,4,5], süllő (*Sander lucioperca*) [3,4], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2,4,5], domolykó (*Squalius cephalus*) [2,3,4], compó (*Tinca tinca*) [2,3,5], lápi póc (*Umbra krameri*) [1,2,3].

Nádas-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalaszentgrót	500338	179088	–
2	Türje	501556	182421	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

1 faj:

Vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1].

Páhoki-övcatorna

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Alsópáhok (75-ös út)	509264	158937	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

11 faj:

Küsz (*Alburnus alburnus*) [1], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], ponty (*Cyprinus carpio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], szúnyogirtó fogasponty (*Gambusia holbrooki*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], compó (*Tinca tinca*) [1].

Sárvíz

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalaszentlőrinc	484538	176651	+

9 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

Szentjakabi-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Felsőjánosfa	459666	170048	+
2	Szaknyér	457411	171694	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

15 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1], küsz (*Alburnus alburnus*) [1], balin (*Aspius aspius*) [1], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1], csuka (*Esox lucius*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1,2], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkovi*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], süllő (*Sander lucioperca*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2].

Szentmihályfai-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Teskánd	475946	167619	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

7 faj:

Kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [1], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

Széplaki-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalavég	495461	186649	-
2	Mikosszéplak	492448	189573	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

4 faj:

Kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [2], fűrge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [2].

Szévíz

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Kisbucsa	488824	166926	+
2	Pölöske	488225	157393	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

17 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1,2], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2], széles kárász (*Carassius carassius*) [2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], csuka (*Esox lucius*) [1,2], vágódurbinca (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [2], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,2], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2], compó (*Tinca tinca*) [2].

Szócei-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalalövő	460727	169724	+

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.

10 faj:

Küsz (*Alburnus alburnus*) [1], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1], fenékjáró küllő (*Gobio obtusirostris*) [1], sügér (*Perca fluviatilis*) [1], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1], süllő (*Sander lucioperca*) [1], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1].

Zala

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Szentgyörgyvár	502951	158472	–
2	Zalabér	496364	183566	+
3	Kehidakustány	502173	167415	–
4	Alibánfa	487983	172815	–
5	Zalaszentiván	486388	173484	–
6	Zalalövő-Budafa	465443	170198	+
7	Óriszentpéter	449776	169540	+

27 faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2,3], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2,3,4,5,6,7], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1,5,7], balin (*Aspius aspius*) [1,2,3,6], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [2,4,5,6,7], márna (*Barbus barbus*) [2,4], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2,4,5], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2,3,6], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [2,4], csuka (*Esox lucius*) [1,2,3,4], fenékjáró küllő

(*Gobio obtusirostris*) [2,4,5,6,7], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [2,3,4,5,6], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [2], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1,3], szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) [6], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2,3,4,5,6], fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*) [6,7], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2,4,6,7], halványfoltú küllő (*Romanogobio vladkovi*) [1,2,4,5], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2,3,4,5,6,7], sebes pisztráng (*Salmo trutta fario*) [4,6], süllő (*Sander lucioperca*) [1,3], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1,3,4,5], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2,3,4,5,6,7], compó (*Tinca tinca*) [1,2].

Zalapatakai-patak

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	Zalalövő	463511	169958	–

A vízfolyást 2006. év előtt halfaunisztikailag még nem vizsgálták.
A vízfolyásból halak nem kerültek elő.

Zala-Somogy-határárok

Sorszám	Település	EOV Y (m)	EOV X (m)	Monitorozott
1	7-es út	509981	133854	+
2	Ormándpuszta	508821	129490	+

25faj:

Dévérkeszeg (*Abramis brama*) [1,2], küsz (*Alburnus alburnus*) [1,2], fekete törpeharcsa (*Ameiurus melas*) [1,2], kövicsík (*Barbatula barbatula*) [1,2], karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*) [1,2], ezüstkárász (*Carassius gibelio*) [1,2], vágócsík (*Cobitis elongatoides*) [1,2], amur (*Ctenopharyngodon idella*) [1,2], ponty (*Cyprinus carpio*) [1,2], csuka (*Esox lucius*) [1,2], vágódurbincs (*Gymnocephalus cernua*) [1,2], fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix*) [1], naphal (*Lepomis gibbosus*) [1,2], kurta baing (*Leucaspis delineatus*) [1,2], réticsík (*Misgurnus fossilis*) [1,2], folyami géb (*Neogobius fluviatilis*) [1,2], sügér (*Perca fluviatilis*) [1,2], kínai razbóra (*Pseudorasbora parva*) [1,2], szivárványos ökle (*Rhodeus sericeus*) [1,2], bodorka (*Rutilus rutilus*) [1,2], süllő (*Sander lucioperca*) [1,2], vörösszárnyú keszeg (*Scardinius erythrophthalmus*) [1], domolykó (*Squalius cephalus*) [1,2], compó (*Tinca tinca*) [1], lápi póc (*Umbra krameri*) [1].

M4. A hároméves adatsor környezeti változói

A lokális, a tájléptékű és a térbeli tényezők relatív jelentőségének vizsgálatához és a jövevény hal-fajok elterjedésének leíró modellezéséhez használt hároméves adatsor környezeti változói. A transzformáció oszlopban a környezeti tényezők relatív fontosságának variancia-particionálással végzett vizsgálatához alkalmazott transzformációk találhatók. Min: minimum. Max: maximum. \bar{x} : átlag. SD: szórás. Kollineáris: a lokális, a tájléptékű és a térbeli tényezők relatív jelentőségének vizsgálatában az adott változó kollinearitás miatt ki volt zárva (+), illetve nem volt kizárva (–) az elemzésből.

	Transzformáció	Min	Max	\bar{x}	SD	Kollineáris
<i>Tájléptékű változók</i>						
t.sz.m. (m)	$x' = \ln(x + 1)$	107	221	142,2	33,67	–
forrástól való távolság (km)	$x' = \ln(x + 1)$	1,26	64,52	14,5	12,04	+
torkolattól való távolság (km)	$x' = \ln(x + 1)$	0,05	93,82	12,69	19,62	–
vízgyűjtő terület (km ²)	$x' = \ln(x + 1)$	6,86	1165,37	149,23	196,05	–
tavak területe (km ²)	$x' = \ln(x + 1)$	0,00	3,06	0,65	0,86	–
<i>^aTájborítási változók (CORINE 2000)</i>						
lakott terület (%) (111, 112)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	12,79	1,96	2,77	–
mesterséges felszín (%) (121, 122, 124, 131, 132, 133, 141, 142)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	15,84	4,02	5,37	+
mezőgazdasági terület (%) (211, 212, 221, 222, 231, 241, 242, 243)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	22,48	92,08	53,14	20,05	+
erdő (%) (311, 312, 313)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	2,26	58,79	24,69	15,35	–
természetközeli nem erdős vegetáció (%) (321, 324, 333)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	42,22	13,35	12,46	–
vizes terület (wetland) (%) (411, 412)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	7,49	2,26	2,13	–
<i>Lokális léptékű változók</i>						
átlagos víztükörszélesség (CV%)	$x' = \ln(x + 1)$	7,90	47,65	20,11	10,45	–
átlagos vízmélység (CV%)	$x' = \ln(x + 1)$	6,48	68,44	30,13	13,63	–
átlagos vízáramlási sebesség (CV%)	$x' = \ln(x + 1)$	24,39	130,23	64,28	25,82	+
átlagos víztükörszélesség (m)	$x' = \ln(x + 1)$	1,20	7,83	3,51	1,46	–
átlagos vízmélység (cm)	$x' = \ln(x + 1)$	15,46	77,77	46,01	15,22	+
átlagos vízáramlási sebesség (cm s ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	3,98	38,55	16,64	8,61	–
iszap (%) (0–0,02 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	71,21	10,86	17,40	–
homokos iszap (%) (0,02–0,2 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,83	96,95	42,53	22,19	+
homok (%) (0,2–2 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	52,92	13,96	15,56	+
kavics (%) (2–60 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	64,94	15,53	19,78	–
kő (%) (60–300 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	21,97	6,51	6,11	–
szikla (%) (> 300 mm)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	47,88	6,71	9,61	–
beton (%)	$x' = \arcsin(x^{0,5})$	0,00	59,51	3,62	12,48	–
pH	$x' = \exp(x)/100$	7,43	8,29	7,92	0,23	–
vezetőképesség (μS cm ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	170,6	1141,8	757,3	243,95	–
O ₂ tartalom (mg l ⁻¹)	$x' = \exp(x)^{0,5}$	2,69	8,92	7,20	1,15	–
NO ₂ ⁻ (mg l ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	0,026	0,230	0,082	0,047	–
NO ₃ ⁻ (mg l ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	1,611	7,444	4,856	3,213	–
NH ₄ ⁺ (mg l ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	0,078	0,500	0,166	0,102	–
PO ₄ ³⁻ (mg l ⁻¹)	$x' = \ln(x + 1)$	0,239	1,700	0,594	0,293	–

^a A tájborítási változók alatt zárójelben levő számok a CORINE 2000 adatbázis azon tájhasználati foltjainak háromjegyű azonosítószámait jelölik, melyek összevonásából az adott tájborítási változót képeztük.

M5. A hároméves adatsorban szereplő halfajok előfordulási gyakoriságai és relatív tömegessége

40 mintavételi hely 2008–2010 közötti évszakos monitorozásával (kilenc felmérés) összeállított hároméves adatsorban előfordult halfajok magyar és tudományos neve, a név rövidített jelölése, biogeográfiai státusza (jövevény: + igen, – nem), időbeli előfordulási gyakorisága, térbeli előfordulási gyakorisága és relatív tömegessége. Időbeli előfordulási gyakoriság (f_t): a faj a kilenc felmérés közül hány felmérés során került elő. Térbeli előfordulási gyakoriság (f_s): a faj a 40 mintavételi hely közül hány helyen volt legalább egy felméréskor jelen. Relatív tömegesség: adott faj relatív egyedszáma (%) a hároméves adatsor össz-egyedszámához (71 291) viszonyítva. Azokat a fajokat (15 db), melyeknek a relatív tömegessége nem érte el a 0,1%-t, a zoocönológiai és közösségökológiai vizsgálatunkban extrém ritka fajoknak tekintettük.

Magyar név	tudományos név	rövidítés	jövevény	f_t	f_s	relatív tömegesség (%)
dévérkeszeg	<i>Abramis brama</i>	abrbra	–	9	21	1,181
küsz	<i>Alburnus alburnus</i>	albalb	–	9	23	5,977
fekete törpeharcsa	<i>Ameiurus melas</i>	amemel	+	9	18	0,599
angolna	<i>Anguilla anguilla</i>	angang	+	8	8	0,043
balin	<i>Aspius aspius</i>	aspasp	–	4	5	0,013
kövicsík	<i>Barbatula barbatula</i>	ortbar	–	9	24	3,155
márna	<i>Barbus barbus</i>	barbar	–	8	1	0,066
karikakeszeg	<i>Blicca bjoerkna</i>	blibjo	–	8	21	0,541
széles kárász	<i>Carassius carassius</i>	carcar	–	4	2	0,045
ezüstkárász	<i>Carassius gibelio</i>	cargib	+	9	23	8,408
vágócsík	<i>Cobitis elongatoides</i>	cobelo	–	9	26	0,930
amur	<i>Ctenopharyngodon idella</i>	cteide	+	4	3	0,031
ponty	<i>Cyprinus carpio</i>	cypcar	–	8	13	0,164
csuka	<i>Esox lucius</i>	esoluc	–	9	27	0,463
fenékjáró küllő	<i>Gobio obtusirostris</i>	gobobt	–	9	23	7,082
vágódúrbinca	<i>Gymnocephalus cernua</i>	gymcer	–	9	12	0,547
fehér busa	<i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	hymmol	+	4	2	0,008
naphal	<i>Lepomis gibbosus</i>	lepgib	+	9	26	1,744
kurta baing	<i>Leucaspis delineatus</i>	leudel	–	9	7	0,271
jász	<i>Leuciscus idus</i>	leuidu	–	1	1	0,001
réticsík	<i>Misgurnus fossilis</i>	misfos	–	9	18	0,167
folyami géb	<i>Neogobius fluviatilis</i>	neoflu	+	9	8	0,341
szivárványos pisztráng	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	oncmyk	+	6	3	0,018
sügér	<i>Perca fluviatilis</i>	perflu	–	9	29	4,093
amurgéb	<i>Percottus gelnii</i>	pergle	+	1	1	0,001
fürge cselle	<i>Phoxinus phoxinus</i>	phopho	–	9	10	8,039
tarka géb	<i>Proterorhinus semiluaris</i>	prosem	+	5	1	0,056
kínai razbóra	<i>Pseudorasbora parva</i>	psepar	+	9	19	8,916
szivárványos ökle	<i>Rhodeus sericeus</i>	rhoser	–	9	26	12,616
halványfoltú küllő	<i>Romanogobio vladykovi</i>	romvla	–	9	3	0,112
bodorka	<i>Rutilus rutilus</i>	rutrut	–	9	34	27,034
sebes pisztráng	<i>Salmo trutta fario</i>	saltru	+	1	1	0,001
süllő	<i>Sander lucioperca</i>	sanluc	–	8	16	0,080
kősüllő	<i>Sander volgensis</i>	sanvol	–	2	2	0,004
vörösszárnyú keszeg	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	scaery	–	9	24	1,643
harcsa	<i>Silurus glanis</i>	silgla	–	4	5	0,014
domolykó	<i>Squalius cephalus</i>	squcep	–	9	27	5,414
compó	<i>Tinca tinca</i>	tintin	–	9	10	0,053
lápi póc	<i>Umbra krameri</i>	umbkra	–	9	3	0,128

M6. A variancia-partícionálás pRDA modelljeiben szereplő változók

A kilenc felmérés és az átlagolt hároméves tábla halegyüttes-szerkezetét leíró térbeli, táji és lokális változók a variancia-partícionálás parciális Redundancia Analízis modelljeiben. A rövidített neví változók: átl.szél.(CV%): átlagos víztükörszélesség (CV%), átl.szél.: átlagos víztükörszélesség, átl.vízm.(CV%): átlagos vízmélység (CV%), átl.vízseb.: átlagos vízáramlási sebesség, lak.ter.: lakott terület, O₂: O₂ tartalom, t.sz.m.: tengerszint feletti magasság, tavak ter.: tavak területe, termköz.nem erdős veg.: természetközeli nem erdős vegetáció (%), vezkép.: vezetőképesség, vízgy.ter.: vízgyűjtő terület.

Felmérés	Térbeli		Táji		Lokális	
	teljes halegyüttes	natív halegyüttes	teljes halegyüttes	natív halegyüttes	teljes halegyüttes	natív halegyüttes
2008T	MEM1, MEM5, MEM7	MEM5, MEM7	t.sz.m., tavak ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél.(CV%), átl.szél., iszap, kavics, vezkép.	átl.szél., kavics, NO ²⁻ , vezkép.
2008Ny	MEM1, MEM5, MEM7, MEM11	MEM1, MEM7, MEM11	t.sz.m., tavak ter., vízgy.ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél.(CV%), átl.szél., iszap, vezkép.	átl.szél.(CV%), átl.szél., iszap, vezkép.
2008Ő	MEM5, MEM7, MEM8, MEM11	MEM7, MEM8, MEM9, MEM11	lak.ter., t.sz.m, tavak ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél., átl.vízseb., iszap, NO ²⁻	átl.szél., átl.vízseb., iszap, kő, NO ²⁻
2009T	MEM1, MEM7, MEM5, MEM12	MEM1, MEM5, MEM7, MEM12	t.sz.m., tavak ter., vízgy.ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél.(CV%), pH, átl.szél., iszap, vezkép.	átl.szél.(CV%), iszap, NO ²⁻ , O ² , vezkép.
2009Ny	MEM1, MEM7, MEM9	MEM1, MEM7, MEM9	t.sz.m., tavak ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél.(CV%), átl.szél., átl.vízseb., iszap	átl.szél., iszap, átl.szél.(CV%), átl.vízseb., vezkép.
2009Ő	MEM3, MEM5, MEM7, MEM11	MEM3, MEM5, MEM7	t.sz.m.	t.sz.m.	átl.szél.(CV%), átl.szél., átl.vízseb., iszap, NH ₄ ⁺ , O ²	átl.szél., átl.vízm.(CV%), kavics, NO ²⁻ , O ²
2010T	MEM1, MEM5, MEM7, MEM11	MEM1, MEM5, MEM7, MEM9	t.sz.m., tavak ter., termköz.nem erdős veg., vízgy.ter.	erdő, lak.ter., t.sz.m., tavak ter., vízgy.ter.	átl.szél.(CV%), átl.szél., átl.vízseb., iszap, kavics, vezkép.	átl.szél.(CV%), átl.szél., átl.vízseb., iszap, kavics, vezkép.
2010Ny	MEM1, MEM5, MEM7, MEM9	MEM1, MEM7, MEM9	t.sz.m., tavak ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél., átl.vízseb., iszap, O ²	átl.szél.(CV%), átl.vízseb., beton, iszap, NO ²⁻ , O ² , pH
2010Ő	MEM1, MEM4, MEM5, MEM6, MEM7	MEM1, MEM4, MEM5, MEM6, MEM7	t.sz.m., vízgy.ter.	t.sz.m., vízgy.ter.	átl.szél.(CV%), átl.vízseb., iszap, szikla, vezkép.	átl.szél.(CV%), átl.vízseb., beton, iszap, szikla, vezkép
átlagolt	MEM1, MEM5, MEM7, MEM11	MEM7	t.sz.m., tavak ter.	t.sz.m., tavak ter.	átl.szél.(CV%), átl.vízseb., iszap, NO ²⁻ , O ² , vezkép.	átl.szél.(CV%), átl.szél., átl.vízseb., iszap, NO ²⁻ , O ² , pH

M7. A kollineáris környezeti változók korrelációi az átlagolt hároméves táblához szelektált változókkal

A lokális, a tájleptéki és a térbeli tényezők relatív jelentőségének vizsgálatában a kollinearitás miatt kizárt környezeti változók (oszlopokban) Pearson korrelációs együtthatói, az átlagolt hároméves táblához kiszlektált térbeli és környezeti változókkal (sorokban). A korrelációs együtthatók után zárójelben a p értékek olvashatók. Félkövérrrel az $\alpha = 0,05$ szinten szignifikáns korrelációs együtthatók és p értékek vannak kiemelve. A rövidített nevű változók: átl.vízáram.seb. (CV%): átlagos vízáramlási sebesség (CV%), átl.vízáram.seb.: átlagos vízáramlási sebesség, átl.vízmélység: átlagos vízmélység, átl.víztükör szél.(CV%): átlagos víztükörszélesség (CV%), átl.víztükör szél.: átlagos víztükörszélesség, forrástól való táv.: forrástól való távolság, mg.-i terület (%): mezőgazdasági terület (%), t.sz.m.: tengerszint feletti magasság.

	forrástól való táv.	mesterséges felszín (%)	mg.-i terület (%)	átl. vízáram. seb. (CV%)	átl.víz- mélység	homokos iszap (%)	homok (%)
MEM1	-0,35 (0,029)	-0,56 (< 0,001)	0,47 (0,003)	-0,02 (0,903)	-0,06 (0,701)	-0,11 (0,505)	-0,09 (0,582)
MEM5	-0,17 (0,290)	-0,14 (0,384)	0,16 (0,341)	0,33 (0,040)	-0,02 (0,927)	0,33 (0,042)	-0,16 (0,338)
MEM7	-0,27 (0,096)	0,01 (0,956)	-0,18 (0,287)	-0,16 (0,336)	-0,23 (0,158)	-0,25 (0,132)	-0,25 (0,130)
MEM11	0,02 (0,900)	0,34 (0,037)	0,00 (0,996)	-0,14 (0,414)	0,27 (0,094)	-0,09 (0,584)	0,01 (0,938)
t.sz.m.	-0,19 (0,252)	-0,16 (0,339)	-0,25 (0,122)	-0,09 (0,574)	-0,61 (< 0,001)	0,06 (0,739)	-0,02 (0,913)
tavak területe	0,46 (0,003)	0,17 (0,305)	0,04 (0,822)	0,23 (0,165)	0,43 (0,007)	-0,07 (0,695)	-0,07 (0,685)
átl.víztükör szél,(CV%)	0,23 (0,158)	0,14 (0,403)	-0,10 (0,537)	0,28 (0,081)	0,11 (0,509)	0,24 (0,143)	-0,14 (0,400)
átl.víztükör szél,	0,24 (0,145)	0,29 (0,076)	0,05 (0,757)	-0,16 (0,335)	0,81 (< 0,001)	-0,42 (0,007)	-0,03 (0,846)
átl.vízáram,seb,	0,13 (0,450)	0,47 (0,003)	-0,24 (0,134)	-0,75 (< 0,001)	0,00 (0,985)	-0,28 (0,088)	0,70 (< 0,001)
iszap (%)	0,01 (0,930)	-0,10 (0,53)	0,19 (0,253)	0,50 (0,001)	0,37 (0,022)	0,04 (0,812)	-0,52 (0,001)
pH	0,31 (0,052)	0,18 (0,283)	-0,15 (0,379)	0,08 (0,630)	0,09 (0,602)	0,46 (0,003)	0,08 (0,616)
vezetőképesség	0,07 (0,684)	0,20 (0,226)	0,07 (0,654)	0,06 (0,724)	0,32 (0,047)	0,26 (0,107)	-0,03 (0,867)
O ₂ tartalom	-0,02 (0,909)	0,04 (0,813)	-0,21 (0,192)	-0,40 (0,012)	-0,50 (0,001)	0,11 (0,497)	0,44 (0,005)
NO ²⁻	0,01 (0,958)	0,22 (0,171)	-0,11 (0,526)	-0,20 (0,214)	0,32 (0,048)	-0,44 (0,005)	0,27 (0,102)

M8. Az értekezés témakörében megjelent publikációk jegyzéke a Környezettudományi Doktori Iskola Minősegbiztosítási Szabályzatának 2. sz. melléklete szerinti besorolásban

A publikáció típusokon belül a publikációs tételek évek szerint csökkenő rendben, éven belül növekvő betűrendben vannak felsorolva.

Folyóiratcikkek

IF-es folyóiratcikk

- Erős, T., Sály, P., Takács, P., Specziár, A., Bíró, P. (2012): Temporal variability in the spatial and environmental determinants of functional metacommunity organization – stream fish in a human-modified landscape. *Freshwater Biology* 57(9):1914–1928. **IF: 3.290**
- Takács, P., Sály, P., Specziár, A., Bíró, P., Erős, T. (2012): Within year representativity of fish assemblage surveys in two small lowland streams. *Folia Zoologica* 61(2):97–105. **IF: 0.554**
- Sály, P., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P., Erős, T. (2011): The relative influence of spatial context and catchment- and site-scale environmental factors on stream fish assemblages in a human-modified landscape. *Ecology of Freshwater Fish* 20(2):251–262. **IF: 1.573**
- Sály, P., Erős, T., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P. (2009): Assemblage level monitoring of stream fishes: The relative efficiency of single-pass vs. double-pass electrofishing. *Fisheries Research* 99(3):226–233. **IF: 1.531**

Nem IF-es (lektorált) folyóiratcikk, magyar nyelvű

- Sály P., Takács P., Kiss I., Bíró P., Erős T. (2012): Lokális és tájleptékű tényezők hatása a jövevény halfajok elterjedésére a Balaton vízgyűjtőjének kisvízfolyásaiban. *Állattani Közlemények* 97(2):181–199.
- Sály P., Hódi B.K. (2011): A Tarna felső és középső vízgyűjtőjének pataki halegyüttese. *Pisces Hungarici* 5:83–94.
- Takács P., Sály P., Erős T., Specziár A., Bíró P. (2011): Mennyit „ér” egy mintavétel? – Halfaunisztikai felmérések hatékonysága és reprezentativitása síkvidéki kisvízfolyásokon. *Hidrológiai Közöny* 91(6):92–95.
- Takács P., Specziár A., Erős T., Sály P., Bíró P. (2011): A balatoni vízgyűjtő halállományainak összetétele. *A Balaton ökológiája* 1(1):1–21.
- Dombai B., Sály P., Kiss I., Tóth B. (2010): Gébfajok (*Neogobius* spp.) aljzatfüggő éjszakai eloszlásmintázata a Duna gödi és szentendrei szakaszán. *Pisces Hungarici* 4:17–25.

- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2010): Tájléptékű, lokális és térbeli tényezők relatív jelentősége kisvízfolyások halegyütteseinek szerveződésében a Balaton vízgyűjtőjén. *Hidrológiai Közlöny* 90(6):123–124.
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2009): Kisvízfolyások halegyüttestípusai és karakterfajai a Balaton vízgyűjtőjén: élőhelytípus-indikátorok és fajegyüttes-indikátorok. *Pisces Hungarici* 3:133–146.
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Specziár A., Bíró P. (2009): A mintavételi ráfordítás hatása közösség-szerkezeti mutatók becslésére - esettanulmány síkvidéki halegyüttesekkel. *Hidrológiai Közlöny* 89(6):53–56.
- Sály P.**, Takács P., Erős T. (2009): Halfaunisztikai vizsgálatok Borsod-Abaúj-Zemplén megye északi térségében. *Állattani Közlemények* 94(1):73–91.
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Bereczki Cs., Bíró P. (2008): Biológiai homogenizáció vagy differenciáció? Halegyüttesek sokféleségének változása a Balaton három kisvízfolyásában. *Hidrológiai Közlöny* 88(6):162–164.
- Takács P., Erős T., **Sály P.**, Berecki Cs., Bíró P. (2008): A Zala vízrendszerének halfaunisztikai vizsgálata. *Hidrológiai Közlöny* 88(6):199–201.
- Weiperth A., Keresztessy K., **Sály P.** (2008): A Tapolcai-medence patakjainak halfaunisztikai vizsgálata. *Állattani Közlemények* 93(2):59–70.
- Sály P.** (2007): A faunakomponens-fogalomrendszer és alkalmazása a halfajegyüttesek természetességének minősítésére. *Agrártudományi Közlemények* 25. *Pisces Hungarici* 1: 93–101.
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Bereczki Cs., Bíró P. (2007): Halegyüttesek szerkezetének változásai a Balaton három északi oldali befolyóvizében. *Pisces Hungarici* 2:101–116.
- Takács P., Bereczki Cs., **Sály P.**, Móra A., Bíró P. (2007): A Balatonba torkolló kisvízfolyások halfaunisztikai vizsgálata. *Hidrológiai Közlöny* 87(6):175–177.
- Sály P.** (2005) A faunakomponens fogalomrendszer. *Hidrológiai Közlöny* 85(6):116–118.

Egyéb szakmai (nem lektorált) folyóiratcikk

- Erős T., Takács P., **Sály P.**, Specziár A., György Á.I., Bíró P. (2008): Az amurgéb (*Perccottus glenii* Dybowski, 1877) megjelenése a Balaton vízgyűjtőjén. *Halászat* 101(2):75–77.

Konferencia kiadványok

Magyar nyelvű (absztrakt)

- Sály P.**, Takács P., Kiss I., Bíró P., Erős T. (2012): Jövevény halfajok rövidtávú dinamikája két kisvízfolyásban. 9. Magyar Ökológus Kongresszus, Keszthely, 2012. szeptember 5–7. (Programfüzet – Előadások és poszterek összefoglalói 91 p.)
- Takács P., Erős T., **Sály P.**, Specziár A., Bíró P. (2012): A balatoni befolyókon tapasztalt hidrobiológiai problémák bemutatása. LIV. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2012. október 3–5. (Program és absztrakt füzet 25 p.)

- Takács P., Erős T., **Sály P.**, Specziár A., Bíró P. (2012): A balatoni vízgyűjtő halfaunájának értékelése és a befolyókon tapasztalt hidrobiológiai problémák bemutatása. *XXXVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas, 2012. május 23–24.* (Elektronikus programfüzet 15 p., ISSN 0230-8312)
- Sály P.**, Takács P., Kiss I., Bíró P., Erős T. (2011): Lokális és tájleptékű tényezők hatása a jövevény halfajok elterjedésére a Balaton vízgyűjtőjének kisvízfolyásaiban. *LIII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2011. október 5–7.* (Program és absztrakt füzet 18 p.)
- Takács P., **Sály P.**, Erős T., Specziár A., Bíró P. (2011): Halfaunisztikai felmérések hatékonyságának tesztelése a balatoni vízgyűjtő kisvízfolyásain. *12. Kolozsvári Biológus Napok, Kolozsvár, 2011. április 8–10.* (Kivonatfüzet 42 p.)
- Takács P., **Sály P.**, Erős T., Specziár A., Bíró P. (2010): Mennyit ér egy mintavétel? Halfaunisztikai felmérések hatékonysága és reprezentativitása síkvidéki kisvízfolyásokon. *LII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2010. október 6–8.* (Program és absztrakt füzet 21 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2009): Kisvízfolyások halegyütestípusai és karakterfajai a Balaton vízgyűjtőjén: élőhelytípus-indikátorok és fajegyüttes-indikátorok. *III. Magyar Haltani Konferencia, Debrecen, 2009. szeptember 11–12.* (Program és előadás-kivonatok 21 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2009): Tájleptékű, lokális és térbeli tényezők relatív jelentősége kisvízfolyások halegyütteseinek szerveződésében a Balaton vízgyűjtőjén. *LI. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2009. szeptember 30.–október 2.* (Program és absztrakt füzet 18 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2009): Tájleptékű, lokális és térbeli tényezők relatív jelentősége kisvízfolyások halegyütteseinek szerveződésében a Balaton vízgyűjtőjén. *8. Magyar Ökológus Kongresszus, Szeged, 2009. augusztus 26–28.* (Előadások és poszterek összefoglalói (elektronikus) 192 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Specziár A., Bíró P. (2008): A mintavételi ráfordítás hatása közösségszerkezeti mutatók becslésére – esettanulmány síkvidéki halegyüttesekkel. *L. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2008. október 1–3.* (Program és absztrakt füzet 37 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Bereczki Cs., Bíró P. (2007): Biológiai homogenizáció vagy differenciáció? Halegyüttesek sokféleségének változása a Balaton kisvízfolyásaiban. *XIX. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2007. október 3–5.* (Program és absztrakt füzet 39 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Bereczki Cs., Bíró P. (2007): Halegyüttesek szerkezetének változásai a Balaton három északi oldali befolyóvizében. *II. Magyar Haltani Konferencia, Debrecen, 2007. szeptember 14–15.* (Program és összefoglaló kötet 18 p.)
- Sály P.** (2005): A faunakomponens-fogalomrendszer és alkalmazása a halfajegyüttesek természetességének minősítésére. *I. Magyar Haltani Konferencia, Debrecen, 2005. szeptember 14–15.* (Program és összefoglaló kötet 24 p.)

Idegen nyelvű (absztrakt)

- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2011): Assemblage level monitoring of stream fishes: the relative efficiency of single-pass vs. double-pass electrofishing. *First International Conference on Fish Diversity of Carpathians, Stará Lesná, Slovakia, 22–23 September 2011.* (Book of abstracts 38–39 p.)
- Sály P.**, Erős T., Takács P., Kiss I., Bíró P. (2009): Assemblage level monitoring of stream fishes: the relative efficiency of single-pass vs. double-pass electrofishing. *Improving the ecological status of fish communities in inland waters. International Symposium and EFI+ workshop, Hull, United Kingdom, 31 March – 2 April 2009* (Delegate handbook 25 p.)

Sály, P., Erős, T., Takács, P., Kiss, I., Bíró, P. (2009): Responses of stream fish assemblages to spatial, landscape level and instream factors in a human modified landscape. *The 6th Symposium for European Freshwater Sciences, Sinaia, Romania, 17–21 August 2009* (Scientific Program and Abstracts 112 p.)

Könyv, könyvrészlet

Magyar nyelvű könyv, jegyzet, könyvrészlet

Specziár A., Erős T., Takács P., **Sály P.**, Bíró P. (2009): A Balaton és vízgyűjtőjének természetes halfaunája. 113–128 p. In: Bíró P., Banczerowski J. (szerk.): *A Balaton-kutatás fontosabb eredményei 1999–2009*. Budapest: Magyar Tudományos Akadémia. 194 p.

Specziár A., Takács P., **Sály P.**, György Á.I., Erős T. (2009): A Balaton és befolyói halállományának monitorozása az EU VKI irányelveinek figyelembe vételével. 73–83 p. In: Bíró P., Banczerowski J. (szerk.): *A Balaton kutatásának 2008. évi eredményei*. Budapest: Magyar Tudományos Akadémia. 100 p.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Szeretnék köszönetet mondani Dr. Keresztessy Katalinnak és Dr. Harka Ákosnak, akik szakdolgozóként elindítottak és bevezettek a halbiológia szakterületére. A doktori program az MTA Ökológiai Kutatóközpont Balatoni Limnológiai Intézetében folytatott kutatáshoz kapcsolódott, melyet Dr. Bíró Péter akadémikus úr témavezetésével az OTKA K69033 számú pályázata támogatott. Köszönöm az intézet munkatársainak a munkámhoz nyújtott támogatást, a terepi munkában való segítséget Dr. Specziár Andrásnak, és különösen Dr. Takács Péternek, akivel sok hideg őszi, és kánikulai nyári napot autóztunk végig a Balaton vízgyűjtőn. Dr. Harnos Andreának a GLMM modellezésben nyújtott segítségével, tanácsaiért mondok köszönetet. Köszönöm az Állattani és Állatökológiai Tanszék munkatársainak, hogy mindvégig segítettek, hogy az olykor bokros oktatási feladatok ellenére is mindig lehetővé tették, hogy bármikor terepre vagy konferenciára mehessek. Különösképpen szeretném köszönetemet kifejezni Dr. Bakonyi Gábor professzor úrnak, aki az első perctől kezdve őszinte szakmai érdeklődéssel és egyben gondos „atyai” szigorral kísérte figyelemmel munkámat. Köszönöm Dr. Kiss István témavezetőmnek, hogy a doktori program lépéseinek precíz tervezésével, és részletekbe menő figyelmes ellenőrzésével gondoskodott arról, hogy a doktori munka gördülékenyen folyjon le. Köszönöm szépen Dr. Erős Tibor témavezetőmnek, hogy végül hosszas hezitálás után elvállalt mint első doktori hallgatót, hogy bizalommal és türelemmel irányította a doktori munkámat, hogy szakmai és szemléletet formáló beszélgetéseinkkel segített a patak-ökológiai ismerteimnek alapot építeni, a szakterület iránti elhivatottságomat megerősíteni. Hálás köszönettel tartozom a Hódi családnak, és páromnak, Beának, aki megértően fogadta a doktori munkámmal járó, sok esetben hétvégéket is felölelő időbeli megkötöttségeket, és töretlen lelki támogatást nyújtott a sikeres és viszontagságos időszakokban egyaránt. Köszönöm családomnak, hogy fenntartások nélkül mindvégig mellettem álltak, és elfogadták döntéseimet azon az úton, amely a doktori disszertáció elkészítéséhez vezetett. Végül köszönetet mondok minden barátomnak és ismerősömnek, akik biztatásaikkal kitartásomat erősítették.