



Középhegységi patakok halainak testhossz-függő mikroélőhely-használata

Size dependent microhabitat use of fishes in sub-mountain streams

Maroda Á.¹, Sály P.²

¹Pécsi Tudományegyetem, Természettudományi Kar, Hidrobiológiai Tanszék

²MTA Ökológiai Kutatóközpont Duna-kutató Intézet

Kulcsszavak: habitat heterogenitás, habitat szegregáció, kisvízfolyások természetvédelme, pont-abundancia mintavétel, testhossz-gyakorisági eloszlás

Keywords: habitat heterogeneity, habitat segregation, conservation of creeks, point-abundance sampling, length-frequency distribution

Abstract

Environmental factors driving spatial distribution of stream fishes operate at various spatial scales from catchment-level, through mesohabitat-level, to microhabitat-level. Because body length of an adult fish is generally many times greater than the body length of the fry at hatching, individual body length can affect lots of ecological phenomena. Consequently, habitat use of different sized fish can be different not only in case of different species but also for the same species. We investigated the microhabitat use of fishes in sub-mountain creeks in summer, in Hungary. Associations between environmental data and size-classified fish data from point-abundance field surveys were analyzed with ordination methods. Results showed that environmental heterogeneity at the approximately one square meter scale is organized along the water depth, substrate composition, and current velocity. Smallest fishes tended to use habitats that were different from the habitats used by the adult fishes, although this distinction was weak for the stone loach (*Barbatula barbatula*) and the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). We found gradual shifts in microhabitat preference with the increase of body length for many species; however, the extent of the shifts was species and size specific. To sum up, hydro-geomorphological heterogeneity of streams influences the spatial distribution of fish assemblages and their size composition too even at small spatial scales. As a consequence, both water management and nature conservation should focus on the hydro-geomorphological heterogeneity of sub-mountain creeks in order to successfully maintain fish stocks on the long term.

Kivonat

A halak térbeli eloszlását befolyásoló környezeti tényezők a vízfolyáshálózat több négyzetkilométeres léptékű vízgyűjtőjétől, a több négyzetméteres kiterjedésű hidromorfológiai mederegységeken át, a néhány négyzetdeciméteres mikroélőhelyfoltokig változó térskálák mentén befolyásolják a halegyüttesek szerveződését. Mivel a halak felnőttkori testhossza az ikrából való keléskori testhosszuk többszöröse, az egyedi testhossz számos ökológiai jelenség lefolyására lehet hatással. Következésképpen, a különböző testhosszú halak élőhelyhasználata nem csak a fajok között, hanem a fajon belül is különbözhet. Kutatásunkban középhegységi halaink mikrohely-használatát vizsgáltuk a nyári időszakban. A mikroélőhelyi változatosságot leíró környezetet változók, és a halak térbeli eloszlása közötti kapcsolatokat pont-abundancia mintavétellel végzett felmérések környezeti- és a testhosszgyakorisági-eloszlás alapján méretcsoportosított haladatok ordinációs elemzésével vizsgáltuk. Eredményeink szerint a közelítőleg egy négyzetméteres kiterjedésű élőhelyfoltokhoz köthető mikroélőhelyi változatosság a vízmélység, aljzatösszetétel, és vízsebesség gradiensek mentén szerveződik. A legkisebb méretű egyedek jellemzően más élőhelyeken fordultak elő, mint nagyméretű fajtársaik, de ezen elkülönülés mértéke a kövicsík (*Barbatula barbatula*) és a fűrges cselle (*Phoxinus phoxinus*) esetén nem volt jelentős. A testhossz növekedésével több halfajnál is fokozatos, de fajonként és méretcsoportonként eltérő mértékű eltolódást (habitat szegregációt) tapasztaltunk a mikroélőhely-preferenciában. Összességében eredményeink azt tükrözik, hogy a vízfolyások hidro-geomorfológiai változatossága kis térléptéken is jelentősen befolyásolja a halegyüttesek és méretstrukturáltságuk térbeli eloszlását. Így a középhegységi kisvízfolyások hidro-geomorfológiai heterogenitásának a vízügyi és a természetvédelmi gyakorlatban is kiemelt figyelmet kell kapnia a középhegységi halállományok hosszú távú megőrzése érdekében.

Bevezetés

A vízfolyások élőhelyi heterogenitása több térléptéken értelmezhető. A legmarkánsabb környezeti változatosság vízfolyás-hálózat szinten longitudinálisan a forrás- és torkolatvidék közötti átmenethez, vízfolyás-szakasz szinten a hidro-geomorfológiai mederegységek, ún. mezohabitatok, például gázlok és medencék, valamint vízínövényzettel borított és növényzet nélküli foltok szekvenciális váltakozásához, a mezohabitatokon belül pedig a szubnégyzetméteres kiterjedésű hidro-geomorfológiai és aljzatborítási jellemzőkben eltérő mikroélőhely foltokhoz kapcsolódik (Frissel 1986).

A felnőtt halak testhossza az ikrából kelt ivadék testhosszának többszörösére, és a halak teljes életük során növekednek. Ez a folytonos, de a kor előrehaladtával csökkent ütemű testhossz-növekedés a természetes halpopulációk méretstruktúrálságát eredményezi. A méretstruktúrált populációkban a testhossz több ökológiai jelenségben is meghatározó tényező. Például a hlevő madarak, illetve a nagyméretű hlevő halak általi ragadozás kockázata minimalizálható az egyedi testméret és az élőhely vízmélységének függvényében (Schlosser 1987, 1991). A növekedési dinamikában több halfajnál is jelentős szerepe van a testméret-függő ontogenetikus táplálékváltásoknak, melyek eredményeként a fajon belül a halak táplálék-összetétele testhossztól függően differenciálódik (pl. Specziár & Rezsű 2009).

A halak élőhely-használatát célzó vizsgálatok eleinte főként a fajok közötti különbségekre fókuszáltak (Copp et al. 1994, Gaudin & Caillère 1990, Gozlan et al. 1998, Reichard 2008, Vlach et al. 2005), majd a kutatók figyelme a fajon belüli különböző méretű egyedek közötti eltérésekre is ráirányult. Ám a fajon belüli méretcsoportok közötti különbségeket célzó vizsgálatokat eddig többnyire az életkorhoz kötődő durva méretcsoportosítással, az egyedek 0+ vagy annál idősebb korú besorolásának alkalmazásával végezték, és figyelmen kívül hagyták a populációk testhossz-gyakorisági eloszlásával becsülhető természetes méretstruktúrálságot (Angermeier & Karr 1984, Davey et al. 2005, Pekárik et al. 2012).

Hazai viszonylatban több tanulmány is foglalkozott már a halak élőhelyhasználatával, azonban ezen kutatások nagyobb térléptéken történtek (pl. Erős et al. 2008), avagy egy kiemelt fajcsoportra (ponto-kaspi eredetű gébek) fókuszáltak (Erős et al. 2005; Dombai et al. 2010). Jelen tanulmányban vizsgált halfajok középhegységi patakokban megfigyelt mezoléptékű élőhelyhasználatát Erős et al. (2003), illetve Erős & Grossman (2005) mutatta be, azonban ismerteink szerint e halfajok mikroélőhely-használatát hazánkban még nem vizsgálták.

Középhegységi vízfolyásokban végzett felderítő kutatásunkban a halfajok mikro térléptékű eloszlási mintázatát vizsgáltuk a nyári időszakban. Célunk a halegyüttes térbeli változatossága és az élőhelyi tényezők közötti kapcsolatok leírására, valamint az élőhelyi változatosságot kialakító környezeti tényezők relatív mintázatmagyarázó szerepének megismerésére irányult. A testméretnek a halak mikro léptékű térbeli eloszlásban való szerepének jobb megértéshez az elemzéseinket két megközelítésben végeztük: (1) a halak testhosszának figyelembe vétele nélkül; (2) a halak testhosszának figyelembevételével, amikor az egyedeket a mintából becsült testhossz-gyakorisági eloszlás alapján méretcsoportokba soroltuk.

Anyag és módszer

A terepi adatgyűjtések pont-abundancia eljárást (Copp & Penáz 1988) alkalmazva hat vízfolyás nyolc mintavételi helyszínén, összesen 352 db mintavételi folt felvételezésével zajlottak 2016 és 2017 nyarán (1. táblázat). A mintázott vízfolyás-szakaszokat természetközeli fás társulás szegélyezte, medrük a középhegységi kisvízfolyásokra jellemző gázló-medence hidro-geomorfológiai szerkezetet mutatott.

A halállományt elektromos mintavételi eszközzel (Hans Grassl IG-200/2B) mintáztuk. Mikrohabitat egységeknek a mintavételi pontok megközelítőleg 1 m²-es kiterjedésű foltjait tekintettük. A foltokban fogott egyedeket standard testhosszuk lemérését (mm) követően a mintavételi ponttól lejjebb engedjük vissza élőhelyükre. A halak gyűjtését követően a

mintavételi foltok medren belüli pozícióját műanyag bójákkal, valamint a mintavételi szelvényt a parti növényzetre rögzített sorszámozott cetlivel ellátott alufóliával jelöltük meg.

Az adott mintavételi helyszínen levő összes pont halállományának mintázását követően minden mintavételi ponton rögzítettük a foltok abiotikus jellemzőit: folton belül öt ponton mért vízsebességet ($m\ s^{-1}$; FlowTracker vízsebességmérő, SonTek, San Diego, CA, USA) és vízmélységet (cm; méterrúd); az aljzatösszetevők vizuálisan becsült százalékos arányát (márga, iszap-homok-sár, homok, finom kavics, durva kavics, kő, szikla); a folton belül a durva, valamint finom fás törmelék vizuálisan becsült százalékos arányát; az adott mikroélőhely-folt keresztiselvény mentén mért távolságát a vízfolyás jobb partjától (m; műanyag mérőszalag); a keresztiselvény mentén mért víztükör-szélességet (m; műanyag mérőszalag) (2. táblázat).

1. táblázat. Mintázott vízfolyások, a mintavételi helyeken az első folt koordinátái, és a mintavétel dátuma
Table 1. Sampling sites with geo-coordinates in HD72 (EOV) coordinate reference system, and dates of the field surveys

Mintavételi hely/ Sampling site	Vízfolyás/ Stream	Kezdőpont koordinátája/ Coordinates of start points		Mintavétel dátuma/ Date of sampling
		EOV_X	EOV_Y	
Őriszentpéter	Zala	169006	451233	2016.07.20.
Felsőjánosfa	Szentjakabi-patak	169829	459645	2016.08.03
Magyaregregy	Völgységi-patak	98484	592702	2017.07.11
Kőkapu	Kemence-patak	345828	828007	2017.07.18
Kishuta	Kemence-patak	347155	828659	2017.07.19
Sirok	Parádi-Tarna	286616	735243	2017.07.21
Recsk	Parádi-Tarna	287510	727603	2017.07.22
Bernecebaráti	Kemence-patak	300386	640391	2017.08.29

2. táblázat. A terepen mért abiotikus változók átlagértéke és szórása mintavételi helyekre bontva
Table 2. Mean and standard deviation of the abiotic variables of the microhabitat units measured at the field, respectively, averaged across the sampling sites

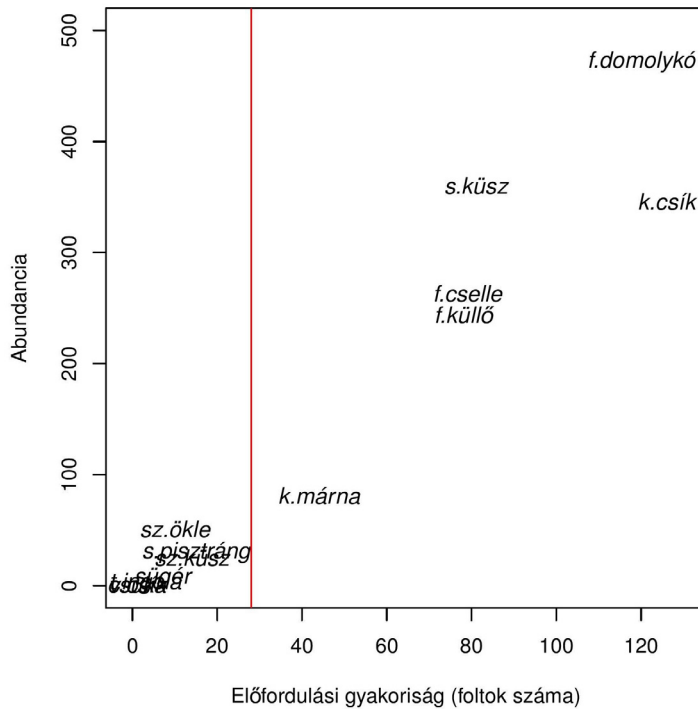
Változó neve (mértékegysége)/ Name of variable (unit of measurement)	Őriszentpéter	Felsőjánosfa	Magyaregregy	Kőkapu
átlagos vízsebesség/ mean current velocity ($m\ s^{-1}$)	2,54 ± 6,16	13,95 ± 14,18	9,74 ± 12,90	18,02 ± 12,46
átlagos vízmélység/ mean water depth (cm)	26,88 ± 18,55	32,94 ± 16,86	27,74 ± 23,19	20,38 ± 11,65
márga/ marl (%)	2,72 ± 10,18	3,05 ± 9,62	3,57 ± 8,35	0 ± 0
iszap-homok-sár/ silty-sand-mud (%)	24,10 ± 29,33	30,56 ± 37,02	13,40 ± 26,75	13,54 ± 29,00
homok/ sand (%)	1,26 ± 4,65	11,06 ± 20,17	1,03 ± 6,52	7,07 ± 14,07
finom kavics/ fine gravel (%)	33,32 ± 26,27	25,69 ± 29,96	43,85 ± 35,99	26,54 ± 26,84
durva kavics/ coarse gravel (%)	30,36 ± 24,48	27,64 ± 31,77	19,93 ± 19,55	26,89 ± 22,03
kő/ stone (%)	8,24 ± 14,38	2,00 ± 4,91	17,65 ± 24,64	25,34 ± 23,79
szikla/ rock (%)	0 ± 0	0 ± 0	0,55 ± 2,38	0,62 ± 1,45
finom fás törmelék/ fine woody debris (FWD) (%)	8,88 ± 15,18	9,52 ± 13,83	1,73 ± 6,79	6,26 ± 12,53
durva fás törmelék/ large woody debris (LWD) (%)	16,50 ± 21,36	20,88 ± 29,06	9,00 ± 13,00	9,84 ± 16,21

Változó neve (mértékegysége)/ Name of variable (unit of measurement)	Óriszentpéter	Felsőjánosfa	Magyaregregy	Kókapu
felt jobb parttól való távolsága/ distance from right bank (m)	2,11 ± 1,57	1,77 ± 1,08	1,40 ± 0,85	1,73 ± 1,05
víztükörszélesség/ wetted width (m)	3,742 ± 1,57	3,19 ± 0,75	2,77 ± 1,25	2,93 ± 0,97
Változó neve (mértékegysége)/ Name of variable (unit of measurement)	Kishuta	Sirok	Recsk	Bernecebaráti
átlagos vízsebesség/ mean current velocity (m s ⁻¹)	15,46 ± 12,80	5,16 ± 6,04	15,72 ± 19,16	7,75 ± 11,22
átlagos vízmélység/ mean water depth (cm)	25,84 ± 17,48	26,50 ± 15,44	30,23 ± 25,51	27,35 ± 21,06
márga/ marl (%)	0 ± 0	4,00 ± 12,65	0 ± 0	0 ± 0
iszap-homok-sár/ silty-sand-mud (%)	13,05 ± 30,05	21,02 ± 24,55	9,20 ± 14,66	14,74 ± 24,05
homok/ sand (%)	1,82 ± 5,19	1,07 ± 4,12	0 ± 0	4,77 ± 12,29
finom kavics/ fine gravel (%)	23,46 ± 19,64	39,02 ± 31,39	25,16 ± 25,39	6,48 ± 12,96
durva kavics/ coarse gravel (%)	30,26 ± 16,46	7,15 ± 11,19	15,68 ± 18,88	18,62 ± 17,08
kő/ stone (%)	29,21 ± 23,82	13,86 ± 15,90	46,42 ± 31,38	54,27 ± 24,22
szikla/ rock (%)	2,18 ± 8,38	13,86 ± 18,94	3,54 ± 5,26	1,10 ± 4,97
finom fás törmelék/ fine woody debris (FWD) (%)	3,35 ± 6,85	5,03 ± 8,98	4,58 ± 6,27	12,40 ± 17,10
durva fás törmelék/ large woody debris (LWD) (%)	9,31 ± 11,93	5,35 ± 9,24	10,44 ± 16,17	11,29 ± 13,95
felt jobb parttól való távolsága/ distance from right bank (m)	1,53 ± 1,11	4,20 ± 2,33	2,52 ± 1,71	2,61 ± 1,70
víztükörszélesség/ water surface width (m)	3,32 ± 1,20	7,25 ± 1,12	4,64 ± 1,87	5,15 ± 1,45

Előzetes adatfeldolgozás

Ritka előfordulású halfajok kizárása

A 352 db mintavételi folt közül 68 db foltot kizártunk az elemzésekből, mert nem fogtunk bennük halat. Azon halfajokat, amelyekből nem állt rendelkezésre kellő mennyiségű adat, ki kellett zárni a részletes statisztikai vizsgálatokból. Ezért megvizsgáltuk, hogy a fajok a nyolc mintavételi helyből hány helyen fordultak elő, valamint azt, hogy milyen volt a fajok foltokban való előfordulási gyakoriságának, és összegyedszámának eloszlása. Ezek alapján azokat a fajokat tartottuk meg a fő adatelemzések elvégzésére, amelyek legalább három mintavételi helyszínen jelen voltak, és a foltokban való előfordulási gyakoriságuk elérte vagy meghaladta azon foltok számának tíz százalékát, amelyekben halat fogtunk (28 folt). Ezeknek a kritériumoknak a kárpáti márna (*Barbus carpathicus*), fűrges cselle (*Phoxinus phoxinus*), fenékjáró küllő (*Gobio gobio*), sujtasos kűsz (*Alburnoides bipunctatus*), kövicsfík (*Barbatula barbatula*) és fejes domolykó (*Squalius cephalus*) feleltek meg. A sebes pisztrángot (*Salmo trutta*), szivárványos öklét (*Rhodeus sericeus*), szélhajtó kűsz (*Alburnus alburnus*), sügeret (*Perca fluviatilis*), tiszai ingolát (*Eudontomyzon danfordi*), vágó csíkot (*Cobitis elongatoides*) és a csukát (*Esox lucius*) ritkának tekintettük a kritériumok alapján, így azok nem szerepeltek a későbbi vizsgálatokban (1. ábra).



1. ábra. A fogott halfajok összgyeedszáma (abundancia) a foltokban való előfordulási gyakoriság függvényében a mintavételi helyek között összevont teljes mintában. A függőleges vonal a 10%-os (28 folt) előfordulási gyakorisági határt jelöli, amely alatt a fajokat ritkának tekintettük. A függőleges vonaltól balra található ritka fajok: sz. ökle (*Rhodeus sericeus*), s. pisztráng (*Salmo trutta*), sz. kűsz (*Alburnus alburnus*), sügér (*Perca fluviatilis*), t. ingola (*Eudontomyzon danfordi*), v. csík (*Cobitis elongatoides*), csuka (*Esox lucius*) nem szerepeltek a fő adatelemzésekben. A fő adatelemzésekbe bevont fajok: k. márna (*Barbus carpathicus*), f. küllő (*Gobio gobio*), f. cselle (*Phoxinus phoxinus*), s. kűsz (*Alburnoides bipunctatus*), k. csík (*Barbatula barbatula*), f. domolykó (*Squalius cephalus*)

Table 1. Abundance and frequency of occurrence of the species in the total sample pooled across the sampling sites. The vertical line represents a 10% threshold in occurrence of frequency (28 microhabitat patches). Species with occurrence frequency less than the threshold were considered rare and excluded from further analyses. (sz. ökle [*Rhodeus sericeus*], s. pisztráng [*Salmo trutta*], sz. kűsz [*Alburnus alburnus*], sügér [*Perca fluviatilis*], t. ingola [*Eudontomyzon danfordi*], v. csík [*Cobitis elongatoides*], csuka [*Esox lucius*]). Species included in the main analyzes are to the right of the vertical line (k. márna [*Barbus carpathicus*], f. küllő [*Gobio gobio*], f. cselle [*Phoxinus phoxinus*], s. kűsz [*Alburnoides bipunctatus*], k. csík [*Barbatula barbatula*], f. domolykó [*Squalius cephalus*])

Mikroélelőhely-vizsgálatba bevont halfajok méretcsoportosítása

A fő adatelemzésekre kiválasztott halfajok egyedeit a fajok mintavételi helyek között összevont adataiból képzett testhossz-gyakorisági eloszlása alapján soroltuk méretcsoportokba. A csoportosításhoz az eloszlások csúcsait, a csúcsok szeparáltságát és az egyedszám-eloszlást vizuálisan vizsgáltuk, a kétséges esetekben pedig modell alapú osztályozási eljárást alkalmaztunk (Fralely & Raftery 2002). Az így kialakított változókat a továbbiakban faj-méretcsoportoknak nevezzük (3. táblázat).

A magyaregryei mintavételi helyen a Völgyeségi-patak bár jellegzetes középhegységi megjelenésű volt, a halállományt ennek ellenére csak fürge cselle (*Phoxinus phoxinus*) alkotta. Továbbá ezen a helyen a mintavétel a többi fürge csellés helyhez képest legalább egy héttel korábban, az ívási időszakban történt, ami a fürge cselle helyek közötti testhossz-gyakorisági eloszlásában a gyakorisági csúcsokat összemosta. E zavaró hatás miatt a magyaregryei mintavételi helyet kizártuk a további vizsgálatokból.

3. táblázat. A fő adatelemzésekbe bevont halfajok testhossz-gyakorisági elemzése alapján kialakított faj-méretcsoportok. A második oszlopban a faj-méretcsoportokat jelölő címkék, a harmadikban a faj-méretcsoportok mérethatárai (balról nyílt, jobbról zárt intervallumok), a negyedik oszlopban az adott faj-méretcsoportba sorolt egyedek száma olvasható

Table 3. Size groups of the species retained for main analyzes. Size classes were established by inspection of length frequency distributions. Second column contains the labels of each size group, third column contains the endpoints of size groups (left open and right closed intervals), fourth column contains the number of individuals classified in the groups

Fajok / Species	Faj-méretcsoport jelölése/ Label of species size groups	Méretcsoport határai (mm)/ Endpoints of the size groups	Csoportok egyedszáma/ Number of individuals
<i>Barbatula barbatula</i>	k.csík_1	(0; 34]	59
	k.csík_2	[34; 54]	144
	k.csík_3	(54; 111]	143
<i>Phoxinus phoxinus</i>	f.cselle_1	(0; 30]	102
	f.cselle_2	(30; 90]	158
<i>Squalius cephalus</i>	f.domolykó_1	(0; 38]	76
	f.domolykó_2	(38; 60]	43
	f.domolykó_3	(60; 100]	110
	f.domolykó_4	(100; 160]	189
	f.domolykó_5	(160; 280]	54
<i>Alburnoides bipunctatus</i>	s.küsz_1	(0; 34]	41
	s.küsz_2	[34; 60]	125
	s.küsz_3	(60; 105]	194
<i>Barbus carpathicus</i>	k.márna_1	(0; 30]	32
	k.márna_2	[30; 62]	21
	k.márna_3	(62; 106]	18
	k.márna_4	[106; 169]	10
<i>Gobio gobio</i>	f.küllő_1	(0; 30]	81
	f.küllő_2	[30; 54]	41
	f.küllő_3	(54; 116]	128

Abiotikus adatok fő adatelemzésekre való előkészítése

A terepen mért abiotikus adatokból kiszámítottuk az öt pontban mért vízmélység és vízsebesség értékek átlagát, szórását és variációs koefficiensét. Az aljzatösszetétel változatosságának jellemzésére a terepen becsült aljzatkomponensekből Shannon-diverzitási index alkalmazásával aljzatdiverzitás értékeket számítottunk. A mintavételi pontokon belüli általános hidro-geomorfológiai változatosság jellemzésére standardizált főkomponens analízist (PCA) végeztünk, melybe a vízmélység és vízsebesség értékek szórásait és variációs koefficiensét, valamint az aljzatdiverzitás értékeket használtuk fel. A PCA eredményeként kapott PC1 változó a mintavételi foltok mélységvariabilitását, míg a PC2 változó a foltok vízsebesség–aljzat variabilitását reprezentálta (2. és 4. táblázat).

További származtatott változókként összevont aljzat kategóriákat hoztunk létre a terepen becsült aljzatborítási értékekből. A finom szemcsésű aljzat kategóriába az iszap-homok-sár és homok komponensek összevont arányai kerültek (finom szemcsés aljzat), a finom kavics aljzat kategória (finom kavics) és a durva kavics aljzat kategória (durva kavics) a terepen rögzített arányuknak feleltek meg, a durva szemcsésű aljzat kategóriába pedig a kő és szikla komponensek összevont arányai (durva szemcsés [köves] aljzat) kerültek.

A mintavételi foltok középpontjának jobb parttól való távolságát átalakítottuk százalékos értékekké. Ennek értelmében a parttól fél méteres távolságban (azaz a partszéli mikroélethez közel) lévő foltok 0% értéket, míg a meder közép vonalában elhelyezkedő foltok 100% értéket kaptak (Pekárik et al. 2012). Megjegyzésként említjük, hogy a márga aljzat kategória semelyik másik aljzat kategóriával nem került összevonásra, viszont a Shannon-diverzitás számításában felhasználtuk (4. táblázat).

A fő adatelemzések előtt tízes alapú logaritmus transzformációt ($x' = \lg[x+1]$) alkalmaztunk a víztükörszélességre, a vízsebesség és vízmélység átlagára, szórására és

variációs koefficiensére. Az arányokat kifejező változókat, a parttól való távolság százalékos értékét, az aljzatkegóriákat (összevont aljzatkegóriák), valamint a durva és finom fás törmelékek arányát arcus sinus négyzetgyök transzformáltuk ($x' = \arcsin[x^{0.5}]$). A PC1 és PC2 változók csupán a legkisebb értékük abszolút értékének hozzáadásával lettek eltolva ($x' = x + \min[x]$), az aljzatdiverzitást pedig változatlanul hagytuk (Podani 1997) (4. táblázat).

4. táblázat. A terepen mért változókból utólag származtatott abiotikus változók átlagértéke és szórása mintavételi helyekre bontva

Table 4. Mean and standard deviation of the abiotic variables computed from field data of the microhabitat units averaged across the sampling sites

Változó neve (mértékegysége)/ Name of variable (unit of measurement)	Őriszentpéter	Felsőjánosfa	Magyaregregy	Kőkapu
felt mélység-variabilitása/ variability of depth (PC1)	-0,06 ± 0,37	-0,04 ± 0,33	0,21 ± 0,37	-0,05 ± 0,29
felt vízsebesség- aljzat variabilitása/ variability of velocity and substrate (PC2)	0,19 ± 0,22	0,13 ± 0,34	-0,01 ± 0,32	-0,24 ± 0,41
finom szemcsésű aljzatkegória/ fine substrate (%)	25,36 ± 29,25	41,62 ± 40,87	14,43 ± 27,02	20,61 ± 31,76
finom kavics aljzatkegória/ fine graveled substrate (%)	33,32 ± 26,27	25,69 ± 29,96	43,85 ± 35,99	26,54 ± 26,84
durva kavics aljzatkegória/ coarse graveled substrate (%)	30,36 ± 24,48	27,64 ± 31,77	19,93 ± 19,55	26,89 ± 22,03
durva szemcsésű aljzatkegória/ coarse substrate (%)	8,24 ± 14,38	2,00 ± 4,91	18,20 ± 25,35	25,96 ± 24,00
aljzatdiverzitás/ substrate diversity	1,16 ± 0,40	0,84 ± 0,40	0,93 ± 0,46	1,24 ± 0,39
parttól való távolság/ distance from bank (%)	36,82 ± 35,17	29,09 ± 29,44	48,98 ± 33,26	42,01 ± 31,13

Változó neve (mértékegysége)/ Name of variable (unit of measurement)	Kishuta	Sirok	Recsk	Bernecebaráti
felt mélység-variabilitása/ variability of depth (PC1)	0,02 ± 0,34	-0,13 ± 0,29	-0,09 ± 0,28	0,05 ± 0,27
felt vízsebesség- aljzat variabilitása/ variability of velocity and substrate (PC2)	-0,13 ± 0,29	0,07 ± 0,31	-0,05 ± 0,34	0,02 ± 0,19
finom szemcsésű aljzatkegória/ fine substrate (%)	14,87 ± 29,85	22,1 ± 24,95	9,20 ± 14,66	19,51 ± 26,82
finom kavics aljzatkegória/ fine graveled substrate (%)	23,46 ± 19,64	39,02 ± 31,39	25,16 ± 25,39	6,48 ± 12,96
durva kavics aljzatkegória/ coarse graveled substrated (%)	30,26 ± 16,46	7,15 ± 11,19	15,68 ± 18,88	18,62 ± 17,08
durva szemcsésű aljzatkegória/ coarse substrate (%)	31,40 ± 23,71	27,72 ± 30,58	49,96 ± 32,71	55,37 ± 24,88
aljzatdiverzitás/ substrate diversity	1,31 ± 0,45	1,27 ± 0,66	1,25 ± 0,46	1,16 ± 0,48
parttól való távolság/ distance from bank (%)	46,76 ± 35,43	33,29 ± 30,27	49,11 ± 35,84	42,15 ± 31,15

Fő adatelemzések

Az előzetes adatelemzéseket követően a halak és a mikroélelőhelyi változók közötti asszociáltsági mintázat feltáráshoz parciális redundancia analíziseket (pRDA) végeztünk (Podani 1997). A testméretre való tekintet szerinti két megközelítésnek megfelelően két pRDA modellt készítettünk. Az első pRDA modellben a függő változók a fajok folton belüli egyedszámainak Hellinger-transzformált (Legendre & Gallagher 2001) értékei; míg a második modellben a faj-méretcsoportok folton belüli egyedszámainak Hellinger-transzformált adatai voltak a függő változók. A magyarázó változók mindkét modellben a mintavételi foltok átlagos vízmélysége (vízmélység átlag), átlagos vízsebessége (vízsebesség átlag), parttól való távolsága, a víztükörszélesség, a durva és finom fás törmelékek százalékos aránya, az összevont aljzatkategóriák közül a finom szemcsésű (finom szemcsés aljzat), a durva szemcsésű (durva szemcsés aljzat) és a durva kavics aljzatkategóriák, valamint a PC1 és PC2 változók voltak. A mintavételi helyek halállománybeli különbségeinek kiszűrése végett a modellekben a mintavételi helyek feltételes faktorként szerepeltek. A kanonikus tengelyek és az egyes abiotikus változók marginális hatását randomizációs tesztekkel vizsgáltuk (ismétlések száma: 1000) (Legendre & Legendre 1998). A statisztikai tesztek $\alpha=0,05$ szignifikancia szinten végeztük.

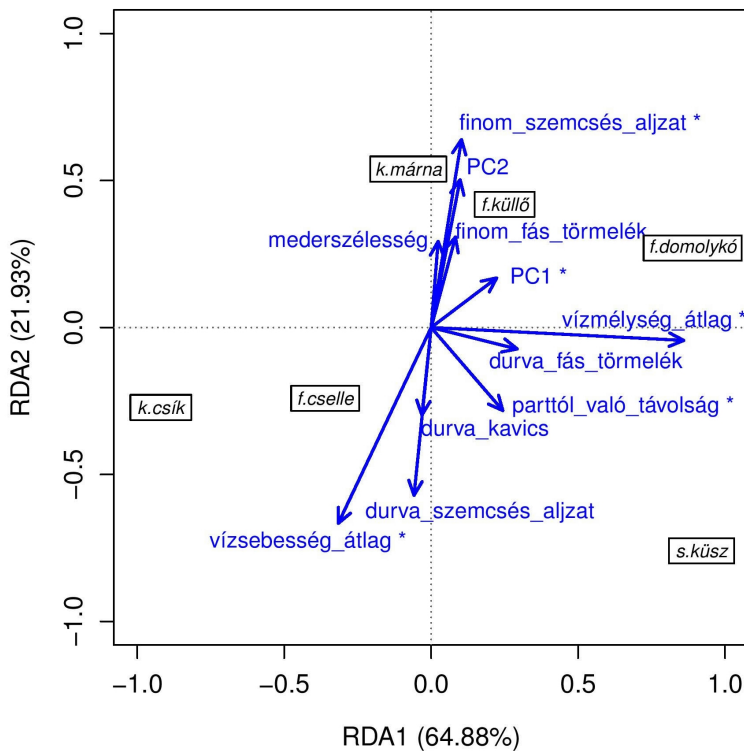
Eredmények

Az első, méretcsoportosítás nélküli fajadatokkal készített modell korrigált R^2 értéke 0,126-nak adódott, ami a mintavételi helyek hatása nélkül tisztán a környezeti változók együttes magyarázó erejét tükrözi. A modellben a mintavételi helyek zavaró hatása a teljes variancia 0,288-ed részét magyarázta. A randomizációs tesztek szerint a modell első két kanonikus tengelye bizonyult szignifikánsnak (RDA1, $p<0,001$; RDA2, $p<0,001$). A magyarázó változók randomizációs tesztjei szerint a vízmélység átlaga ($p<0,001$), a finom szemcsésű aljzatkomponensek aránya ($p=0,003$), a folt parttól való távolsága ($p=0,006$), a vízsebesség átlaga ($p=0,029$), valamint a folt mélységvariabilitása (PC1) ($p=0,042$) voltak szignifikáns magyarázó változók. A tisztán környezetileg magyarázott variancia legnagyobb hányadát (0,558) a vízmélység átlaga adta.

E modell első kanonikus tengelye mentén egy vízmélység gradiens, míg a második kanonikus tengelye mentén egy vízsebesség–aljzat gradiens reprezentálódott. E gradiensek (kanonikus tengelyek) mentén a fajok a következőképpen rendeződtek: a nagy vízsebességű, durva szemcsésű aljzattal rendelkező, kis vízmélységű foltokhoz a kövicsík asszociálódott. A vízsebesség–aljzat tekintetében hasonló foltokat kedvelt a fürge cselle, ám a kövicsíkhöz képest a kissé mélyebb foltokat preferálta. A sujtásos kűsz szintén a nagy vízsebességű és durva aljzatú foltoknál helyezkedett el az ordinációs térben, ám az előző két fajjal ellentétben az átlagosnál nagyobb vízmélységhez társult. A kárpáti márna, fenékjáró küllő és fejes domolykó az előbb említett három fajjal ellentétben az alacsonyabb vízsebességű és finom szemcsésű aljzattal rendelkező foltokat preferálták. A vízmélység gradiens tekintetében a kárpáti márna és a fenékjáró küllő az átlagos vízmélység körüli foltokhoz orientálódtak, míg a fejes domolykó, hasonlóan a sujtásos kűszhöz, az átlagosnál nagyobb vízmélységgel rendelkező foltokat preferálta (2. ábra).

A faj-méretcsoportokkal készített második modell korrigált R^2 értéke 0,092-nek adódott. A modellben a mintavételi helyek zavaró hatása a teljes variancia 0,157-ed részét magyarázta. A randomizációs tesztek szerint ez esetben is a modell első két kanonikus tengelye bizonyult szignifikánsnak (RDA1, $p<0,001$; RDA2, $p<0,001$). A magyarázó változók randomizációs tesztjei szerint a vízmélység átlaga ($p<0,001$), a vízsebesség átlaga ($p<0,001$), a finom ($p=0,003$) és durva ($p=0,023$) szemcsésű aljzatkategóriák folton belüli aránya, a folt parttól való távolsága ($p=0,018$), valamint a folt mélységvariabilitása (PC1) ($p=0,036$) voltak a szignifikáns környezeti változók. A tisztán környezeti változókkal magyarázott variancia legnagyobb hányada az átlagos vízmélység hatásához volt köthető (0,491).

A faj-méretcsoportokkal készített második modell első kanonikus tengelye mentén is egy vízmélység gradiens, míg a második tengelye mentén egy vízsebesség–aljzat gradiens volt értelmezhető. A faj-méretcsoportok tekintetében szembeűnő volt, hogy a legtöbb faj esetében a legkisebb méretcsoportok a legnagyobbaktól elkülönülten, a vízmélység gradiens alacsony értékeihez (sekély mikroélőhely-foltok) rendeződtek. Ezzel szemben a fajok legnagyobb méretcsoportjai többnyire a nagy vízmélység felé orientálódtak, és e két véglet között a közbelső méretcsoportok helyezkedtek el. Érdekeség, hogy a sujtásos kűsz legkisebb méretcsoportja ugyan kisebb vízmélységnél helyezkedett el, mint nagyobb méretű fajtársai, ám a többi faj legkisebb méretcsoportjaihoz képest, azoktól némiképpen elkülönülve, a mélyebb foltokhoz kötődött. A többi fajtól eltérően a kövicsík esetében a kis, közép és nagy méretcsoportok ordinációs síkon belüli elválása nem volt kifejezett, mindhárom méretcsoport a sekély vízmélységű foltokhoz kötődött. Ugyanakkor a kis és nagy méretcsoportok között enyhe elválást lehetett sejteni a vízsebesség–aljzat gradiens mentén (3. ábra).



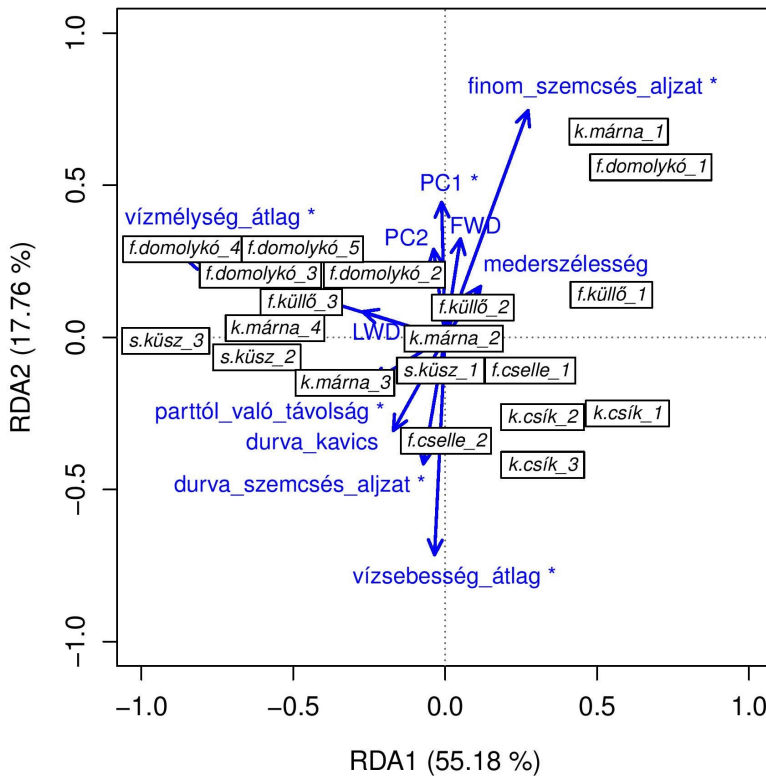
2. ábra. A méretcsoportosítás nélküli fajadatokkal készített pRDA modell ordinációs ábrája. A tengelyek melletti százalékos értékek a magyarázott variancia adott tengelyre eső részét, a bekeretezett címkék a fajokat, a nyilak pedig az abiotikus változókat reprezentálják. A csillag a randomizációs tesztek szerinti szignifikáns változókat jelzi ($\alpha = 0,05$)

Figure 2. Ordination plot of the pRDA model fitted on species data without size classification. Percentage in parentheses stands for the proportion of variance explained by the canonical axis in the total explained variance. Arrows represents abiotic variables; asterisks denote significance at $\alpha = 0,05$ level. Squared labels stand for species (*k.márna* [*Barbus carpathicus*], *f.küllő* [*Gobio gobio*], *f.cselle* [*Phoxinus phoxinus*], *s.kűsz* [*Alburnoides bipunctatus*], *k.csík* [*Barbatula barbatula*], *f.domolykó* [*Squalius cephalus*]), arrows represents abiotic variables

Értékelés

Eredményeink szerint a középhegységi patakokban élő halak mikroélőhely-használatát leginkább befolyásoló környezeti változóknak a vízmélység és a vízsebesség tűnik, attól függetlenül, hogy a vizsgálatokat az egyedi testméret figyelembevételével, avagy anélkül végezzük. Kisebbségi jelentőségűnek, de fontos hatótényezőnek látszik az aljzatösszetétel és a mikroélőhelyi folt parttól való távolsága is, melyek azonban nem teljesen függetlenek a vízmélységtől és a vízsebességtől. Korábbi vizsgálatok szintén hangsúlyozták a vízmélység és vízsebesség alapvető közösségszervező szerepét (Copp et al. 2010; Pekárik et al. 2012).

A fajon belüli méretcsoportok környezeti gradiensek mentén való elrendeződését az általunk vizsgált fajok közül fenékjáró küllő és kövicsík esetén már megfigyelték (Zweimüller 1995). Eredményeink további fajokra vonatkozóan is bemutatják ezt a jelenséget, valamint azt sejtetik, hogy a testméret növekedésével együtt az élőhelyi preferencia nem hirtelen változik, hanem fokozatosan tolódik el (méretfüggő habitat szegregáció), ám az egymást követő méretcsoportok közötti eltolódás mértéke (szegregációt eredményező környezeti hatásnagyság) fajtól függően változhat.



3. ábra. A faj-méretcsoportokkal készített pRDA ordinációs ábrája. A tengelyek melletti százalékos értékek a magyarázott variancia adott tengelyre eső részét, a bekeretezett címkék a faj-méretcsoportokat, a nyilak pedig az abiotikus változókat reprezentálják. A csillag a randomizációs tesztek szerint szignifikáns magyarázó változókat jelöli ($\alpha = 0,05$)

Figure 3. Ordination plot the pRDA model fitted on the size classified fish data (i.e., size groups of species data). Percentage in parentheses stands for the proportion of variance explained by the canonical axis in the total explained variance. Arrows represents abiotic variables; asterisks denote significance at $\alpha = 0,05$ level. Squared labels stand for size groups of species (see Table 3)

Bár kutatásunkban a fajok méretcsoportosítását a testhosszgyakorosság-eloszlás alapján végeztük, ami a fürge cselle kivételével a többi vizsgált faj esetében kettőnél több méretcsoportot eredményezett, úgy tűnik, hogy a kettőnél több méretcsoport figyelembevétele nem feltétlenül eredményezhet részletesebb betekintést a faj méretfüggő mikroélelőhely-használatába ahhoz képest, amit egy durva (0+ és annál idősebb méretcsoportokkal végzett) vizsgálat eredményezne. Például, míg a kárpáti márna esetében a finomabb méretcsoportosítás árnyaltabb képet adott a halak mikroélelőhelyi eloszlási mintázatáról, addig a fejes domolykó esetében a finom méretcsoportosításnak nem volt jelentősége a három legnagyobb méretcsoport esetében. Mindez arra enged következtetni, hogy az egyedi testhossznak a vizsgálatunkban alkalmazott kb. egy négyzetméteres felbontású mikroélelőhely-használatra gyakorolt jelentősége a fajoktól függően változhat. Finomabb térfelbontással és/vagy több évszakban végzett kutatások eredményei várhatóan további lényeges ismereteket nyújthatnának a testhossz mikroélelőhely-használatban betöltött szerepéről.

A magasabb hierarchikus térléptéken végzett kutatások szerint a medermorfológia gázló és medence mezohabitat foltok között húzódo grádiens mentén befolyásolja a pataki halegyüttesek térbeli szerveződését. A hazai halfajok közül a domolykó a medence, míg a kövicsfk a gázló mederegységekhez kötődik, és a kövicsfk-, valamint fürge cselle ivadékok denzitása negatív kapcsolatot mutat a domolykók (potenciális ragadozók) denzitásával (Erős et al. 2003). A halegyüttes-szerkezet mezohabitat egységeken belüli időbeli változatossága a medencék esetén lényegesen magasabb, mint a gázlók esetén (Erős & Grossman 2005), mely folton belüli dinamika hatást gyakorolhat az alacsonyabb térléptékű mikroélelőhely használatra is. Ez alapján feltételezhető, hogy a halegyüttes-szerkezet mikroélelőhely-foltok közötti különbözősége a medence mederegységeken belüli várhatóan kifejezettebb, mint a gázló mezohabitat egységeken belül.

Eredményeink áttekintése arra utal, hogy a halpopulációk és fajegyüttesek méretstruktúráltasága nemcsak magasabb térskálákon, hanem kis térléptéken is összefügg a vízfolyások hidro-geomorfológiai változatosságával. Ennélfogva a középhegységi kisvízfolyások hidro-geomorfológiai heterogenitása a vízügyi és természetvédelmi gyakorlatban is kiemelt figyelmet kell érdemeljen a középhegységi patakok halállományainak hosszútávon való fennmaradásának biztosítása érdekében. A természetvédelmi élőhelymegőrzést alapvetően a patakokat szegélyező, illetve vízgyűjtőjükön levő természetes fás társulások megőrzése, a völgyzáró gátas tározók létesítésének tiltása támogathatja. Emellett az élőhelyi változatosságnak kedvező rehabilitációs beavatkozások lehetnek például a fatörzsek mederbe döntése, gázlók és kőpadok mesterséges kőszórásokkal való kialakítása, melyek a sodorvonal kiterítésével természetes jellegű mederfejlődést indukálhatnak, a medret kísérő természetesen honos fajokból álló társulások újulatának támogatása, valamint az üzemen kívül levő vízügyi műtárgyak elbontása, a funkcionáló műtárgyak „halbarát” módon való átalakítása (például fenéklépcsők helyett surrantók építése).

Köszönetnyilvánítás

Köszönetet mondunk a terepi adatgyűjtésekhez nyújtott támogatásért Dr. Erős Tibornak (OTKAK104279 számú kutatás) és Dr. Csabai Zoltánnak. A kutatást az Emberi Erőforrások Minisztériuma ÚNKP-17-2-1 kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programja támogatta.

Irodalom

- Angermeier P.L., Karr J.R. (1984): Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113: 716–726.
- Copp G.H., Gutí G., Rovny B., Cerný J. (1994): Hierarchical analysis of habitat use by 0+ juvenile fish in Hungarian/Slovak flood plain of the Danube River. *Environmental Biology of Fishes* 40: 329–348.
- Copp G.H., Kovác V., Siryová S. (2010): Microhabitat use by stream-dwelling spirlin *Alburnoides bipunctatus* and accompanying species: implications for conservation. *Folia Zoologica* 59/3: 240–256.
- Copp G.H., Penáz M. (1988): Ecology of fish spawning and nursery zones in the flood plain. using a new sampling approach. *Hydrobiologia* 169: 209–224.

- Davey A.J.H., Hawkins S.J., Turner G.F., Doncaster C.P. (2005): Size-dependent microhabitat use and intraspecific competition in *Cottus gobio*. *Journal of Fish Biology* 67: 428–443.
- Dombai B., Sály P., Tóth B., Kiss I. (2010): Gébfajok (*Neogobius* spp.) aljzatfüggő éjszakai eloszlásmintázata a Duna gödi és szentendrei szakaszán. *Pisces Hungarici* 4: 17–25.
- Erős T., Botta-Dukát Z., Grossman G.D. (2003): Assemblage structure and habitat use of fishes in a Central European submontane stream: a patch-based approach. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 141–150.
- Erős T., Grossman G.D. (2005): Effects of within-patch habitat structure and variation on fish assemblage characteristics in the Bernecei stream, Hungary. *Ecology of Freshwater Fish* 14: 256–266.
- Erős T., Sevcsik A., Tóth B. (2005): Abundance and night-time habitat use patterns of Ponto-Caspian gobiid species (Pisces, Gobiidae) in the littoral zone of the River Danube, Hungary. *J. Appl. Ichthyol.* 21: 350–357.
- Erős T., Tóth B., Sevcsik A., Schmera D. (2008): Comparison of fish assemblage diversity in natural and artificial rip-rap habitats in the littoral zone of a large river (River Danube, Hungary). *Internat. Rev. Hydrobiol.* 93: 88–105.
- Fraley C., Raftery A.E. (2002): Model-based clustering, discriminant analysis, and density estimation. *Journal of the American Statistical Association* 97/458: 611–631.
- Frissell C.A., Liss W.J., Warren C.E., Hurley M.D. (1986): A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management* 10/22: 199–214.
- Gaudin P., Caillère L. (1990): Microdistribution of *Cottus gobio* L. and juveniles of *Salmo trutta* L. in a first order stream. *Polskie archiwum Hydrobiologii* 37: 81–93.
- Gozlan R.E., Mastrotillo S., Dauba F., Tourenq J.N., Copp G.H. (1998): Multi-scale analysis of habitat use during late summer for 0+ fishes in the River Garonne (France). *Aquatic Sciences* 60: 99–117.
- 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.
- Pekárik L., Kosco J., Svátora M. (2012): Reference conditions for fish microhabitat use in foothill streams: a case study on undisrupted Carpathian streams. *River Research and Applications* 28: 369–376.
- Podani J. (1997): *Bevezetés a többváltozós biológiai adatfeltárás rejtelmeibe*. Budapest: Scientia Kiadó.
- Reichard M. (2008): Microhabitat use by fishes in the middle course of the River Gambia in the Niokolo Koba National Park, Senegal: a unique example of an undisturbed West African assemblage. *Journal of Fish Biology* 72: 1815–1824.
- Schlosser I.J. (1987): The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology* 68/3: 651–659.
- Schlosser I.J. (1991): Stream fish ecology: A landscape perspective. *BioScience* 41/10: 704–712.
- Specziár A., Rezsü E.T. (2009): Feeding guilds and food resource partitioning in a lake fish assemblage: an ontogenetic approach. *Journal of Fish Biology* 75/1: 247–267.
- Vlach P., Dusek J., Svátora M., Moravec P. (2005): Fish assemblage structure, habitat and microhabitat preference of five fish species in a small stream. *Folia Zoologica* 54/4: 421–431.

Authors:

Ágnes MARODA, Péter SÁLY (saly.peter@okologia.mta.hu)