

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

**Folyóvízi szövőtegzés-lárvák (Trichoptera: Hydropsychidae)
zonális előfordulásának okai, magyarázata, modellezése és
alkalmazott ökológiai vonatkozásai
észak-magyarországi és észak-alföldi vízfolyásokban**

PhD értekezés

Ficsór Márk

Témavezető:

Dr. Csabai Zoltán

tanszékvezető, egyetemi docens
PTE TTK Hidrobiológiai Tanszék

témavezető aláírása

iskolavezető aláírása

PÉCS, 2024

TARTALOMJEGYZÉK

| | |
|--|-----------|
| ÁBRÁK JEGYZÉKE..... | 4 |
| TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE | 5 |
| A SZÖVEGBEN ELŐFORDULÓ RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE..... | 6 |
| 1. BEVEZETÉS | 8 |
| 2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS..... | 10 |
| 2.1. A szövőtegzések (Hydropsychidae) családjának fejlődéstörténete és jellegzetes elterjedési mintázatainak kialakulása | 10 |
| 2.2. Közép-Európa, Magyarország és a vizsgált terület szövőtegzés-faunája..... | 14 |
| 2.3. A környezet és a szövőtegzés-lárvák longitudinális zonációjának kapcsolata..... | 15 |
| 2.3.1. Az elterjedést befolyásoló abiotikus környezeti tényezők | 16 |
| 2.3.2 Biotikus interakciók, fajspecifikus jellemzők | 22 |
| 2.4. A környezet és az elterjedési mintázat kapcsolatának modellezése | 26 |
| 3. CÉLKITŰZÉSEK | 29 |
| 4. ANYAG ÉS MÓDSZER | 30 |
| 4.1. A mintavételi terület | 30 |
| 4.2. A mintavételi módszer és a minták feldolgozása | 31 |
| 4.3. A vizsgálatok során használt környezeti változók..... | 31 |
| 4.4. Adatelemzés | 32 |
| 4.4.1. A modellezéshez használt adatelemzési módszerek | 32 |
| 4.4.2. Az adatok előkészítése | 35 |
| 4.4.3. Az elterjedés szempontjából legfontosabb környezeti tényezők kiválasztása | 36 |
| 4.4.4. A fajok csoportosítása (clustering)..... | 36 |
| 4.4.5. A környezeti változók hatásának modellezése | 36 |
| 5. EREDMÉNYEK..... | 41 |
| 5.1. Faunisztikai eredmények | 41 |
| 4.2. A vizsgált környezeti háttérváltozók és hatásuk a szövőtegzés-fajok elterjedésére | 44 |
| 4.3. A hasonló ökológiai igényű fajok csoportosítása | 47 |
| 4.4. A környezeti háttérváltozók és a fajcsoportok domináns jelenléte közötti kapcsolat modellezésének eredményei | 48 |
| 6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA..... | 53 |
| 6.1. Észak-Magyarország és az Észak-Alföld <i>Hydropsyche</i> -faunája | 53 |
| 6.2. A környezeti gradiensek hatása a szövőtegzés lárvák elterjedési mintázataira..... | 54 |
| 6.3. Gépi tanulási algoritmusok alkalmazhatósága a fajelterjedési modellekben | 58 |
| 7. ÖSSZEFOGLALÁS | 61 |

| | |
|--|-----------|
| 8. SUMMARY | 63 |
| 9. IRODALOMJEGYZÉK | 65 |
| 10. PUBLIKÁCIÓS JEGYZÉK | 82 |
| 10.1. A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények | 82 |
| 10.2. A doktori értekezés témájában elhangzott előadások | 82 |
| 10.3. Egyéb témában készült tudományos közlemények | 83 |
| 10.4. Egyéb témában elhangzott szóbeli és poszterelőadások | 84 |
| 11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS | 87 |
| FÜGGELÉK | 89 |

ÁBRÁK JEGYZÉKE

| | |
|---|----|
| 1. ábra. A közép-európai <i>Hydropsyche</i> -fajok szekvenciális elterjedése a főbb folyóvízi szinttájakon. (Forrás: Ficsór & Csabai, 2021)..... | 12 |
| 2. ábra. A Loire vízgyűjtőjén található szövőtegzés fajok (a) molekuláris genetikai vizsgálatok és (b) morfológiai jellegkülönbségek alapján felállított filogenetikai törzsfája. (Forrás: Statzner & Dolédec, 2011) | 14 |
| 3. ábra. Hat <i>Hydropsyche</i> -faj hosszirányú és részben átfedő elterjedési sorrendje a Rhône folyóban és befolyóiban, valamint teljes metabolikus aktivitási tartományaik értéke 5°C és 15°C között. (Forrás: Guinand és munkatársai (1994) nyomán) | 17 |
| 4. ábra. A fajok longitudinális szekvenciában elfoglalt helyével kapcsolatba hozható jellegek. (Guinand és munkatársai (1994) ill. Statzner és munkatársai (2011) adatainak felhasználásával) | 23 |
| 5. ábra. Mintavételi helyek Észak-Magyarország és az Észak-Alföld területén..... | 30 |
| 6. ábra. Az adatelemzések során használt döntési fa alapú gépi tanulási algoritmusok két típusa. (Forrás: https://www.pluralsight.com/guides/ensemble-methods:-bagging-versus-boosting)..... | 33 |
| 7. ábra. Az ötszörös keresztvalidáció lépéseinek sematikus ábrája. | 37 |
| 8. ábra. A predikciós modellek kiértékelésére használt metrikák. | 38 |
| 9. ábra. Az adatelemzés lépéseinek vázlatos folyamatábrája..... | 39 |
| 10. ábra. A vizsgált mintavételi helyek és az elvégzett mintavételek számának megoszlása a biológiai szempontból validált magyarországi vízfolyástípusok között. | 42 |
| 11. ábra. A mintavételek során előkerült összes makroszkopikus vízi gerinctelen taxon alapján elvégzett ökológiai állapotértékelés eredményeinek megoszlása a minősítési kategóriák és a biológiai szempontból validált magyarországi vízfolyástípusok között. ... | 44 |
| 12. ábra. A paraméter-szelekciót követően egy vagy több faj esetében meghatározónak bizonyult környezeti faktorok összesített helyi hatása (ALE) az egyes fajok előfordulásának valószínűségére..... | 47 |
| 13. ábra. A fajok pozíciója az abundancia-adataik és a kiválasztott környezeti változók közötti kapcsolat elemzésére végzett redundancia-analízis (RDA) első két tengelyén. | 47 |
| 14. ábra. A fajok redundancia-analízis (RDA-) tengelyeken felvett helyzete alapján elvégzett hierarchikus osztályozás eredménye dendrogramon ábrázolva..... | 48 |
| 15. ábra. Az alapmodellek és a végső modell teljesítmény-metrikái..... | 49 |
| 16. ábra. A csoportok domináns jelenléte szempontjából legfontosabb öt környezeti paraméter az alapmodellekben közös egységesített skálán ábrázolva | 50 |
| 17. ábra. A meta- (PMLR-) modell vevő működési karakterisztika (ROC-) görbéi az egyes klaszterekre vonatkozóan. | 52 |

TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE

- 1. táblázat.** A 2009 és 2018 között végzett 278 mintavétel összesített faunisztikai eredményei..... 41
- 2. táblázat.** A Random Forest modellek segítségével kiválasztott, a fajok jelenléte/hiánya szempontjából legmeghatározóbb környezeti háttérváltozók és kapcsolatuk az előfordulás valószínűségével..... 45
- 3. táblázat.** A hierarchikus osztályozás során kialakított csoportok előfordulási adatai, valamint a végső modell csoportokra vonatkozó statisztikai metrikái..... 51

A SZÖVEGBEN ELŐFORDULÓ RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

| | |
|-------------|---|
| AdaBag | <i>Bagged Adaptive Boosting</i> |
| ALE | „összesített helyi hatások” [<i>Accumulated Local Effects</i>] |
| <i>angu</i> | <i>Hydropsyche angustipennis</i> (Curtis, 1834) |
| AUC | (ROC-) görbe alatti terület [<i>Area Under (the ROC) Curve</i>] |
| BOI | biokémiai oxigénigény |
| <i>bulb</i> | <i>Hydropsyche bulbifera</i> McLachlan, 1878 |
| <i>bulg</i> | <i>Hydropsyche bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 |
| CLC_5 | „vízfelületek” felszínborítási kategória [<i>CORINE Land Cover Class 5</i>] |
| COD | kémiai oxigénigény [<i>Chemical Oxygen Demand</i>] |
| COI | citokróm-oxidáz I gén |
| cond | fajlagos vezetőképesség [<i>conductivity</i>] |
| <i>cont</i> | <i>Hydropsyche contubernalis</i> McLachlan, 1865 |
| dcharge | vízhozam [<i>discharge</i>] |
| dist_src | forrástól való távolság [<i>distance from source</i>] |
| DO | oldott oxigén [<i>dissolved oxygen</i>] |
| FN | helytelen negatív predikció [<i>False Negative</i>] |
| FP | helytelen pozitív predikció [<i>False Positive</i>] |
| FPR | helytelen pozitív predikciók aránya [<i>False Positive Rate</i>] |
| <i>fulv</i> | <i>Hydropsyche fulvipes</i> (Curtis, 1834) |
| GBM | <i>Gradient Boosting Machine</i> |
| <i>inco</i> | <i>Hydropsyche incognita</i> Pitsch, 1993 |
| <i>inst</i> | <i>Hydropsyche instabilis</i> (Curtis, 1834) |
| IPO | szerves terhelés-index [<i>Indice de Pollution Organique</i>] |
| ML | gépi tanulás [<i>Machine Learning</i>] |
| <i>mode</i> | <i>Hydropsyche modesta</i> Navàs, 1925 |
| mvel | átlagos áramlási sebesség [<i>mean velocity</i>] |
| PCA | főkomponens-analízis [<i>Principal Component Analysis</i>] |
| <i>pell</i> | <i>Hydropsyche pellucidula</i> (Curtis, 1834) |
| PMLR | büntetett multinomiális logisztikus regresszió [<i>Penalized Multinomial Logistic Regression</i>] |
| RDA | redundancia-analízis [<i>Redundancy Analysis</i>] |
| RF | Véletlen erdő [<i>Random Forest</i>] modell |

| | |
|-----------|--|
| ROC | vevő működési karakterisztika [<i>Receiver Operating Characteristic</i>] |
| saxo | <i>Hydropsyche saxonica</i> McLachlan, 1884 |
| SDM | fajelterjedés-modellezés [<i>Species Distribution Modelling</i>] |
| SVM | „tartó vektor mechanizmus” [<i>Support Vector Machine</i>] |
| site_AMSL | tengerszint feletti magasság [<i>Above Mean Sea Level</i>] |
| TAM | teljes metabolikus aktivitási tartomány [<i>Total Amplitude of Metabolism</i>] |
| tempw | víz hőmérséklet [<i>temperature of water</i>] |
| TN | helyes negatív predikció [<i>True Negative</i>] |
| TNR | helyes negatív predikciók aránya [<i>True Negative Rate</i>] |
| TP | helyes pozitív predikció [<i>True Positive</i>] |
| TPR | helyes pozitív predikciók aránya [<i>True Positive Rate</i>] |
| VKI | Víz Keretirányelv |
| XGB | <i>Extreme Gradient Boosting</i> |

1. BEVEZETÉS

A szövőtegesek (Hydropsychidae) családja fajszámát tekintve a harmadik legnagyobb család a tegzesek (Trichoptera) rendjében (Holzenthall et al., 2007). Édesvízi életmódú lárváik szinte minden folyóvíztípusban előfordulnak. Széleskörű elterjedésüknek, a családba tartozó fajok nagy számának, de leginkább változatos környezeti és ökológiai igényének köszönhetően a szövőtegesek lárvák gyakori szereplői a makroszkopikus vízi gerincteleneket érintő hazai és nemzetközi kutatásoknak (Geraci et al., 2010). Ennek ellenére a névadó *Hydropsyche* Pictet, 1834 génusz fajaira, kiváltképp lárváik autökológiájára vonatkozó ismereteink messze elmaradnak a csoport ökológiai jelentőségéhez, ökoszisztémában betöltött széleskörű szerepéhez képest.

A Hydropsychidae család képviselőinek lárvális előfordulásával foglalkozó vizsgálatok (pl. Badcock, 1974; Gordon & Wallace, 1975; Hildrew & Eddington, 1979) már az 1970-es évek végén rámutattak, hogy az egyes fajok a folyóvízi rendszerek egy-egy, többé-kevésbé jól behatárolható szakaszát népesítik be, így azok jól jellemezhetők bizonyos, adott szakaszra jellemző fajokkal, fajegyüttesekkel, melyek között egyaránt találhatóak a patakok felső, forrásközeli részein előforduló hegyvidéki, a középső szakaszokra jellemző dombvidéki, valamint nagyobb folyók, folyamok faunájára jellemző síkvidéki csoportok.

A *Hydropsyche*-fajok jellegzetes elterjedési mintázatának magyarázatára az elmúlt évtizedekben számos kutatás irányult (pl. Bálint & Ujvárosi, 2009; Ross & Wallace, 1982; Roux et al., 1992, Statzner & Dolédec, 2011), átfogó eredmények azonban a legtöbb esetben csak bizonyos fajok esetében vagy fajpárok összevetésében születtek, a mintázatok kialakulásának háttere pedig általában csak egy-egy adott folyóvízi rendszer vagy vízgyűjtő terület tekintetében került tisztázásra. Ezen eredmények arra utalnak, hogy a fajok előfordulásának zonális vagy szekvenciális volta különböző fizikai-kémiai változókkal szemben támasztott igényükkel, mikrohabitat léptékű élőhely-preferenciáik különbözőségével, valamint egyes esetekben interspecifikus kompetícióval magyarázhatók.

Kutatásaink alapvetése az volt, hogy felállítható egy olyan, kellően nagyszámú, de körültekintően szelektált és kezelt változókon alapuló általános statisztikai modell vagy modellrendszer, amely alkalmas a különböző fajok szimpatrikus vagy éppen allopartikus megjelenésének hátterében álló okok teljes körű feltárására, magyarázatot ad a fajok többé-kevésbé átfedő, de bizonyos mértékig mindenképpen zonális elterjedési mintázatának

kialakulására, valamint predikciókra is lehetőséget ad az egyes fajok vagy fajcsoportok várható előfordulásait illetően, adott környezeti körülmények között.

Az újszerű adatelemzési megközelítés és modellépítés során átfogó és részletes ismereteket szereztünk a *Hydropsyche*-fajok előfordulási jellemzőiről, ökológiai igényeiről, valamint arról, hogy miként befolyásolja a biotikus és abiotikus környezet a fajegyütteseik szerveződését teljes vízrendszerek mentén. Az adatelemzés során megszerzett információkat összefogó, majd azokat felhasználó általános, leíró jellegű és predikciós célokra egyaránt alkalmas, validált modell, illetve modellrendszer felhasználható ismert összetételű szövőtegzés-lárvaegyüttesek longitudinális elterjedésének vizsgálatára, az elterjedési mintázatok megváltozásának elemzésére, valamint ismeretlen faunájú területek várható fajainak nagy pontosságú előrejelzésére, akár előre felállított klíma- vagy környezeti scenáriók keretében is.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. A szövőtegzések (*Hydropsychidae*) családjának fejlődéstörténete és jellegzetes elterjedési mintázatainak kialakulása

Világszerte előforduló, több mint 16000 jelenleg ismert képviselőjével a tegzések rendje (*Trichoptera*) a hetedik legnagyobb fajszerű rovarrend (Adler & Footitt, 2017); a tegzésfajok száma magasabb, mint az összes többi, döntően vízi életmódú rovarrend, a kérészek (*Ephemeroptera*, ~3500 faj), szitakötők (*Odonata*, ~6000 faj), álkérészek (*Plecoptera*, ~3600 faj) és vízfátyolkák (*Megaloptera*, ~350 faj) fajainak száma együttvéve (Morse, 2017). A recens tegzésfajokat 2 alrend (*Annulipalpia* és *Integrilpalpia*) 51 családjának több, mint 600 nemébe sorolják, ezek mellett 700-nál is több kihalt fajuk is ismeretes.

A tegzések rendjébe tartozó családokat a lárvák és az imágók morfológiai bélyegei és viselkedési mintázataik alapján klasszikusan 3 alrendbe sorolták (Wiggins, 2004).

- (1) Az *Annulipalpia* alrendbe tartozó fajok túlnyomórészt folyóvizekben vagy állóvizek parti zónájában előforduló lárvái selyemből készítenek maguknak menedéket és fogóhálót, mely utóbbival a táplálékul szolgáló, vízben lebegő szervesanyag-részecskéket, bevonat-töredékeket és apró állatkákat szűrik ki.
- (2) Az *Integrilpalpia* alrend tagjainak lárvái hordozható, jellemzően csőforma tegezt építenek maguk köré, mely elősegíti a testük körüli vízáramlást, ekként a gázcserét is, és megvédi őket a ragadozóktól. Táplálékuk jellemzően bomló növényi anyagokból, algákból, gombákból és élő növényi szövetekből áll, egyesek ragadozók. Élőhelyeiket tekintve álló- és folyóvizekben egyaránt előfordulnak.
- (3) A „*Spicilpalpia*” alrendbe tartozó, zárt bábkokont készítő, ragadozó vagy legelésző életmódot folytató lárvák egy része szabadon élő – ezek az elsodródás elkerülése érdekében selyemszálakkal rögzítik magukat az aljzathoz –, mások viszont nyereg vagy erszény formájú tegezben élnek. Képviselőik jellemzően folyóvíziek, de a *Hydroptilidae* család tagjai állóvizekben is nagy számban előfordulhatnak. Ez utóbbi alrend tagjaira egyaránt jellemző az is, hogy bebábozódáskor egy zárt, merevebb anyagú, féligáteresztő falú, a menedéktől elkülönülő bábkokont hoznak létre, míg a másik két alrend lárvái

egy kevésbé kompakt, permeábilis, a menedékkal egybeszótt selyemgubóban bábozódnak be.

Míg az Annulipalpia és Integripalpia alrendek jól elkülönülő, monofiletikus csoportokat alkotnak, addig a „Spicipalpia” alrend helyzete kevésbé egyértelmű. Egyes szerzők a korábban ebbe az alrendbe sorolt családokat az „Integripalpia alrend bazális helyzetű csoportjai”-ként kezelik (Kjer et al., 2016). (Alapi vagy bazális helyzetűnek vagy egyszerűen csak bazálisnak egy taxonómiai csoport azon tagjait nevezzük, amelyek korábban divergáltak a csoport többi alcsoportjánál.)

Fosszilis leletek és molekuláris filogenetikai vizsgálatok eredményei alapján a tegzesek rendjének megjelenését kb. 234 millió évvel ezelőttre, a középső–késő triász időszakra becsülik (Malm et al., 2013). A monofiletikus Annulipalpia és Integripalpia alrendek már a jura korban, kb. 203 millió évvel ezelőtt váltak el egymástól, a szövőtegzesek (Hydropsychidae) család első képviselői pedig – az Annulipalpia alrend legősibb csoportjaként – kb. 177 millió évvel ezelőtt jelenhettek meg (Malm et al., 2013).

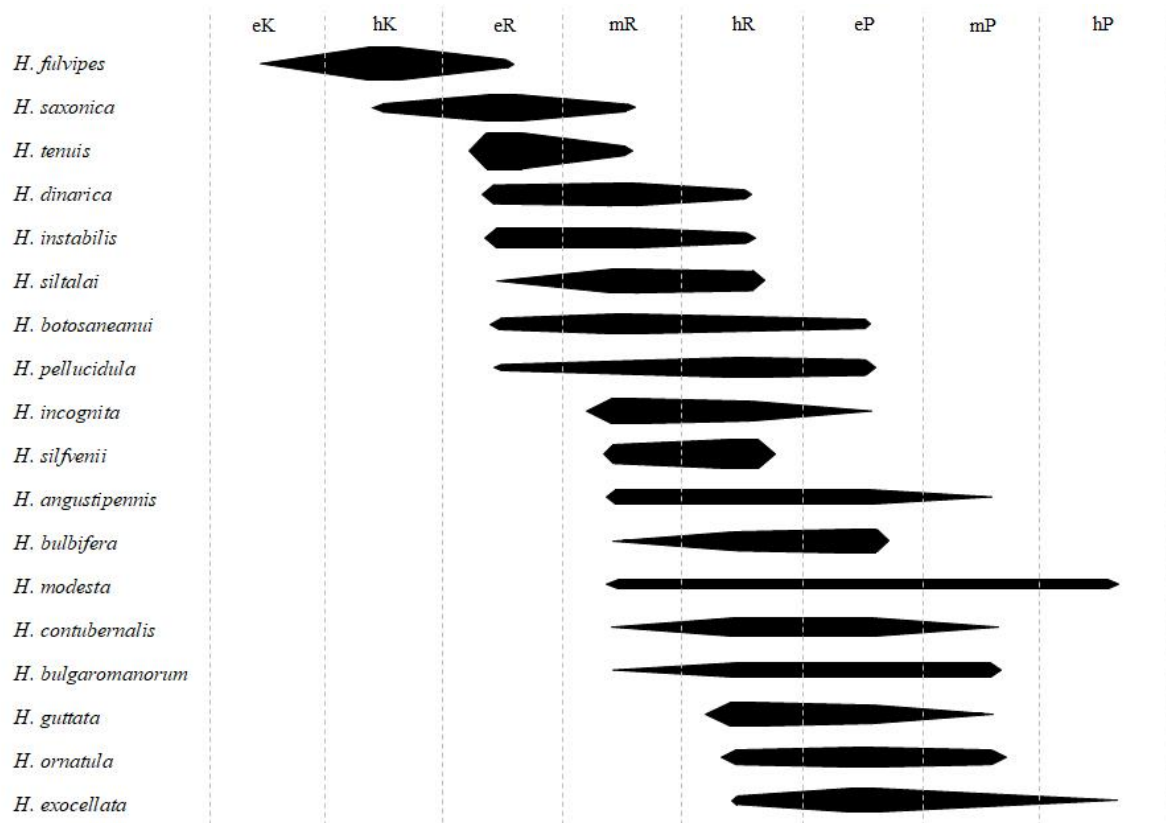
Az Annulipalpia alrend recens képviselőinek közös tulajdonsága, hogy lárváik az általuk előállított selyemszövedék, illetve emellett gyakran növényi elemek vagy ásványi szemcsék felhasználásával helyhez kötött, rögzített rejtekhelyeket készítenek. Ezeket leginkább a folyóvizekben, patakokban vagy nagyobb tavak hullámjárta, partközeli részein található kövekre, fatörmelékre, vízi növényekre, szárazföldi növények vízbe lógó részeire vagy más, többé-kevésbé stabil aljzatra rögzítik. A Hydropsychidae család fajainak rögzített lakhelyei jellemzően egy rejtekhelyből és egy, a rejtekhely felvízi bejárata mellett kialakított, viszonylag lapos, jellegzetes felépítésű szűrőhálóból állnak, mely a lárvák passzív szűrőgető táplálkozásának elsődleges eszköze. Ezeknek a rejtekhelyeknek a legfontosabb szerepe – akár csak a más tegzescsaládoknál megjelenő hordozható tegzeké – a ragadozókkal szembeni fizikai védelem és a lehetséges préda előli rejtőzködés, valamint az oxigénnel telített víz testhez történő elvezetése, általában a test elülső végétől a hátsó irányába, amit a lárva testének hullámzó/kavaró mozgásával is segíthet (Wiggins, 1996).

Széles körben elfogadott tény, hogy a rovarok rendje az evolúció során szárazföldi körülmények között alakult ki, és hogy a vízi életmód, illetve egyes fejlődési stádiumaik vízhez kötött vagy teljesen vízi volta esetükben másodlagos, apomorf jelleg. Minthogy a szárazföldi és vízi élőhelyek közti átmenet a forrástájékokon és a folyóvizek felső szakaszain a legkifejezettebb, kézenfekvő, hogy a vízi vagy vízhez kötött életformák

ezen a területeken alakultak ki és onnan terjedtek el folyásirányban (Vannote et al., 1980). A folyamatot az a körülmény is segíthette, hogy a vízi ökoszisztémák oldott oxigén telítettsége is ezeken a szakaszokon a legmagasabb (Resh & Solem, 1978).

Ennek az elterjedési folyamatnak kiváló példáját, egyszersmind bizonyítékát adja a Hydropsychidae tegzecs család névadó nemzetsége, a *Hydropsyche* génusz képviselőinek, közelebről is azok lárváinak elterjedési mintázata.

Szövőtegzes lárvák a folyóvízi rendszerek szinte teljes hosszán világszerte előfordulnak, az egyes fajok hosszirányú elterjedése pedig jellemzően a vízfolyások egy-egy adott, különböző kiterjedésű szakaszára korlátozódik (1. ábra), ez a zonáció pedig az esetek többségében olyannyira kifejezett, hogy a folyóvízi rendszerek – az uralkodó halfajokhoz hasonlóan – a bennük élő, karakterisztikus szövőtegzes-fajok, illetve fajegyüttesek alapján is szinttájakra oszthatók (Higler & Tolkamp, 1983; Statzner & Dolédec, 2011).



1. ábra. A közép-európai *Hydropsyche*-fajok szekvenciális elterjedése a főbb folyóvízi szinttájakon. (Forrás: Ficsór & Csabai, 2021)

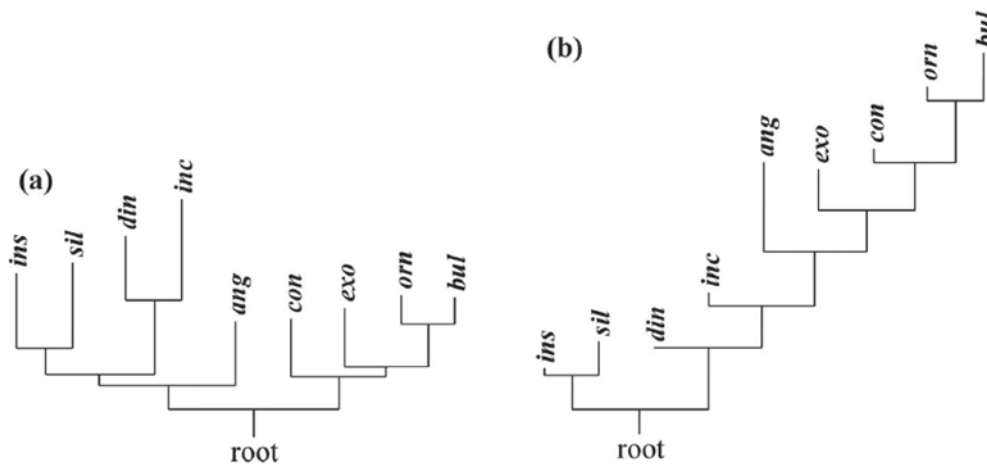
A sávok vastagsága az egyes fajok adott szakaszra vonatkozó preferenciájának mértékét jelölik. eK – eukrenon, hK – hipokrenon, eR – epirithron, mR – metarithron, hR – hiporithron, eP – epipotamon, mP – metapotamon, hP – hipopotamon

A fajok folyásirányú elterjedési szekvenciában betöltött pozíciója közvetlen kapcsolatba hozható a génusz – sőt, a Hydropsychidae család – filogenetikai viszonyaival, egyszersmind a tegzesek rendjének fentebb említett földtörténeti elterjedési folyamatainak lenyomatát is magán viseli.

A primitív (pleziomorf) morfológiai jellegeket viselő, filogenetikai szempontból korábban megjelenő fajok (és nemek) többnyire alacsony hőmérsékletű, nagyobb szemcseméretű mederanyaggal rendelkező, gyorsfolyású hegy- és dombvidéki patakokban élnek, míg „leszármazottaik” magasabb hőmérséklethez, alacsonyabb áramlási sebességekhez és kisebb szemcseméretű mederanyaghoz alkalmazkodtak. Utóbbiak lárváinak közös jellemzője a kisebb testméret és a kisebb lyukbőségű fogóháló, míg előbbieket jellemzően nagyobbak, hálójuk lyukbősége pedig – ahogyan az azt felépítő szálak keresztmetszete is – szintén nagyobb (Alstad, 1982).

További vizsgálatok (pl. Bales & Badcock, 1987; Howell & Voshell, 1982; Roux et al. 1992) kimutatták, hogy a fenti morfológiai tulajdonságokon kívül a fajok egyes élettani jellemzői – mint pl. a teljes metabolikus aktivitási tartományuk (total amplitude of metabolism – TAM) – vagy az életterükként szolgáló víztér szabályos szerkezetű fogóháló építéshez szükséges áramlási sebessége hasonlóképpen kapcsolatba hozható elterjedési mintázatukkal, illetve leszármazási kapcsolataikkal. Statzner és Dolédec (2011) a Loire vízrendszerében előforduló szövőtegzeslárvák esetében egyértelműen párhuzamba állítja a fajok hosszirányú elterjedési szekvenciáját és az említett morfológiai, valamint élettani jellemzők különbözőségének mértékét, mely utóbbi minél nagyobb, annál távolabb kerülnek a kérdéses fajok elterjedési szakaszai is egymástól. Figyelembe véve, hogy az ősi bennetiek tekintett jellegek a forrástájéki kisvizek fajaira jellemzők, igazoltnak látszik a fajok folyásirányban végbement, „downstream” evolúciója (2.ábra b).

Némiképp árnyalja a képet, hogy a citokróm-oxidáz I gén (COI) molekuláris genetikai vizsgálatai alapján a Loire recens szövőtegzes-fajainak közös őse a leginkább a középső szakaszokra vagy kisebb vízfolyásokra jellemző, kimondottan széles tűrőképességű *Hydropsyche angustipennis* (Curtis, 1834) fajhoz állhatott legközelebb (2. ábra a), a magasabb térszínekre jellemző hegyvidéki fajok pedig (molekuláris genetikai szempontból legalábbis) éppolyan távol esnek e közös őstől, mint a síkvidéki nagy folyók jellegzetes fajai (Statzner et al., 2010).



2. ábra. A Loire vízgyűjtőjén található szövőteges fajok (a) molekuláris genetikai vizsgálatok és (b) morfológiai jellegkülönbségek alapján felállított filogenetikai törzsfája.

(Forrás: Statzner & Dolédec, 2011)

(ins – *H. instabilis*, sil – *H. siltalai*, din – *H. dinarica*, inc – *H. incognita*, ang – *H. angustipennis*, con – *H. contubernalis*, exo – *H. exocellata*, orn – *H. ornatula*, bul – *H. bulgaromanorum*)

Akármelyik magyarázat is helytálló, a szövőteges-lárvák longitudinális zonációja, illetve a fajok szekvenciában elfoglalt sorrendje rendkívül hasonló a közép-európai és a szomszédos faunaterületeken egyaránt (Edington & Hildrew, 1995; Higler & Tolcamp, 1983, Statzner & Dolédec, 2011).

2.2. Közép-Európa, Magyarország és a vizsgált terület szövőteges-faunája

A Közép-Európában előforduló 18 recens *Hydropsyche* faj (Graf et al., 2008; Neu & Tobias, 2004; Waringer & Graf, 2011) elterjedése is a fentebb bemutatott hosszirányú zonális mintázatot követi, amely mindemellett a génusz fajainak fajcsoportokba történő besorolásában is tetten érhető (Pitsch, 1993, Malicky, 1977). A *H. instabilis*-csoport fajai [*H. instabilis* (Curtis, 1834), *H. siltalai* Döhler, 1963, *H. tenuis* Navás, 1932, *H. saxonica* McLachlan, 1884 és *H. fulvipes* (Curtis, 1834)] leginkább a forrásközeli részeken, valamint a hegy- és dombvidéki kis és közepes méretű patakokban (krenális régió és a rhitrális régió felső része), míg a *H. pellucidula*-csoportba sorolt fajok [*H. pellucidula* (Curtis, 1834), *H. incognita* Pitsch, 1993, *H. dinarica* Marinkovich-Gospodnetic, 1979 és *H. botosaneanui* Marinkovich-Gospodnetic, 1966) a középső patak- és folyószakaszokon (rhitrális régió) fordulnak elő. A *H. guttata*-csoport tagjai (*H. guttata* Pictet, 1834, *H. bulgaromanorum* Malicky, 1977, *H. ornatula* McLachlan, 1878, *H. contubernalis* McLachlan, 1865, *H. modesta* Navás, 1925, *H. exocellata* Dufour, 1841 és *H. bulbifera* McLachlan, 1878] a

rhitrális zóna alsó szakaszainak közepes és nagyobb méretű folyóvízeiben, illetve a nagyméretű folyamokban (potamális régió) találhatók meg. Az önálló csoportot alkotó *H. silfvenii* Ulmer, 1906 lárvái főleg a folyóvízi rendszerek alacsonyabb hőmérsékletű, kavicsos aljzatú, középső szakaszain élnek (Coppa, 2015). Egyes tág ökológiai tűrőképességű fajok (mint pl. a *H. angustipennis*) elterjedése kevésbé korlátozott, így a környezeti körülményektől függően több régióban is előfordulhatnak (F1. táblázat).

A *Hydropsyche* génusz 14 hazai képviselőjének (Nógrádi & Uherkovich, 2002) országon belüli elterjedése is többé-kevésbé a fenti szabályok szerint alakul:

- a magasabb térszínekre jellemző *H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. instabilis* és *H. siltalai* leginkább hegyvidékeiről (pl. Zemplén, Bükk, Mátra, Börzsöny, Pilis, Bakony, Mecsek, Kőszegi-hegység) ismert;
- a *H. pellucidula* és a *H. incognita* fajok a nagyobb folyók felsőbb, kevésbé szennyezett szakaszain fordulnak elő, jellemzően országszerte;
- a *H. bulgaromanorum*, a *H. ornatula*, a *H. contubernalis* és a *H. exocellata* lárvái a nagyobb folyók (Duna, Tisza, Körösök) középső és alsó szakaszainak karakterisztikus fajai, némelyikük pedig az ezekre a szakaszokra inkább jellemző, antropogén eredetű vízszennyezést is jól tűri.
- Sajátos helyzetű a *H. angustipennis*, a *H. modesta*, a *H. bulbifera* és a *H. guttata* fajok elterjedése. Az előbbi három faj a legszélesebb tűrőképességgel rendelkezik, így országszerte sok helyen (a *H. angustipennis* és a *H. bulbifera* kisebb, a *H. modesta* inkább nagyobb folyókban) fordulnak elő, ahol a kevésbé toleráns fajok számára már nem megfelelőek az élőhelyi körülmények. A *H. guttata* adult példányait pedig – bár Európa szerte nagyobb folyókhoz köthető – a Mecsekben, Kőszegen és Szőcén fogták még az 1980-as években, azóta nem került elő, nagy valószínűséggel eltűnt hazánk területéről.

2.3. A környezet és a szövőtegzés-lárvák longitudinális zonációjának kapcsolata

Az ökológiai fülke, vagy *niche* egy olyan többdimenziós tér, melynek tengelyeit különböző környezeti tényezők alkotják, s amelyen belül egy adott faj populációi, egyedei fennmaradni képesek (Chase & Leibold, 2003; Hutchinson, 1978; Leibold, 1995; MacArthur & Levins, 1967). A niche ezen hipotetikus tengelyeinek megismerése,

feltérképezése és tanulmányozása, s ezzel együtt a fajok elterjedését befolyásoló környezeti paraméterek meghatározása alapvető eleme az ökológiai kutatásoknak. E konkrétan leírható és mennyiségekkel jellemezhető paraméterek aktuális értékei, lokális különbségei és hosszú távú változásai közvetlen hatással vannak az egyes fajok jelenlétére vagy hiányára, és sok esetben új fajok kialakulásának (speciáció) kulcsfaktorai is lehetnek (Hughes et al., 2009; Mayr, 1947).

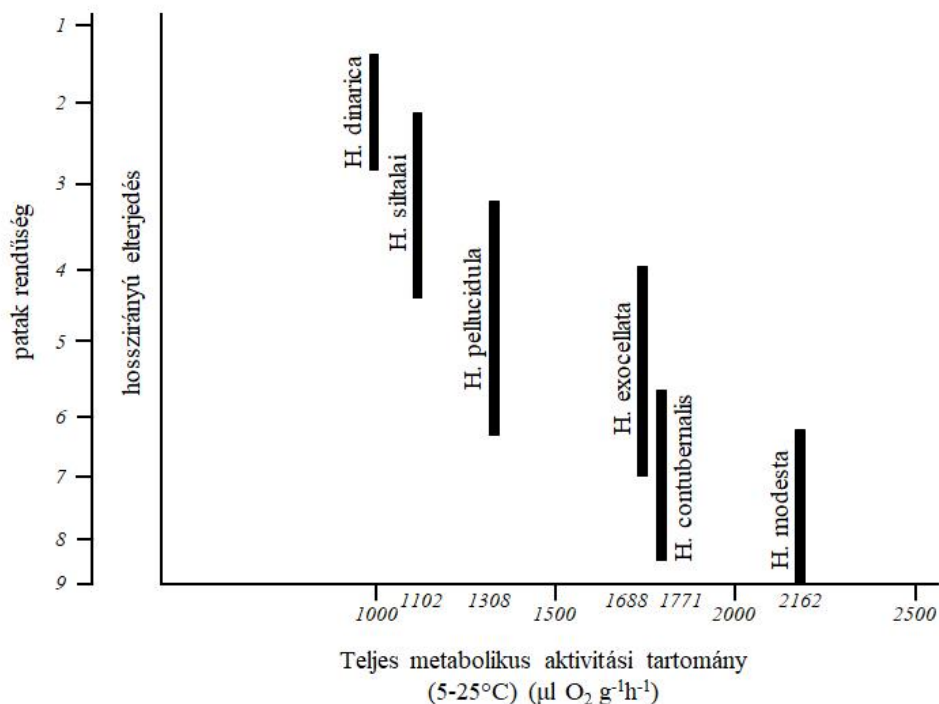
A fenti folyamatok különleges jelentőségű színterei a folyóvízi ökoszisztémák, ahol a víz egyirányú áramlása számos abiotikus és biotikus környezeti tényező gradiensszerű, folytonos eloszlást mutató változását hozza létre a forrástól a torkolat irányába. Ezek a környezeti gradiensek számos folyóvízi élőlénycsoport – pl. halak, makroszkopikus vízi gerinctelenek – fajainak esetében jellegzetes zonációs elterjedési mintázatot alakítanak ki (Allan, 1995; Gordon et al., 1992; Hynes, 1970; Illies, 1961; Statzner & Dolédec 2011; Vannote et al., 1980). A gradiensszerű környezeti tényezők mellett a szövőtegzés-lárvák elterjedését tekintve fontos szerep jut egyes, vízminőség szempontjából érintett tényezőnek, valamint számos biotikus faktornak is.

2.3.1. Az elterjedést befolyásoló abiotikus környezeti tényezők

2.3.1.1. Hőmérséklet, áramlási sebesség és más környezeti gradiensek

A legtöbb szövőtegzés-faj lárvájának anyagcseréje kisebb vagy nagyobb mértékben hőmérsékletfüggő, ezért a vízfolyások éves átlaghőmérséklete – amely a forrástól a torkolatig jellemzően fokozatosan növekszik – alapvetően befolyásolja az egyes fajok hosszirányú elterjedését (Statzner & Dolédec, 2011). Bár a természetes vizekben jelentkező hőmérsékletkülönbségek ritkán jelentenek letális mértékű elterjedési gátat, a fajok metabolikus ill. légzési aktivitása és a vízhőmérséklet közötti összefüggés nyilvánvaló, és jelentős fajonkénti különbségeket mutat (Bales & Badcock, 1987; Edington & Hildrew, 1973; Howell & Voshell, 1982). Hildrew és Edington (1979) eredményei szerint az Usk folyóban szekvenciális hosszirányú elterjedési zónákkal rendelkező *Diplectrona felix*, *Hydropsyche instabilis* és *H. pellucidula* lárvák légzésének fokozódása annál magasabb hőmérsékleti értékeknél figyelhető meg, illetve a magasabb hőmérséklettel szembeni toleranciájuk is annál kifejezettebb, minél nagyobb az adott faj által jellemzően benépesített patak- vagy folyószakasz forrástól mért távolsága.

A Rhône folyó és befolyóinak szövőteges-faunáján végzett vizsgálatok hasonló eredményeként állapították meg Roux és munkatársai (1992) az ott egymást hosszirányban követő *H. dinarica*, *H. siltalai*, *H. pellucidula*, *H. contubernalis* és *H. modesta* esetében, hogy az 5°C és 25°C között mérhető átlagos oxigénfogyasztást tükröző teljes metabolikus aktivitási tartomány egy olyan fajra jellemző tulajdonság, amely alapján meghatározható az egyes fajok pozíciója a hosszirányú szekvenciában (3. ábra) (Guinand et al., 1994).



3. ábra. Hat Hydropsyche-faj hosszirányú és részben átfedő elterjedési sorrendje a Rhône folyóban és befolyóiban, valamint teljes metabolikus aktivitási tartományaik értéke 5°C és 15°C között.
(Forrás: Guinand és munkatársai (1994) nyomán)

Az áramlási sebesség elterjedési mintázatra gyakorolt hatásának vizsgálatára számos tanulmány született több földrajzi ökorégióban is. Bizonyított, hogy az adott áramlási viszonyok közötti megtelepedés lehetőségét a fajok metabolikus és légzési aktivitása, valamint hálóépítési tevékenységük sikeressége határozza meg leginkább (Hildrew & Edington, 1979). Tachet és munkatársai (1992) szerint a fajok hosszirányú elterjedési szakaszainak alvízi irányú expanziója annak függvénye, hogy az adott faj képes-e elkészíteni fogóhálóját csökkenő áramlási sebességek mellett is. Általános jelenség, hogy a felsőbb szakaszokon élő, hegy- és dombvidéki fajok (pl. a *H. instabilis*, a *H. siltalai* vagy a *H. angustipennis*) hálókészítési aktivitása az áramlási sebességgel párhuzamosan nő,

ugyanakkor egy maximális aktivitási érték elérése után csökkenő tendenciát, és összességében kevésbé kifejezett áramlási preferenciát mutat a középső szakaszokon, illetve a potamális régiókban előforduló fajok (pl. a *H. pellucidula*, a *H. contubernalis* és a *H. modesta*) esetében (Becker, 1987; Edington, 1965; Edington, 1968; Philipson, 1954; Tachet et al., 1992). Habár ezek a preferenciális különbségek nem minden esetben szignifikánsak, lehetővé teszik egyrészt, hogy az áramlási sebességekkel szemben tágabb tűrőképességű, alsóbb folyószakaszokra jellemző fajok megjelenjenek a középső folyószakaszok alacsony áramlási sebességű, medenceszerű részein (Boon, 1978), másrészt, hogy az együtt élő, eltérő preferenciájú fajok feloszthassák maguk között a közös szakaszokon rendelkezésre álló élőhelyeket áramlási sebességük alapján (Hildrew & Edington, 1979).

A víz oldott oxigéntartalma – bár mennyisége és hatásai szorosan összefüggenek az áramlási viszonyokkal – szintén alapvető befolyással bír a szövőtegzés-lárvák elterjedésére, viselkedésükre gyakorolt hatásán keresztül csak úgy, mint pusztán túlélésük szempontjából. Hosszú távú kísérletek során kimutatták, hogy a tágtűrűsű *H. contubernalis* egyedei mindössze 30%-os oxigéntelítettség mellett is képesek szabályos szemcséjű fogóhálókat készíteni és 50%-os telítettségénél is jól fejlődnek, míg a kevésbé toleráns *H. pellucidula* egyedei sokkal érzékenyebben reagálnak az oxigénhiányra, és már 85%-os telítettségénél sem képesek imágóvá fejlődni (Becker, 1987). Álló vízben, csökkenő oldott oxigénkoncentrációk mellett végzett laboratóriumi kísérletek során a gyors folyású vizekben előforduló *H. instabilis* egyedei magasabb koncentrációértékeknél váltak mozdulatlanná, mint az alacsony áramlási sebességű szakaszokon előforduló fajok, a különbség azonban sokkal kevésbé számottevő, ha a vizet áramoltatják, emellett a lárvák bizonyos mértékig potrohuk hullámzó mozgásával is képesek kompenzálni az oxigénhiányt (Philipson, 1954; Philipson & Moorhouse, 1974). Természetes körülmények között az oldott oxigén-koncentráció ritkán csökken letális értékek alá, mégis több faj – pl. a *H. incognita* (Pírvo et al., 2015), a *H. dinarica* és a *H. siltalai* (Roux et al., 1992) ill. a *H. angustipennis* (van der Geest, 2007; Vuori, 1995) – esetében bizonyították kiemelt fontosságú szerepét az elterjedést befolyásoló környezeti tényezők között.

A hőmérséklet és az áramlási sebesség mellett a víz sótartalma is meghatározó lehet a fajok előfordulását illetően, pontos szerepe azonban kevésbé ismert (Zinchenko & Golovatyuk, 2013). Piscart és munkatársai (2005) szerint a *H. contubernalis* és *H. pellucidula* fajok abundanciája növekvő sótartalom esetén csökken, ugyanakkor a *H.*

exocellata egyedei gyakoribbá válnak. Gallardo-Mayenco és munkatársai (1998), valamint Gallardo-Mayenco és Ruiz (2007) igazolták a sótartalom szerepét a *Hydropsyche*-fajok hosszirányú elterjedésére, hangsúlyozzák azonban, hogy ez a hatás sokkal inkább az együttesek összetételére, semmint konkrét fajok elterjedésére irányul. Hasonló eredményeket közöl Bäche és Coring (2011), akik a Werra és Weser folyókban élő szövőtegzések fajszámának és diverzitásának növekedéséről számolnak be az antropogén eredetű sóterhelés csökkenésével párhuzamosan. A különböző fém sók, a vezetőképesség és a különböző ionvegyületek szövőtegzés-lárvákra gyakorolt hatását Sala és munkatársai (2016), Bonada és munkatársai (2004), valamint Camargo (1991) is vizsgálták – eredményeik alapján a *H. instabilis* lárvái halofóboknak, míg a *H. exocellata* lárvái halotoleránsoknak bizonyultak.

A mederanyag szemcseméretének gradiensszerű csökkenése forrástól a torkolatig jól ismert jelenség (pl. Sternberg, 1875), mint ahogy nyilvánvaló az összefüggés a *Hydropsyche*-fajok szekvenciális zonációja és az általuk készített fogóháló szembősége között is: a felső szakaszok kisvízeiben élő fajok nagyobb szemekből álló, robusztusabb szálakból szőtt fogóhálót készítenek, mint alsó szakaszok nagy folyóiban élő társaik (Alstad, 1980, 1982; Fuller & Mackay, 1980; Fuller et al., 1983; Wallace, 1975; Wallace et al., 1977). Adódik a következtetés, hogy a mederanyag szemcsemérete és a fogóháló szembősége között közvetlen összefüggés állhat fenn, további vizsgálatok során azonban fény derült rá, hogy a fogóhálók szerkezete csak az eltérő fajcsoportokba tartozó fajok között mutat szignifikáns különbségeket, azonos fajcsoportba tartozó fajok között nem. Mindez feltehetőleg inkább a lárva élőhelyén fellelhető lebegő tápanyagok átlagos méretével van összefüggésben (Alstad, 1982), a fajok hosszirányú zonációjára pedig önmagában nincs hatással (Tachet et al., 1987).

2.3.1.2. A pH, a N- és P-formák, valamint egyéb fizikai-kémiai paraméterek szerepe

Kevés irodalmi adat áll rendelkezésre a pH és a *Hydropsyche*-fajok elterjedése közötti kapcsolatról. Pírvo és munkatársai (2015) szerint a felszíni vizek általuk vizsgált fizikai-kémiai jellemzői közül a pH befolyásolja leginkább a *H. incognita* romániai elterjedését, az ehhez hasonló eredmények hiánya azonban arra enged következtetni, hogy ez a paraméter leginkább csak szélsőséges körülmények között – pl. nyilvánvaló savas szennyeződés, bemosódás esetén megjelenő morfológiai elváltozások előidézésén keresztül

– van hatással az érzékenyebb szövőteges-fajok (pl. a *H. siltalai*) elterjedésére, míg a kevésbé érzékeny fajokét (pl. *H. angustipennis*) nem befolyásolja (Vuori, 1995). Hesthagen és munkatársai (2011) a *H. siltalai* Saudlandsvatn-tavi befolyókban megfigyelt újbóli megjelenését a víz kémiai minősége, jelesül is pH-ja jelentős javulásának tulajdonítják. Regerand és munkatársai (2002) kimutatták az alacsony pH toxikus hatását a *H. contubernalis* lipid metabolizmusára, rámutatnak azonban, hogy a pH már igen kis mértékű megváltozása is olyan biokémiai adaptációs mechanizmusok megjelenését eredményezi, amelyek nagyban növelik a faj tűrőképességét, s amelyek hatása csak a természetben igen ritkán megjelenő szélsőséges értékek (pl. pH = 4) mellett szorul vissza.

Több tanulmány is bizonyította a szerves tápanyagok (pl. N- és P-formák) feldúsulásának („szerves szennyezés”) kedvezőtlen, indirekt módon megjelenő hatását egyes vízi makrogerinctelen csoportokra, így a szövőtegesek lárváira is (Urbanič & Toman, 2007). Vuori (1995), Buczyńska (2013), valamint Pîrvu és munkatársai (2015) vizsgálatai szerint a N- és P-formák megemelkedett szintje az eutrofizációs folyamatok miatt megnövekvő szervesanyag-tartalom, csökkenő oldott-oxigénkoncentráció és szintén megnövekvő kémiai és biológiai oxigénigény hatásain keresztül – esetenként számottevően – befolyásolhatja a szövőteges-faunát. A *H. exocellata* magas nitrát-koncentráció esetén tapasztalható aktív migrációs reakcióját, egyúttal a szennyezőanyaggal szembeni viszonylag magas toleranciáját (48h LC50 = 592,3 mg/l) Camargo és munkatársai (2005) figyelték meg.

A nehézfémek a szövőteges-lárvák fejlődési és növekedési rendellenességeit okozhatják, hatással vannak termékenységükre, életképességükre és életciklusukra egyaránt (Tszydel et al., 2016). Előidézhetik a *H. exocellata* lárváiban egyes testrészek, szervek fluktuáló aszimmetriáját (Bonada et al., 2005), a *H. pellucidula*-lárvák anális papilláinak elváltozását (Vuori & Kukkonen, 1996), befolyásolhatják a *H. siltalai*, a *H. contubernalis* és a *H. angustipennis* lárváinak viselkedését (van der Geest et al., 1999; Vuori, 1994), vagy akár hálókészítési aktivitását is (Tessier et al., 2000). Mindezek ellenére elmondható, hogy a *Hydropsyche*-lárvák a nehézfém-szennyezéssel szemben kevésbé érzékeny szervezetek közé sorolhatók (Barata et al., 2005), s közülük is leginkább a *H. angustipennis* tűrőképessége emelkedik ki (Vuori, 1995). Megjegyzendő továbbá, hogy a nehézfémek által okozott káros hatások több más környezeti tényező (pl. a víz hőmérséklet, áramlási sebesség, pH stb.) komplex együttthatójának függvényében fejeződnek ki (Solà et al., 2004).

2.3.1.3. A szervesanyag-terhelés hatásai

Szervesanyag-terhelés alatt a szerves vegyületek (jellemzően a szuszpendált formában jelen lévő fehérjék, szénhidrátok, zsírok és nukleinsavak), illetve az ezek felületén élő mikroorganizmusok természetes vizekben történő feldúsulását és káros hatásait értjük. Számos kutatás igazolja, hogy a szervesanyag-terhelés – akár egyetlen mérőszámmal [biokémiai oxigénigény – BOI (European Commission, 2000)], akár a szervesanyag-terheléssel együtt, komplex formában [IPO (Leclercq & Maquet, 1987)] kifejezve – rendkívüli és alapvető hatással van a vízi makrogerinctelen együttesekre, így a szövőtegzés-lárvákra is, melyeket szervesanyag-terhelés szempontjából a legkiválóbb bioindikátorok között tartanak számon (Hellowell, 1986; Higler és Tolkamp, 1983).

A *Hydropsyche*-lárvák szervesanyag-terheléssel szembeni tűrőképességéről a szakirodalmi források (Dohet, 2002; Lechthaler & Stockinger, 2005; Pitsch, 1993; Waringer & Graf, 2011) alapján a következőket állapíthatjuk meg:

- a forráskörnyéki, illetve hegy- és dombvidéki kis patakokra jellemző *H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. tenuis* és *H. dinarica* a legérzékenyebbek, ezért ezen fajok hosszirányú elterjedése a leginkább korlátozott;
- nagyobb tűrőképességgel jellemezhető, de még mindig jelentős érzékenységet mutat a *H. incognita*, a *H. instabilis* és a *H. silfvenii*, melyek egyes területeken a rhytrális régió alsó szakaszain is előfordulhatnak;
- a túlnyomórészt rhytrális szakaszokon előforduló, kevésbé érzékeny fajok (*H. pellucidula*, *H. siltalai*) által benépesített szakaszok igen hosszúak lehetnek és jelentősen átfedhetnek a felsőbb és alsóbb szakaszokon előforduló fajokéval;
- a *H. bulbifera*, a *H. bulgaromanorum*, a *H. contubernalis*, a *H. modesta* és a *H. exocellata* lárvái (melyek közül az utóbbi négy a rhytrális zóna alsó részére, illetve a potamális zónára jellemző) a legkevésbé érzékenyek a szervesanyag-terhelésre;
- míg a *H. angustipennis* extrém magas tűrőképességgel rendelkezik, így erősen szennyezett vizekben is képes megélni, ahol emiatt a szövőtegzések egyedüli képviselőjévé válik.

Ha a legfontosabb környezeti tényezők (éves átlaghőmérséklet, áramlási viszonyok, rendelkezésre álló mikrohabitat-típusok) megfelelőek számukra, a kevésbé érzékeny fajok megjelenhetnek, sőt dominánssá is válhatnak azokon az elterjedési szakaszaikhoz közeli élőhelyeken, amelyek a megnövekedett szerves terhelés okán alkalmatlanná válnak az adott helyen egyébként várható érzékenyebb fajok számára (Higler & Tolkmop, 1983; Stuijzand et al., 1999; Vuori, 1995). Ugyanezen fajok mellett javuló körülmények esetén elsőként jelennek meg azokon a szakaszokon, ahonnan a gyenge vízminőség miatt a szövőtegzés-lárvák korábban hiányoztak (Engels et al., 1996).

2.3.2 Biotikus interakciók, fajspecifikus jellemzők

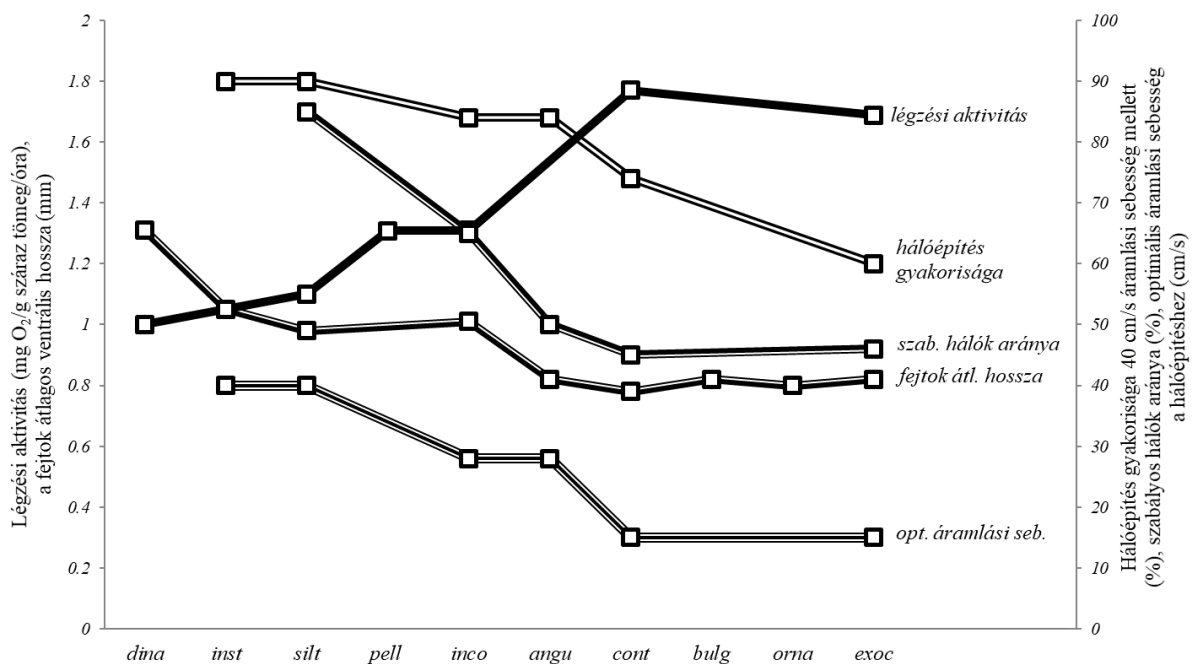
2.3.2.1. Koegzisztencia-viszonyok

A fajspecifikus tulajdonságok, kiváltképp a légzési és metabolikus aktivitás, az áramláspreferencia, a hálók felépítése, a hálókészítési szokások vagy akár a fejtök mérete meghatározzák egy adott faj alapvető helyét a hosszirányú elterjedési szekvenciában és befolyásolják más fajokkal való együttélési lehetőségeit is. Több ezek közül ráadásul szorosan összefügg a *Hydropsyche* génusz törzsfejlődésével: a fajok légzési és metabolikus aktivitásának a forrástól a torkolatig megfigyelhető növekedése (3. ábra), a megfelelő hálók elkészítéséhez szükséges áramlási sebességnek, a fogóháló szembőségének, valamint a lárvák méretének hasonló irányú csökkenése (4. ábra) mind a folyóvizekre jellemző, folyásirány által vezérelt filogenetikai fejlődési útvonalat tükrözik (Statzner és Dolédec, 2011; Statzner et al., 2010).

Amellett, hogy a magasabb térszínekre jellemző, pataklakó, hegyvidéki fajok nagyon ritkán (leginkább elsodródás miatt) jelennek meg alsóbb szakaszokon, a nagyobb folyóvizek fajtái pedig soha nem fordulnak elő a felsőbb szakaszokon, a kisebb vízfolyásokban általában kettő, ritkán három, a nagyobbakban több, akár hét faj együttes előfordulásával is számolhatunk (Bournaud et al., 1982).

Számos kutatás foglalkozott már a hasonló ökológiai igényű *Hydropsyche*-fajok együttes előfordulását lehetővé tevő körülményeknek, valamint a fajok együttélést elősegítő stratégiáinak tisztázásával (pl. Hildrew, 1978), melyek közül több, különböző ökorégiót érintő vizsgálat is rámutat a mikrohabitat-szelekció fontosságára (pl. Cudney & Wallace, 1980; Edington et al., 1984). A *H. siltalai* és a *H. pellucidula* lárvái az általuk közösen benépesített folyószakaszokat jelentős részben eltérő áramlási preferenciáik,

valamint egyes habitattípusok benépesítésének időbeli eltérései mentén osztják fel. A *H. siltalai* egyedei a gyorsfolyású részeket kedvelik inkább, az aljzatot alkotó szubsztrátum kisebb térközeit pedig túlnyomórészt tavasszal és nyár elején foglalják el. Ezzel szemben a *H. pellucidula* lárvái a gázló- és medence jellegű részeken egyaránt megtalálhatók, a kisebb méretű térközökben pedig leginkább ősszel és az áttelelés során építenek maguknak menedéket. Utóbbi rögzítésére emellett nem csak résméreteiben, hanem összetételében is eltérő szubsztrátumot választanak: a *H. siltalai* lárvái nagy számban fordulnak elő a nagyobb köveket borító mohapárnákban, míg a *H. pellucidula* egyedei ezt a szubsztráttípust kerülik (Hildrew & Edington, 1979).



4. ábra. A fajok longitudinális szekvenciában elfoglalt helyével kapcsolatba hozható jellegek. (Guinand és munkatársai (1994) ill. Statzner és munkatársai (2011) adatainak felhasználásával) Az 5-25°C között mért légzési aktivitás – más néven teljes metabolikus aktivitási tartomány (TAM) – folyásirányban növekszik, míg a hálóépítés gyakorisága, a 40 cm/s áramlási sebességnél épített szabályos hálók aránya, a szadályos hálók készítéséhez szükséges optimális áramlási sebesség és a fejtök átlagos ventrális hossza csökken. A szomszédos pontokat a tendenciák szemléltetése érdekében kötöttük össze. (*dina* – *H. dinarica*, *inst* – *H. instabilis*, *silt* – *H. siltalai*, *pell* – *H. pellucidula*, *inco* – *H. incognita*, *angu* – *H. angustipennis*, *cont* – *H. contubernalis*, *bulg* – *H. bulgaromanorum*, *orna* – *H. ornatula*, *exoc* – *H. exocellata*)

A menedékkészítésre alkalmas helyek térbeli eloszlása szintén elősegítheti a fajok együttlélését. Dolédec és Tachet (1989) megfigyelései szerint a lassú áramlási viszonyokhoz alkalmazkodó *H. exocellata* lárvái a nagyobb folyók csendesebb, partközeli részein is képesek megélni, míg a szintén a Hydropschidae családba tartozó

Cheumatopsyche lepida (Pictet, 1834) egyedei ugyanazokon a szakaszokon a sebesebb részeket foglalják el. A nagy folyókra és folyamokra jellemző, esetenként együtt is előforduló *H. contubernalis* és *H. bulgaromanorum* esetében is megfigyelték az eltérő mikrohabitat-preferenciát: az előbbi faj lárvái vízi növényeken, a part menti fák alámerült részein vagy köves aljzaton egyaránt megtalálhatók, míg az utóbbi fajé szinte csak köves aljzaton fordul elő (Czachorowski & Serafin, 2004).

2.3.2.2. Hálókészítési sajátosságok, életciklus

A *Hydropsyche*-fajok fogóhálóinak szerkezetében mutatkozó különbségek, illetve ebből adódóan az azok által kiszűrt táplálékreszcsek méretében mutatkozó eltérések szintén fontosak mind a fajok hosszirányú zonációja, mind pedig az együtt előforduló fajok koegzisztenciája tekintetében. A fogóháló szerkezetét tekintve szignifikáns különbségek figyelhetők meg egyrészt a felsőbb szakaszok kis patakjaira jellemző, valamint az alsó szakaszok nagy folyóvizeire jellemző fajok között (előbbieket vastagabb szálakból álló, nagyobb méretű és szembőségű fogóhálót készítenek, utóbbiaké kisebb méretű, finomabb szálakból áll és szembősége is kisebb), másrészt ugyanazon faj különböző lárvastádiumai között (a stádiumok előrehaladtával mind a hálók mérete, mind pedig szembőségük növekszik), harmadrészt pedig a Hydropsychidae család különböző nemei között, mely utóbbi egyértelműen elősegíti a táplálékforrások szemcseméret szerinti felosztását (Alstad, 1982; Malas & Wallace, 1977; Wallace, 1975; Wallace et al., 1977). Mindemellett az együtt élő (jellemzően azonos fajcsoportba tartozó) fajok hálói felépítésüket tekintve nagyon hasonlóak, fajok közötti eltérés pedig e tekintetben csak akkor tapasztalható, ha az adott helyen a fajok eltérő ütemű életciklusa miatt különböző stádiumú lárvák egy időben fordulnak elő, ahogyan ezt Hildrew és Edington (1979) a walesi Usk folyóban a *H. pellucidula* és a *H. siltalai* esetében megfigyelték.

A *Hydropsyche* génusz fajainak életciklusa a környezeti tényezőkhez való alkalmazkodást tükrözi, és fajok belüli eltéréseket is mutathat a különböző tengerszint feletti magasságokon vagy a földrajzi elhelyezkedés miatt kialakuló hőmérsékletkülönbségek függvényében (Dolédec & Tachet, 1989). Több fajról (pl. *H. instabilis*, *H. pellucidula*, *H. siltalai*, *H. contubernalis*) ismert, hogy különbségek figyelhetők meg fejlődési ütemükben, rajzási idejükben és áttelelő lárvastádiumaikban is, nemcsak eltérő élőhelyeken, hanem akár egyazon folyórendszeren belül is (Andersen &

Klubnes, 1983; Hildrew, 1978; Sieglstetter et al., 1997). Ezek a különbségek, akárcsak az évente kifejlődő generációk számának változó volta (Tachet & Bournaud, 1981) izolációs mechanizmusokként működnek, lehetővé téve az együttes előfordulású fajok lárváinak, hogy a lárvastádiumonként eltérő hálószerkezet és táplálkozási szokások folyamánként a tápanyagszegény (pl. áttelelési) időszakokban is fennmaradhassanak, a tápanyagért folyó versengés ugyanis jellegeltolódáshoz (character displacement) vagy rendellenes fejlődéshez vezethet. Mindkét jelenséget megfigyelték a *H. silatalai* lárváin, ha azok a *H. pellucidula* egyedével együtt fordultak elő (Andersen & Klubnes, 1983; Czachorowski, 1989).

Életmódjukat tekintve a *Hydropsyche*-lárvák alapvetően mindenevők, de évszaktól, illetve lárvastádiumtól függően eltérő hangsúlyt fektethetnek az aktív ragadozó, a legelésző vagy a szűrőgető táplálkozásra (Burton & McRae, 1972; Fuller & Mackay, 1980). Hálókészítési aktivitásuk több környezeti tényező együttes hatásának függvényében változik, leginkább a víz hőmérséklete és áramlási sebessége befolyásolja, és vannak olyan időszakok is – pl. késő ősszel és a tél folyamán – amikor a lárvák egyáltalán nem készítenek hálót (Poepperl, 2000; Xiang et al., 1984). A különböző táplálkozási stratégiák alkalmazása csökkentheti az interspecifikus versengés mértékét (Sieglstetter et al., 1997). A lárvák béltartalmának elemzése során kimutatták, hogy bár az egyes lárvastádiumok által fogyasztott táplálék összetétele különböző lehet, az azonos stádiumú lárvák táplálékspektruma hasonló (Hildrew & Edington, 1979), az egyes lárvastádiumok fogóhálójának szembőségében mutatkozó különbségek pedig sokkal inkább az táplálék eltérő típusával, semmint annak szemcseméret szerinti szelekciójával hozhatók összefüggésbe (Georgian & Wallace, 1981; Merritt & Wallace, 1981).

2.3.2.3. Interspecifikus kompetíció

Jól ismert a szövőtegez-lárvák territoriális viselkedése: adott esetben nemcsak más *Hydropsyche*-fajokkal szemben, hanem saját fajtársaikkal szemben is agresszívan lépnek fel (Schuhmacher, 1970; Tszedel & Blónska, 2022). Ilyen küzdelemre legtöbbször akkor kerül sor, ha a lárvák valamilyen külső hatás – pl. habitat-degradáció, áradás okozta elsodródás, vízszint-ingadozás, stb. – elveszítik menedékeiket, mely esetben az egyedek bármilyen más, megfelelő méretű menedéket elfoglalnak függetlenül attól, mely faj képviselője készítette azt, és hogy az adott rejtekhely foglalt-e már vagy sem; amennyiben

foglalt, az állatok “megküzdnek” az adott lakóhelyért (Jansson & Vuoristo, 1979). A küzdelmek során az utolsó stádiumú lárvák fejtokjának mérete határozza meg az adott faj fölényét mind a többi faj egyedei által épített menedékek elfoglalása, mind pedig saját menedékének sikeres védelme tekintetében, s ez a fölény annál nagyobb, minél nagyobb a fejtok (Pierrot, 1984). Laboratóriumi kísérletek eredményei igazolják, hogy a *H. angustipennis*, a *H. siltalai* és a *H. pellucidula* lárvái is előszeretettel harcolnak meg egy-egy menedékért behatolóként és annak tulajdonosaként egyaránt, a küzdő felek győzelmi esélyei pedig egyenes arányban nőnek testméretükkel (Jansson & Vuoristo, 1979). Az ilyen küzdelmek veszteseit többnyire az elsodródás veszélye fenyegeti (Schuhmacher, 1970), ily módon a testméretnek közvetett hatása lehet a lárvák diszperziójára (Statzner & Dolédec, 2011). Azt is megfigyelték, hogy számos *Hydropsyche*-faj képes hangadásra (cirpelés), ha menedékeiket behatolók, kiváltképp, ha saját fajtársaik fenyegetik. A cirpelés – mely mesterséges stimulusokkal is könnyen kiváltható és jelentősen növeli a menedékek megvédésének sikerét – annak eredménye, hogy a lárvák elülső combjaikat a fejtok alsó részén található redőkhöz dörzsölik (Jansson & Vuoristo, 1979). Mindezek ellenére valószínűtlen, hogy a hangadásnak vagy a menedékekért folyó harcnak számottevő szerepe lenne a területfelosztásban vagy az egyedsűrűség kialakításában, tekintettel arra, hogy természetes körülmények között a lárvák egymáshoz igen közel, akár közös falak létrehozásával építik meg menedékeiket, és a menedékek megépítésének kezdetén tapasztalható küzdelmek egy idő után megszűnnek (Jansson & Vuoristo, 1979). A saját menedékükben tartózkodó egyedek által keltett hangokra csak a közvetlen közelükben tartózkodó, közös falú menedékekkel rendelkező egyedek reagálnak, váltott ütemű, felelgetésre hasonló cirpelésük pedig akár órákon keresztül is folyhat anélkül, hogy küzdelemre kerülne sor (Jansson & Vuoristo, 1979).

2.4. A környezet és az elterjedési mintázat kapcsolatának modellezése

A fajok elterjedése és a környezeti változók közötti kapcsolatrendszer feltárása leggyakrabban elterjedési modellek (species distribution modellek – SDM-ek) létrehozásával történik (Franklin, 2010). Ezek segítségével egyaránt meghatározható a fajok jelenléte (vagy hiánya) és az adott változó között fennálló kapcsolat megléte, annak – a többi vizsgált változóhoz viszonyított – jelentősége, ahogyan az is, miként alakul a jelenlét/hiány valószínűsége a változó különböző értékeinek esetén. Kellően komplex,

körültekintően megválasztott változók alkalmazásával felállított modellek a jelenlét (vagy hiány) és az egyes változók közötti kapcsolatok ismeretében predikcióra lehetnek képesek egy-egy faj lehetséges megjelenését illetően korábban feltáratlan vagy el nem foglalt élőhelyeken. Ezen tulajdonságuk többek között a napjainkban szükségszerűen egyre intenzívebben kutatott klímaváltozás biodiverzitásra kifejtett várható hatásának megbízható előrejelzőivé teszi őket (Schuwirth et al., 2019).

Az elterjedési modellek megalkotásának egyre szélesebb körben elterjedt eszközei a gépi tanulási (machine learning – ML) algoritmusok, melyek a korábban alkalmazott, általában lineáris, leíró jellegű statisztikai módszerekhez és ordinációs technikákhoz (pl. Šmilauer & Lepš, 2014) képest jobban alkalmazhatóak az ökológiai kutatások során jellemzően létrejövő hiányos vagy egyenlőtlen eloszlású, viszont az információs technológia és a mérési, adatgyűjtési módszerek fejlődésének következtében egyre nagyobb méretű, többváltozós adatsorok elemzésére (Guisan et al., 2002; Knudby et al., 2010). Azon túl, hogy a ML-algoritmusok a vizsgált adathalmazban rejlő komplex, nem-lineáris összefüggések felismerésére is képesek, a klasszikus, parametrikus statisztikai elemzésekkel ellentétben nem, vagy csak igen rugalmas keretek között támasztanak feltételeket az elemezni kívánt adatok típusára, eloszlására, skálázására vonatkozóan (Olden et al. 2008). Az elterjedési adatok és a környezeti változók kapcsolatrendszerének feltérképezésén felül a gépi tanuláson alapuló módszerek a legtöbb esetben a vizsgált változók fontossági sorrendjének felállítására és a felismert összefüggéseken alapuló, nagy pontosságú előrejelzések (predikciók) létrehozására is használhatók (Elith et al., 2006; Olden et al., 2008; Valavi et al., 2021).

Az ökológiai kutatásokban alkalmazott ML-módszereknek az összefüggések felismerése, vagyis a „tanulás” szempontjából két alapvető típusát különböztethetjük meg:

- (1) A felügyelet nélküli tanulást alkalmazó ML-algoritmusok előre nem meghatározott csoportokat, kategóriákat hoznak létre az általuk felismert mintázatok alapján. Ilyenek pl. az ún. Hopfield hálózatok (Hopfield, 1982) vagy az önszervező térképek (self-organizing maps - SOM) (Kohonen, 2001).
- (2) A felügyelt tanulást alkalmazó ML-algoritmusok egy előre csoportosított, tanító adathalmazban (training dataset) keresik meg az összefüggéseket a lehetséges kimeneti csoportok ismeretében. Ezt követően a felismert összefüggéseket modellezve, korábban ismeretlen adatsorok csoportosítására

használhatók. Ilyenek pl. az ún. tartó vektor mechanizmusok (support vector machines – SVM) (Boser et al., 1992), a mesterséges neurális hálózatok (artificial neural networks – ANN) (Lek & Guégan, 2000), vagy az igen változatos, döntési fa alapú klasszifikációs és regressziós algoritmusok, pl. Random Forest – RF (Breiman, 2001), Bagged Adaptive Boosting – AdaBag (Freund & Schapire, 1997), Gradient Boosting Machine – GBM (Friedman, 2001).

A predikcióra képes ML-algoritmusok sajátossága, hogy az általuk adott előrejelzések alapján egyesíthetők, összevonhatók (ensemble modelling), tovább növelve a vizsgált adatokban rejlő összefüggések pontosabb felismerésének valószínűségét, és a felismert mintázatokon alapuló előrejelzések pontosságát (Rokach 2010; Wolpert, 1992).

Számtalan előnyük miatt a gépi tanulási módszerek egyre elterjedtebbé válnak a különböző ökoszisztémákat érintő kutatások során (Scowen et al., 2021), legyen szó akár édesvízi (Cha et al., 2021), akár tengeri (Rubbens et al., 2023), akár szárazföldi (Stupariu et al., 2022) élőlényközösségek, valamint az őket körülvevő környezet kapcsolatrendszerének megismeréséről.

3. CÉLKITŰZÉSEK

A meglehetősen egységes megjelenésű, bár elterjedési területenként más-más fajokat felvonultató szekvenciális zonáció, valamint a *Hydropsyche* génuszba tartozó fajok vízszennyezéssel, szervesanyag-terheléssel és más antropogén hatásokkal szembeni érzékenységének széles spektruma miatt a szövőtegzés-lárvák kiváló bioindikátorok, és egyben ideális modellszervezetek a környezeti faktorok és az elterjedési mintázatok kapcsolatának vizsgálatához. Bár a Hydropsychidae család tagjai gyakori szereplői az alkalmazott ökológiai kutatásoknak és a makroszkopikus vízi gerincteleneken alapuló ökológiai minősítési rendszereknek (Camargo, 1994; Stuijzand et al., 1999; Tsydel et al., 2015) a zonális elterjedésüket közvetlenül befolyásoló környezeti faktorok részletes feltárása, valamint azok hatásainak tisztázása és modellezése mindeztidáig nem valósult meg teljes körűen.

Kutatásaink során célul tűztük ki:

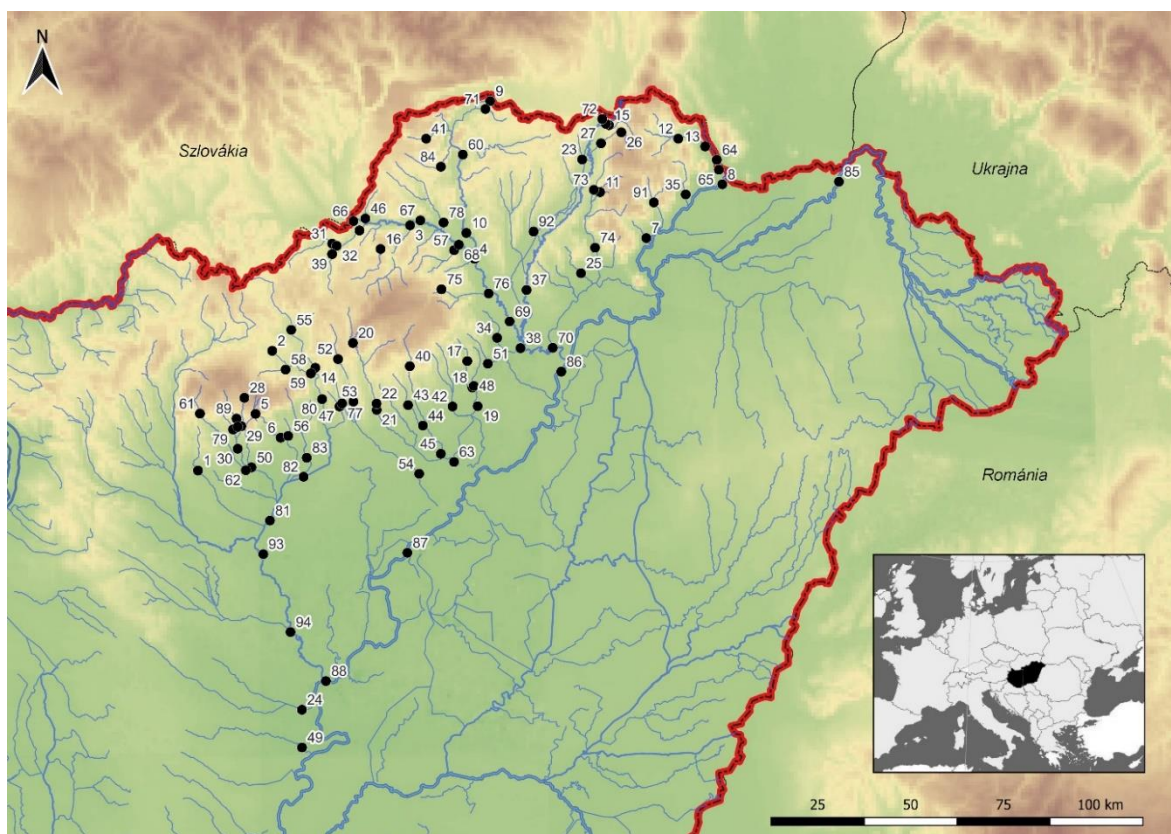
- (1) a vizsgált területen előforduló 10 különböző *Hydropsyche* faj lárváinak elterjedését befolyásoló legfontosabb fizikai-kémiai, élőhelytípusokhoz kapcsolódó, valamint területhasználattal összefüggő változók azonosítását,
- (2) a kiválasztott változók alapján a hasonló ökológiai preferenciával jellemezhető fajok csoportosítását (clustering), és
- (3) a kiválasztott változók, mint prediktorok alkalmazásával egy több ML-algoritmuson alapuló, összevont statisztikai modell megalkotását.

A fenti lépések eredményeinek kiértékelésével megismerhetők a csoport zonális elterjedését kiváltó legfontosabb tényezők és azok közvetlen vagy közvetett hatása a fajok előfordulására. Egy megfelelően megépített modellel megbecsülhető a modellben szereplő fajok vagy fajcsoportok várható előfordulása ismeretlen faunájú vizekben, ahogyan elterjedési mintázataik megváltozása is különböző klímaszenáriók esetén.

4. ANYAG ÉS MÓDSZER

4.1. A mintavételi terület

A mintavételek 2009 és 2018 között történtek 94 különböző mintavételi helyen (F2. táblázat) Észak-Magyarországon és az Észak-Alföldön a Tisza folyó jobb oldali vízgyűjtő területén. A mintavételi helyek mintegy 16.000 km²-t ölelnek fel 10 kisebb részvízgyűjtőn (Bodrogköz, Bükk és Borsodi-Mezőség, Hernád és Takta, Hevesi-sík, Nagykőrösi-homokhát, Nagykunság, Sajó a Bódvával, Tarna, Tokaj-Hegyalja, Zagyva). A vizsgált terület magába foglalja számos nagyobb vízfolyás (Tisza, Bodrog, Sajó, Hernád, Zagyva, Bódva) vízgyűjtőterületeinek jelentős részét, de rendkívül változatos típusú kis- és közepes vízfolyásokkal tarkított hegységek (Mátra, Bükk, Zemplén) és három Nemzeti Park Igazgatóság (Bükki, Aggteleki és Hortobágyi) működési területét is érinti (5. ábra).



5. ábra. Mintavételi helyek Észak-Magyarország és az Észak-Alföld területén
(A mintavételi helyek részletes listája az F2. táblázatban található.)

4.2. A mintavételi módszer és a minták feldolgozása

A szövőtegzés-lárvák gyűjtését az Európai Unió Víz Keretirányelvéhez kapcsolódó biológiai monitoring vizsgálatok részeként az AQEM-protokoll (AQEM Consortium 2002) előírásait követve végeztük. Ennek során 1 mm-es lyukbőségű, 0,5 m mélységű nyeles kézhálóval, illetve esetenként kézzel gyűjtöttük be az egyedeket az egyes mintavételi helyeken előforduló mikrohabitatok borítási arányainak megfelelően, 5%-os borítási egységenként egy-egy, 25×25 cm-es területet lefedő mintavételi egységgel számolva.

A begyűjtött mintákat a helyszínen 77–82 V/V%-os etanol oldattal (Patosolv) tartósítottuk, feldolgozásig hűtőben tároltuk, a lárvák laboratóriumi válogatását követően a mintákat a tartósító oldat cseréjét követően szobahőmérsékleten tartottuk.

Az utolsó stádiumú lárvákat Lechthaler és Stockinger (2005), Neu és Tobias (2004), valamint Waringer és Graf (2011) határozókulcsai segítségével, Leica MZ-6 sztereomikroszkóp használatával azonosítottuk. A vizsgálatok során csak a faj szintig identifikált egyedek adataival dolgoztunk.

4.3. A vizsgálatok során használt környezeti változók

A vizek fizikai-kémiai paramétereinek meghatározására a VKI monitoring végrehajtásáért területileg felelős Borsod-Abaúj-Zemplén Vármegyei Kormányhivatal Népegészségügyi Főosztályának (BAZ VKH NFO) Környezetvédelmi Mérőközpontjában, akkreditált módszerek alkalmazásával, havonta egyszer, évi 4–12 alkalommal – a különböző VKI monitoring-programoknak megfelelő gyakorisággal – került sor. Az élőhelytípusok borítási értékeit a makroszkopikus vízi gerinctelen élőlénycsoportot érintő mintavételek során jegyeztük fel. A felszínborítási értékeket (CORINE Land Cover, 1. szintű kategóriák aránya a mintavételi hely 100 m-es körzetében) geoinformatikai adatbázis alapján QGIS szoftver (QGIS.org, 2022) segítségével határoztuk meg. A mintavételi helyek – a vízminták megvételével egy időben mért – vízhozam- és átlagos áramlási sebességadatait az azok rögzítéséért felelős Észak-magyarországi Vízügyi Igazgatóság (ÉMVIK) biztosította számunkra. A vizsgálati eredményeket és mérési adatokat a BAZ VKH NFO és az ÉMVIK engedélyével használjuk.

A vizsgálatok során használt környezeti háttérváltozók listáját, minimum-, maximum- és átlagértékeit, valamint a szórását az F3. táblázat tartalmazza.

4.4. Adatelemzés

4.4.1. A modellezéshez használt adatelemzési módszerek

Az adatok elemzéséhez a statisztikai módszerek három alapvető csoportját alkalmaztuk:

- dimenziócsökkentő eljárásokat,
- döntési fa alapú ML-algoritmusokat, és
- regressziós modelleket.

A döntési fa alapú modellek predikciói és a fontosnak ítélt környezeti változók közötti kapcsolatokat összesített helyi hatás (ALE-) grafikonok segítségével ábrázoltuk.

A mintavételek során előkerült összes makroszkopikus vízi gerinctelen taxon és azok abundanciaadatai alapján elvégzett ökológiai állapotértékelést Boda és munkatársai (2023) módszertani kézikönyvének útmutatásai alapján végeztük el.

4.4.1.1. Dimenziócsökkentő eljárások

Dimenziócsökkentés során az eredeti, sok dimenzióval (esetünkben környezeti változóval) rendelkező adathalmazban olyan új attribútumokat tárunk fel, amelyek az eredeti attribútumok (dimenziók, változók) lineáris kombinációi, vagy meghatározzuk a dimenziók egy olyan csoportját, amely mentén az adathalmaz bizonyos elemei hasonlítanak egymáshoz, de különböznek más elemektől.

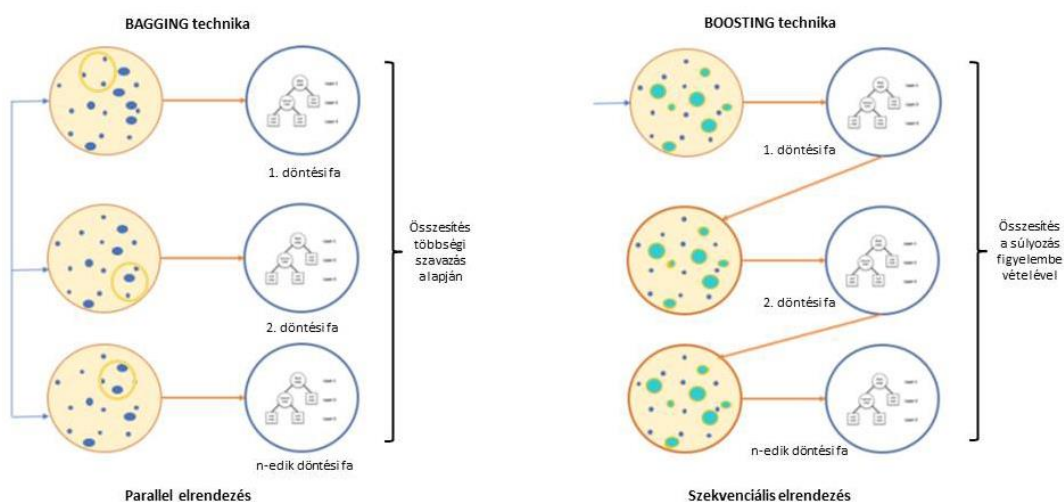
Az előbbi csoportba tartozik a *redundancia-analízis* (Redundancy Analysis – RDA) (van der Wollenberg, 1977), melyben a függő változók csoportján (esetünkben a fajok abundanciaadatain) belül keressük azt a varianciát, amely magyarázható a független változók (esetünkben környezeti változók) egy bizonyos csoportjával. Ez tulajdonképpen egy „kötött” (constrained) változata a *főkomponens-analízis* (Principal Component Analysis – PCA) (Pearson, 1901) ordinációs technikának, amennyiben RDA esetében a cél, hogy a tengelyek a környezeti változók olyan lineáris kombinációi legyenek, amelyek ugyanakkor a lehető legnagyobb varianciát magyarázzák meg a mintavételek (vagy „rekordok” – ld. később) fajok szerinti ordinációjában (Podani, 1997).

A második csoportba tartozik az összevonáson alapuló *hierarchikus osztályozás* (Ward, 1963), amely során az algoritmus kiindulásképpen az adathalmaz minden

objektumát külön osztálynak (klaszternek) tekinti, s az egyes lépésekben ezeket az osztályokat páronként vonja össze növekvő tagszámú csoportokba a közöttük mért távolság (vagy más metrika, esetünkben a csoporton belüli szórásnégyzet növekedésének) figyelembe vételével.

4.4.1.2. Döntési fa alapú gépi tanulási (ML) algoritmusok

A döntési fa (decision tree) alapú gépi tanulási módszerek olyan predikciós algoritmusok, amelyek egy meghatározott metódus szerint – a legtöbb esetben nagy számban – gyenge predikciós képességgel jellemezhető, egyszerű döntési fákat hoznak létre, melyek jellemzőit és predikcióit azután különböző módon egyesítik, összegzik, hatékonyabb predikciós képességgel rendelkező algoritmusokat állítva elő.



6. ábra. Az adatelemzések során használt döntési fa alapú gépi tanulási algoritmusok két típusa. (Forrás: <https://www.pluralsight.com/guides/ensemble-methods:-bagging-versus-boosting>)

Ezeknek a módszereknek két alapvetően különböző típusát alkalmaztuk kutatásaink során. A bagging (bootstrap aggregating) mintavételen alapuló technikák az eredeti adathalmaz véletlenszerűen kiválasztott elemeire állítanak elő nagy számú, a kiértékelés szempontjából egyenértékű, egymástól független döntési fát („gyenge modellt”). A „boosting” eljárásan alapuló algoritmusok egy kiindulásként létrehozott, szintén véletlenszerűen kiválasztott elemeken alapuló döntési fa hibás predikcióit megjelölve (súlyozva) állítanak elő további, az előzőektől függő döntési fákat, melyek a korábbi hibákból tanulva egyre pontosabb predikciókra képesek. Alapvető különbség még a két

típus között, hogy a gyenge tanuló modellek eredményeinek összesítése a bagging módszerek egyszerű többségi szavazás alapján, a boosting módszernél viszont a súlyozás figyelembevételével történik (6. ábra).

A bagging technikán alapuló *Random Forest* (RF – Breiman, 2001) algoritmus több döntési fa által adott előrejelzéseket kombinál, ahol mindegyik fa az eredeti tanulóhalmazból véletlenszerűen, visszatevéssel kiválasztott adathalmazon alapul, az elágazások létrehozásához pedig szintén véletlenszerűen kiválasztott magyarázó vektorokat (prediktorokat) használ. A létrehozott döntési fák összesítésének elve a többségi szavazás (majority voting): a végső predikció az lesz, amit a legtöbb fa javasol.

Az *Bagged Adaptive Boosting* (AdaBag – Freund & Schapire, 1997) algoritmus boosting technikán alapul, a kezdetben véletlenszerűen kiválasztott adatok alapján felállított – egyetlen elágazást tartalmazó – döntési fák hibás predikcióit újrasúlyozza, és további lépések során fokozatosan javítja a korábbi osztályozók által elkövetett hibákat.

A *Gradient Boosting Machine* (GBM – Friedman, 2001) az adaptive boosting algoritmushoz hasonlóan egy iteratív, a korábbi predikciók hibáin alapuló módszer, tulajdonképpen annak egy finomított változata, amely egy veszteségfüggvény optimalizálásával törekszik a végső, összesített modell megalkotására.

Az *Extreme Gradient Boosting* (XGB – Chen & Guestrin, 2016) a Gradient Boosting módszer egy még tovább finomított változata, amely számos kiegészítő számítási és ellenőrzési lépést (pl. a kezdeti modellek büntetése, fa karbantartása visszavágással (pruning), a variancia növelése randomizálással stb.) tartalmaz a lehető legpontosabb predikciók elérése érdekében.

4.4.1.3. Regressziós modellek

Az adatelemzés egyik végső lépésében büntetett multinomiális logisztikus regressziót (*Penalized Multinomial Logistic Regression* – PMLR) (Anderson & Blair, 1982) alkalmaztunk. Alapesetben egy logisztikai modell olyan statisztikai modell, amely egy esemény bekövetkezésének valószínűségét igyekszik prediktálni úgy, hogy az esemény bekövetkezésének esélye egy vagy több független változó (prediktor) lineáris kombinációja. Ha a megfigyelt esemény több állapotú, vagyis a függő változónak több, mint két kategóriája van, multinomiális logisztikus regresszióról beszélünk. Büntetés alatt ebben az esetben azt értjük, hogy az algoritmus a modellben kevésbé fontos változók

együtthatóit csökkenteni igyekeznek a modell túlérzékenységének (overfitting) elkerülése érdekében.

4.4.1.4. Összesített helyi hatás (ALE-) grafikonok

ALE-grafikonok készítésekor feltételes jellegeloszlást használva generálunk kiterjesztett adatokat, melyekkel egy változó vagy változók és a modell predikciói közötti kapcsolatot a valóságoshoz hasonlóbb körülményeknek megfelelően vizsgálhatjuk, mint marginális eloszlás (partial dependence – PDP – függvények) használata esetén (Apley & Zhu, 2020). Ezzel a módszerrel elkerülhetők a kilógó (outlier) értékek és a korreláló prediktorok okozta zavaró hatások is. Az ALE-módszer a modell predikcióinak különbségei helyett azok kiterjesztett adatokhoz viszonyított különbségeinek átlagát számítja ki.

4.4.2. Az adatok előkészítése

Az elemzések során főszabály szerint

- a szövőtegzés-fajok mintavételi helyekre vonatkozó relatív abundancia-értékeinek (jellemzően egy tavaszi és egy őszi mintavételből származó) éves átlagát, valamint
- a környezeti változók mintavételi helyenként számolt éves átlagértékeit használtuk.

Egyes környezeti változók esetében, amelyek az irodalmi adatok alapján a fajok elterjedése szempontjából kiemelkedő fontosságúnak voltak várhatók, az éves minimum- és maximum-értékeket is számításba vettük (F3. táblázat).

A környezeti változók esetleges hiányzó értékeit innentől kezdve minden egyes adatelemzési lépés előtt, az elemzési eljárástól függően kezeltük: döntési fa alapú modellek esetében függő változón alapuló Random Forest közelségi algoritmus (proximity algorithm – Liaw & Wiener, 2002) alkalmazásával (iterációk száma = 20, fák száma = 2000) pótoltuk őket (imputálás), míg a regresszió alapú modelleknél (pl. redundancia-analízis) az érintett rekordot vagy rekordokat kihagytuk az analízisből.

4.4.3. Az elterjedés szempontjából legfontosabb környezeti tényezők kiválasztása

Az egyes fajok jelenlétét/hiányát befolyásoló legfontosabb környezeti tényezőket ötszörösen keresztvalidált Random Forest modellekkel (Liaw & Wiener, 2002) határoztuk meg. Ezekben függő változóként az adott faj jelenlét/hiány adatait, független változóként pedig az F3. táblázatban felsorolt összes változót használtuk. A modelleket minden esetben a döntési fák elágazási pontjainak meghatározásához figyelembe vett, véletlenül kiválasztott változók számára (*mtry*) finomhangoltuk; az *mtry* hiperparaméter végső értékét a legmagasabb görbe alatti terület (area under the curve – AUC, ld. 8.ábra) metrika alapján állapítottuk meg (Kuhn, 2021). A végső modellek által legfontosabbnak ítélt változók közül az adott faj jelenlétét mutató rekordok 10%-ának megfelelő mennyiséget tartottunk meg, azzal a kitételrel, hogy ha egy adott változónak az éves átlagértéke mellett az éves minimum- és/vagy maximumértéke is kiválasztásra kerül, akkor csak az átlagértéket használjuk a későbbi elemzésekhez.

4.4.4. A fajok csoportosítása (clustering)

A hasonló ökológiai igényű fajok csoportokba rendezésének első lépéseként redundancia-analízist használtunk, melyben a változók egyik csoportját (független változók) a fajok relatív abundancia-értékeinek mintavételi helyenkénti éves átlaga, a másik csoportot (magyarázó változók) a kiválasztott környezeti tényezők fentebb leírt módon összesített értékei alkották. A következő lépésben az egyes fajoknak az RDA-analízis első négy tengelyén elfoglalt helyének pontértékeiből távolság-mátrixot képeztünk, majd ezt a mátrixot hierarchikus osztályozásnak (Kassambara & Mundt, 2020) vetettük alá. Az osztályok (klaszterek) kialakításához Ward fúziós módszert alkalmaztunk (Ward, 1963), optimális számukat pedig a Dunn-index (Dunn, 1973; Brock et al., 2008) alapján határoztuk meg. A hierarchikus osztályozás eredményeként egy csoportba sorolt fajokat együtt, klaszterként kezeltük a további adatelemzési lépések során.

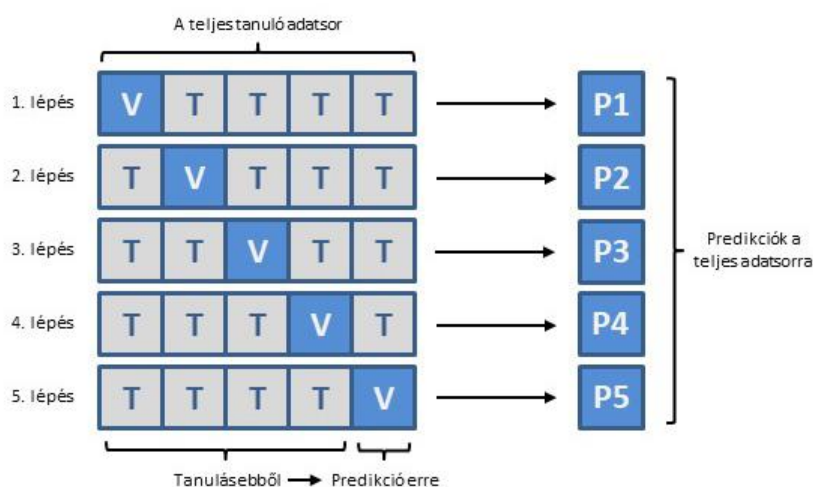
4.4.5. A környezeti változók hatásának modellezése

A lehető legmagasabb predikciós pontosság elérése érdekében a környezeti változók hatását több különböző klasszifikációs (döntési fa alapú) modell stacking ensemble technikán (Rokach, 2010; Wolpert, 1992) alapuló összesvonásával vizsgáltuk. A „stacking

ensemble” módszer során több – esetünkben négy – különböző, ún. alapmodell (base learner) predikcióit használjuk magyarázó (prediktor) változóként egy végső, lehetőség szerint az előbbieknél egyszerűbb algoritmuson alapuló ún. meta-modell létrehozásához. Az alapmodellek megalkotásához olyan gépi tanuláson alapuló klasszifikációs algoritmusokat használtunk, amelyeket korábban széles körben alkalmaztak különböző biológiai és ökológiai összefüggések feltárásához, modellezéséhez (pl. Pîrvu et al., 2015; Spanakis et al., 2016; Civantos-Gómez et al., 2021; Valavi et al., 2021), végső modellként büntetett multinomiális logisztikus regressziót alkalmaztunk.

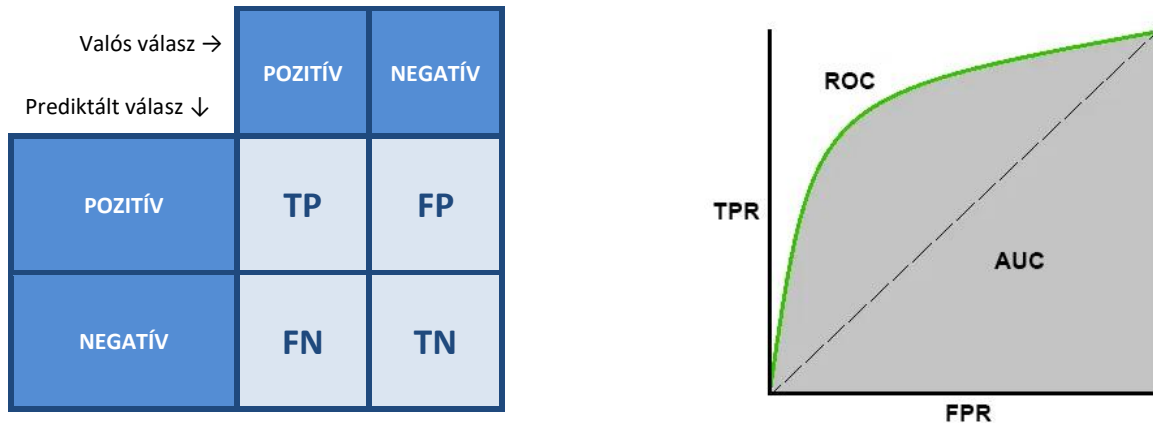
Első lépésként a teljes adatsort véletlenszerűen szétosztottuk 75%–25% arányban egy-egy reprezentatív tanulási (75%) és teszt (25%) adatsorra. A reprezentativitás ebben az esetben azt jelenti, hogy a felosztást követően a létrehozott egységek ugyanolyan arányban tartalmazták a függő változó lehetséges kimeneteleit, mint a teljes eredeti adatsor. A teszt adatsor a modellépítés során az algoritmusok számára „láthatatlan” volt, így alkalmas volt a végső modell pontosságának teszteléséhez szükséges tesztadatsor létrehozására.

A négy 1. szintű alapmodellt – Random Forest, Gradient Boosting Machine, Bagged Adaptive Boosting és Extreme Gradient Boosting (9. ábra M1_a – M4_a) – a teljes adatsor random felosztással kapott 75%-án „tanítottuk be”. A tanulás során ötszörös keresztvalidálást alkalmaztunk. Ennek során a modell a tanulásra szánt adatmennyiség 4/5-részből tanul és 1/5-részére ad tesztpredikciókat. Ezt a műveletet ötször végzi el, minden esetben a tanításra szánt adathalmaz egy másik 1/5-ét hagyva ki a tesztelési lépéshez. Ezáltal a keresztvalidáció végén a teljes tanulási adatsorra vonatkozó predikciók öt különböző részből tevődnek össze, melyek a tanulás során a modell számára egyenként „láthatatlan” egységekre vonatkozó becslések eredményei (7. ábra).



7. ábra. Az ötszörös keresztvalidáció lépéseinek sematikus ábrája.

Az 1. szintű modelleket tanulás közben az egyes modellekre jellemző hiperparaméterekre finomhangoltuk oly módon, hogy a hiperparaméterek különböző értékeinek alkalmazásával kiszámítottuk az AUC metrikát. A finomhangolt hiperparamétert a 2. szintű modell használatakor arra az értékre állítottuk, amellyel a legmagasabb AUC-értéket lehetett elérni.



$$\text{Szenzitivitás (Sensitivity, TPR)} = \frac{TP}{TP + FN}$$

$$\text{Specifitás (Specificity, TNR)} = \frac{TN}{TN + FP}$$

$$\text{Pontosság (Accuracy)} = \frac{TP + TN}{TP + TN + FP + FN}$$

$$\text{Igazított pontosság (Balnced accuracy)} = \frac{TPR + TNR}{2}$$

$$\text{Cohen-féle kapp} (\kappa) = \frac{2 \times (TP \times TN - FP \times FN)}{(TP + FP) \times (FP + TN) + (TP + FN) \times (FN + TN)}$$

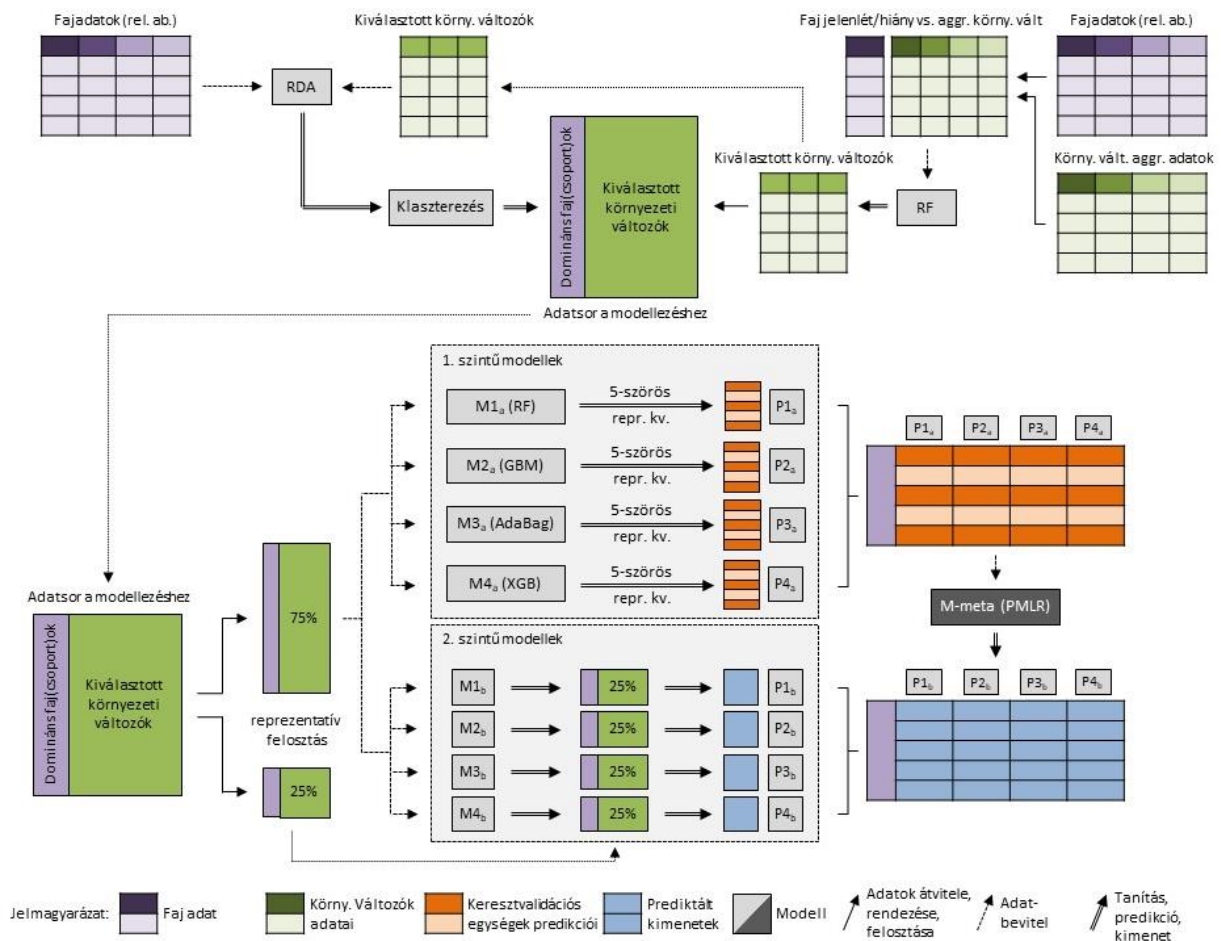
8. ábra. A predikciós modellek kiértékelésére használt metrikák.

TP – helyes pozitív predikciók száma, FP – helytelen pozitív predikciók száma, FN – helytelen negatív predikciók száma, TN – helyes negatív predikciók száma, TPR – helyes pozitív predikciók aránya, TNR – helyes negatív predikciók aránya, FPR – helytelen pozitív predikciók aránya, ROC – vevő működési karakterisztika- (reciever operating characteristic – ROC-) görbe, AUC – ROC-görbe alatti terület

A 2. szintű (9. ábra M1_b – M4_b) modelleket az 1. szint tanulási fázisai során meghatározott hiperparaméterekkel futtatuk le az adatok felosztásával létrehozott 1/4 részt

tartalmazó teszt halmazra. Ezzel a lépéssel egy olyan mátrixot kaptunk, melyben a „függő változók” az eddigiekhez hasonlóan a domináns klaszterek, a „független változók” pedig a 2. szintű alapmodellek predikciói (9. ábra P1_b – P4_b).

A meta-modellként alkalmazott, hiperparaméterek szempontjából az algoritmus alapbeállításai szerint finomhangolt büntetett multinomiális logisztikus regresszió tulajdonképpen arra szolgál, hogy az 1. szintű modellek teljesítményét kombinálva, az általuk létrehozott predikciókból (9. ábra P1_a – P4_a) tanulva becsléseket tehesen egy számára „ismeretlen”, de azonos típusú változókat tartalmazó adatsor (9. ábra P1_b – P4_b) függő változóira. Utóbbi adatsor valódi kimeneteleinek ismeretében a végső modell predikciós teljesítménye is kiértékelhető.



9. ábra. Az adatelemzés lépéseinek vázlatos folyamatábrája.

A modellek predikciós teljesítményét minden esetben a pontosság (Accuracy), a Cohen-féle kappa együttható (κ) és a vevő működési karakterisztika-görbék alatti terület (AUC) kiszámításával értékeltük (8. ábra). Ezeket a metrikákat az alapmodellekben a keresztvalidációs eljárás eredményei alapján, a végső modellben pedig a leválasztott (25%) adatsorra vonatkozó predikciók alapján határoztuk meg. Az adatelemzési lépéseket és a kapott eredmények ábrázolását R statisztikai környezetben végeztük el az *adabag* (Alfaro et al., 2013), *caret* (Kuhn, 2021), *DALEX* (Biecek, 2018), *gbm* (Greenwell et al., 2020), *ggplot2* (Wickham, 2016), *randomForest* (Liaw & Wiener, 2002), *vegan* (Oksanen et al., 2020) és *xgboost* (Chen et al., 2022) csomagok alkalmazásával. Az adatelemzés teljes folyamatát vázlatosan a 9. ábra mutatja be.

5. EREDMÉNYEK

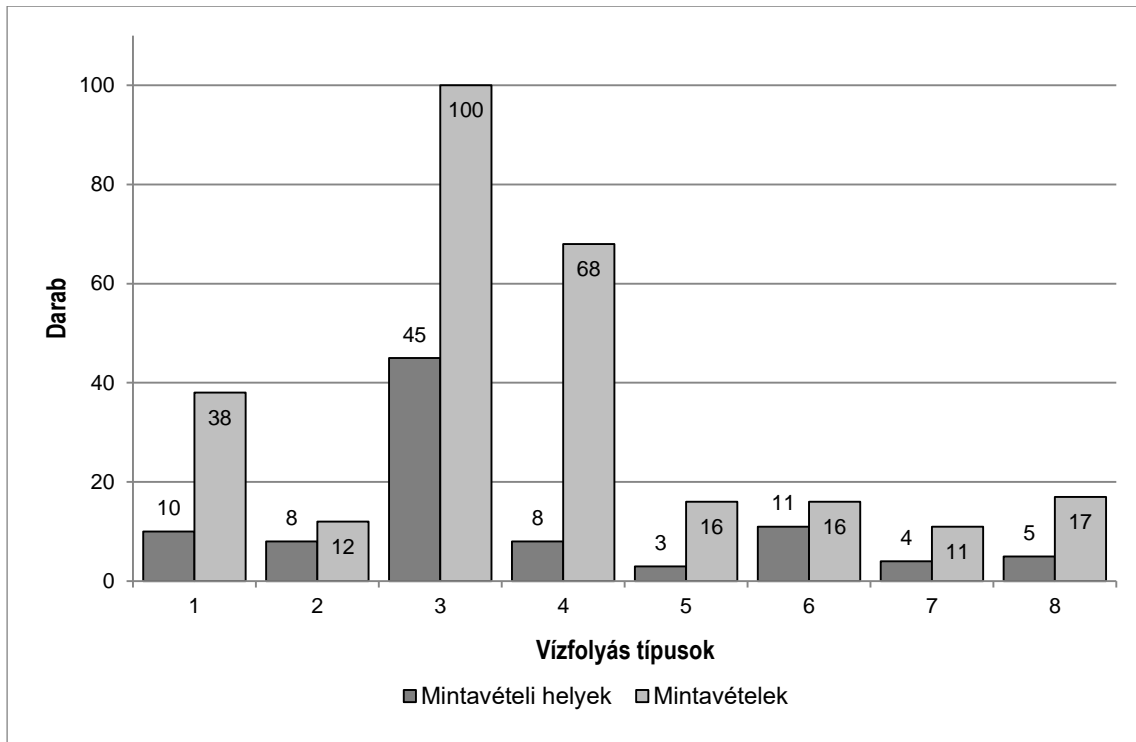
5.1. Faunisztikai eredmények

A 2009 és 2018 közötti 10 éves mintavételi intervallumban 10 szövőtegesfaj – a *H. angustipennis* (Curtis, 1834), a *H. bulbifera* (McLachlan, 1878), a *H. bulgaromanorum* Malicky, 1977, a *H. contubernalis* McLachlan, 1865, a *H. fulvipes* (Curtis, 1834), a *H. incognita* Pitsch, 1993, a *H. instabilis* (Curtis, 1834), a *H. modesta* Navàs, 1925, a *H. pellucidula* (Curtis, 1834), és a *H. saxonica* McLachlan, 1884 – 9376 db lárvaegyedét gyűjtöttük be összesen 278 mintavételi eseménnyel (1. táblázat). A fajok relatív abundanciáértékeinek helyenkénti éves átlagolásával, valamint ezen értékeknek 43 különböző környezeti változó átlagértékeinek – és egyes esetekben minimum, ill. maximum értékeinek – hozzárendelésével az elemzésekhez használt teljes adathalmazunk 215 rekordból állt.

1. táblázat. A 2009 és 2018 között végzett 278 mintavétel összesített faunisztikai eredményei

| | Összes egyedszám | Érintett mintavételek száma | Érintett mintavételi helyek száma | Átlagos egyedszám mintánként |
|--------------------------|------------------|-----------------------------|-----------------------------------|------------------------------|
| <i>H. angustipennis</i> | 1993 | 70 | 41 | 28.47 |
| <i>H. bulbifera</i> | 1624 | 66 | 40 | 24.61 |
| <i>H. bulgaromanorum</i> | 614 | 19 | 8 | 32.32 |
| <i>H. contubernalis</i> | 1483 | 62 | 12 | 23.92 |
| <i>H. fulvipes</i> | 162 | 21 | 10 | 7.71 |
| <i>H. incognita</i> | 183 | 28 | 14 | 6.54 |
| <i>H. instabilis</i> | 527 | 33 | 19 | 15.97 |
| <i>H. modesta</i> | 1461 | 82 | 32 | 17.82 |
| <i>H. pellucidula</i> | 959 | 53 | 19 | 18.09 |
| <i>H. saxonica</i> | 370 | 42 | 22 | 8.81 |

A vizsgált mintavételi helyek a biológiai szempontból validált magyarországi vízfolyástípusok (Boda et al., 2023) teljes skáláját lefedték; kivételt ez alól csak a 9-es és 10-es, Dunára jellemző típusok képeztek, amelyek a vizsgált területen nem fordulnak elő (10. ábra).



10. ábra. A vizsgált mintavételi helyek és az elvégzett mintavételek számának megoszlása a biológiai szempontból validált magyarországi vízfolyástípusok között.

1 – hegy- és dombvidéki, kis vízgyűjtőterületű vízfolyás (szilikátos geokémiai jelleg); 2 – hegy- és dombvidéki, kicsi-közepes vízgyűjtőterületű vízfolyás (meszes geokémiai jelleg); 3 – dombvidéki, kicsi-közepes vízgyűjtőterületű vízfolyás; 4 – dombvidéki, nagy-nagyon nagy vízgyűjtőterületű vízfolyás; 5 – síkvidéki, durva mederanyagú, kicsi-közepes vízgyűjtőterületű vízfolyás; 6 – síkvidéki, közepesen finom-finom mederanyagú, kicsi-közepes vízgyűjtőterületű vízfolyás; 7 – síkvidéki, nagy vízgyűjtőterületű vízfolyás; 8 – síkvidéki, nagyon nagy vízgyűjtőterületű vízfolyás

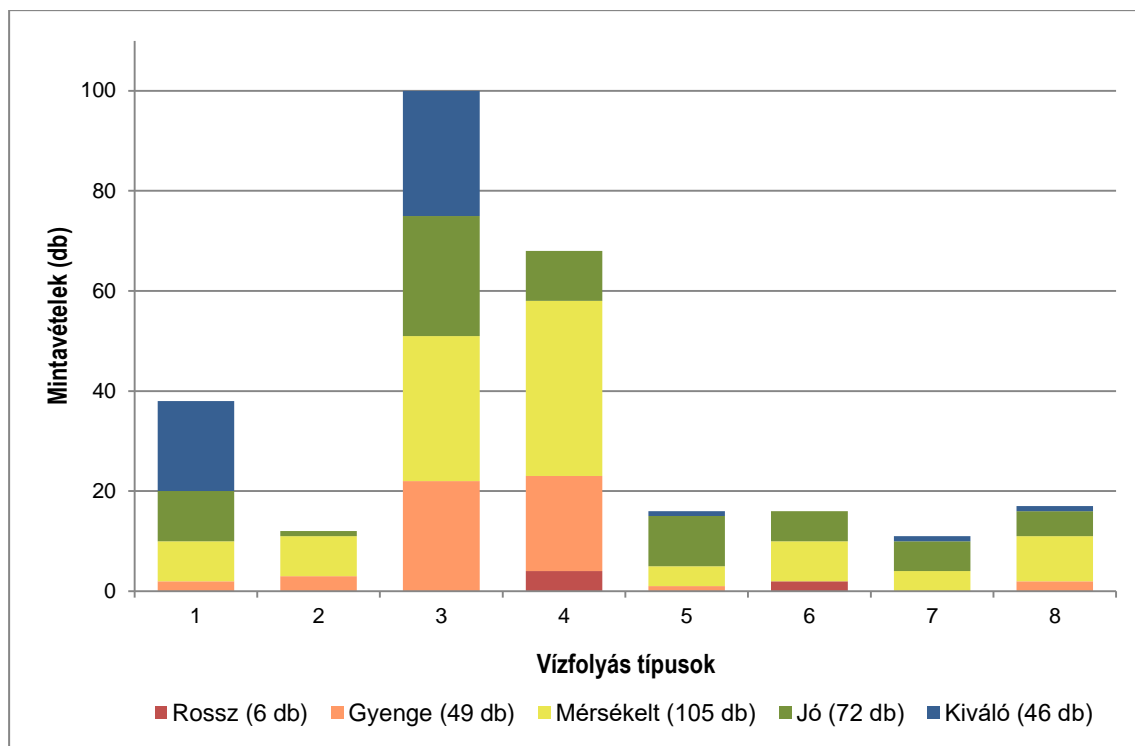
A szövőtegzés lárváknak otthont adó mintavételi helyek majdnem fele (45 db) észak-magyarországi hegy- és dombvidékeken leggyakrabban előforduló kicsi és közepes vízgyűjtőjű vízfolyások csoportjából került ki (pl. a Gyöngyös-patak, a Szerencs-patak, a Csincse-patak és az Eger-patak egyes szakaszai, vagy a Bódva folyó felső szakasza), s ennek megfelelően legnagyobb számban az ezekről a helyekről származó 100 mintában fordult elő a *Hydropsyche* génusz valamely képviselője.

A fajok előfordulási gyakorisága szempontjából kiemelkedőek a dombvidéki nagy és nagyon nagy vízgyűjtőjű vízfolyások – pl. a Bódva folyó alsó szakasza, valamint a Hernád és Sajó folyók teljes magyarországi szakasza – amelyekből a rajtuk található relatíve kevés, összesen 8 mintavételi hely ellenére – igen sok, összesen 64 mintavétel alkalmával került elő szövőtegzés-lárva.

A fentebb említett két típuson kívül említésre méltó még a szilikátos geokémiai jellegű hegy- és dombvidéki, kicsi és közepes vízgyűjtőterületű vízfolyások csoportja is (pl. Bene-patak, Bózsva-patak, Gönci-patak vagy a Gyöngyös-patak felső szakasza), amelyekből 38 mintavétel alkalmával sikerült *Hydropsyche* lárvákat kimutatnunk.

A mintákban legnagyobb számban a *H. angustipennis* (1993) egyedei fordultak elő, a fajt a *H. bulbifera* (1624) és a *H. contubernalis* (1483) követi e tekintetben. A legtöbb alkalommal a *H. modesta* (82), a *H. angustipennis* (70) és a *H. bulbifera* (66) fajok képviselői kerültek elő a mintavételek során, ezek a fajok osztoznak a legtöbb érintett mintavételi hely listájának első három helyén is: *H. angustipennis* (41), *H. bulbifera* (40), *H. modesta* (32). Ahol előfordul, ott a legnagyobb egyedszámokat a *H. bulgaromanorum* faj éri el, ezt követi a *H. angustipennis* és a *H. bulbifera*. A *H. bulgaromanorum* magas átlagos mintánkénti egyedszám-értéke minden bizonnyal kis számú „szerencsés fogás” eredménye, tekintve, hogy az említett faj fordult elő a legkevesebb mintavételi helyről (8) származó legkevesebb mintában (19). Ebből a szempontból versenytársai a 10 mintavételi helyről előkerülő, 21 mintában előforduló *H. fulvipes* és a *H. incognita*, mely utóbbi esetében a két érték 14, ill. 28. Igen kevés, mindössze 12 mintavételi helyről kerültek elő a *H. contubernalis* lárvái, ahol előfordultak, ott viszont következetesen, összesen 62 alkalommal kerültek a mintába. Összességében legnagyobb egyedszámban és gyakorisággal a kevésbé érzékeny, antropogén hatásokkal szemben nagyobb toleranciával jellemezhető fajok kerültek elő.

A faunisztikai eredmények háttérének ellenőrzése érdekében a teljes makroszkopikus élőlény-együttes alapján elvégzett ökológiai állapotértékelés tanúsága szerint a vizsgált mintavételi helyek jelentős része a mérsékelt, illetve gyenge minősítési kategóriába esik (11. ábra). Bár az állapotértékeléshez használt minősítési indexek (HMMI) és azokon belül az indexértékeket kialakító metrikák értékeinek alakulásához a makroszkopikus gerinctelen élőlényegyüttes tagjaiként a mintákban található szövőtegzés-fajok is hozzájárulnak, az indexek igazolt stresszor-specifikussága miatt megállapítható, hogy a gyengébb ökológiai állapot végső soron a kedvezőtlenebb környezeti tényezők (pl. hidromorfológiai degradáció, szervesanyag-terhelés, intenzív tájhasználat, antropogén eredetű szennyezés, stb.) összhatásának eredménye.



11. ábra. A mintavételek során előkerült összes makroszkopikus vízi gerinctelen taxon alapján elvégzett ökológiai állapotértékelés eredményeinek megoszlása a minősítési kategóriák és a biológiai szempontból validált magyarországi vízfolyástípusok között.

4.2. A vizsgált környezeti háttérváltozók és hatásuk a szövőteges-fajok elterjedésére

Vizsgálataink során összesen 43 környezeti háttérváltozó hatását elemeztük, melyek közül 15 fizikai-kémiai változó, 22 habitathoz kapcsolódó háttérváltozó és 6 felszínborítási ill. geográfiai háttérváltozó volt (F3. táblázat).

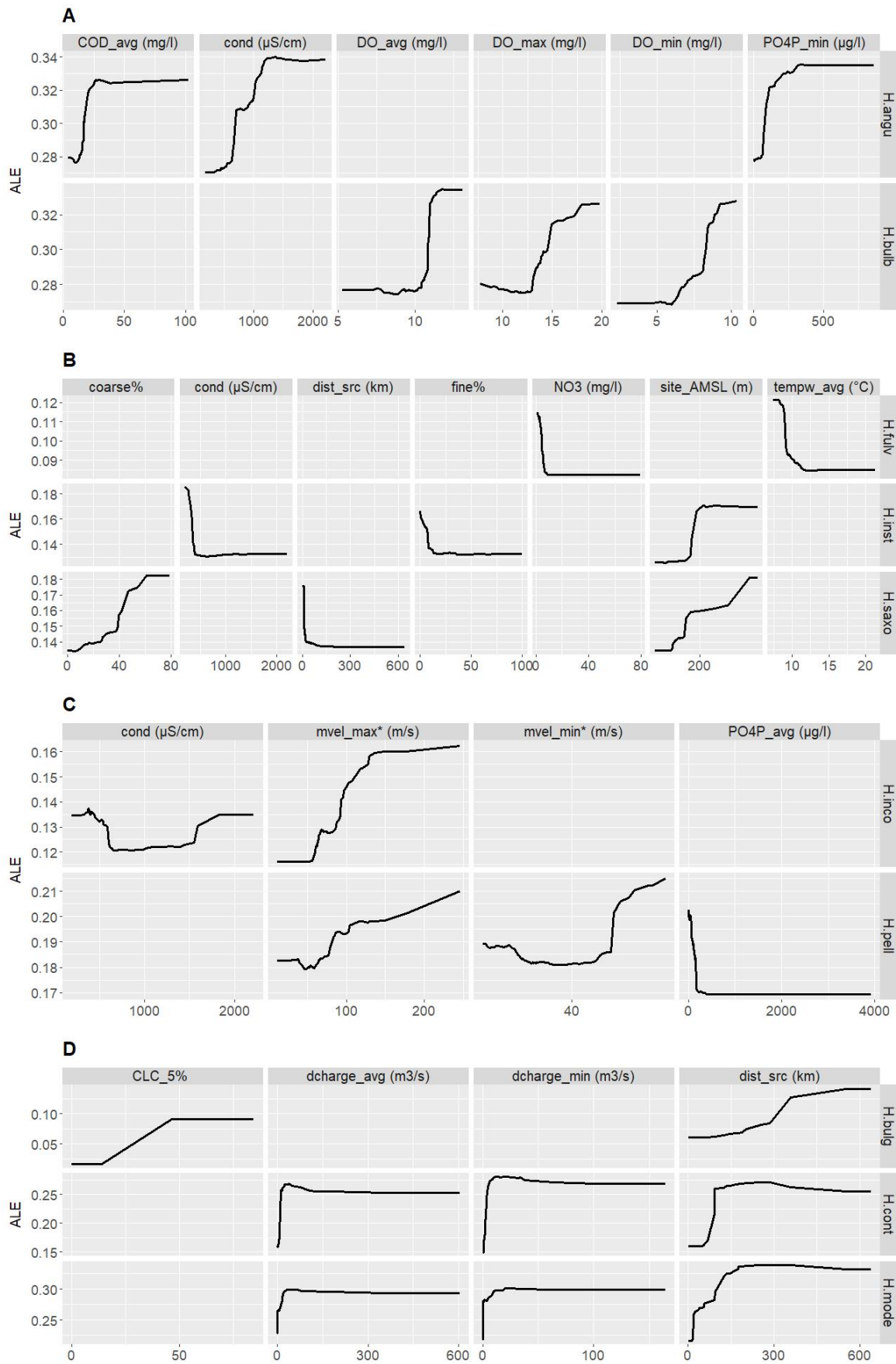
A 10 előforduló faj jelenléte vagy hiánya szempontjából összesen 13 környezeti háttérváltozó bizonyult meghatározó jelentőségűnek (2. táblázat). A fajok és az esetükben meghatározó környezeti változók kapcsolatát bemutató ALE-grafikonok tanúsága szerint a *H. fulvipes*, *H. instabilis* és *H. saxonica* fajokat magában foglaló *fulv_inst_saxo* fajcsoport tagjai a magasabb térszínek, nagyobb szemcseméretű habitatokkal rendelkező, alacsonyabb átlaghőmérsékletű, alacsonyabb só- és nitrát-tartalmú vizeit részesítik előnyben (12. ábra B), míg a potamális régiók jellemző fajainak (*H. modesta*, *H. contubernalis* és *H. bulgaromanorum*) előfordulására – nem meglepő módon – a forrástól számított nagyobb távolságú, nagy vízhozamú folyóvizekben számíthatunk (12. ábra D). A rhitrális régió kis- és közepes méretű vízfolyásainak jellemző fajai és fajcsoportjai (*angu_bulb* ill. *inco_pell*)

esetében változatos preferenciákkal találkozunk (12. ábra C), nyilvánvaló azonban a magasabb tűrőképességgel rendelkező fajok (kiváltképp a *H. angustipennis*) antropogén terhelésekkel összefüggésbe hozható változókkal – pl. kémiai-oxigénigény (COD) ill. ortofoszfát-foszfor tartalom (PO4P) – szembeni toleranciája (12. ábra A).

2. táblázat. A Random Forest modellek segítségével kiválasztott, a fajok jelenléte/hiánya szempontjából legmeghatározóbb környezeti háttérváltozók és kapcsolatuk az előfordulás valószínűségével.

(▲ – pozitív kapcsolat, ▼ – negatív kapcsolat, U – bizonytalan kapcsolat)

| Környezeti változó (rövidítés) | Érintett faj (kapcsolat) |
|--|------------------------------|
| Víz hőmérséklet (tempw) | <i>H. fulvipes</i> (▲) |
| Vezetőképesség (cond) | <i>H. angustipennis</i> (▲) |
| | <i>H. incognita</i> (U) |
| | <i>H. instabilis</i> (▼) |
| Kémiai oxigénigény (COD) | <i>H. angustipennis</i> (▲) |
| Oldott oxigéntartalom (DO) | <i>H. bulbifera</i> (▲) |
| Nitrát-ion (NO3) | <i>H. fulvipes</i> (▼) |
| Ortofoszfát-foszfor (PO4P) | <i>H. angustipennis</i> (▲) |
| Áramlási sebesség (mvel) | <i>H. incognita</i> (▲) |
| | <i>H. pellucidula</i> (▲) |
| Vízhozam (dcharge) | <i>H. contubernalis</i> (▲) |
| | <i>H. modesta</i> (▲) |
| Durva szemcseméretű szubsztrát (coarse) | <i>H. saxonica</i> (▲) |
| Finom szemcseméretű szubsztrát (fine) | <i>H. instabilis</i> (▼) |
| Vízfelületek (CLC_5) | <i>H. bulgaromanorum</i> (▲) |
| Tengerszint feletti magasság (site_AMSL) | <i>H. instabilis</i> (▲) |
| | <i>H. saxonica</i> (▲) |
| Forrástól való távolság (dist_src) | <i>H. contubernalis</i> (▲) |
| | <i>H. modesta</i> (▲) |
| | <i>H. saxonica</i> (▼) |

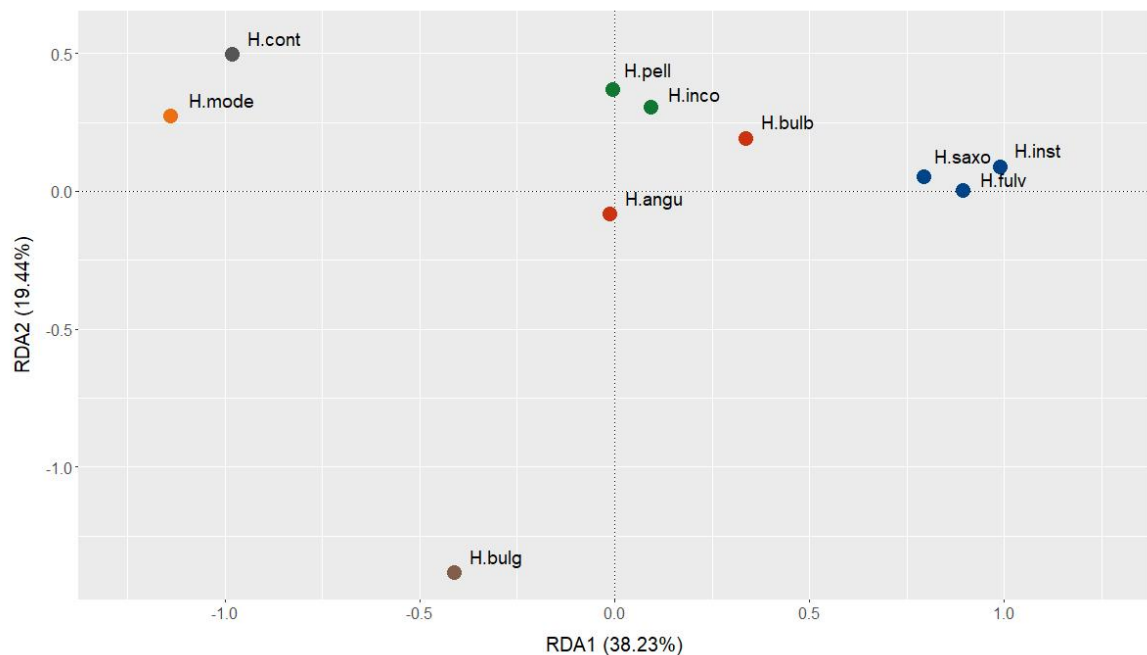


12. ábra. A paraméter-szelekciót követően egy vagy több faj esetében meghatározónak bizonyult környezeti faktorok összesített helyi hatása (ALE) az egyes fajok előfordulásának valószínűségére.

A fajok csoportosítása a hierarchikus osztályozás eredményeit követi, a csillaggal (*) jelölt változók esetében az áttekinthetőbb skálázás érdekében az ábrán a valós mért értékek 100-szorosát tüntettük fel. avg – éves átlag, min – éves minimum, max – éves maximum

4.3. A hasonló ökológiai igényű fajok csoportosítása

A fajok abundanciaértékei és a kiválasztott környezeti változók közötti kapcsolatok további elemzését célzó redundancia-analízis (RDA) első négy tengelye az előfordulási adatok varianciájának rendre 38,23%; 19,44%; 18,94% ill. 11,91%-át magyarázta (13. ábra). Bár a fajok csoportosítását célzó hierarchikus osztályozást az RDA első 4 tengelyen felvett értékek alapján végeztük el, a hasonló környezeti preferenciájú fajok elkülönülése az első 2 tengely értékeit ábrázoló grafikonon is jól látható.

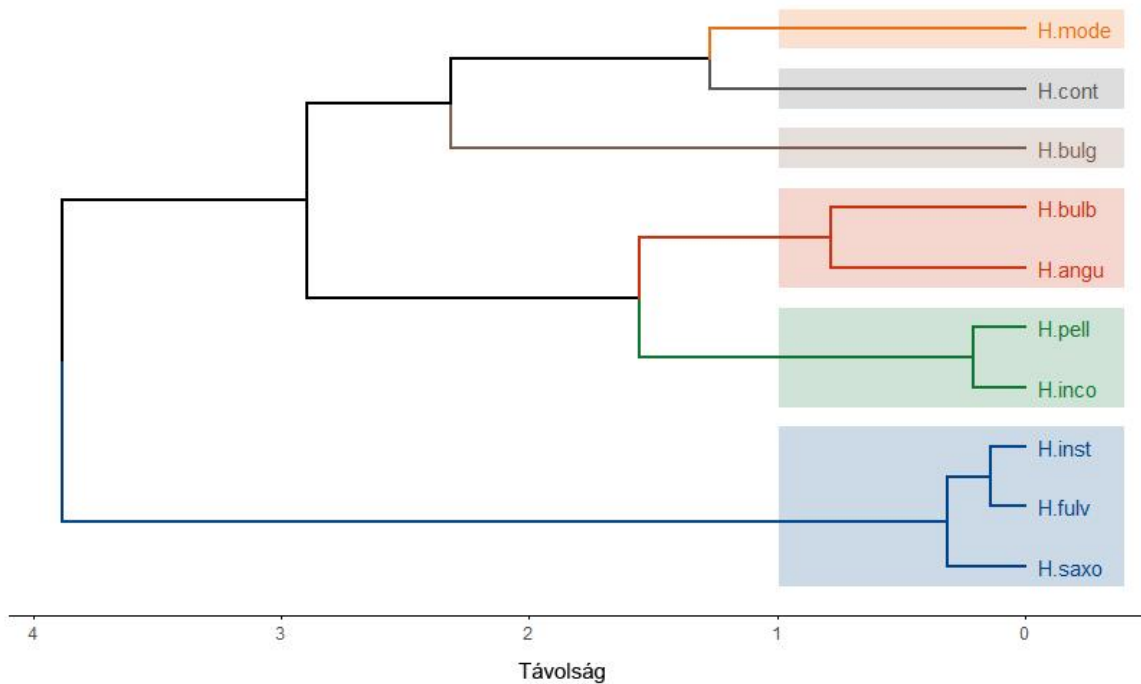


13. ábra. A fajok pozíciója az abundancia-adataik és a kiválasztott környezeti változók közötti kapcsolat elemzésére végzett redundancia-analízis (RDA) első két tengelyén.

(A fajok helyzetét jelölő pontok színezése a hierarchikus osztályozás eredményét bemutató dendrogram – 14. ábra – színezését követi.)

A hierarchikus osztályozás a vizsgált 10 fajt 6 csoportba sorolta, melyek közül 3 csak egy-egy fajt (*H. bulgaromanorum*, *H. contubernalis* és *H. modesta*), a többi kettőt (*H. incognita* + *H. pellucidula*, ill. *H. angustipennis* + *H. bulbifera*) vagy hármat (*H. fulvipes* + *H. instabilis* + *H. saxonica*) foglal magába (14. ábra).

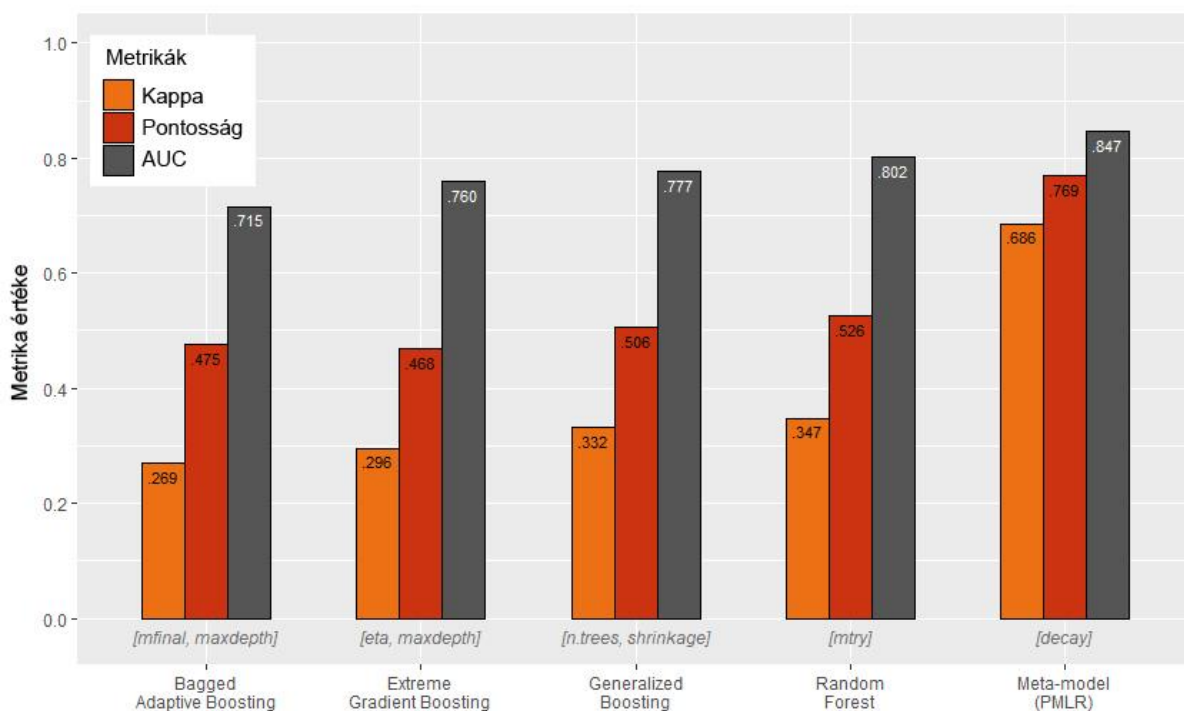
A kiválasztott környezeti változók értékeinek fajcsoportonkénti alakulása az F4. ábrán (A-N) látható.



14. ábra. A fajok redundancia-analízis (RDA-) tengelyeken felvett helyzete alapján elvégzett hierarchikus osztályozás eredménye dendrogramon ábrázolva.

4.4. A környezeti háttérváltozók és a fajcsoportok domináns jelenléte közötti kapcsolat modellezésének eredményei

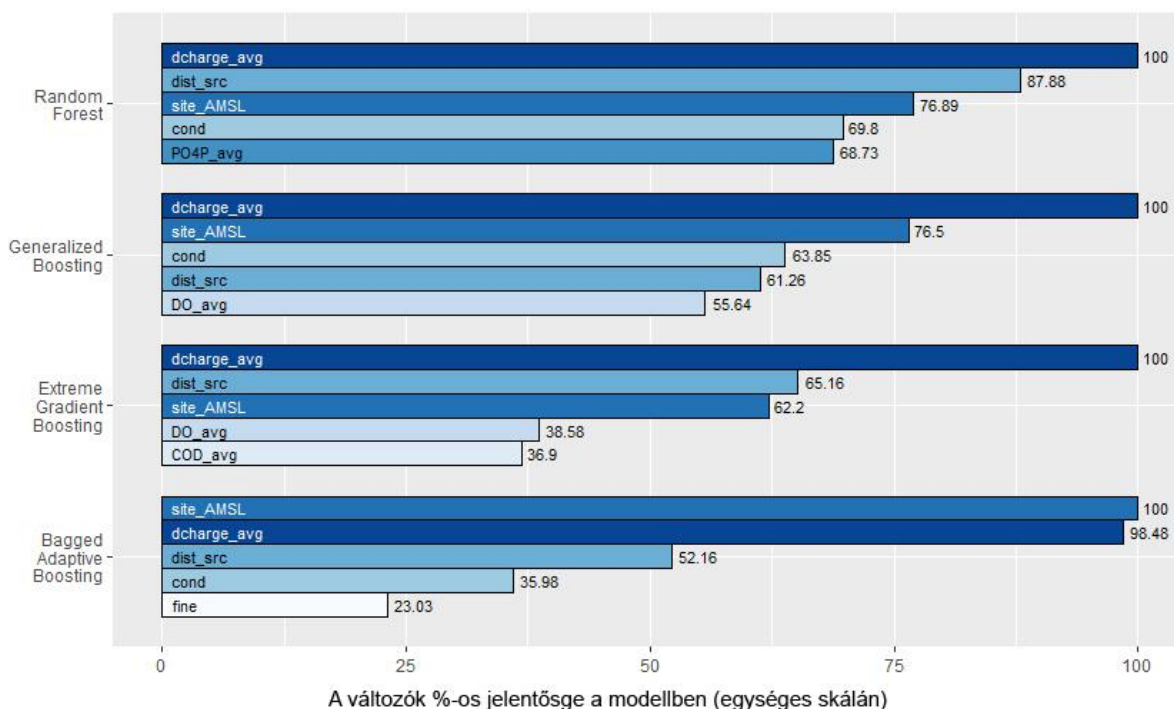
A kalszterezés eredményeként létrejött csoportok domináns jelenlétét előrejelző 1. szintű alapmodellek közepes vagy gyenge predikciós potenciállal rendelkeztek. Leggyengébben közülük az AdaBag (AUC = 0,715; pontosság = 0,475; Kappa = 0,269) algoritmus teljesített, ezt követte az XGB (AUC = 0,760; pontosság = 0,468; Kappa = 0,296), majd a GBM (AUC = 0,777; pontosság = 0,506; Kappa = 0,332) következett, a legpontosabb predikciókat pedig a RF (AUC = 0,802; pontosság = 0,526; Kappa = 0,347) adta (15. ábra).



15. ábra. Az alapmodellek és a végső modell teljesítmény-metrikái.

(Az oszlop csoportok alatt szögletes zárójelben az adott modell finomhangolt paramétereinek neve látható.) *mfinal* – a boosting eljárás során létrehozott döntési fák száma (AdaBag), *maxdepth* – a döntési fák elágazási szintjeinek száma, *eta* – a boosting eljárás során a súlyozás csökkentésének mértéke (XGB), *n.trees* – a boosting eljárás során létrehozott döntési fák száma (GBM), *shrinkage* – a boosting eljárás során a súlyozás csökkentésének mértéke (GBM), *mtry* – a döntési fák elágazásának létrehozásakor véletlenszerűen figyelembe vett független változók száma, *decay* – a súlyozás csökkentésének mértéke logisztikus regresszió során

Az alapmodellekben meghatározott legfontosabb változók listája – a modellek gyengébb teljesítménye ellenére, illetve attól függetlenül – nagy hasonlóságot mutatott. A tipikusan gradiens-jellegű eloszlással jellemezhető, forrástól a torkolatok irányában egyre növekvő éves átlagos vízhozam (*dcharge_avg*) és a természetesen egyre csökkenő tengerszint feletti magasság (*site_AMSL*), valamint forrástól való távolság (*dist_src*) paraméterek mind a négy alapmodellben az egyes osztályok (klaszterek) domináns jelenléte szempontjából legfontosabb első 3 prediktor között szerepeltek, de a sótartalommal kapcsolatba hozható fajlagos vezetőképesség (*cond*), valamint a vízminőségi osztályozásban fontos szerepet betöltő oldott-oxigéntartalom (*DO_avg*) is több modell esetében bizonyult meghatározó környezeti faktornak (16. ábra).



16. ábra. A csoportok domináns jelenléte szempontjából legfontosabb öt környezeti paraméter az alapmodellekben közös egységesített skálán ábrázolva

A végső (meta-) modell mindhárom kiértékelési metrikája jelentősen magasabb értéket mutatott, mint az 1. szintű alapmodelleké (AUC = 0,847; pontosság = 0,769; Kappa = 0,686 – 15. ábra), emellett a csoportok jelenlétét előrejelző képessége (szenzitivitás) a *H. bulgaromanorum* ill. *H. contubernalis* fajokat magában foglaló két csoport esetében maximálisnak (*bulg*: TPR = 1,000 ill. *cont*: TPR = 1,000), a *H. angustipennis* és *H. bulbifera* fajokat tömörítő csoport esetében pedig szintén igen magasnak bizonyult (*angu_bulb*: TPR = 0,908). Specificitás, vagyis a csoportok hiányát előrejelző képesség tekintetében a legmagasabb értékeket a *bulg* (TNR = 1,000), valamint a *H. incognita* és *H. pellucidula* fajokból álló csoport (*inco_pell*: TNR = 0,979) esetében kaptuk.

A modell fajcsoportokra vonatkozó „összteljesítményét” mérni hivatott, szenzitivitás és specificitás átlaga alapján számolt igazított pontosság (balanced accuracy) értéke a *bulg*, *cont* és *fulv_inst_saxo* csoportok esetében volt a legmagasabb (1,000; 0,978 ill. 0,888), az *angu_bulb*, *inco_pell* és *mode* csoportok esetében pedig a legalacsonyabb (0,856; 0,689 ill. 0,621).

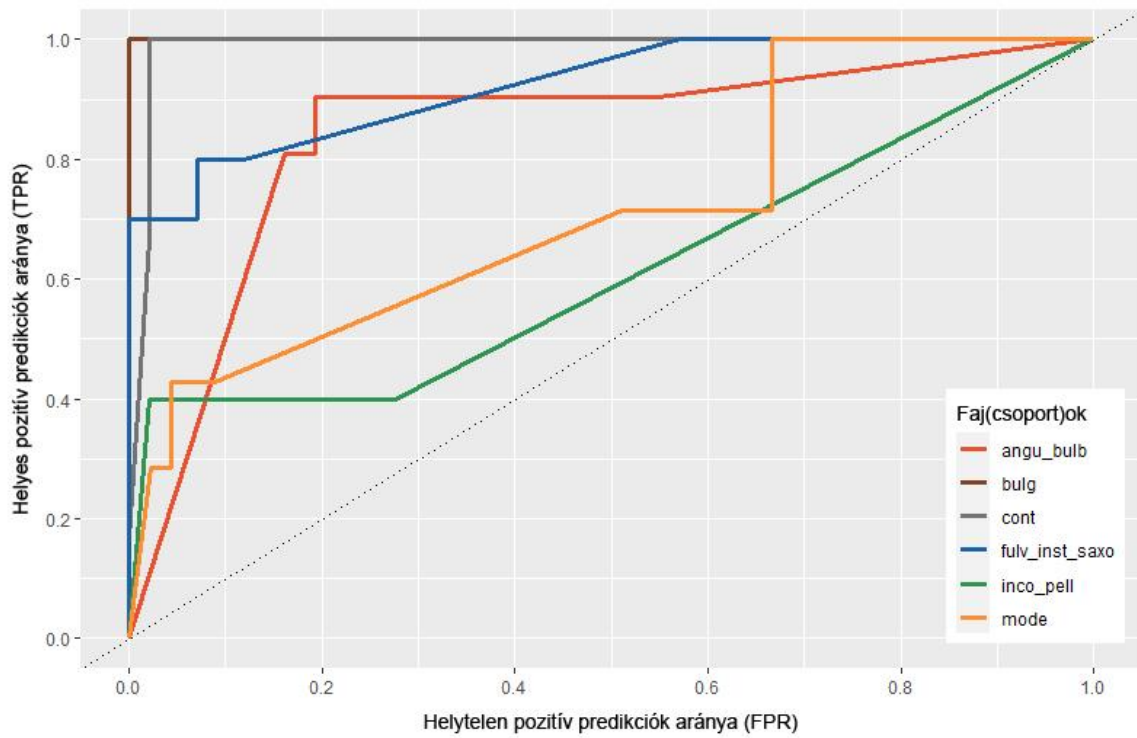
3. táblázat. A hierarchikus osztályozás során kialakított klaszterek előfordulási adatai, valamint a végső modell csoportokra vonatkozó statisztikai metrikái.

Jel. – jelenlét, *Dom.* – dominancia, *Ig. pont.* – igazított pontosság, *TPR* – szenzitivitás, *TNR* – specificitás, *AUC* – ROC görbe alatti terület

| Faj neve | Jel. rekord | Dom. | Klaszter | Dom. csop. rekord | A végső modell metrikái | | | |
|--------------------------|----------------|------|-----------------------|-------------------------|-------------------------|------------|------------|------------|
| | | | | | <i>Ig. pont.</i> | <i>TPR</i> | <i>TNR</i> | <i>AUC</i> |
| <i>H. fulvipes</i> | 21 | 11 | | | | | | |
| <i>H. instabilis</i> | 29 | 14 | <i>fulv_inst_saxo</i> | 40 | 0,888 | 0,800 | 0,976 | 0,924 |
| <i>H. saxonica</i> | 34 | 15 | | | | | | |
| <i>H. angustipennis</i> | 64 | 42 | <i>angu_bulb</i> | 86 | 0,856 | 0,905 | 0,807 | 0,843 |
| <i>H. bulbifera</i> | 62 | 43 | | | | | | |
| <i>H. incognita</i> | 25 | 6 | <i>inco_pell</i> | 22 | 0,689 | 0,400 | 0,979 | 0,613 |
| <i>H. pellucidula</i> | 44 | 17 | | | | | | |
| <i>H. modesta</i> | 67 | 28 | <i>mode</i> | 28 | 0,621 | 0,286 | 0,956 | 0,714 |
| <i>H. contubernalis</i> | 42 | 26 | <i>cont</i> | 26 | 0,978 | 1,000 | 0,957 | 0,987 |
| <i>H. bulgaromanorum</i> | 15 | 13 | <i>bulg</i> | 13 | 1,000 | 1,000 | 1,000 | 1,000 |

Az előzőekhez hasonló eredményeket kapunk az egyenlőtlen csoporteloszlású adatok, illetve az azok alapján felállított modellek pontosabb kiértékelésére szolgáló ROC-görbék alatti terület (AUC) kiszámításával, amely a helyes és helytelen pozitív predikciók arányának összevetésével értékeli ki a modell összteljesítményét csoportonként, az ismeretlen adatsorra adott előrejelzései alapján.

A legmagasabb értékeket ezen metrika esetében is a *bulg*, a *cont*, valamint a *fulv_inst_saxo* csoportok esetében kaptuk (1,000; 0,987 ill. 0,924), a legalacsonyabbnak pedig az *angu_bulb*, *mode* és *inco_pell* csoportok esetében (0,843; 0,714 ill. 0,613) mutatkoztak. Az egyes csoportokra vonatkozó pozitív predikciók ROC-görbéit a 17. ábra szemlélteti.



17. ábra. A meta- (PMLR-) modell vevő működési karakterisztika (ROC-) görbéi az egyes klaszterekre vonatkozóan.

(A modell működésének kiértékelésére szolgáló AUC metrika (15. ábra) a görbék alatti területek átlaga.)

6. EREDMÉNYEK MEGVITATÁSA

6.1. Észak-Magyarország és az Észak-Alföld *Hydropsyche*-faunája

Vizsgálataink során igazoltuk, hogy az észak-magyarországi és észak-alföldi vízfolyásokban élő szövőtegesfajok lárváinak longitudinális zonációja jól magyarázható különböző hidrológiai, fizikai-kémiai, mikrohabitatokhoz köthető, illetve földrajzi és tájhasználati környezeti változók segítségével, melyek egyúttal alkalmasak a hasonló ökológiai igényű fajok csoportokba rendezésére és domináns előfordulásuk nagy pontosságú modellezésére is.

A vizsgált területről a mintavételek során előkerült 10 *Hydropsyche* faj ökológiai preferenciák szempontjából széles spektrumot fed le. A *H. fulvipes*, a *H. instabilis* és a *H. saxonica* a vízrendszerek krenális régiójában, valamint a rithrális régió felsőbb részein fordult elő, a *H. incognita* és a *H. pellucidula* a rithrális régió teljes hosszára jellemző volt, míg a nagyobb folyókban és folyamokban előforduló *H. contubernalis* és *H. bulgaromanorum* a potamális régiók mintavételi helyeiről kerültek elő. A legnagyobb tűrőképességgel jellemezhető *H. angustipennis*, *H. bulbifera* és *H. modesta* fajok előfordulását a vízrendszerek középső szakaszainak különböző méretű, változatos víztereiben számíthattunk (Ficsór & Csabai, 2021; Waringer & Graf, 2011).

Az előfordulási adatok a *Hydropsyche* génuszra jellemző és ismert zonációs mintázatot követték. A fajok, fajcsoportok elterjedésének forrástól a torkolatig tapasztalható szekvenciális sorrendje hasonlóan mutatkozott a különböző közép- és nyugat-európai vízgyűjtőkön – pl. a Loire és a Rhône vízgyűjtőjén (Statzner & Dolédec, 2011), különböző hollandiai vízfolyásokban (Higler & Tolkamp, 1983), valamint jó ökológiai állapotú nagy-britanniai folyókban (Edington & Hildrew, 1995) – korábban megfigyelt elrendezésekhez. Bár a vizsgálataink által lefedett terület, illetve az azon található folyóvizek vízgyűjtőterülete nem hasonlítható a fent említett nagy európai folyókéhoz, mégis a Magyarországon előforduló 14 faj közül (Nógrádi & Uherkovich, 2002) 10-nek ad otthont. Ezek a vizsgált mintavételi helyek forrástól való távolsága alapján (F4. ábra E) a *H. fulvipest*, a *H. saxonicát* és a *H. instabilist* magában foglaló *fulv_inst_saxo*, a *H. angustipennist* és a *H. bulbiferát* tömörítő *angu_bulb*, a *H. incognitát* és a *H. pellucidulát* tartalmazó *inco_pell*, valamint rendre az egy-egy faj által képviselt *mode* (*H. modesta*), *cont* (*H. contubernalis*) és *bulg* (*H. bulgaromanorum*) sorrendben követik egymást. Ez a szekvencia szinte pontosan egyezik a Graf és munkatársai (2008)

által közölt, összesített elterjedési adatok alapján felállítható sorrenddel (1. ábra – Ficsór & Csabai, 2021), azzal a különbséggel, hogy az általunk vizsgált területen a *H. angustipennis* és *H. bulbifera* összességében „megelőzi” a *H. incognitát* és a *H. pellucidulát*. Ez azonban nem meglepő, tekintve, hogy a környezeti terhelésekkel szemben kevésbé érzékeny fajok, mint a *H. angustipennis*, a *H. bulbifera* és a *H. modesta*, gyakran „kilógnak” a sorból, mivel olyan patak- és folyószakaszokon is előfordulhatnak, amelyek a kevésbé toleráns fajok számára már nem megfelelőek (Higler & Tolkamp, 1983; Camargo, 1991; Statzner & Dolédec, 2011).

Az abundanciaadatokat tekintve a kevésbé érzékeny, nagyobb toleranciával jellemezhető fajok nagyobb gyakorisággal és egyedszámban kerültek elő a mintavételek során, mely jelenséget leginkább a különböző ökológiai állapotú mintavételi helyek egyenlőtlen eloszlása magyaráz (11. ábra). Közöttük ugyanis nagyobb számban voltak jelen a makroszkopikus gerinctelen élőlénycsoport szempontjából mérsékelt, gyenge és rossz minősítési kategóriába eső, kicsi, közepes és nagyobb méretű dombvidéki vízfolyások, melyek a *H. angustipennis*, a *H. bulbifera* és a *H. modesta* fajok tipikus élőhelyei (Botosaneanu & Malicky, 1978; Poepperl, 2000; Vuori, 1995).

6.2. A környezeti gradiensek hatása a szövőteges lárvák elterjedési mintázataira

A *Hydropsyche* génusz fajainak elterjedését legnagyobb mértékben befolyásoló környezeti tényezők két nagyobb csoportja már a legfontosabb vizsgált változók kiválasztása során elkülöníthető volt. Az egyik ilyen csoportot képző, természetes hosszirányú gradiensekkel jellemezhető változók – mint a tengerszint feletti magasság (site_AMSL), a forrástól való távolság (dist_src), az éves átlagos vízhozam (dcharge_avg) vagy az éves átlagos oldott oxigéntartalom (DO_avg) – kiemelt szerepe alátámaszthatja a *Hydropsyche*-fajok Alstad (1982), valamint Statzner és Dolédec (2011) által feltételezett, folyásirányú törzsfajlását, és mindenképp igazolja a vizsgált területen élő fajok más biogeográfiai régiókban – pl. a Francia-középhegységben (Dolédec & Tachet, 1989), a Brit-szigeteken (Badcock, 1974), a Pireneusokban (Décamps, 1968), vagy akár Észak-Amerikában (Gordon & Wallace, 1975; Ross & Wallace, 1982) – is felismerhető természetes zonációját a folyóvízi rendszerek mentén. Ki kell emelnünk azonban, hogy a fontosnak ítélt változók másik, leginkább a vízminőséggel, illetve antropogén eredetű terhelésekkel kapcsolatba hozható csoportjának – pl. az éves átlagos kémiai

oxigénigénynek (COD_avg), az éves átlagos ortofoszfát-foszfortartalomnak (PO4P_avg) vagy a nitrát-tartalomnak (NO3), stb. – jelentősége a szövőteges-lárvák bioindikátor voltára is rámutat (Dohet, 2002; Hellawell, 1986; Higler & Tolcamp, 1983; Houghton, 2004). Utóbbi változók főként a nagyobb tűrőképességükről ismert fajok – pl. *H. angustipennis*, *H. bulbifera* – jelenléte, ill. hiánya szempontjából mutatkoztak meghatározónak, akárcsak Camargo (2005), Vuori (1995) vagy van der Geest (2007) munkáiban. A végső elterjedési modellek elkészítéséhez használt, fontosnak ítélt változók többsége is a természetes gradiensekhez köthető, illetve más – többnyire antropogén eredetű terhelést jelző – fizikai-kémiai jellegű paraméterek közül került ki. A környezeti változók összesített helyi hatását ábrázoló ALE-grafikonok nagyon hasonló összefüggéseket mutattak a hierarchikus osztályozás során kapott azonos csoportokba tartozó fajok esetében. Fontos megjegyezni, hogy a *H. bulgaromanorum* faj jelenléte ill. hiánya szempontjából fontosnak mutató CLC_5 („Vízfelületek” felszínborítási kategória aránya a mintavételi hely 100 m-es körzetében) változó kiemelt fontossága kissé félrevezető, mert az ilyen típusú felszínborítási egységek (pl. a nagy folyók vízfelületei) magától értetődően nagyobb arányban fordulnak elő a faj tipikus élőhelyeül (Malicky, 1977) szolgáló síkvidéki, nagyon nagy vízgyűjtő-területű vízfolyásokon (esetünkben a Tiszán, a Bodrogon és a Zagyván) kijelölt mintavételi helyek közvetlen környezetében.

Pozitív összefüggés volt megállapítható az *angu_bulg* csoportba tartozó *H. angustipennis* jelenléte, valamint az antropogén eredetű terheléseket jelző ortofoszfát-foszfor (PO4P), kémiai oxigénigény (COD) és vezetőképesség (cond) paraméterek között, ami összhangban áll a faj, génuszon belül relatíve magas tűrőképességével, mely lehetővé teszi számára, hogy egyes, erősebben degradált élőhelyeken akár nagyobb számban is jelen legyen, ahol a többi *Hydropsyche* faj már nem találja meg életfeltételeit (Pitsch, 1993; Waringer & Graf, 2011). Az ugyanebbe a csoportba sorolt, szintén magasabb tűrőképességgel jellemezhető *H. bulbifera* esetében ez az összefüggés kevésbé nyilvánvaló, pozitív összefüggést a jelenlétére vonatkozóan az oldott oxigéntartalommal kapcsolatban mutattunk ki.

Az *inco_pell* csoportba tartozó *H. incognita* előfordulása és a vezetőképesség (cond) közötti, valamint a *H. pellucidula* előfordulása és az átlagos áramlási sebesség éves minimuma (mvel_min) közötti, nehezen értelmezhető, U-alakú görbével jellemezhető, bizonytalan, mégis a modell teljesítménye szempontjából kiemelt fontosságúnak ítélt összefüggés magyarázata egyrészt az lehet, hogy a fajok – kiváltképp a *H. incognita* –

kevés esetben voltak jelen a mintákban, másrészt az, hogy az általuk preferált élőhelyeken a vizsgált változók értékei igen széles spektrumot fednek le.

Figyelemre méltó a fontosnak ítélt 13 változó változatos térléptéke, azok között ugyanis kis térléptékben mért környezeti paramétereket (ilyenek a pontszerűen mért fizikai-kémiai változók, pl. vezetőképesség, kémiai oxigénigény, ortofoszfát-foszfortartalom stb.), közepes térléptékű – megközelítőleg 50-100 m-es léptékben mért –, habitat-jellegű paramétereket (pl. finom és durva szemcseméretű szubsztrátok aránya) és nagy térléptékben mért geográfiai jellegű változókat (pl. tengerszint feletti magasság) is megfigyelhetünk. Ez az eredmény jól tükrözi, egyszersmind bizonyítja is, hogy a folyóvízi rendszerek ökoszisztémáinak modellezése esetén a teresztris ökoszisztémák elterjedési modelljeitől eltérően elengedhetetlen a különböző térléptékű változók figyelembe vétele. Többek között Erős és Schmera (2010), Domisch és munkatársai (2015), valamint Schmidt és munkatársai (2020) is kiemelik, hogy a folyóvízi ökoszisztémák rendkívül változatos, foltszerű elterjedésű, az egyirányú áramlás következtében kialakuló anyagforgalom okán egymással nagyobb távolságban is összefüggő mikroélőhelyek komplex rendszerei, melyekben a felvízi folyamatok éppoly döntőek, mint a lokális, mikrohabitat szintű, vagy akár egy nagyobb vízgyűjtőterületet érintő változások. Ezen hatásokat az elterjedési modellek megalkotása során a változók térléptékének körültekintő kiválasztásával követhetjük nyomon, ennek ellenére – főként az elterjedési modellek térnyerésének kezdeti szakaszában – leginkább a fizikai-kémiai prediktorok hiányoztak az ehhez hasonló predikciós modellekből, függetlenül attól, hogy a folyóvízi élőlényközösségek összetételére gyakorolt kiemelkedően fontos hatásuk régóta jól ismert (Früh et al., 2012; Sundermann et al., 2013).

A hierarchikus osztályozás eredményeként létrejött csoportok igen pontosan tükrözik a fajok irodalmi adatoknak – pl. Pitsch, 1993; Waringer & Graf, 2011; Dohet, 2002; Lechthaler & Stockinger, 2005 – megfelelő, folyóvízi szinttájakkal, valamint a környezeti terheléssel szembeni preferenciáit, illetve toleranciáját. Külön csoportba (*bulg*) került a legnagyobb folyók potamális régiójában előforduló *H. bulgaromanorum*. Ezt a fajt, imágó-előfordulási adatok alapján Nógrádi és Uherkovich (2002) Magyarország egyik legelterjedtebb, egyszersmind a vízszennyezéseknek egyik leginkább ellenálló, akár kisebb vizekben is megtalálható fajának tartja. A faj lárváit vizsgálataink során a Bodrogban, a Tiszában, illetve a Hernád és Zagyva folyók alsó szakaszain találtuk meg, mely élőhelyek megfelelnek a faj tipikus élőhelyeinek, szennyezéstűrővel kapcsolatos összefüggéseket

azonban az esetében nem sikerült feltárnunk. Utóbbi jelenség oka többek között az, hogy a felsorolt mintavételi helyek számos, természetes gradienshez köthető jellemzőjükben – pl. forrástól való távolság (*dist_src*), éves átlagos vízhozam (*dcharge_avg*) – markánsan elkülönülnek a többitől, mely különbségek a statisztikai modellezés során „elnyomják” a szennyezéssel kapcsolatba hozható környezeti paraméterek kevésbé hangsúlyos eltéréseit.

A *H. bulgaromanorum*-hoz legközelebb a szintén egy-egy fajt tartalmazó *cont* és *mode* csoportok fajai (a *H. contubernalis* és a *H. modesta*) kerültek, melyek az előzőhöz hasonló szinttájakon jellemzőek, de a vizsgált területen átlagosan nagyobb tengerszint feletti magasságú helyekről kerültek elő, mint az előző faj (F4. ábra K). A tapasztalt elrendeződés megfelel a két faj folyásirányú szekvenciában elfoglalt, szakirodalmi adatok alapján ismert pozíciójának (Ficsór & Csabai, 2021; Graf et al., 2008). Figyelemre méltó azonban, hogy a környezeti stresszorokkal – pl. éves átlagos fajlagos vezetőképesség (*cond*), éves átlagos ortofoszfát-foszfortartalom (*PO4P_avg*), éves átlagos nitrát-tartalom (*NO3*) – szembeni tűrőképességre utaló eredményeket közülük sokkal inkább a *H. modesta* faj esetében sikerült kimutatnunk. Mindezt annak ellenére, hogy imágóik hazai előfordulási adatai alapján a fajt a környezet degradációjával szemben érzékenyebbnek tartják, mint a *H. contubernalis*-t (Nógrádi & Uherkovich, 2002). Lechthaler és Stockinger (2005), Roux és munkatársai (1992), valamint Waringer és Graf (1997) eredményeihez hasonlóan, a vizsgált területen a *H. modesta* az egyik legszélesebb környezeti preferenciával jellemezhető faj, amelyet alátámaszt a többi csoporthoz képest kisebb pontossággal prediktálható domináns előfordulása is (3. táblázat).

Az elválási pontok távolsága szerint következő *angu_bulb* csoport fajai (a *H. angustipennis* és a *H. bulbifera*) a potamális régiókba csak a legritkább esetben hatolnak le, sokkal inkább jellemzőek a rhitrális régió kis- és közepes méretű folyóvizeire (Lechthaler & Stockinger, 2005; Waringer & Graf, 2011), ezen felül – a *mode* csoport mellett – a legnagyobb tűrőképességgel jellemezhetőek (Pitsch, 1993; Waringer & Graf, 2011).

Az *inco_pell* csoport képviselői (a *H. incognita* és a *H. pellucidula*) a rhitrális régiók tipikus fajai, amelyek magasabb térszíneken is előfordulhatnak; tűrőképességük az előző csoporténál szűkebb, Európa egyes vidékein akár 500-1000 m-es tengerszint feletti magasságokig is felhatolnak (Bálint & Ujvárosi, 2009). A klaszter tagjai a legkevesebb mintavételi helyről előkerült fajok közé tartoznak, amely megmagyarázza a jelenlétük és egyes környezeti paraméterek között feltárt bizonytalan összefüggéseket (12. ábra C).

Az előzőektől teljesen elkülönülő osztályba (klaszterbe) került *fulv_inst_saxo* csoport a hegy- és dombvidéki kisvízfolyások környezeti terhelésekre leginkább érzékeny fajait (*H. fulvipes*, *H. instabilis* és *H. saxonica*) tömöríti. Az ide tartozó fajok elterjedési területükön belül mindenhol a legmagasabb térszínek lakói, s egyben a génusz környezeti terhelésekkel szemben legérzékenyebb tagjai (Edington & Hildrew, 1995; Graf et al., 2008, Higler & Tolkamp, 1983; Statzner & Dolédec, 2011). Ezen tulajdonságaik az általunk végzett elemzések során is megmutatkoztak (F4. ábra E, G, I és K), az egyik legjobban modellezhető, legpontosabban prediktálható domináns előfordulású klaszterré téve csoportjukat (3. táblázat).

6.3. Gépi tanulási algoritmusok alkalmazhatósága a fajelterjedési modellekben

A környezeti háttérváltozók és a klaszterek domináns jelenléte közötti kapcsolatrendszer feltárásához és modellezéséhez használt döntési fa alapú gépi tanulási algoritmusokat sikerrel alkalmazzák az édesvízi gerinctelen faunát érintő ökológiai kutatásokban (pl. Cha et al., 2021; Kubusova et al., 2010; Maloney et al., 2009; Marle et al. 2021; Pírvi et al., 2015). Ennek legfőbb oka – számos más előnyük mellett – a mintavételeket és/vagy méréseket követően rendelkezésre álló (sokszor igen nagy méretű, egyenlőtlen eloszlású és adott esetben hiányos) adathalmazban rejlő komplex, nem lineáris összefüggések nagy pontosságú felismerésének képessége, és a felismert összefüggések későbbi alkalmazásának lehetősége hasonló változókon alapuló előrejelzések (predikciók) létrehozása érdekében (Scowen et al., 2021). Az élőlények és környezetük kapcsolatának vizsgálata szempontjából kiemelten fontos tulajdonságuk mindemellett, hogy a megalkotásukhoz felhasznált változók fontosságának rangsorolására is képesek (Lucas, 2020). Ez utóbbi lehetőséget kiaknázva megállapíthattuk, hogy az általunk alkalmazott alapmodellekben az osztályozás eredményeként kapott csoportok domináns jelenléte szempontjából változatlanul az igen kifejezett hosszirányú gradienssel jellemezhető változók a legfontosabbak: az átlagos vízhozam (*dcharge_avg*), a forrástól való távolság (*dist_src*) és a finom szemcseméretű szubsztrátumok aránya (16. ábra) forrástól a torkolatig természetesen nő, míg a tengerszint feletti magasság (*site_AMSL*) természetesen csökken (Leopold, 1953; Sternberg, 1875). A szövőtegzés-lárvák elterjedését bizonyos tanulmányok szerint (pl. Becker, 1987; Philipson, 1954; Pírvi et al., 2015; Roux et al., 1992; Sala et al., 2016) befolyásolni képes vezetőképesség (*cond*), átlagos kémiai-

oxigénigény (COD_avg), átlagos oldott-oxigéntartalom (DO_avg) és átlagos ortofoszfát-foszfortartalom (PO4P_avg) hatása az előzőeknél kevésbé jelentősnek, de szintén kimutathatónak bizonyult.

Bár fajelterjedési modellek megalkotására való széles körű alkalmazásukról csak az utóbbi egy-két évtizedben beszélhetünk (Elith, 2019), az 1. szintű (alap-) modellekben alkalmazott gépi tanulási algoritmusok korábbi vizsgálatok során tapasztalt teljesítményükhöz (pl. Valavi et al., 2022; Zhang et al. 2019) viszonyítva esetünkben meglehetősen gyenge predikciós pontossággal voltak jellemezhetőek. Az egyenlőtlen adateloszlás (Benkendorf et al., 2013), a viszonylag alacsony esetszám (van Proosdij et al., 2016) és a szigorú validálási követelmények számlájára írható jelenséget az egymástól független predikciókat adó alapmodellek előrejelzéseinek „kombinálásával”, jelesül is a Wolpert (1992) által bevezetett általánosítás („stacking generalization”) technikájával sikerült jelentősen korrigálnunk. Az említett „kombinálási lépésre”, több lehetőség is adódik, tekintve, hogy az alapmodellek által létrehozott, független – egyúttal sok esetben különböző, így szükségszerűen pontatlan – predikciók kiértékelhetők egyszerű többségi szavazás (hard voting), vagy a prediktált kimenetek valószínűségének pontosság alapján súlyozott átlaga szerint (soft voting) is (Kumari et al., 2021), a legelterjedtebb módszer mégis az általunk is alkalmazott meta-modell használata. (van der Laan et al., 2007).

Az eljárást követően kapott kiértékelési metrikák (3. táblázat) a végső modell jobb alkalmazhatóságára utaltak, annak kiértékelésekor ugyanis mind a „klasszikus” kiértékelési metrikák (Cohen-féle kappá, pontosság), mind a többszörös osztályozást (multi-class classification) végrehajtó modellek teljesítményének vizsgálatára sokkal inkább alkalmas és jobban interpretálható AUC- (area under the ROC curve – Melo, 2013) metrika esetében magasabb értékeket kaptunk. Az algoritmusok összevonásával elérhető jobb teljesítmény általunk is tapasztalt előnyei ellenére ezt a technikát a vízi ökoszisztémákat érintő kutatásokban mindeddig ritkán alkalmazták (pl. Kiser et al., 2022; Rasdas et al., 2023; Sharma et al., 2021), leginkább a hidrológiai (pl. Mallick et al., 2022; Xie et al., 2023; Zounemat-Kermani et al., 2021), geológiai (pl. Dou et al., 2020; Yin et al., 2021) és klinikai tudományok területén honosodott meg (pl. Gupta et al., 2022; Meng et al., 2022; Mohammed et al., 2021).

Ki kell emelnünk, hogy a klaszterek domináns jelenlétét befolyásoló környezeti változók térleptékének változatossága az 1. szintű modelleken belül is megmaradt, függetlenül attól, hogy a függő változó – ti. a domináns klaszterek – „felbontását” a

hierarchikus osztályozással csökkentettük. Bár korábbi kutatási eredmények szerint (pl. Domisch et al., 2015) a kisebb felbontású – pl. osztály vagy rend szinten rögzített – elterjedési adatok nem vagy csak nehézkesen modellezhetők nagyobb felbontású (kisebb térleptékű) változókkal, tapasztalataink szerint ezek – akár jelentős mértékben – hozzájárulhatnak a modellek teljesítményének, így predikciós képességének növeléséhez, újfent rávilágítva a jellemzően kisebb térleptékben mért fizikai-kémiai prediktorok figyelembevételének fontosságára.

Az 1. szintű (alap-) modellek gyenge vagy mérsékelt, de a függő változó – domináns klaszterek – legnagyobb számú rekorddal rendelkező kategóriájának részarányánál (0,400), mint küszöbértéknél valamivel így is nagyobb (0,468 és 0,526 közötti) pontosságú predikciónak tanulását követően a meta-modell az ismeretlenként leválasztott tesztadatsorra vonatkozóan 100%-os pontossággal (1,000) prediktálta az egy fajt magába foglaló *bulg* csoport domináns jelenlétét és hiányát is, emellett igen meggyőző teljesítményt nyújtott a *cont*, *fulv_inst_saxo* és *angu_bulb* csoportok jelenlétének vagy hiányának előrejelzésében is (3. táblázat). Utóbbi csoportok egyaránt magukba foglalják az egyes vízfolyásszakaszok szempontjából leginkább specialistának tekinthető fajokat (pl. *H. fulvipes*, *H. saxonica* és *H. contubernalis*), valamint a víztereket ért szennyeződésekre leginkább (*H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. instabilis*) és legkevésbé (pl. *H. angustipennis*) fajokat is (Graf et al., 2008; Higler & Tolkamp, 1983). Az *inco_pell* és *mode* csoportok esetében kapott, alacsonyabb igazított pontosság-értékek feltehetőleg a csoport domináns jelenlétét mutató rekordok alacsony számának és a csoportba tartozó fajok kevésbé kifejezett környezeti preferenciáinak (pl. a *H. incognita* és a *H. pellucidula*), valamint az általuk benépesített élőhelyek rendkívül széles skálájának (pl. *H. modesta*) következménye.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

A folyóvízi rendszerek szinte teljes hosszán előforduló *Hydropsyche* fajok, mind ökoszisztéma-szolgáltatásaik, mind bio-indikátorként történő alkalmazhatóságuk szempontjából kiemelt jelentőségű lárváinak jellegzetes, szekvenciális elterjedési mintázatát több abiotikus és biotikus környezeti tényező alakítja ki.

Eredményeink alapján megállapíthatjuk, hogy az egyes fajok jelenlétét/hiányát befolyásoló, legfontosabb paraméterek nagyobb része – pl. vízhozam, tengerszint feletti magasság, forrástól való távolság, áramlási sebesség, vagy a mederanyag szemcseméretaránya – gradiens-szerű hosszirányú eloszlást mutat, míg kisebb számban hatással vannak rá olyan tényezők is (pl. fajlagos vezetőképesség, nitrát- és ortofoszfát-foszfortartalom, oldott-oxigénmennyiség), amelyek jellemzően inkább a vizek ökológiai állapotának indikátorai, és értékeiknek alakulása főként antropogén eredetű diffúz vagy pontszerű terhelések folyamán.

A fajok előfordulása és a környezeti tényezők közötti kapcsolat feltárására használt algoritmusok által meghatározó fontosságúnak ítélt paraméterek relevanciáját bizonyítja, hogy a fajokat az igazoltan hasonló ökológiai igényeiknek megfelelően tudtuk csoportosítani.

A klaszterek domináns előfordulásának környezeti tényezők által befolyásolt lehetőségeit megtanulni, statisztikai nyelvre fordítani, valamint azokat előre jelezni hivatott, gépi tanuláson (ML) alapuló végső modell kellő pontosságú predikciókra volt képes, így megállapítottuk, hogy

- megfelelő környezeti paraméterek ismeretében egy adott (rész)vízgyűjtőn előforduló *Hydropsyche* fajok lárváinak elterjedési mintázata jól modellezhető gépi tanulás (ML) alapú statisztikai algoritmusokkal;
- a folyóvízi élőhelyek mozaikossága, valamint a vízrendszerek dendritikus felépítéséből adódó, sajátos hosszirányú kapcsolata miatt folyóvízi ökoszisztémák modellezése esetén kiemelt fontosságú a változatos térléptékű változók alkalmazása;
- a fajok előfordulási adatainak természetesen egyenetlensége miatt szigorúan felügyelt (5-szörösen keresztvalidált) tanulási metódus alkalmazása esetén egy-egy önálló ML-algoritmussal kevésbé pontos, de azok összevonásával (stacking ensemble) kellő pontosságú modell állítható fel az elterjedési mintázat magyarázatára;

- a fenti módszerrel felállított modell segítségével kellő pontossággal becsülhető meg egy-egy szövőtegzés faj vagy fajcsoport lárváinak domináns jelenléte, illetve hiánya ismeretlen faunájú vizekben;
- a modell alkalmas lehet az elterjedési területek/mintázatok változásainak vizsgálatára különböző klíma- vagy környezeti scenáriók keretében;
- hasonló spektrumú gyűjtési és mérési adatok megléte esetén az általunk alkalmazott modellezési technika alkalmas lehet más élőlénycsoportok fajainak/taxonjainak környezeti változóktól függő elterjedési mintázatainak vizsgálatára is.

8. SUMMARY

Larvae of the species in the caddisfly genus *Hydropsyche* are important members of riverine invertebrate communities due to their ecosystem services and their applicability as bio-indicators. The longitudinal distribution of species shows a characteristic downstream sequence, formed by the combined effects several biotic and abiotic environmental factors.

Our results show that the majority of the factors – like discharge, mean velocity, altitude, the size of substrate particles or the distance of sampling site from source – that influence the presence or absence of individual species has a significant longitudinal gradient. Others, e.g. conductivity, dissolved oxygen-, nitrate-, or orthophosphate-phosphorous content, that can be related to anthropogenic impacts and therefore the physico-chemical quality of surface waters, have lesser but still detectable effect.

The most important parameters, identified by the algorithms that were applied to reveal the relationship between the environmental variables and the occurrence of species, are proved to be relevant, since the hierarchical clustering, based on the analysis of their combined effects resulted in the creation of six groups, containing 1-3 species with similar autecological characteristics, according to the literature.

Our final model, which was designed as a stacking ensemble of four different machine learning (ML-) algorithms that were trained with the dominant occurrence of the above mentioned species/groups and the selected variables as predictors, was able to give highly accurate predictions on an unknown hold-out dataset, thus we concluded, that

- the distribution patterns of *Hydropsyche* larvae in the river network of a (sub)basin can be adequately modelled by machine learning (ML-) algorithms based on carefully selected environmental parameters;
- due to the heterogeneity of microhabitats and the peculiar longitudinal connectivity of a dendritic stream-river network, it is particularly important to include variables measured on various spatial scales in case of modelling riverine ecosystems;
- the mediocre or poor performance of ML-algorithms with strictly supervised 5-fold cross-validation – applied to compensate the natural bias in species occurrence data – can be highly improved by stacking ensemble to give accurate predictions;
- a model, constructed this way, could accurately predict the dominant occurrence of *Hydropsyche* species/groups at sites with previously unknown fauna;

- it could also be used to examine or predict the changes of distribution patterns or areas of species under different environmental or climate change scenarios;
- the modelling approach we applied here can be suitable to study the distribution patterns of further species or taxa in other aquatic invertebrate groups constrained by their environmental preferences.

9. IRODALOMJEGYZÉK

- ADLER, P. H. – FOOTITT, R. G. (2017): Introduction. – In: FOOTITT, R. G. – ADLER, P. H. (eds.): *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2nd ed. – John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA, 656 pp.
- ALFARO, E. – GAMEZ, M. – GARCIA, N. (2013): adabag: An R Package for Classification with Boosting and Bagging. – *Journal of Statistical Software* 54(2): 1-35.
- ALLAN, J. D. (1995): *Stream ecology*. – Chapman & Hall, London, 388 pp.
- ALSTAD, D. N. (1980): Comparative biology of the common Utah Hydropsychidae (Trichoptera). – *American Midland Naturalist* 103: 167-174.
- ALSTAD, D. N. (1982): Current speed and filtration rate link caddisfly phylogeny and distributional patterns on a stream gradient. – *Science* 216: 553-554.
- ANDERSEN, T. – KLUBNES, R. (1983): The life histories of *Hydropsyche siltalai* Döhler, 1963 and *H. pellucidula* (Curtis, 1834) (Trichoptera, Hydropsychidae) in a West Norwegian river. – *Aquatic Insects* 5: 51-62.
- ANDERSON, J. A. – BLAIR, V. (1982): Penalized maximum likelihood estimation in logistic regression and discrimination. – *Biometrika* 69(1): 123-136.
- APLEY, D. W. – ZHU, J. (2020): Visualizing the effects of predictor variables in black box supervised learning models. – *Journal of the Royal Statistical Society* 82(4): 1059–1086.
- AQEM CONSORTIUM (2002): *Manual for the application of the AQEM method. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0, February 2002.*
- BALES, M. T. – BADCOCK, R. M. (1987): Respiratory rates and distribution of caddis larvae in relation to acclimation to temperature. – In: BOURNAUD, M. & TACHET, H. (eds.): *Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera*. Junk Publishers, Dordrecht, Netherlands, 179-183.
- BÁLINT, M. – UJVÁROSI, L. (2009): Distribution patterns of *Hydropsyche incognita* (Pitsch, 1993) and *H. pellucidula* (Curtis, 1834) in Transylvania (Romania), with special reference to their ecological requirements (Trichoptera: Hydropsychidae). – *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* 110: 167-172.

- BARATA, C. – LEKUMBERRI, I. – VILA-ESCALE, M. – PRAT, N. – PORTE, C. (2005): Trace metal concentration, antioxidant enzyme activities and susceptibility to oxidative stress in the Trichoptera larvae *Hydropsyche exocellata* from the Llobregat river basin (NE Spain). – *Aquatic Toxicology* 74: 3–19.
- BÄTKE, J. – CORING, E. (2011): Biological effects of anthropogenic salt-load on the aquatic fauna: A synthesis of 17 years of biological survey on the rivers Werra and Weser. – *Limnologica* 41: 125-133.
- BECKER, G. (1987): Net-building behaviour, tolerance and development of two caddisfly species from the river Rhine (*Hydropsyche contubernalis* and *H. pellucidula*) in relation to the oxygen content. – *Oecologia (Berlin)* 73: 242-250.
- BENKENDORF, D. J. – SCHWARTZ, S. D. – CUTLER, D. R. – HAWKINS, C. P. (2023): Correcting for the effects of class imbalance improves the performance of machine-learning based species distribution models. – *Ecological Modelling* 483: 110414.
- BIECEK, P. (2018): DALEX: Explainers for Complex Predictive Models in R. – *Journal of Machine Learning Research* 19: 1–5.
- BODA, P. – VÁRBÍRÓ, G. – FICSÓR, M. (2023): Módszertani Kézikönyv a Víz Keretirányelv feladataihoz kapcsolódóan a makroszkopikus vízi gerinctelenek mintavételéhez és ökológiai állapotértékeléséhez. - Ökológiai Kutatóközpont, Budapest, 60 pp.
- BONADA, N. – ZAMORA-MUÑOZ, C. – RIERADEVALL, M. – PRAT, N. (2004): Ecological profiles of caddisfly larvae in Mediterranean streams: implications for bioassessment methods. – *Environmental pollution* 132: 509-521.
- BONADA, N. – VIVES, S. – RIERADEVALL, M. – PRAT, N. (2005): Relationship between pollution and fluctuating asymmetry in the pollution-tolerant caddisfly *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Insecta). – *Archiv für Hydrobiologie* 162: 167–185.
- BOON, P. J. (1978): The pre-impoundment distribution of certain Trichoptera larvae in the North Tyne river system (northern England) with particular reference to current speed. – *Hydrobiologia* 57: 167-174.
- BOSER, B. E. – GUYON, I. M. – VAPNIK, V. N. (1992): A training algorithm for optimal margin classifiers. – *Proceedings of the fifth annual workshop on Computational learning theory*, July 1992: 144–152.
- BOTOSANEANU, L. – MALICKY, H. (1978): Trichoptera. – In: ILLIES, J. (ed): *Limnofauna Europaea. A Checklist of the Animals Inhabiting European Inland Waters, with an Account of Their Distribution and Ecology*, 2nd ed. Gustav, Stuttgart:333–359.

- BOURNAUD, M. – TACHET, H. – PERRIN, J. F. (1982): Les Hydropsychidae (Trichoptera) du Haut-Rhône entre Genève et Lyon. – *Annales de Limnologie* 18: 61-80.
- BREIMAN, L. (2001): Random Forests. – *Machine Learning* 45: 5-32.
- BROCK, G. – PIHUR, V. – DATTA, S. – DATTA, S. (2008): clValid: An R Package for cluster validation. – *Journal of Statistical Software* 25: 1–22.
- BUCZYŃSKA, E. (2013): The influence of a dam reservoir on caddisflies (Trichoptera) of an upland river on the example of the River Bystrzyca (south-eastern Poland). – *Ochrona Środowiska I Zasobów Naturalnych* 24: 17-22.
- BURTON, G. J. – MCRAE, T. M. (1972): Observation on Trichoptera predators of aquatic stages of *Simulium damnosum* and other *Simulium* species in Ghana. – *Journal of Medical Entomology* 9: 289-294.
- CAMARGO, J. A. (1991): Ecotoxicological study on the influence of an industrial effluent on a net-spinning caddisfly assemblage in a regulated river. – *Water, Air and Soil Pollution* 60: 263–277.
- CAMARGO, J. A. (1994): The importance of biological monitoring for the ecological risk assessment of freshwater pollution: A case study. – *Environment International* 20(2): 229–238.
- CAMARGO, J. A. – ALONSO, A. – SALAMANCA, A. (2005): Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. – *Chemosphere* 58: 1255-1267.
- CHA, Y. – SHIN, J. – GO, B. – LEE, D.-S. – KIM, Y. – KIM, T. – PARK, Y.-S. (2021). An interpretable machine learning method for supporting ecosystem management: Application to species distribution models of freshwater macroinvertebrates. – *Journal of Environmental Management* 291: 112719.
- CHASE, J. M. – LEIBOLD, M. A. (2003): *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches.* – University of Chicago Press, Chicago, 221 pp.
- CHEN, T. – GUESTRIN, C. (2016): XGBoost: A Scalable Tree Boosting System. – *KDD '16: Proceedings of the 22nd ACM SIGKDD International Conference on Knowledge Discovery and Data Mining, August 2016*: 785–794.
- CHEN, T. – HE, T. – BENESTY, M. – KHOTILOVICH, V. – TANG, Y. – CHO, H. – CHEN, K. – MITCHELL, R. – CANO, I. – ZHOU, T. – LI, M. – XIE, J. – LIN, M. – GENG, Y. – LI, Y. – YUAN, J. (2022): xgboost: Extreme Gradient Boosting. – R package version 1.5.2.1.
- CIVANTOS-GÓMEZ, I. – GARCÍA-ALGARRA, J. – GARCÍA-CALLEJAS, D. – GALEANO, J. – GODOY, O. – BARTOMEUS, I. (2021): Fine scale prediction of ecological community

- composition using a two-step sequential Machine Learning ensemble. – PLoS Computational Biology 17(12): e1008906.
- COPPA, G. (2015): Addition à la faune des Trichoptères de France: découverte de la larve d'*Hydropsyche silfvenii* Ulmer, 1906 dans le département des Ardennes (N-E France) [Trichoptera, Hydropsychidae]. – Ephemera 17: 37–42.
- CUDNEY, M. D. – WALLACE, J. B. (1980): Life cycles, microdistribution and production dynamics of net spinning caddisflies in a large southeastern (USA) river. – Holarctic Ecology 3: 169-182.
- CZACHOROWSKI, S. (1989): Differentiation of the habitats of Hydropsychidae larvae (Insecta: Trichoptera) in the Pasłęka river as a result of avoidance of trophic competition. – Polskie Archiwum Hydrobiologii 36: 123-132.
- CZACHOROWSKI, S. – SERAFIN, E. (2004): The distribution and ecology of *Hydropsyche bulgaromanorum* and *Hydropsyche contubernalis* (Trichoptera: Hydropsychidae) in Poland and Belarus. – Lauterbornia 50: 85-98.
- DE SOTO, J., FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M. – LUIS-CALABUIG, E. – FERNÁNDEZ-ALÁEZ, C. (1994): Spatial and temporal distribution of the caddisfly (Trichoptera) communities of the Sil basin (NW Spain). – Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen 253: 1716-1722.
- DÉCAMPS, H. (1968): Vicariance écologique chez les Trichoptères des Pyrénées. – Annales de Limnologie 4: 1–50.
- DOHET, A. (2002) - Are caddisflies an ideal group for the biological assessment of water quality in streams? – In: W. MEY (ed.): Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera, Potsdam, Germany – Nova Supplementa Entomologica, Keltern 15: 507-520.
- DOLÉDEC, S. – TACHET, H. (1989): Ecological observations and life histories of five net-spinning caddisflies (Trichoptera) of the Lower Adèche river. – Aqatic Insects 11: 89-99.
- DOMISCH, S. – JÄHNIG, S. C. – SIMAIKA, J. P. – KUEMMERLEN, M. – STOLL, S. (2015): Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. – Fundamental and Applied Limnology 186: 45–61.
- DOU, J. – YUNUS, A. P. – BUI, D. T. – MERGHADI, A. – SAHANA, M. – ZHU, Z. – CHEN, C-W. – HAN, Z. – PHAM, B. T. (2020): Improved landslide assessment using support vector

- machine with bagging, boosting, and stacking ensemble machine learning framework in a mountainous watershed, Japan. – *Landslides* 17: 641-658.
- DUNN, J. C. (1973): A fuzzy relative of the ISODATA process and its use in detecting compact, well-separated clusters. – *Journal of Cybernetics* 3: 32–57.
- EDINGTON, J. M. (1965): The effect of water flow on populations of net-spinning Trichoptera. – *Mitteilungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 13: 40-48.
- EDINGTON, J. M. (1968): Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. – *Journal of Animal Ecology* 37: 675-692.
- EDINGTON, J. M. – HILDREW, A. G. (1973): Experimental observations relating to the distribution of net-spinning Trichoptera in streams. – *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 18: 1549-1558.
- EDINGTON, J. M. – HILDREW, A. G. (1995): A revised key to the caseless caddis larvae of the British Isles, with notes on their ecology. – *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 53: 1-119.
- EDINGTON, J. M. – EDINGTON, M. A. – DORMAN, J. A. (1984): Habitat partitioning amongst Hydropsychid larvae of a Malaysian stream. – In: MORSE, J. C. (ed.): *Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera*, Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 123-129.
- ELITH, J. (2019): Chapter 15: Machine learning, random forests, and boosted regression trees. – In: BRENNAN, L. A. – TRI, A. N. – MARCOT, B. G. (eds): *Quantitative analyses in wildlife science*. – Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, USA, 344. pp.
- ELITH, J. – GRAHAM, C. H. – ANDERSON, R. P. – DUDÍK, M. – FERRIER, S. – GUISAN, A. – HIJMANS R. J. – HUETTMAN, F. – LEATHWICK, J. R. – LEHMANN, A. – LI, J. – LOHMANN, L. G. – LOISELLA, B. A. – MANION, G. – MORITZ, C. – NAKAMURA, M. – NAKAZAWA, Y. – OVERTON, J. MCC. M. – TOWNSEND PETERSON, A. – PHILLIPS, S. J. – RICHARDSON, K. – SCHACHETTI-PEREIRA, R. – SCHAPIRE, R. E. – SOBERÓN, J. – WILLIAMS, S. – WISZ, M. S. – ZIMMERMANN, N. E. (2006): Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. – *Ecography* 29(2): 129-151.

- ENGELS, S. – NEUMANN, D. – LÖBBEL, H. – BRÜHNE, M. (1996): Waiting for *Hydropsyche* – why has only one of at least four local *Hydropsyche* species returned into the Lower Rhine? – *Large Rivers* 10: 313–314.
- 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.
- EUROPEAN COMMISSION (2000): Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. – *Offline Journal of the European Communities* 2000.
- FRANKLIN, J. (2010): Mapping species distributions: spatial inference and prediction. – Cambridge University Press, 340 pp.
- FREUND, Y. – SCHAPIRE, R. E. (1997): A decision-theoretic generalization of on-line learning and an application to boosting. – *Journal of Computer and System Sciences* 55(1): 119-139.
- FRIEDMAN, J. H. (2001): Greedy Function Approximation: A Gradient Boosting Machine. – *The Annals of Statistics* 29(5): 1189-1232.
- FRÜH, D. – STOLL, S. – HAASE, P. (2012): Physico-chemical variables determining the invasion risk of freshwater habitats by alien mollusks and crustaceans. – *Ecology and Evolution* 2(11): 2843–2853.
- FULLER, R. L. – MACKAY, R. J. (1980): Feeding ecology of three species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in southern Ontario. – *Canadian Journal of Zoology* 58: 2239-2251.
- FULLER, R. L. – MACKAY, R. J. – HYNES, H. B. N. (1983): Seston capture by *Hydropsyche betteni* nets (Trichoptera, Hydropsychidae). – *Archiv für Hydrobiologie* 97: 251-261.
- GALLARDO-MAYENCO, A. – PRENDA, J. – TOJA, J. (1998): Spatio-temporal distribution and ecological preferences of coexisting hydropsychid species (Trichoptera) in two mediterranean river basins (S Spain). – *International Review of Hydrobiology* 83: 123-134.
- GALLARDO-MAYENCO, A. – RUÍZ, A. (2007): Distribution and microhabitat selection of *Hydropsyche exocellata* Dufour (Trichoptera, Hydropsychidae) in a Mediterranean river affected of organic pollution: the Guadaria River (S Spain). – *Limnetica* 26: 89-97.
- GEORGIAN, T. J. – WALLACE, B. J. (1981): A model of seston capture by net-spinning caddisflies. – *Oikos* 36: 147-157.

- GERACI, C. J. – ZHOU, X. – MORSE, J. C – KJER, K. M. (2010) – Defining the genus *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) based on DNA and morphological evidence. – Journal of the North American Benthological Society 29: 918–933.
- GORDON, A. E. – WALLACE, J. B. (1975): Distribution of the family Hydropsychidae (Trichoptera) in the Savannah river basin of North Carolina, South Carolina and Georgia. – Hydrobiologia 46: 405–423.
- GORDON, N. D. – MCMAHON, T. A. – FINLAYSON, B. L. (1992): Stream hydrology. – Wiley, Chichester, 526 pp.
- GRAF, W. – MURPHY, J. – DAHL, J. – ZAMORA-MUÑOZ, C. – LÓPEZ-RODRÍGUEZ, M. J. (2008): Trichoptera. – In: SCHMIDT-KLOIBER, A. – HERING, D. (eds.): Distribution and Ecological Preferences of European Freshwater Organisms vol. 1., Pensoft Publishers, Sofia-Moscow, 388 pp.
- GREENWELL, B. – BOEHMKE, B. – CUNNINGHAM, J. – GBM DEVELOPERS (2020). gbm: Generalized Boosted Regression Models. – R package version 2.1.8.
- GUINAND, B. – TACHET, H. – ROUX, C. (1994): Longitudinal distribution and ecophysiological characteristics of *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera: Hydropsychidae) in large rivers. – Ecography 17: 189-197.
- GUISAN, A. – EDWARDS, T. C. – HASTIE, T. (2002): Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. – Ecological Modelling 157: 89-100.
- GUPTA, A. – JAIN, V. – SINGH, A. (2022): Stacking Ensemble-Based Intelligent Machine Learning Model for Predicting Post-COVID-19 Complications. – New Generation Computing 40: 987-1007.
- HELLAWELL, J. M. (1986): Biological indicators of freshwater pollution and environmental management. – Elsevier, London, 546 pp.
- HESTHAGEN, T. – FJELLHEIM, A. – ACHARTAU, A. K. – WRIGHT, R. F. – SAKSGÅRD, R. – ROSSELAND, B. O. (2011): Chemical and biological recovery of Lake Saudlandsvatn, a formerly highly acidified lake in southernmost Norway, in response to decreased acid deposition. – Science of the Total Environment 409: 2908-2916.
- HIGLER, L. W. G. – TOLKAMP, H. H. (1983): Hydropsychidae as bio-indicators. – Environmental Monitoring and Assessment 3: 331-341.
- HILDREW, A. G. (1978): Ecological aspects of lifehistory in some net-spinning Trichoptera. – In: CRICHTON, M. I. (ed.): Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, 269-281.

- HILDREW, A. G. – EDINGTON, J. M. (1979): Factors facilitating the coexistence of Hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. – *Journal of Animal Ecology* 48: 557-576.
- HOLZENTHAL, R. W. – BLAHNIK, R. J. – PRATHER, A. L. – KJER, K. M. (2007): Order Trichoptera Kirby, 1813 (Insecta), caddisflies. – *Zootaxa* 1668: 639-698.
- HOPFIELD J. J. (1982): Neural networks and physical systems with emergent collective computational abilities. – *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 79(8): 2554–2558.
- HOUGHTON, A. (2004): Utility of caddisflies (Insecta: Trichoptera) as indicators of habitat disturbance in Minnesota. *Journal of Freshwater Ecology* 19: 97–108.
- HOWELL, D. A. – VOSHELL, J. R. (1982): The effects of body weight and temperature on the metabolic rate of *Hydropsyche venularis* Banks (Trichoptera: Hydropsychidae). – *Comparative Biochemistry and Physiology* 71: 401-405.
- HROVAT, M. – URBANIČ, G. (2012): Life cycle of *Rhyacophila fasciata* Hagen, 1859 and *H. saxonica* McLachlan, 1884 in a Dinaric karst river system. – *Aquatic Insects* 34: 113-125.
- HUGHES, J. M. – SCHMIDT, D. J. – FINN, D. S. (2009): Genes in streams: using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. – *BioScience* 59: 573-583.
- HUTCHINSON, G. E. (1978): An introduction to population ecology. – Yale University Press, New Haven and London, 271 pp.
- HYNES, H. B. N. (1970): The ecology of running waters. – University of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canada, 555 pp.
- ILLIES, J. (1961): Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. – *Internationale Revue der gesmten Hydrobiologie und Hydrographie* 46: 205-213.
- JANSSON, A. – VUORISTO, T. (1979): Significance of stridulation in larval Hydropsychidae (Trichoptera). – *Behaviour* 71: 167-186.
- KASSAMBARA, A. – MUNDT, F. (2020): factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. – R package, version 1.0.7.
- KISER, A. H. – CUMMINGS, K. S. – TIEMANN, J. S. – SMITH, C. H. – JOHNSON, N. A. – LOPEZ, R. R. – RANDKLEV, C. R. (2022): Using a multi-model ensemble approach to determine biodiversity hotspots with limited occurrence data in understudied areas: An example using freshwater mussels in México. – *Ecology and Evolution* 12(5): e8909.

- KJER, K. M. – THOMAS, J. A. – ZHOU, X. – FRANDBEN, P. B. – PRENDINI, E. – HOLZENTHAL, R. W. (2016): Progress on the phylogeny of caddisflies. – In: VSHIVKOVA, T. S. – MORSE, J. C. (eds.): Proceedings of the 14th International Symposium on Trichoptera, Zoosymposia 10: 248-256.
- KNUDBY, A. – BRENNING, A. – LEDREW, E. (2010): New approaches to modelling fish-habitat relationships. – *Ecological Modelling* 221(3): 503-511.
- KOHONEN, T. (2001): *Self-Organizing Maps*. – Springer Verlag, Berlin. 501 pp.
- KUBUSOVA, K. – BRABEC, K. – JARKOVSKY, J. – SYROVATKA, V. (2010): Selection of indicative taxa for river habitats: a case study on benthic macroinvertebrates using indicator species analysis and the random forest methods. – *Hydrobiologia* 651: 101-114.
- KUMARI, S. – KUMAR, D. – MITTAL, M. (2021): An ensemble approach for classification and prediction of diabetes mellitus using soft voting classifier. – *International Journal of Cognitive Computing in Engineering* 2: 40-46.
- KUHN, M. (2021): caret: Classification and Regression Training. – R package, version 6.0-90.
- LECHTHALER, W. – STOCKINGER, W. (2005): *Trichoptera – Key to Larvae from Central Europe (DVD)*
- LECLERCQ, L. – MAQUET, B. (1987): Deux nouveaux indices chimique et diatomique de qualité de l'eau courante. Application au Samson et à ses affluents (Bassin de la Meuse Belge). Comparaison avec d'autres indices chimique, biocénotique et diatomique. – *Documents de travail de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique* 38:3-112.
- LEIBOLD, M. A. (1995): The niche concept revisited: mechanistic models and community context. – *Ecology* 76 (5), 1371–1382.
- LEK, S. – GUÉGAN, J-F. (2000): *Artificial Neuronal Networks: Application to Ecology and Evolution*. – Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, 288 pp.
- LEOPOLD, L. B. (1953): Downstream change of velocity in rivers. – *American Journal of Science* 251: 606–624.
- LIAW, A. – WIENER, M. (2002): Classification and Regression by randomForest. – *R News*, 2(3), 18-22.
- LUCAS, T. C. D. (2020): A translucent box: interpretable machine learning in ecology. – *Ecological Monographs* 90(4): e01422

- MACARTHUR, R. – LEVINS, R. (1967): The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. – *The American Naturalist* 101(921): 377-385.
- MALAS, D. – WALLACE, J. B. (1977): Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisflies (Trichoptera) in second-order southern Appalachian streams. – *Canadian Journal of Zoology* 55: 1829-1840.
- MALICKY, H. (1977): Ein Beitrag zur Kenntnis der *Hydropsyche guttata* – Gruppe (Trichoptera, Hydropsychidae). – *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischen Entomologen* 29: 1-28.
- MALLICK, J. – TALUKDAR, S. – AHMED, M. (2022): Combining high resolution input and stacking ensemble machine learning algorithms for developing robust groundwater potentiality models in Bisha watershed, Saudi Arabia. – *Applied Water Science* 12: 77.
- MALM, T. – JOHANSON, K. A. – WAHLBERG, N. (2013): The evolutionary history of Trichoptera (Insecta): A case of successful adaptation to life in water. – *Systematic Entomology* 38: 459–473.
- MALONEY, K. O. – WELLER, D. E. – RUSSELL, M. J. – HOTHORN, T. (2009): Classifying the biological condition of small streams: an example using benthic macroinvertebrates. – *Journal of the North American Benthological Society* 28(4): 869–884.
- MARLE, P. – RIQUIER, J. – TIMONER, P. – MAYOR, H. – SLAVEYKOVA, V. I. – CASTELLA, E. (2021): The interplay of flow processes shapes aquatic invertebrate successions in floodplain channels - A modelling applied to restoration scenarios. – *Science of The Total Environment* 750: 142081.
- MAYR, E. (1947): Ecological factors in speciation. – *Evolution* 1(4): 263-288.
- MELO, F. (2013): Area under the ROC Curve. – In: DUBITZKY, W. – WOLKENHAUER, O. – CHO, K. H. – YOKOTA, H. (eds.): *Encyclopedia of Systems Biology*. Springer, New York, NY., 2414 pp.
- MENG, L. – TREEM, W. – HEAP, G. A. CHEN, J. (2022): A stacking ensemble machine learning model to predict alpha-1 antitrypsin deficiency-associated liver disease clinical outcomes based on UK Biobank data. – *Scientific Reports* 12: 17001.
- MERRITT R. W. – WALLACE, B. J. (1981): Filter-Feeding Insects. – *Scientific American* 244: 132-147.
- MOHAMMED, M. – MWAMBI, H. – MBOYA, I. B. – ELBASHIR, M. K. – OMOLO, B. (2021): A stacking ensemble deep learning approach to cancer type classification based on TCGA data. – *Scientific Reports* 11: 15626.

- MORSE, J. C. (2017): Biodiversity of aquatic insects. – In: FOOTITT, R. G., ADLER, P. H. (eds.): *Insect Biodiversity: Science and Society*, 2nd ed. – John Wiley & Sons, Hoboken, NJ, USA, 656 pp.
- NEU, P. J. – TOBIAS, W. (2004): The identification of the German Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera). – *Lauterbornia* 51: 1–68.
- NEU, P. J. – FISCHER, J. (2002): The larva of *Hydropsyche botosaneanui* Marinkovic-Gospodnetic 1966 (Trichoptera, Hydropsychidae). – *Lauterbornia* 43: 95-100.
- NÓGRÁDI, S. – UHERKOVICH, Á. (2002): Magyarország tegzesei (Trichoptera). – *Dunántúli Dolgozatok Természettudományi Sorozat* 11: 1–386.
- OKSANEN, J. – BLANCHET, F. G. – FRIENDLY, M. – KINDT, R. – LEGENDRE, P. – MCGLINN, D. – MINCHIN, P. R. – O’HARA, R. B. – SIMPSON, G. L. – SOLYMOS, P. – STEVENS, M. H. H. – SZOECES, E. – WAGNER, H. (2020): *vegan: Community Ecology Package*. – R package, version 2.5-7.
- OLDEN, J. D. – LAWLER, J. J. – POFF, N. L. (2008): Machine learning methods without tears: A primer for ecologists. – *The Quarterly Review of Biology* 83(2): 171-193.
- PEARSON, K. (1901): LIII. On lines and planes of closest fit to systems of points in space. – *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 2(11): 559-572.
- PHILIPSON, G. N. (1954): The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis fly (Trichoptera) larvae. – *Proceedings of the Zoological Society of London* 124: 547-564.
- PHILIPSON, G. N. – MOORHOUSE, B. H. S. (1974): Observations on ventilatory and net-spinning activities of larvae of the genus *Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae) under experimental conditions. – *Freshwater Biology* 4: 525-533.
- PIERROT, J.-P. (1984): *Etude expérimentale de la niche écologique larvaire de quelques espèces d’Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae). – Thèse Doctorat Spécialité, Université Lyon 1.
- PÍRVU, M. – ZAHARIA, C. – SATMARI, A. – PÂRVULESCU, L. (2015): Spatial ecology of *Hydropsyche incognita* (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Carpathians. – *European Journal Of Entomology* 112: 106-113.
- PISCART, C. – LECERF, A. – USSEGLIO-POLATERA, P. – MORETEAU, J.-C. – BEISEL, J.-N. (2005): Biodiversity patterns along a salinity gradient: the case of net-spinning caddisflies. – *Biodiversity and Conservation* 14: 2335–2349.

- PITSCH, T. (1993): Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera). – Landschaftsentwicklung und Umweltforschung – Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung – Sonderheft S 8: 316 pp. – Technische Universität Berlin.
- PODANI, J. (1997): Bevezetés a többváltozós adatelemzés rejtelmeibe. – Scientia Kiadó, Budapest, 400 pp.
- POEPPERL, R. (2000): The filter feeders *Hydropsyche angustipennis* and *H. pellucidula* (Trichoptera: Hydropsychidae) in a Northern German lowland stream: microdistribution, larval development emergence pattern and secondary production. – Limnologica 30: 65-72.
- QGIS.org (2022): QGIS Geographic Information System. – QGIS Association. <http://www.qgis.org>.
- RASDAS, S. M. – FAJARDO, A. C. – LIMBAGO, J. S. (2023): Predicting Abundance of Fish Species Populations in Manila Bay, Philippines Based on Ensemble Learning Approach. – 20th International Joint Conference on Computer Science and Software Engineering (JCSSE), Phitsanulok, Thailand, 2023, pp. 129-134.
- REGERAND, T. I. – NEFEDOVA, Z. A. – TOIVONEN, L. T. – DUBROVINA, L. V. – VUORY, K.-M. – MARKOVA, L. V. – RUOKOLAINEN, T. R. (2002): Lipid metabolism of caddisfly larvae at low pH. – Russian Journal of Developmental Biology 33: 236-241.
- RESH, V. H. – SOLEM, J. O. (1978): Phylogenetic relationships and evolutionary adaptations of aquatic insects. – In: MERRITT, R. W. & CUMMINS, K. W. (eds.): An Introduction to the Aquatic Insects of North America. – Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa, 441 pp.
- ROKACH, L. (2010): Ensemble-based classifiers. – Artificial Intelligence Review 33: 1-39.
- ROSS, D. H. – WALLACE, J. B. (1982): Factors influencing the longitudinal distribution of larval Hydropsychidae (Trichoptera) in a southern Appalachian stream system (U.S.A.). – Hydrobiologia 96: 185–199.
- ROUX, C. – TACHET, H. – BOURNAUD, M. – CELLOT, B. (1992): Stream continuum and metabolic rate in the larve of five species of *Hydropsche* (Trichoptera). – Ecography 15: 70-76.

- RUBBENS, P. – BRODIE, S. – CORDIER, T. – BARCELLOS, D. D. – DEVOS, P. – FERNANDES-SALVADOR, J. A. – FINCHAM, J. I. – GOMES, A. – HANDEGARD, N. O. – HOWELL, K. – JAMET, C. – KARTVEIT, K. H. – MOUSTAHFID, H. – PARCERISAS, C. – POLITIKOS, D. – SAUZÈDE, R. – SOKOLOVA, M. – UUSITALO, L. – VAN DEN BULCKE, L. – VAN HELMOND, A. T. M. – WATSON, J. T. – WELCH, H. – BELTRAN-PEREZ, O. – CHAFFRON, S. – GREENBERG, D. S. – KÜHN, B. – KIKO, R. – LO, M. – LOPES, R. M. – MÖLLER, K. O. – MICHAELS, W. – PALA, A. – ROMAGNAN, J.-B. – SCHUCHERT, P. – SEYDI, V. – VILLASANTE, S. – MALDE, K. – IRISSON, J.-O. (2023) Machine learning in marine ecology: an overview of techniques and applications. – *ICES Journal of Marine Science* 2023: 1-25.
- SALA, M. – FARIA, M. – SARASÚA, I. – BARATA, C. – BONADA, N. – BRUCET, S. – LLENAS, L. – PONSÁ, S. – PRAT, N. – SOARES, A. M. V. M. – CAÑEDO-ARGUELLES, M. (2016): Chloride and sulphate toxicity to *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Hydropsychidae): Exploring intraspecific variation and sub-lethal endpoints. – *Science of the Total Environment* 566–567: 1032–1041.
- SCHMIDT, H. – RADINGER, J. – STOLL, S. – TESCHLADE, D. (2020): The role of spatial units in modelling freshwater fish distributions: Comparing a subcatchment and river network approach using MaxEnt. – *Ecological Modelling* 418: 108937
- SCHUHMACHER, H. (1970): Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gruppe Hydropsychidae. – *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 55: 511-557.
- SCHUWIRTH, N. – BORGWARDT, F. – DOMISCH, S. – FRIEDRICH, M. – KATTWINKEL, M. – KNEIS, D. – KUEMMERLEN, N. – LANGHANS, S. D. – MARTÍNEZ-LÓPEZ, J. – VERMEIREN, P. (2019). How to make ecological models useful for environmental management. – *Ecological Modelling* 411: 108784.
- SCOWEN, M. – ATHANASIADIS, I. N. – BULLOCK, J. M. – EIGENBROD, F. – WILLCOCK, S. (2021): The current and future uses of machine learning in ecosystem service research. – *Science of The Total Environment* 799: 149263
- SHARMA, A. – DUBEY, V. K. – JOHNSON, J. A. – RAWAL, Y. K. – SIVAKUMAR, K. (2021): Is there always space at the top? Ensemble modeling reveals climate-driven high-altitude squeeze for the vulnerable snow trout *Schizothorax richardsonii* in Himalaya. – *Ecological Indicators* 120: 106900.

- SIEGLSTETTER, R. – AGASSE, F. – CAQUET, T. (1997): Ecological segregation of two species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in a European second-order stream (Essonne, France). – *Journal of Freshwater Ecology* 12: 269-279.
- ŠMILAUER, P. – LEPŠ, J. (2014): *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5*. (2nd edition) – Cambridge University Press, 376 pp.
- SOLÀ, C. – BURGOS, M. – PLAZUELO, A. – TOJA, J. – PLANS, M. – PRAT, N. (2004): Heavy metal bioaccumulation and macroinvertebrate community changes in a Mediterranean stream affected by acid mine drainage and an accidental spill (Guadiamar River, SW Spain). – *Science of the Total Environment* 333: 109–126.
- SPANAKIS, G. – WEISS, G. – ROEFS, A. (2016): Enhancing classification of ecological momentary assessment data using bagging and boosting. – 2016 IEEE 28th International Conference on Tools with Artificial Intelligence
- STATZNER, B. – DOLÉDEC, S. (2011): Phylogenetic, spatial and species-trait patterns across environmental gradients: the case of *Hydropsyche* (Trichoptera) along the Loire River. – *International Review of Hydrobiology* 96: 121-140.
- STATZNER, B. – DOUADY, C. J. – KONECNY, L. – DOLÉDEC, S. (2010): Unravelling phylogenetic relationships among regionally co-existing species: *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychida) in the Loire River. – *Zootaxa* 2556: 51-68.
- STERNBERG, H. (1875): Untersuchungen über längen- und querprofil geschiebeführender flüss. – *Zeitschrift für Bauwesen* 25: 483-506.
- STUIJFZAND, S. C. – ENGELS, S. – VAN AMMELROOY, E. – JONKER, M. (1999): Caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) used for evaluating water quality of large European rivers. – *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 36: 186-192.
- STUPARIU, M.-S. – CUSHMAN, S. A. – PLESOIANU, A.-I. – PATRU-STUPARIU, I. – FURST, C. (2022): Machine learning in landscape ecological analysis: A review of recent approaches. – *Landscape Ecology* 37: 1227-1250.
- SUNDERMANN, A. – GERHARDT, M. – KAPPES, H. – HAASE, P. (2013): Stressor prioritisation in riverine ecosystems: Which environmental factors shape benthic invertebrate assemblage metrics? – *Ecological Indicators* 27: 83-96.
- TACHET, H. – BOURNAUD, M. (1981): Cycles Biologiques des Hydropsychidae et D'un Polycentropodidae (Trichoptera) Dans le Rhône en Amont de Lyon. – In: MORETTI G. P. (ed.): *Proceedings of the Third International Symposium on Trichoptera*. Series Entomologica, vol 20., Springer Dordrecht, 494 pp.

- TACHET, H. – PIERROT, J. P. – BOURNAUD, M. (1987): Distribution of the *Hydropsyche* larvae and the structure of their nets. – In: BOURNAUD, M. – TACHET, H. (szerk.): Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera. Series Entomologica 39: 281-286.
- TACHET, H. – PIERROT, J. P. – ROUX, C. – BOURNAUD, M. (1992): Netbuilding behaviour of six *Hydropsyche* species (Trichoptera) in relation to current velocity and dsitribution along the Rhône River. – Journal of the North American Benthological Society 11: 350-365.
- TESSIER, L. – BOISVERT, J. L. – VOUGHT, L. B. – LACOURSIÈRE, J. O. (2000): Anomalies on capture nets of *Hydropsyche slossonae* larvae (Trichoptera, Hydropsychidae), a potential indicator of chronic toxicity of malathion (organophosphate insecticide). – Aquatic Toxicology 50: 125-139.
- TSZYDEL, M. – MARKOWSKI, M. – MAJECKI, J. – BŁÓŃSKA, D. – ZIELIŃSKI, M. (2015). Assessment of water quality in urban streams based on larvae of *Hydropsyche angustipennis* (Insecta, Trichoptera). – Environmental Science and Pollution Research 22(19): 14687–14701.
- TSZYDEL, M. – MARKOWSKI, M. – MAJECKI, J. (2016): Larvae of *Hydropsyche angustipennis* (Trichoptera, Hydropsychidae) as indicators of stream contamination by heavy metals in Łódź agglomeration. – Zootaxa 4138: 127-138.
- TSZYDEL, M. – BŁÓŃSKA, D. (2022): Intra- and interspecific competition resulting from spatial coexistence among larvae of closely-related caddisflies from the genus *Hydropsyche*. – PeerJ 2022, 10: e13576.
- URBANIČ, G. – TOMAN, M. J. (2007): Influence of environmental variables on stream caddis larvae in three Slovenian ecoregions: Alps, Dinaric Western Balkans and Pannonian Lowland. – International Review of Hydrobiology 92: 582-602.
- USSEGLIO-POLATERA, P. – BOURNAUD, M. (1989): Trichoptera and ephemeroptera as indicators of environmental changes of the Rhone river at lyons over the last twenty-five years. – Regulated Rivers: Research & Management, 4(3), 249–262.
- VALAVI, R. – ELITH, J. – LAHOZ-MONFORT, J. J. – GUILLERA-ARROITA, G. (2021): Modelling species presence-only data with random forests. – Ecography 44(12): 1731-1742.
- VALAVI, R. – GUILLERA-ARROITA, G. – LAHOZ-MONFORT, J. J. – ELITH, J. (2022): Predictive performance of presence-only species distributionmodels: a benchmark study with reproducible code. – Ecological Monographs 92(1): e01486.

- VAN DER GEEST, H. G. (2007): Behavioural responses of caddisfly larvae (*Hydropsyche angustipennis*) to hypoxia. – *Contributions to Zoology* 76: 255-250.
- VAN DER GEEST, H. G. – GREVE, G. D. – DE HAAS, E. M. – SCHEPER, B. B. – KRAAK, M. H. S. – STUIJFZAND, S. C. – AUGUSTIJN, K. H. – ADMIRAAL, W. (1999): Survival and behavioural responses of larvae of the caddisfly *Hydropsyche angustipennis* to copper and diazinon. – *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 1965-1971.
- VAN DER LAAN, M. J. – POLLEY, E. C. – HUBBARD, A. E. (2007): Super Learner. – *Statistical Applications in Genetics and Molecular Biology* 8(1): A25
- VAN DEN WOLLENBERG, A. L. (1977): Redundancy analysis: An alternative for canonical correlation analysis. – *Psychometrika*, 42(2), 207–219.
- VAN PROOSDIJ, A. S. J. – SOSEF, M. S. M. – WIERINGA, J. J. – RAES, N. (2016): Minimum required number of specimen records to develop accurate species distribution models. – *Ecography* 39: 542–552.
- 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* 27: 130-137.
- VUORI, K-M. (1994): Rapid behavioural and morphological responses of hydropsychid larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) to sublethal cadmium exposure. – *Environmental Pollution* 84: 291-299.
- VUORI, K-M. (1995): Species- and population-specific responses of translocated hydropsychid larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) to runoff from acid sulphate soils in the River Kyrönjoki, western Finland. – *Freshwater Biology* 33: 305-318.
- VUORI, K.-M. – KUKKONEN, J. (1996): Metal concentrations in *Hydropsyche pellucidula* larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) in relation to the anal papillae abnormalities and age of exocuticle. – *Water Research* 30: 2265–2272.
- WALLACE, J. B. (1975): Food partitioning in net-spinning Trichoptera larvae: *Hydropsyche venularis*, *Cheumatopsyche etrona* and *Macronema zebratum*. – *Annals of the Entomological Society of America* 68: 463-472.
- WALLACE, J. B. – WEBSTER, J. R. – WOODALL, W. R. (1977): The role of filter-feeders in flowing waters. – *Archiv für Hydrobiologie* 79: 506-532.
- WARD, J. H. (1963): Hierarchical grouping to optimize an objective function. – *Journal of the American Statistical Association* 58: 236–244.

- WARINGER, J. – GRAF, W. (2011): Atlas der mitteleuropäischer Köcherfliegenlarven – Atlas of Central European Trichoptera Larvae. – Erik Mauch Verlag, Dinkelscherben, 468 pp.
- WICKHAM, H. (2016): ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis. – Springer-Verlag, New York, 213 pp.
- WIGGINS, G. B. (1996): Larvae of the North American Caddisfly Genera (Trichoptera), 2nd ed. – University of Toronto Press, Toronto, Canada, 457 pp.
- WIGGINS, G. B. (2004): Caddisflies: The Underwater Architects. – University of Toronto Press, Toronto, 300 pp.
- WOLPERT, D. H. (1992): Stacked generalization. – Neural Networks 5: 241-259.
- XIANG, J. – SCHRÖDER, P. – SCHWOERBEL, J. (1984): Phänologie und Nahrung der Larven von *Hydropsyche angustipennis* und *H. siltalai* (Trichoptera, Hydropsychidae) in einem Seeabfluß. – Archive für Hydrobiologie Supplementband Monographische Beiträge 66: 255-292.
- XIE, Y. – SUN, W. – REN, M. – CHEN, S. – HUANG, Z. – PAN, X. (2023): Stacking ensemble learning models for daily runoff prediction using 1D and 2D CNNs. – Expert Systems with Applications 217: 119469.
- YIN, X. – LIU, Q. – PAN, Y. – HUANG, X. – WU, J. – WANG, X. (2021): Strength of Stacking Technique of Ensemble Learning in Rockburst Prediction with Imbalanced Data: Comparison of Eight Single and Ensemble Models. – Natural Resources Research 30(2): 1795-1815.
- ZHANG, L. – HUETTMANN, F. – ZHANG, X. – LIU, S. – SUN, P. – YU, Z. – MI, C. (2019): The use of classification and regression algorithms using the random forests method with presence-only data to model species' distribution. – MethodsX 6: 2281-2292.
- ZINCHENKO, T. D. – GOLOVATYUK, L. V. (2013): Salinity tolerance of macroinvertebrates in stream waters (Review). – Arid Ecosystems 3: 113-121.
- ZOUNEMAT-KERMANI, M. – BATELAAN, O. – FADAEI, M. – HINKELMANN, R. (2021): Ensemble machine learning paradigms in hydrology: A review. – Journal of Hydrology 598: 126266.

10. PUBLIKÁCIÓS JEGYZÉK

10.1. A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények

FICSÓR, M. – CSABAI, Z. (2021): Longitudinal zonation of larval *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae): abiotic environmental factors and biotic interactions behind the downstream sequence of Central European species. – *Hydrobiologia* 848: 3371–3388. (**IF= 2.822, SJR= Q1**)

FICSÓR M. – CSABAI, Z. (2023): Machine learning model ensemble based on multi-scale predictors confirms ecological segregation and accurately predicts the occurrence of net-spinning caddisfly larvae species groups (Trichoptera: Hydropsychidae) at catchment-scale. – *Ecological Indicators* 146: 109769. (**IF= 6.9 (2022), SJR= D1**)

Ezek összesített impakt faktora: 9,722

Az ezekre kapott független hivatkozások száma: 10

10.2. A doktori értekezés témájában elhangzott előadások

FICSÓR M. (2015): Adatok Észak-Magyarország és az Észak-Alföld szövőtegzes-faunájához (Trichoptera: Hydropsychidae) a fajok elterjedési mintázatának vizsgálatával lárvaadatok alapján. – XII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Csapod, 2015.

FICSÓR, M. (2016): The influence of abiotic factors on the regional distribution of larval net-spinning caddisfly species (Trichoptera: Hydropsychidae) in Northern Hungary and in the Northern Great Plain. – 2nd Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research, Pécs, 2016.

FICSÓR M. – VÁRBÍRÓ G. (2017): Abiotikus környezeti tényezők hatásának vizsgálata hegy- és dombvidéki előfordulású szövőtegzes-lárvák elterjedési viszonyaira észak-magyarországi vízfolyásokban. – XIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Pécs, 2017.

FICSÓR M. (2017): A *Hydropsyche modesta* Navás, 1925 (Trichoptera: Hydropsychidae) szövőtegzes-faj ökológiai igényeinek vizsgálata észak-magyarországi vízfolyásokban lárvaadatok alapján. – LIX. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2017.

- FICSÓR M.** (2019): Koegzisztencia vagy kompetíció? Hegy- és dombvidéki szövőtegzés-lárvák együttélési viszonyainak vizsgálata észak-magyarországi előfordulási adatok alapján. – XIV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Debrecen, 2019.
- FICSÓR M.** (2021): Mit kérdezhetünk, és milyen választ várhatunk gépi tanulási (machine learning – ML) modellünktől fajok és fajcsoportok elterjedési mintázatának vizsgálata során? – Szövőtegzés-lárvák (Trichoptera: Hydropsychidae) példája észak-magyarországi vízfolyásokban. – XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Agárd, 2021.
- FICSÓR, M.** – **CSABAI, Z.** (2021): Seeing the forest for the trees – experiences of the application of non-linear machine learning algorithms in modelling the distribution of net-spinning caddisfly larvae (Trichoptera: Hydropsychidae) in North-Hungarian streams and rivers. – LXII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2021.
- FICSÓR, M.** – **CSABAI, Z.** (2022): Hydropsyche in the multiverse of rivers – a multi-scale, multi-model ensemble approach to explain the longitudinal distribution of larval net-spinning caddis. – LXIII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2022.
- FICSÓR M.** – **CSABAI Z.** (2023): Koegzisztencia vagy kompetíció II. - Elkülöníthetők-e az azonos ökológiai preferenciákkal jellemezhető Hydropsyche-fajcsoportok tagjai a környezeti változók hatásaira adott válaszaik alapján? – XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Tihany, 2023.

10.3. Egyéb témában készült tudományos közlemények

- FICSÓR M.** – **NAGY K.** (2009): Referencia- és „kvázi”-referenciahelyek makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek vizsgálata az Észak-magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség illetékességi területén. – Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 20: 87-98.
- FICSÓR M.** (2011): Adatok a folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) Északkelet-magyarországi előfordulásához lárvavizsgálatok alapján. – Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 26: 67-74.
- FICSÓR, M.** - **SZABÓ, A.** (2011): Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of Szinva and its tributaries, NE Hungary. – Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica 26: 75-88.

- BORZA, P. – CZIROK, A. – DEÁK, CS. – **FICSÓR, M.** – HORVAI, V. – HORVÁTH, ZS. – JUHÁSZ, P. – KOVÁCS, K. – SZABÓ, T. – VAD, CS. F. (2011): Invasive mysids (Crustacea: Malacostraca: Mysida) in Hungary: distributions and dispersal mechanisms. *North-Western Journal of Zoology* 7(2): 222-228.
- VÁRBÍRÓ, G. – FEKETE, O. – ORTMANN-AJKAI, A. – **FICSÓR, M.** – CSER, B. – KOVÁCS, K. – KISS, G. – CZIROK, A. – HORVAI, V. – DEÁK, CS. (2011): Developing a multimetric macroinvertebrate index on mountainous, small and medium sized water bodies. – *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 26: 211-220.
- FICSÓR, M.** (2013): Contribution to the aquatic mollusc fauna of Northern Hungary and the Northern Great Plain. Part I: Gastropoda. – *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 31: 41-62.
- FICSÓR, M.** (2014): Contribution to the freshwater Mollusc fauna of Northern Hungary and the Northern Great Plain. Part II: Bivalvia. – *Acta Biologica Debrecina Supplementum Oecologica Hungarica* 32: 51-65.
- CSERCSA, A. – BOZÓKI, T. – KRASZNAI, E. Á. – **FICSÓR, M.** – VÁRBÍRÓ, G. (2015): Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Eger-apatak (eger stream) in Northern Hungary. – *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 39: 5-16.
- KRASZNAI, E. Á. – BODA, P. – CSERCSA, A. – **FICSÓR, M.** – VÁRBÍRÓ, G. (2016): Use of self-organizing maps in modelling the distribution patterns of gammarids (Crustacea: Amphipoda). – *Ecological Informatics* 31: 39-48.
- MÁLNÁS, K. – KOVÁCS, K. – **FICSÓR, M.** – JUHÁSZ, P. – MÜLLER, Z. – OLAJOS, P. – KISS, B. (2016): Appearances of the non-indigenous *Helobdella europaea* Kutschera, 1987 (Hirudinea, Glossiphoniidae) in Hungarian watercourses. – *Folia Historico-Naturalia Musei Matraensis* 40: 17-20.

10.4. Egyéb témában elhangzott szóbeli és poszterelőadások

- FICSÓR M.** – NAGY K. – IMRE A. (2006): Az Észak-magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség illetékességi területén 2005-ben a Víz Keretirányelv keretén belül végrehajtott makrozoobenton-vizsgálatok. – III. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Göd, 2006.

- FICSÓR M.** – NAGY K. (2007): Makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek vizsgálata különböző biológiai vízminősítő módszerek (ASTERICS, karakterfaj-elemzés, BMWP) tükrében az ÉMI-KTVF illetékességi területén 2006-ban. – IV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Tihany, 2007.
- FICSÓR M.** – NAGY K. (2009): Referencia- és „kvázi”-referenciahelyek makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek vizsgálata az Észak-magyarországi Környezetvédelmi, Természetvédelmi és Vízügyi Felügyelőség illetékességi területén. – VI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Villány, 2009.
- FICSÓR M.** – SZABÓ A. (2011): Hosszú távú és szezonális vizsgálatok a Szinva-patak és befolyóinak makroszkopikus vízi gerinctelen faunáján. – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Jósvafő, 2011.
- FICSÓR M.** (2011): Adatok a folyami szitakötők (Odonata: Gomphidae) északkeletmagyarországi előfordulásához lárvavizsgálatok alapján. – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Jósvafő, 2011.
- VÁRBÍRÓ G. – FEKETE O. – ORTMANN-NÉ AJKAI A. – **FICSÓR M.** – CSER B. – KOVÁCS K. – KISS G. – CZIROK A. – HORVAI V. – DEÁK Cs. (2011): Makrogerinctelen multimetrikus index kidolgozása hegyvidéki vízfolyásokra. – VIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Jósvafő, 2011.
- FICSÓR M.** – SZABÓ A. (2012): A Szinva patak vízminőségének vizsgálata a makrogerinctelen fauna alapján – A Multimetrikus Makrozoobenton Index (HMMI) a gyakorlatban. – IX. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Gyula, 2012.
- BORZA P. – CSER B. – CZIROK A. – DEÁK Cs. – **FICSÓR M.** – HORVAI V. – HORVÁTH Zs. – KOVÁCS K. – PETRI A. – VAD Cs. F. (2013): Adatok a síkvidéki felszíni Niphargus-fajok (Crustacea, Amphipoda, Niphargidae) magyarországi elterjedéséhez. – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Szalafő, 2013.
- FICSÓR M.** (2013): Adatok Észak-Magyarország és az Észak-Alföld vízi puhatestű faunájának ismeretéhez: I rész. Csigák. – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Szalafő, 2013.
- KOVÁCS K. – **FICSÓR M.** (2013): Új Helobdella faj Magyarországon? – X. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Szalafő, 2013.

- FICSÓR, M.** (2014): Contribution to the aquatic Mollusc fauna of Northern Hungary and the Northern Great Plain. Part II: Bivalvia. – 1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research, Szarvas, 2014.
- CSERCSEA A. – BOZÓKI T. – KRASZNAI E. – VÁRBÍRÓ G. – FICSÓR M. – BODA P.** (2015): Az Eger-patak hidrozoológiai vizsgálata. – XII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Csapod, 2015.
- BOZÓKI T. – CSERCSEA A. – FICSÓR M. – KRASZNAI E. – VÁRBÍRÓ G. – BODA P.** (2017): Az urbanizáció hatása a vízi makrogerinctelen közösségekre az Eger-patakon. – LIX. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2017.
- SZELES J. – BOZÓKI, T. – FICSÓR M. – B-BÉRES V. – DRENOVÁ CZ M. – BÉKÉSI Cs. – NAGY S. A. – VÁRBÍRÓ G.** (2021): Síkvidéki kisvízterek válasza az eltérő vízszintekre. – XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Agárd, 2021.
- VÁRBÍRÓ G. – FICSÓR M. – ZAGYVA A. T. – BODA P.** (2021): A harmadik vízgyűjtő-gazdálkodási terv makroszkopikus vízi gerinctelenekre vonatkozó eredményei. – XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Agárd, 2021.
- SZELES, J. – BOZÓKI T. – FICSÓR M. – B-BÉRES V. – NAGY S. A. – DRENOVÁ CZ M. – BÉKÉSI Cs. – VÁRBÍRÓ G.** (2022): Eltérő minőségű síkvidéki vízterek makroszkopikus gerinctelen élőlényközösségének trait alapú elemzése. – LXIII. Hidrobiológus Napok, Tihany, 2022.
- BOÓZ B. – FICSÓR M. – PERNECKER B. – MÓRA A. – CSABAI Z.** (2023): Elhanyagolt kétszárnyúak: Megjósolhatjuk-e a figyelmen kívül hagyott családok előfordulási jellemzőit a gyakran vizsgált és ismertebb családok alapján? – XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia, Tihany, 2023.

11. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Mindenek előtt köszönet illeti témavezetőmet, dr. Csabai Zoltánt, a PTE TTK Hidrobiológiai Tanszékének vezetőjét, aki a szó legszorosabb értelmében az első, hidrobiológiai témájú szárnypróbálgatásaim óta figyelemmel kíséri a munkámat, ösztönzött benne, ha arra volt szükség, hagyta, hogy csináljam, ha épp magamtól is tudtam, merre tovább, és közben megtanította – és tanítja azóta is – nekem, hogyan lehet mindig egy kicsit magasabb szinten „művelni a tudományt”.

Köszönöm a PTE TTK Hidrobiológiai Tanszéke minden munkatársának, PhD-, MSc- és BSc-hallgatójának a türelmet, barátságot és szakmai segítséget, amit doktori tanulmányaim során tőlük kaptam, különösképpen dr. Móra Arnoldnak, hogy megismertette, megszerettette velem a tegzeseket, nélkülözhetetlen szakmai tanácsaival pedig minden esetben emelte a munkám során született eredmények, előadások és publikációk színvonalát.

Hálával tartozom a HUN-REN Magyar Kutatási Hálózat Ökológiai Kutatóközpontjának Vízi Ökológiai Intézetén belül működő, Makroszkopikus Vízi Gerinctelen Kutatócsoport minden tagjának a hosszú évek óta tartó együttműködésért, köztük is kiváltképp dr. Boda Pálnak és Bozóki Tamásnak a közösen megvitatott tanulmányi, szakmai és személyes kérdésekért, valamint dr. Várbíró Gábornak, akinek a tudomány számokkal, egyenletekkel, grafikonokkal, kódokkal és statisztikai modellekkel kifejezhető részének ismeretét és szeretetét köszönhetem.

Köszönet illeti közvetlen kolléganőimet, a Borsod-Abaúj-Zemplén Vármegyei Kormányhivatal Népegészségügyi Főosztálya (BAZ VKH NFO) Környezetvédelmi Mérőközpontjának biológusait, Nagy Katalint és Imri Zsuzsannát, akik külön-külön vagy ketten együtt az értekezés alapjául szolgáló mintavételek minden egyes terepen töltött napján segítettek, és segítik azóta is a munkámat közreműködésükkel, tanácsaikkal, kitartásukkal és türelmükkel. Velük együtt pedig köszönet illeti a Környezetvédelmi Mérőközpontban dolgozó összes többi analitikus, műszeres analitikus, technikus és mintavevő kollégámat is, akiknek szakértelme és precizitása hozzájárult ahhoz, hogy pontos mérési eredményeket használhassak az értekezés kidolgozása során.

Köszönöm a BAZ VKH NFO valamint az Észak-Magyarországi Vízügyi Igazgatóság (ÉMVIZIG) segítségét az általuk mért adatok rendelkezésemre bocsátásában, és hozzájárulását azok felhasználásához.

Végezetül pedig köszönöm a családom minden tagjának, szüleimnek, testvéremnek, unokatestvéreimnek és lányomnak, Petrának, hogy az élet minden területén olyan lelki, anyagi és emberi háttérrel biztosítanak nekem, amelynek tudatában, birtokában és érdekében bárki bármilyen teljesítményre képes lenne.

Jelen doktori munka a Pécsi Tudományegyetem Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola anyagi támogatásának köszönhetően valósult meg.

FÜGGELÉK

F1. táblázat. A Közép-Európában előforduló 18 recens szövőtegesfaj lárváinak fontosabb ökológiai preferenciái

Áram. pref. – ármalás preferencia, Hőm. pref. – hőmérséklet preferencia, Old.O₂ pref. – oldott oxigénpreferencia (▲ – magas, ► - közepes, ▼ – alacsony), Szenny. tol. – szerves szennyeződéssel szembeni tolerancia, Rep. idő. – repülési idő (hónapok, római számokkal). Patak- és folyószakasz-preferencia (össz. 10 pontértékkel jellemezve): eK – eukrenon, hK – hipokrenon, eR – epirhitron, mR – metarhitron, hR – hiporhitron, eP – epipotamon, mP – metapotamon, hP – hipopotamon). Tengerszint feletti magasság preferencia jelenlét/hiány alapján: g8h – 800 m tszfm felett, 28h – 200 és 800 m tszfm között, l2h – 200 m tszfm alatt. pH preferencia: ac – savanyú, ne-al – semleges és bázikus, ind – indifferens). Táplálkozási típus (össz. 10 pontértékkel jellemezve): gy – gyűjtőgető, le – legelő, psz – passzív szűrőgető, ra – ragadozó. n/a: nincs adat

| Fajnév | Röv. | Áram. pref. | Hőm. pref. | Old.O ₂ pref. | Szenny. tol. | Rep. idő. | Patak- és folyószakasz-preferencia ¹⁶ | | | | | | | | | | Tszfm. pref. ¹⁶ | | | Hidr. pref. ¹⁶ | | | pH ¹⁶ | Táplálkozási tip. ¹⁶ | | | |
|--|------|-------------|------------|--------------------------|--------------|-----------|--|----|----|----|----|----|----|----|-----|-----|----------------------------|-----|-----|---------------------------|-------|----|------------------|---------------------------------|----|--|--|
| | | | | | | | eK | hK | eR | mR | hR | eP | mP | hP | g8h | 28h | l2h | eup | prp | pap | gy | le | | psz | ra | | |
| <i>H. angustipennis</i> (Curtis, 1834) ¹ | angu | ▼ | ▲ | ▼ | n.magas | IV-IX | - | - | - | 3 | 3 | 3 | 1 | - | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | - | ac | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. botosaneanui</i> Marinkovic, 1966 ² | boto | n/a | n/a | n/a | n/a | V-VI | - | - | 2 | 4 | 3 | 1 | - | - | 1 | 1 | 0 | - | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. bulbifera</i> McLachlan, 1878 ^{1,3} | bulb | ► | n/a | n/a | magas | V-IX | - | - | - | 1 | 4 | 5 | - | - | 1 | 1 | 1 | 8 | 2 | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 ^{1,4} | bulg | ▼ | ▲ | ▼ | közepes | III-X | - | - | - | 1 | 3 | 3 | 3 | - | 0 | 1 | 1 | 7 | 2 | 1 | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. contubernalis</i> McLachlan, 1865 ^{1,4} | cont | ► | ▲ | ▼ | magas | IV-X | - | - | - | 1 | 4 | 4 | 1 | - | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | - | n/a | 1 | - | 8 | 1 | | |
| <i>H. dinarica</i> Marinkovic, 1979 ^{1,5,6} | dina | n/a | ▼ | ▲ | kicsi | V-IX | - | - | 4 | 5 | 1 | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. exocellata</i> Dufour, 1841 ⁷ | exoc | ► | n/a | n/a | magas | IV-X | - | - | - | - | 2 | 5 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. fulvipes</i> (Curtis, 1834) ^{1,3} | fulv | ▲ | ▼ | ▲ | n.kicsi | V-VIII | 1 | 7 | 2 | - | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 10 | - | - | ne-al | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. guttata</i> Pictet, 1834 ^{1,3} | gutt | n/a | n/a | n/a | n/a | IV-XI | - | - | - | - | 5 | 4 | 1 | - | - | - | - | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. incognita</i> Pitsch, 1993 ^{1,9} | inco | ▲ | n/a | ▲ | kicsi | V-IX | - | - | - | 5 | 4 | 1 | - | - | 1 | 1 | 1 | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. instabilis</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,10} | inst | ▲ | ▼ | ► | kicsi | VII-IX | - | - | 4 | 4 | 2 | - | - | - | 1 | 1 | 1 | 10 | - | - | ne-al | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. modesta</i> Navàs, 1925 ^{1,3,6} | mode | ► | ▲ | n/a | magas | V-IX | - | - | - | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. ornatula</i> McLachlan, 1878 ^{3,11} | orna | n/a | n/a | n/a | n/a | V-VIII | - | - | - | - | 3 | 4 | 3 | - | 0 | 1 | 1 | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,12} | pell | ▲ | ► | ▲ | közepes | V-X | - | - | 1 | 2 | 4 | 3 | - | - | 1 | 1 | 1 | 10 | - | - | ac | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. saxonica</i> McLachlan, 1884 ^{1,13} | saxo | ▲ | ▼ | ▲ | n.kicsi | V-VI | - | 2 | 6 | 2 | - | - | - | - | 0 | 1 | 1 | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. silfvenii</i> Ulmer, 1906 ^{3,14} | silf | ▲ | ▼ | n/a | n/a | V-X | - | - | - | 4 | 6 | - | - | - | 0 | 1 | 0 | 10 | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. siltalai</i> Döhler, 1963 ^{1,3} | silt | ▲ | n/a | n/a | közepes | VI-IX | - | - | 1 | 5 | 4 | - | - | - | 0 | 1 | 1 | 10 | - | - | ind | - | 2 | 5 | 3 | | |
| <i>H. tenuis</i> Navàs, 1932 ^{1,15} | tenu | ▲ | ▼ | ▲ | n.kicsi | V-VI | - | - | 8 | 2 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | n/a | - | 2 | 5 | 3 | | |

1: Lechthaler & Stockinger (2005); 2: Neu & Fischer (2002); 3: Waringer & Graf (2011); 4: Czachorowski & Serafin (2004); 5: De Soto et al. (1994); 6: Roux et al. (1992), 7: Guinand et al (1994); 8: Usseglio-Polatera & Bournaud (1989); 9: Pîrvu et al. (2015); 10: Philipson (1954); 11: Malicky (1977); 12: Becker (1987); 13: Hrovat & Urbanič (2012); 14: Coppa (2015); 15: Pitsch (1993), 16: Graf et al. (2008)

F2. táblázat. Mintavételi helyek listája

| Mintavételi hely neve [Vízfolyás neve, közigazgatási terület(kiegészítő információ)] | EOVX | EOVY | Tszfm. (m) |
|---|--------|--------|---------------|
| 1 Ágói-patak alsó, Hort | 260396 | 704108 | 128 |
| 2 Balla-patak, Mátraballa | 292562 | 724078 | 221 |
| 3 Bán-patak, Vadna | 326278 | 761152 | 144 |
| 4 Bábonypatak, Sajókeresztúr | 317257 | 778511 | 121 |
| 5 Bene-patak, Gyöngyös (Mátrafüred alatt) | 275609 | 719607 | 271 |
| 6 Bene-patak, Halmajugra | 269214 | 726353 | 121 |
| 7 Bényei-patak, Olaszliszka | 322840 | 824720 | 103 |
| 8 Bodrog, Felsőberecki | 337276 | 845155 | 95 |
| 9 Bódva, Hídvégardó | 359643 | 782719 | 164 |
| 10 Bódva, Sajószentpéter (Borsodszirák vízmű) | 324223 | 776314 | 124 |
| 11 Boldogkőváraljai-patak, Boldogkőváralja | 335178 | 812286 | 161 |
| 12 Bózsva-patak, Kovácsvágás | 349539 | 833302 | 151 |
| 13 Bózsva-patak, Alsóregmec | 347450 | 840552 | 119 |
| 14 Ceredi-Tarna, Sirok | 288000 | 735659 | 150 |
| 15 Csenkő-patak, Zsujta | 353175 | 814651 | 160 |
| 16 Csernely-patak, Uppony | 319903 | 753211 | 209 |
| 17 Csincse-patak, Harsány | 289781 | 776564 | 131 |
| 18 Csincse-patak, Csincse | 282665 | 777933 | 106 |
| 19 Csincse-övesatorna, Gelej | 277674 | 779343 | 96 |
| 20 Eger-patak, Szarvaskő | 294661 | 745802 | 228 |
| 21 Eger-patak, Nagytálya | 276684 | 752190 | 140 |
| 22 Eger-patak, Andornaktálya | 278366 | 752152 | 147 |
| 23 Garadna-patak, Garadna | 343954 | 807474 | 174 |
| 24 Közös-csatorna, Tószeg | 196139 | 732085 | 88 |
| 25 Gilip-patak, Bekecs | 313390 | 807141 | 89 |
| 26 Gönci-patak, Gönc (Potacs-ház után) | 351255 | 818003 | 213 |
| 27 Gönci-patak, Gönc (Göncruszka felett közúti híd) | 348299 | 812537 | 159 |
| 28 Gyöngyös-patak, Gyöngyössolymos (Lajosháza) | 279919 | 716589 | 354 |
| 29 Gyöngyös-patak, Gyöngyös | 272325 | 715773 | 146 |
| 30 Gyöngyös-patak, Gyöngyöshalász | 266246 | 714813 | 123 |
| 31 Hangony-patak, Ózd (Ózd felett) | 321343 | 740222 | 165 |
| 32 Hangony-patak, Ózd (Balassi Bálint út) | 320761 | 741431 | 155 |
| 33 Hangony-patak, Ózd (Ózd-Center) | 324876 | 747546 | 154 |
| 34 Hejő-patak, Nyékládháza | 296034 | 784574 | 103 |
| 35 Hercegkúti-patak, Sárospatak | 334552 | 835309 | 100 |
| 36 Hernád, Zsujta | 353536 | 813846 | 154 |
| 37 Hernád, Gesztely | 308905 | 792490 | 103 |
| 38 Hejő-Szarda-övesatorna, Nagycsécs | 293275 | 790880 | 101 |
| 39 Hódos-patak, Ózd (Hódoscsépany) | 318535 | 740195 | 178 |
| 40 Hór-patak, Cserépfalu | 288427 | 761095 | 194 |
| 41 Jósza-patak, Szinpetri | 349529 | 765483 | 198 |
| 42 Kácsi-patak, Mezőkeresztes | 277606 | 772613 | 107 |
| 43 Kánya-patak, Szomolya | 277980 | 760638 | 137 |
| 44 Kánya-patak, Mezőkövesd | 272475 | 764615 | 115 |
| 45 Kánya-patak, Egerlövő | 264887 | 769451 | 83 |

| | | | | |
|----|--|--------|--------|-----|
| 46 | Keleméri-patak, Hét | 328095 | 749141 | 152 |
| 47 | Kígyós-patak, Feldebrő | 277610 | 742183 | 152 |
| 48 | Kis-Csincse, Csincse | 283111 | 778313 | 108 |
| 49 | Körös-ér, Tiszajenő | 185989 | 732113 | 92 |
| 50 | Külső-Mérges-patak, Adács | 261235 | 718496 | 106 |
| 51 | Kulcsár-völgyi-patak, Emőd | 289101 | 782091 | 110 |
| 52 | Laskó-patak, Egerbakta | 290326 | 741783 | 214 |
| 53 | Laskó-patak, Demjén | 278890 | 745915 | 153 |
| 54 | Laskó-patak, Besenyőtelek-Poroszló | 259536 | 763613 | 99 |
| 55 | Leleszi-Tarna-patak, Pétervására | 298190 | 729191 | 192 |
| 56 | Nyiget-patak, Detk | 269698 | 728370 | 115 |
| 57 | Nyögő-patak, Sajószentpéter | 319585 | 773007 | 140 |
| 58 | Parádi-Tarna, Recsk | 287517 | 727676 | 187 |
| 59 | Parádi-Tarna, Sirok | 286490 | 734475 | 160 |
| 60 | Rakaca-patak, Szalonna | 345258 | 775352 | 152 |
| 61 | Rédei-patak, Gyöngyöspata | 275701 | 704637 | 179 |
| 62 | Rédei-patak, Vámosgyörk | 260480 | 716983 | 106 |
| 63 | Rima, Négyes | 262720 | 772993 | 95 |
| 64 | Ronyva-patak, Sátoraljaújhely (Sátoraljaújhely felett) | 343861 | 843690 | 103 |
| 65 | Ronyva-patak, Sátoraljaújhely (Sátoraljaújhely alatt) | 341206 | 844244 | 104 |
| 66 | Sajó, Sajópüspöki | 327405 | 745909 | 149 |
| 67 | Sajó, Sajókaza | 327589 | 763926 | 138 |
| 68 | Sajó, Sajószentpéter | 321049 | 774288 | 124 |
| 69 | Sajó, Sajólád | 300438 | 787954 | 101 |
| 70 | Sajó, Kesznyéten | 293344 | 799543 | 93 |
| 71 | Sas-patak, Hídvégardó | 357500 | 781418 | 168 |
| 72 | Szartos-patak, Tornyosnémeti | 354830 | 812866 | 156 |
| 73 | Szerencs-patak, Boldogkőváralja | 335789 | 810605 | 146 |
| 74 | Szerencs-patak, Rátka | 320248 | 810916 | 110 |
| 75 | Szinva-patak, Miskolc (Papírgyár felett) | 309077 | 769599 | 215 |
| 76 | Szinva-patak, Miskolc (Hűtőházi út) | 307945 | 782318 | 114 |
| 77 | Szóláti-patak, Egerszólát | 278427 | 742870 | 145 |
| 78 | Szuha-patak, Múcsony | 327002 | 770170 | 133 |
| 79 | Tarján-patak, Gyöngyöstarján | 271430 | 713548 | 157 |
| 80 | Tarna, Verpelét | 279566 | 737502 | 138 |
| 81 | Tarna, Jászdózsa | 246937 | 723478 | 113 |
| 82 | Tarna, Tarnasáday | 258723 | 732522 | 108 |
| 83 | Tarnóca-patak, Nagyút | 263823 | 733375 | 123 |
| 84 | Telekes-patak, Alsótelekes | 341997 | 769468 | 216 |
| 85 | Tisza, Zemplénagárd | 337979 | 876543 | 104 |
| 86 | Tisza, Tiszaújváros | 286954 | 801839 | 102 |
| 87 | Tisza, Kisköre | 238286 | 760432 | 94 |
| 88 | Tisza, Szolnok | 203846 | 738525 | 85 |
| 89 | Toka-patak, Gyöngyösoroszi | 274343 | 714474 | 275 |
| 90 | Toka-patak, Gyöngyös | 272149 | 714819 | 155 |
| 91 | Tolcsva-patak, Erdőhorváti | 332408 | 826735 | 128 |
| 92 | Vasonca-patak, Halmaj | 324587 | 794387 | 128 |
| 93 | Zagyva, Jásztelek | 237931 | 721679 | 90 |
| 94 | Zagyva, Újszász | 217017 | 728996 | 86 |

F3. táblázat. A vizsgált környezeti háttérváltozók listája, minimum és maximum értékei, átlaga, szórása és az egyes fajok jelenlétére/hiányára gyakorolt hatása.

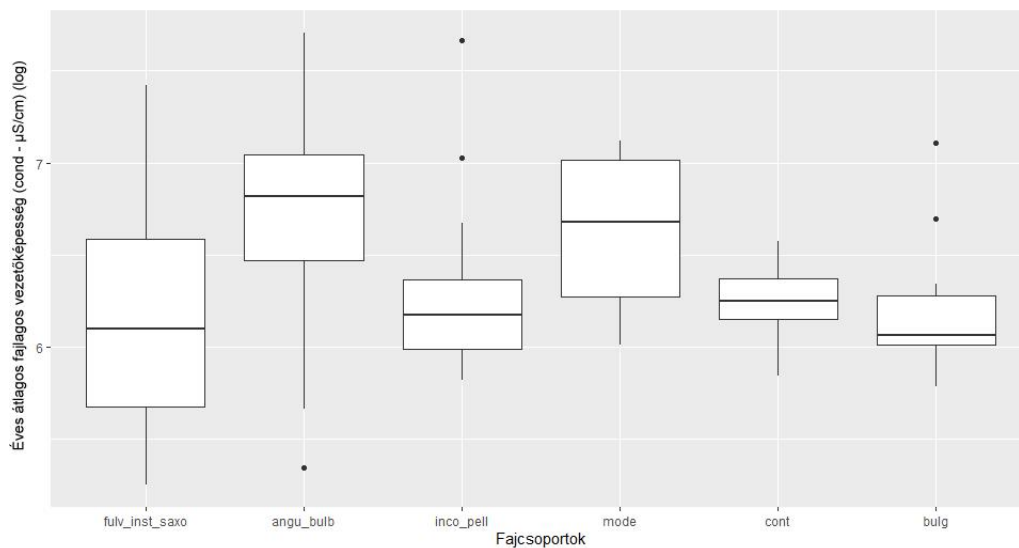
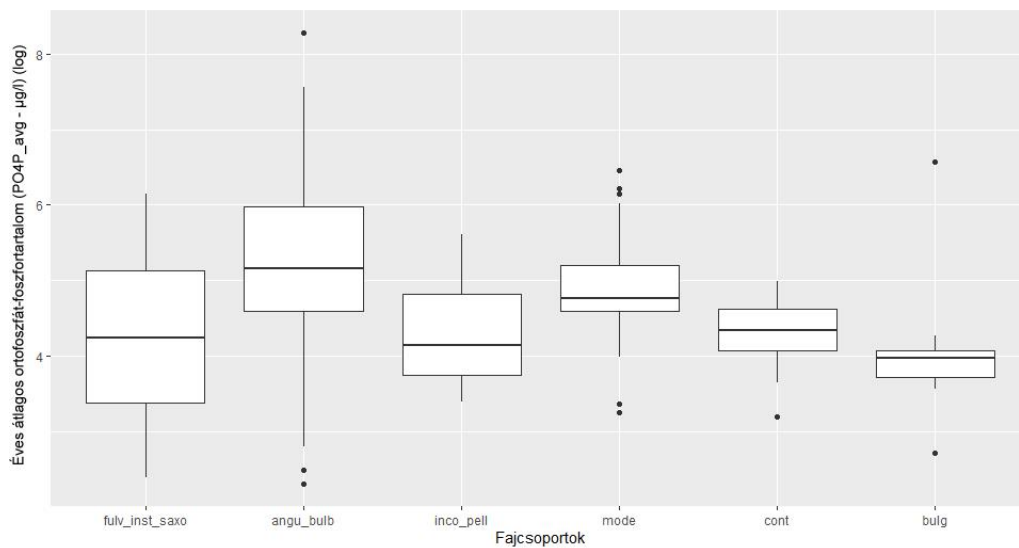
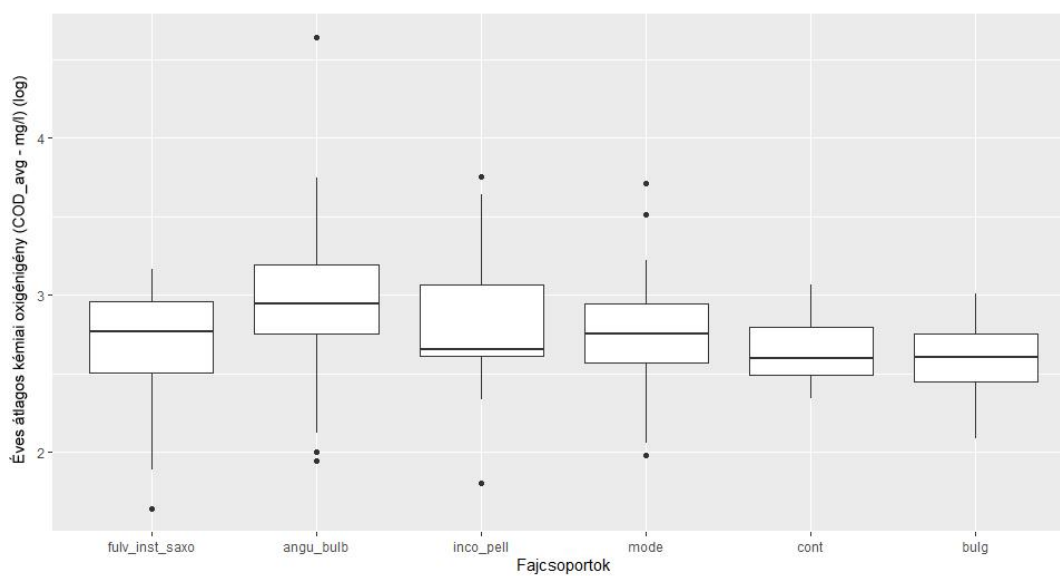
▲ és ▼ – pozitív ill. negatív korreláció a háttérváltozó és az adott faj jelenléte között,

U – bizonytalan kapcsolat a háttérváltozó és az adott faj jelenléte között

| | Környezeti változó (mértékegység) | Rövidítés | Min-Max | Átlag | Szórás | Szign. hatás az adott faj előfordulására |
|---------------------------------|--|---|--|--|-----------------------------|--|
| Fizikai és kémiai változók | Víz hőmérséklete (°C) | tempw | {0-18,40} 7,34-21,33 {14,30-34,20} | 2,67 12,22 21,58 | 3,59 2,64 2,90 | ▼ <i>H. fulvipes</i> |
| | Levegő hőmérséklete (°C) | tempa | {-13,00-20,90} 8,65-25,15 {18,00-34,90} | 0,02 14,00 26,92 | 5,62 2,94 3,44 | |
| | pH | pH | 7,45-8,35 | 8,00 | 0,17 | |
| | Vezetőképesség (µS/cm) | cond | 189,75-2216,50 | 733,51 | 372,56 | ▲ <i>H. angustipennis</i> , U <i>H. incognita</i> , ▼ <i>H. instabilis</i> |
| | P-lúgosság (mmol/l) | p_alk | 0,03-1,39 | 0,08 | 0,11 | |
| | CO ₃ ²⁻ (mg/l) | CO3 | 1,50-83,18 | 3,85 | 6,13 | |
| | Kémiai oxigénigény (mg/l) | COD | {2,00-57,00} 4,17-102,25 {8,00-346,00} | 9,27 17,16 34,88 | 5,39 9,03 32,56 | ▲ <i>H. angustipennis</i> |
| | Oldott oxigéntartalom (mg/l) | DO | {2,30-10,40} 5,30-13,10 {7,70-19,80} | 7,02 9,81 12,77 | 1,53 1,15 1,67 | ▲ <i>H. bulbifera</i> |
| | Biokémiai oxigénigény (mg/l) | BOD | 1,29-10,32 | 4,18 | 1,54 | |
| | Ammónium-ion NH ₄ ⁺ (mg/l) | NH4 | 0,02-3,85 | 0,28 | 0,52 | |
| | Nitrit-ion NO ₂ ⁻ (mg/l) | NO2 | 0,01-8,01 | 0,20 | 0,68 | |
| | Nitrát-ion NO ₃ ⁻ (mg/l) | NO3 | 1,50-79,00 | 12,21 | 10,49 | ▼ <i>H. fulvipes</i> |
| | Habitat jellegű változók | Ortofoszfat-foszfor PO ₄ ³⁻ -P (µg/l) | PO4P | 3,26-864,00 9,08-3919,75 16,00-8101,00 | 73,06 212,33 430,32 | 108,17 361,04 771,71 |
| Összes foszfor (µg/l) | | Ptot | 5,00-930,00 28,33-4962,50 50,00-11630,00 | 133,74 329,69 713,87 | 135,79 501,00 1220,79 | |
| Szerves szennyezés index | | IPO | 2,75-4,75 | 4,06 | 0,40 | |
| Átlagos áramlási sebesség (m/s) | | mvel | {0,06-0,76} 0,09-1,27 {0,12-2,45} | 0,28 0,46 0,72 | 0,17 0,21 0,35 | ▲ <i>H. incognita</i> , ▲ <i>H. pellucidula</i> |
| Vízhozam (m ³ /s) | | dcharge | {0,00-164,70} 0,01-603,16 {0,01-1614,40} | 8,64 27,19 63,17 | 24,99 87,32 208,46 | ▲ <i>H. contubernalis</i> , ▲ <i>H. modesta</i> |
| Megalitikus szubsztrát | | megalit | 0,00-0,12 | 0,00 | 0,01 | |
| Makrolitikus szubsztrát | | macrolit | 0,00-0,58 | 0,06 | 0,11 | |
| Mezolitikus szubsztrát | | mesolit | 0,00-0,60 | 0,12 | 0,14 | |
| Mikrolitikus szubsztrát | | microlit | 0,00-0,56 | 0,12 | 0,12 | |
| Akalikus (sóder) szubsztrát | | akal | 0,00-0,57 | 0,11 | 0,11 | |
| Homok/iszap szubsztrát | psammal | 0,00-0,55 | 0,14 | 0,12 | | |
| Agyag szubsztrát | argyl | 0,00-0,50 | 0,04 | 0,10 | | |

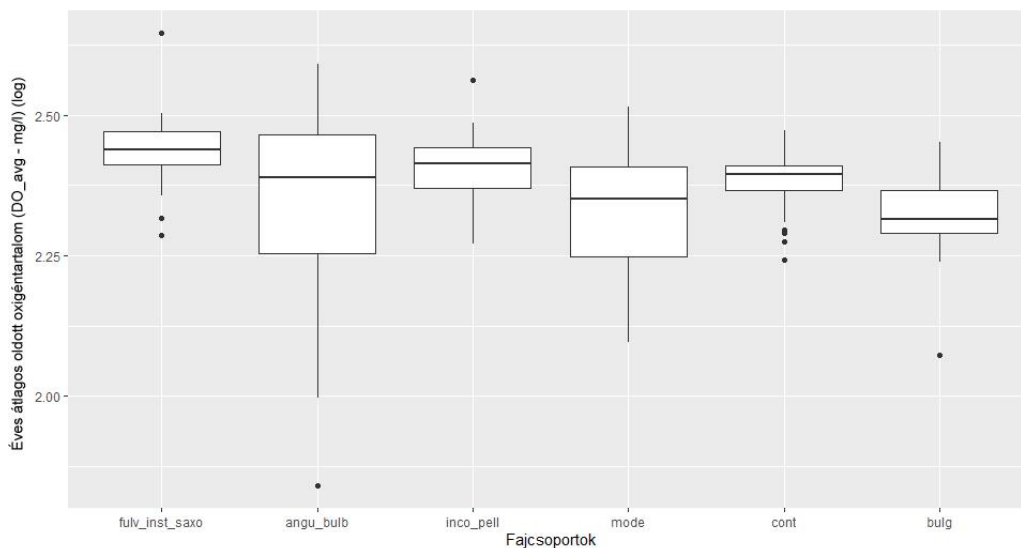
(F3. táblázat (folyt.))

| | | | | | | |
|---|--|-----------------------|-------------|-----------|--------|--|
| Habitat, jellegű változók (folyt.) | Makroalgák | macroal | 0,00–0,22 | 0,00 | 0,02 | |
| | Alámerült makrofiták | submer | 0,00–0,45 | 0,03 | 0,08 | |
| | Vízből kiemelkedő makrofiták | emer | 0,00–0,50 | 0,08 | 0,13 | |
| | Élő szárazföldi növényi részek | living | 0,00–0,53 | 0,11 | 0,10 | |
| | Fa, holt fa | xylal | 0,00–0,75 | 0,09 | 0,10 | |
| | Durvaszemcsés szerves anyag | cPOM | 0,00–0,50 | 0,07 | 0,10 | |
| | Finomszemcsés szerves anyag | fPOM | 0,00–0,15 | 0,01 | 0,03 | |
| | Törmelék | debr | 0,00–0,15 | 0,00 | 0,02 | |
| | Durva szemcseméretű szubsztrát (mega- és makrolitikus) | coarse | 0,00-0,79 | 0,08 | 0,15 | ▲ <i>H. saxonica</i> |
| | Közepes-finom szemcseméretű szubsztrát (mezolitikustól – akalikusig) | medfine | 0,00–1,00 | 0,55 | 0,30 | |
| | Finom szemcseméretű szubsztrát (homok/iszap és agyag) | fine | 0,00–1,00 | 0,36 | 0,33 | ▼ <i>H. instabilis</i> |
| | Növényi szubsztrát (makroalgáktól – élő szf. növ. részekig) | plant | 0,00-0,75 | 0,22 | 0,19 | |
| | Biotikus szubsztrátok (makroalgáktól – törmelékig) | biotic | 0,00-1,00 | 0,04 | 0,19 | |
| | Felszínborítás / Geográfia | Mesterséges felszínek | CLC_1 | 0,00–1,00 | 0,23 | 0,35 |
| Mezőgazdasági területek | | CLC_2 | 0,00–1,00 | 0,60 | 0,43 | |
| Erdők és természetközeli területek | | CLC_3 | 0,00-1,00 | 0,13 | 0,31 | |
| Vízfelületek | | CLC_5 | 0,00–0,85 | 0,04 | 0,16 | ▲ <i>H. bulgaromanorum</i> |
| Tengerszint feletti magasság (m) | | site_AMSL | 83–354 | 146,79 | 53,09 | ▲ <i>H. instabilis</i> , ▲ <i>H. saxonica</i> |
| Forrástól való távolság (km) | | dist_src | 2,06–639,58 | 78,18 | 117,76 | ▲ <i>H. contubernalis</i> , ▲ <i>H. modesta</i> , ▼ <i>H. saxonica</i> |

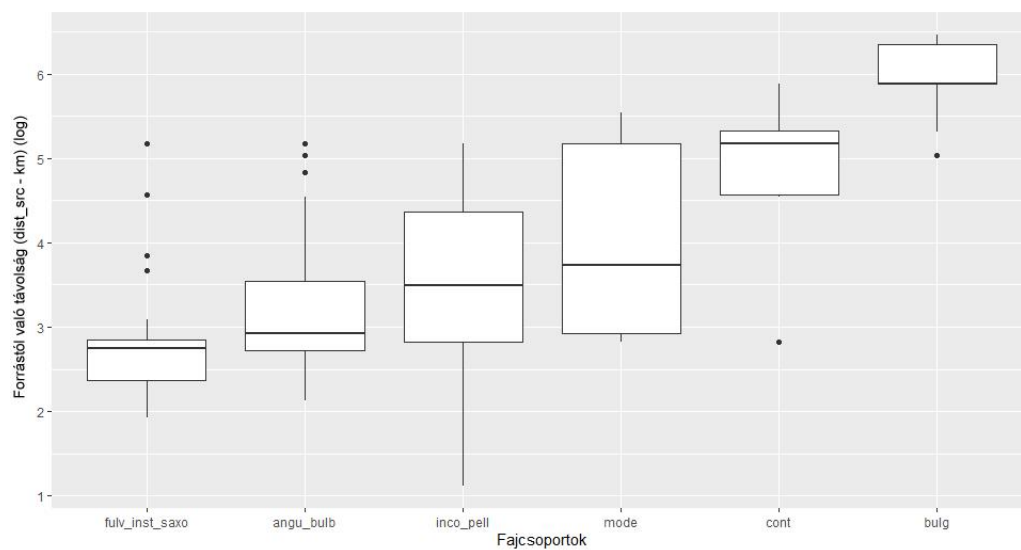
A**B****C**

F4. ábra. A domináns jelenlétet meghatározó legfontosabb környezeti paraméterek értékeinek alakulása fajcsoportonként.

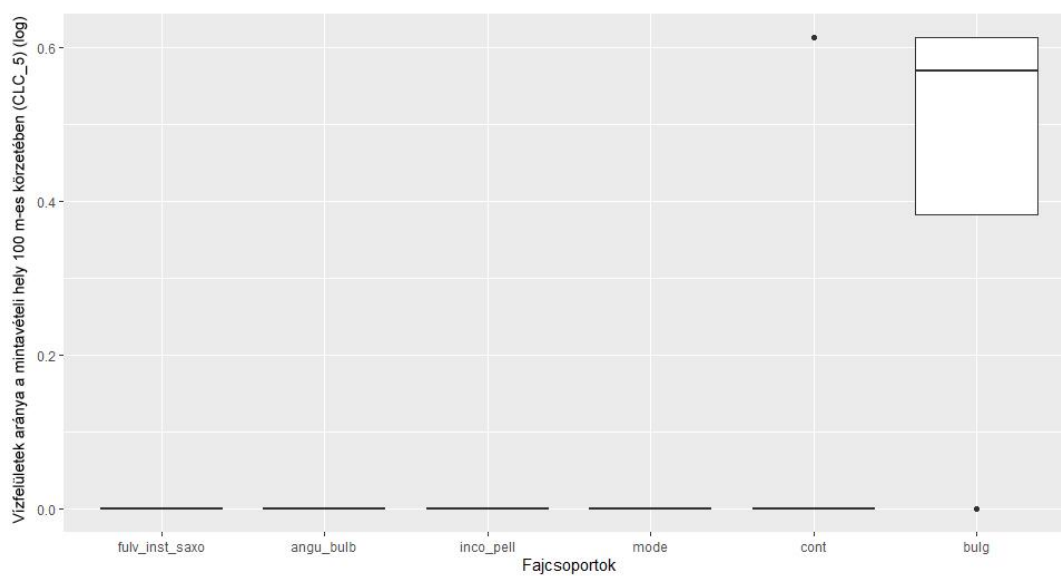
D



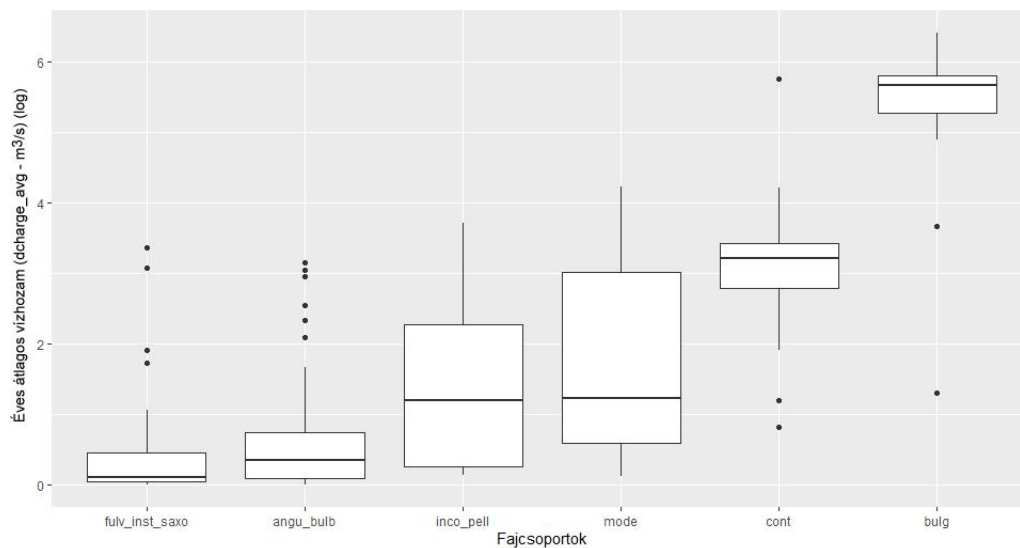
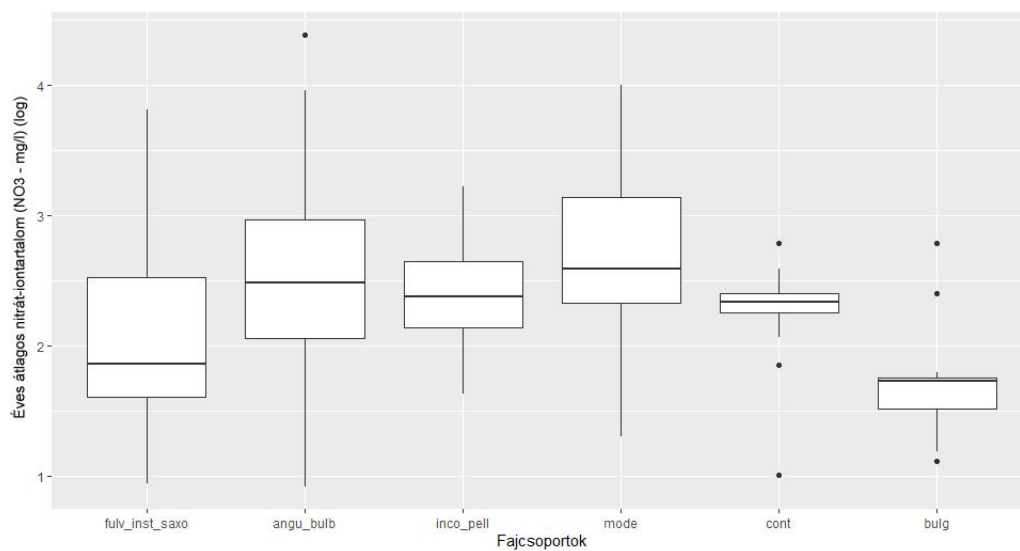
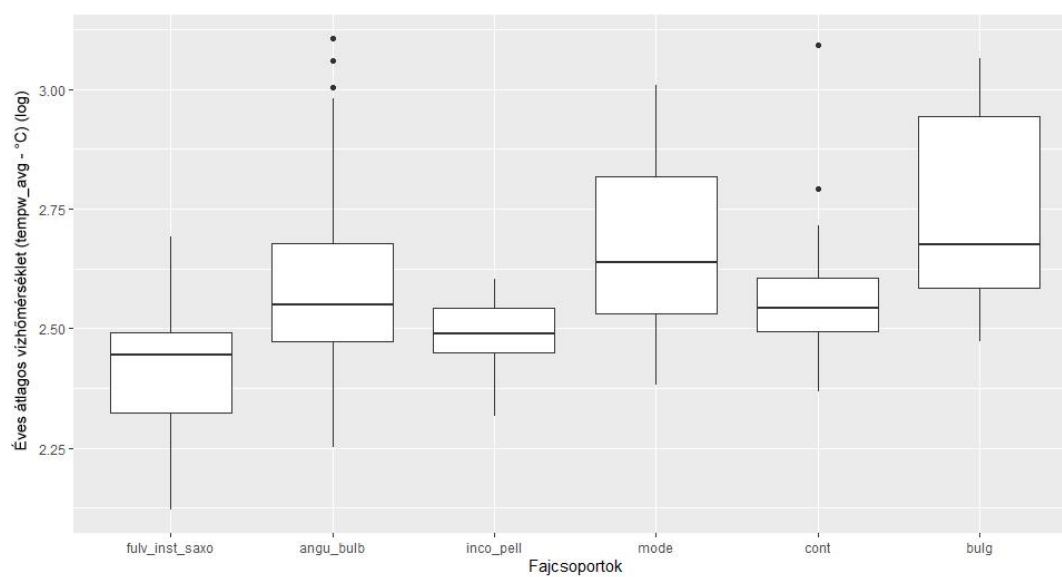
E



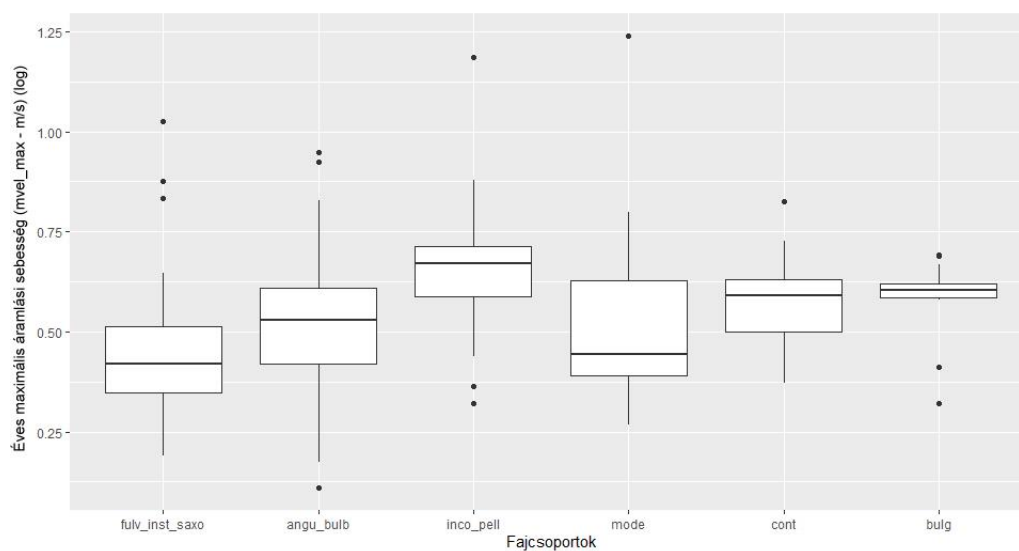
F



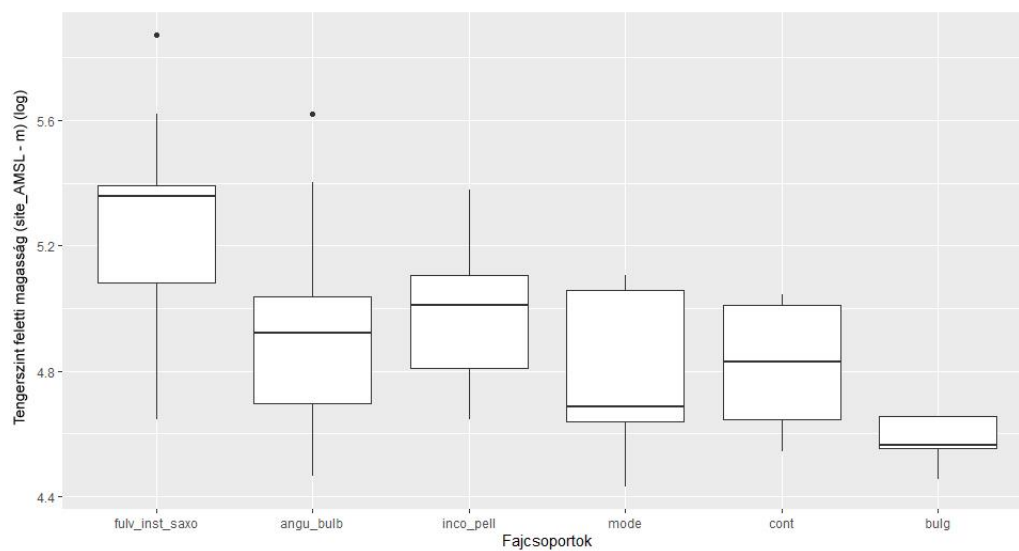
F4. ábra. Folytatás

G**H****I****F4. ábra. Folytatás**

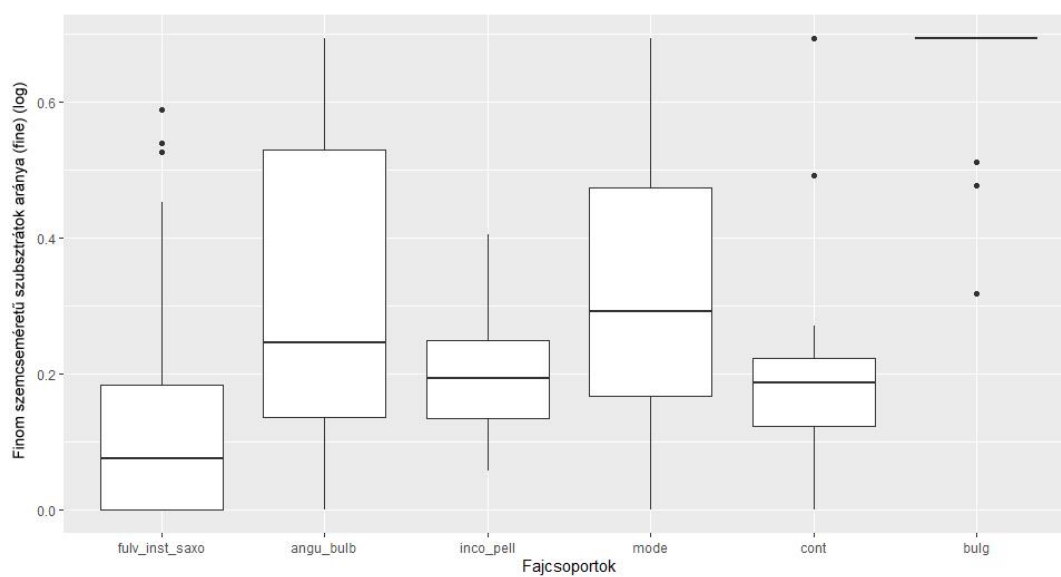
J



K

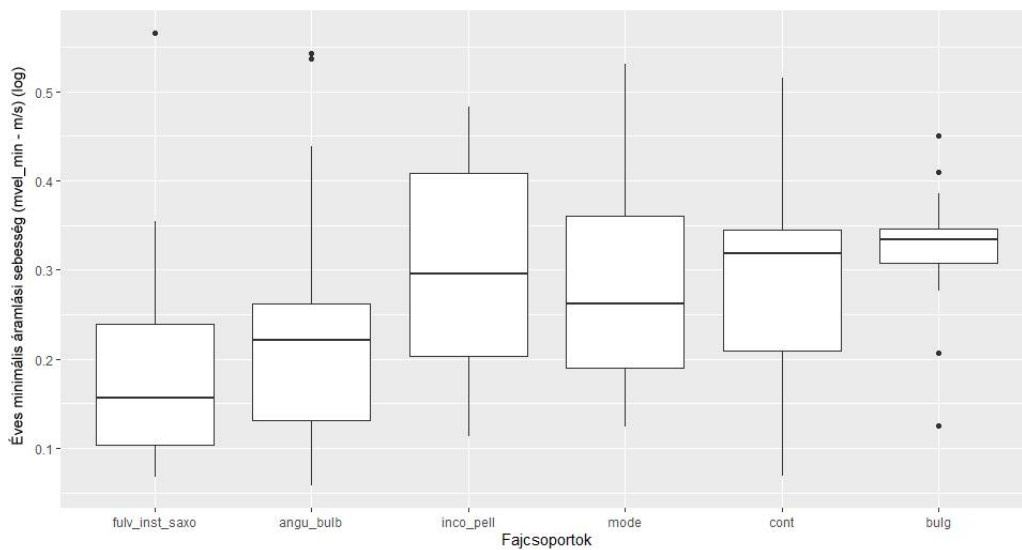


L

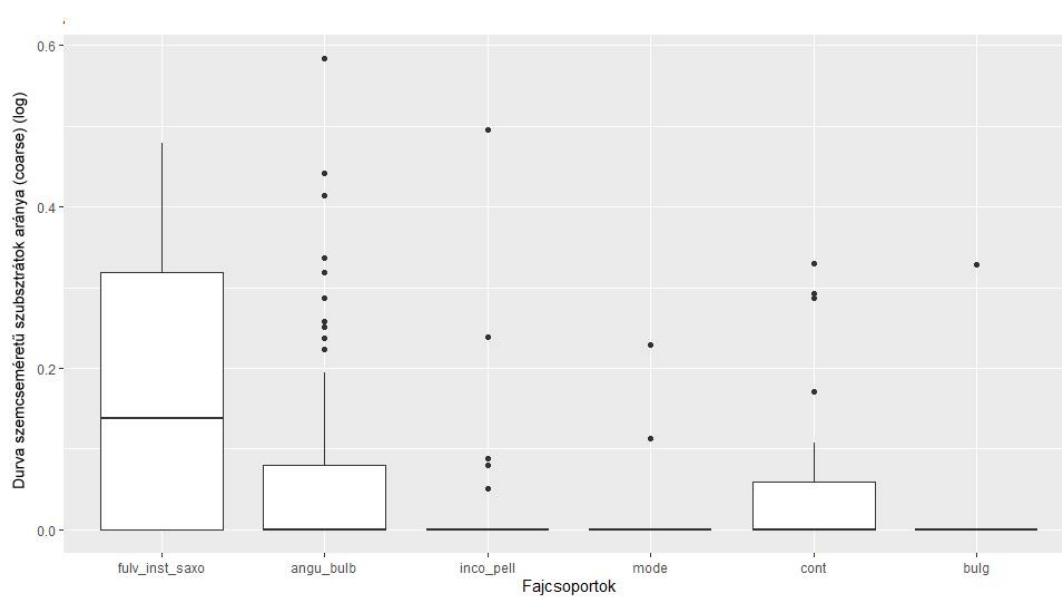


F4. ábra. Folytatás

M



N



F4. ábra. Folytatás

A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények



Longitudinal zonation of larval *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae): abiotic environmental factors and biotic interactions behind the downstream sequence of Central European species

Márk Ficsór · Zoltán Csabai

Received: 27 January 2021 / Revised: 13 April 2021 / Accepted: 21 April 2021
© The Author(s) 2021

Abstract The aim of this review is to summarize the literature knowledge about how abiotic environmental factors and biotic interactions affect the sequentially overlapping longitudinal distribution of Central European species of the net-spinning freshwater caddisfly larvae of the genus *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae). In this relation, several physical and chemical parameters of water are discussed, as well as different species-specific traits, behavioural aspects and the interaction of coexisting species. Longitudinal gradients of river networks, especially annual temperature range, flow velocity and the particle size of suspended food material play a crucial role in forming the downstream succession of characteristic species, while increased levels of organic pollution, nutrients, salinity and heavy metals

facilitates the presence of more tolerant ones. Several species-specific traits, such as respiration range, net-building frequency, head capsule size or optimal net-building velocity correlate with the position of a given species in the sequence. Coexistence of species with similar ecological demands in the overlapping zones of distribution is facilitated by differences in feeding and net-building habits, microhabitat preferences and staggering life cycles, but complicated at the same time by means of inter- and intraspecific territorial behaviour, such as fighting for the ownership of larval retreats or the practice of stridulation.

Keywords Hydropsychidae · Longitudinal distribution · Abiotic factors · Biotic interactions

Handling editor: Verónica Ferreira

M. Ficsór (✉)
Department of Public Health, Laboratory for
Environmental Protection, Government Office of Borsod-
Abaúj-Zemplén County, Miskolc, Hungary
e-mail: ficsor.mark@borsod.gov.hu

M. Ficsór · Z. Csabai
Department of Hydrobiology, Faculty of Sciences,
University of Pécs, Pécs, Hungary
e-mail: csabai@gamma.ttk.pte.hu

Z. Csabai
Department of Botany and Zoology, Faculty of Sciences,
Masaryk University, Brno, Czechia

Introduction

A fundamental concept of ecology is that organisms exist in a multidimensional space, a so called *niche*, where the dimensions—interpreted as hypothetical axes of various quantifiable environmental factors—have impacts on one particular organism or population which, in return has responses and also possible impacts on these factors (Hutchinson, 1957; MacArthur & Levins, 1967; Schoener, 1989; Chase & Leibold, 2003). The number of types, forms, measures and scales of such factors is vast and their

importance is well known at all ecological (i.e. individual, population, species, community and ecosystem) levels (e.g. Hynes, 1970; Dunson & Travis, 1991; Jackson et al., 2001; Bornette & Puijalon, 2011; González-Salazar et al., 2013; Zellweger et al., 2016). Identifying these factors and modelling their effects on the distribution of species is a key issue in ecology (Araújo & Guisan, 2006; Ashcroft et al., 2011).

Environmental factors and processes acting at different scales from the level of individual biotic interactions to the effect of different temperature regimes are considered to be the key driving forces behind species' distribution either viewed from their local abundances in a counteracting metacommunity of populations or their presence-absence in a certain geographical area (Weiher & Keddy, 1999; Soberón, 2010; Boulangeat et al., 2012; Thuiller et al., 2015).

Being exceptionally rich and diverse considering their fauna and flora, yet showing distinctive similarities worldwide regarding longitudinal structure, dynamics, environmental gradients and functional species groups (Illies, 1961; Cummins, 1974; Vannote et al., 1980; Statzner, 1987; Schmidt-Kloiber et al., 2017; Englmaier et al., 2020), riverine ecosystems are thoroughly studied sites for understanding the role of environmental factors in the spatiotemporal distribution of freshwater species.

Benthic invertebrates, one of the most prominent functional group of aquatic organisms (Faith & Norris, 1989; Resh & Rosenberg, 1993; Wallace & Webster, 1996) are found in most lotic freshwater habitats, where they are key components of aquatic food webs and develop high diversity both from taxonomical and functional point of view (Hellowell, 1986). Due to their sedentary lifestyle and a wide range of sensitivities and tolerance of nearly any nature of changes in both water quality and habitat characteristics, their distribution is the result of site-specific ecological conditions at almost every spatial scale from microhabitats to whole river networks (Richards et al., 1997; Dolédec et al., 2000; Malmqvist, 2002; Li et al., 2001, 2010).

The net-spinning larvae of Hydropsychid caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) have been the subject of ecological investigation since the 1970's due to (1) their essential service as filter-feeders/collectors and processors of suspended organic materials (Cummins, 1973; Wallace et al., 1977; Fuller &

Mackay, 1980; Wallace & Merritt, 1980; Hauer & Stanford, 1982); (2) the variety of their pollution and disturbance tolerance among species—therefore their use as bio-indicators (Higler & Tolkamp, 1983; Hellowell, 1986; Dohet, 2002; Houghton, 2004); (3) their importance as ecosystem engineers, since they physically modify, maintain and create their own habitat substrate (see Cardinale et al., 2004; Maguire et al., 2020); and (4) most notably the species' well-pronounced longitudinal zonation along the stream-river continuum, which is considered to be the result of combined effects of several abiotic, biotic and (bio-)geographical factors (e.g. Décamps, 1968; Badcock, 1974; Gordon & Wallace, 1975; Wiggins & Mackay, 1978; Hildrew & Edington, 1979; Ross & Wallace, 1982; Dolédec & Tachet, 1989; Roux et al., 1992).

The aim of the current review is to summarize and discuss the literature and knowledge about the environmental factors and biotic interactions influencing the longitudinal distribution of larval Hydropsychidae with special reference to Central European species of the genus *Hydropsyche* Pictet, 1834, establishing a baseline inventory for further research and application of the group as model organisms. As the identification and compilation of decisive environmental factors are basic and inevitable steps of descriptive or predictive species distribution modelling—a widespread design in aquatic ecology—we would also highlight the need of similar works for other freshwater faunal groups and other geographic areas.

Central European species of the genus *Hydropsyche* and the longitudinal sequence

In Central Europe—defined by Waringer & Graf (2011) as Austria, Germany and Switzerland with the whole extent of Ecoregion 9 (Illies, 1978), and expanded here to include Ecoregion 11 (Hungarian Lowlands) (see Fig. 1)—20 species of the genus *Hydropsyche* are known (Neu & Tobias, 2004; Graf et al., 2008; Waringer & Graf, 2011), 18 of which are treated in this review (Table 1). *Hydropsyche tobiasi* Malicky, 1977—a species known only by adult collection specimens—though listed in some sources (e.g. Neu & Tobias, 2004; Robert, 2004) as a member of the Central European caddisfly fauna, has not been caught since 1938, and widely considered to be extinct

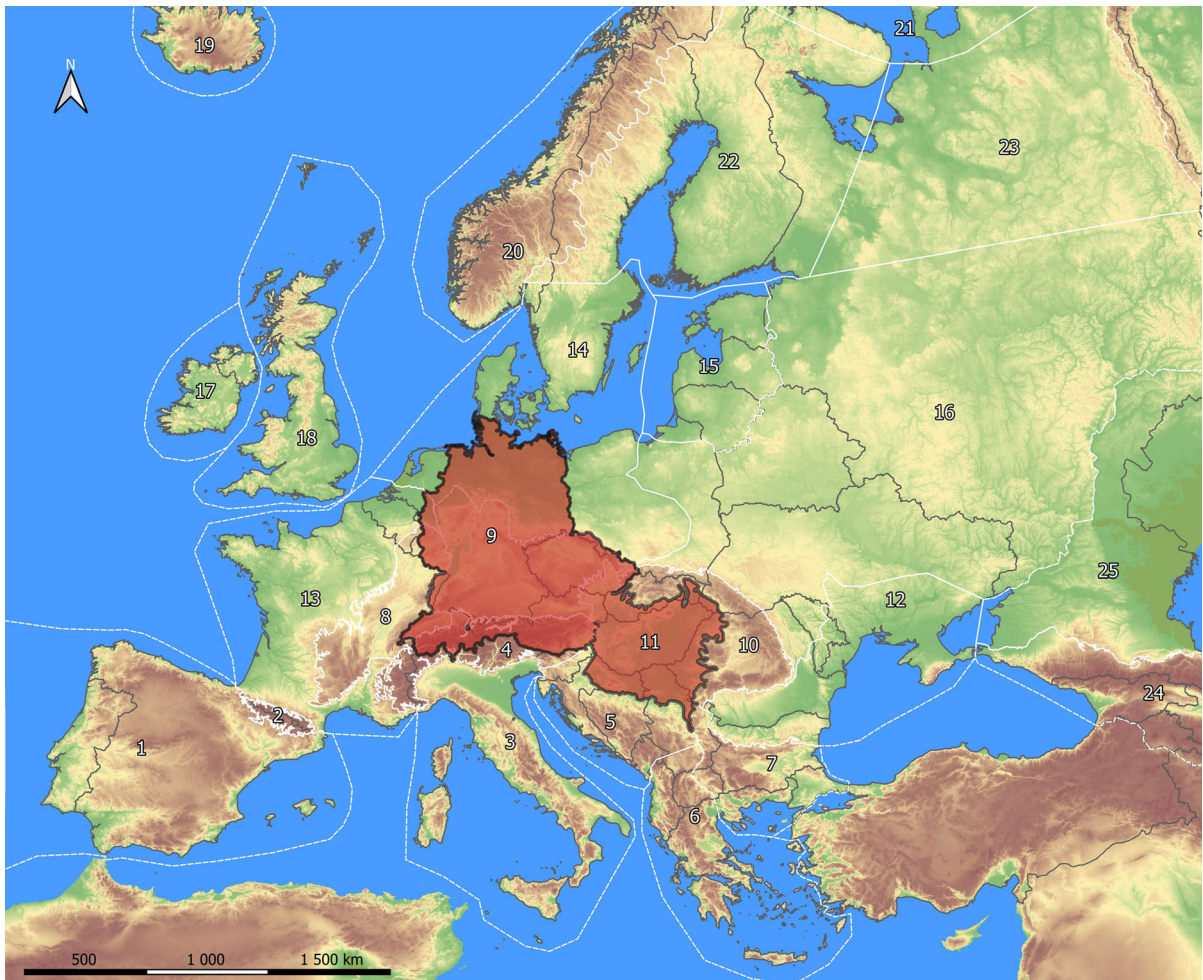


Fig. 1 Map showing the Central European area covered in this review (darkened). It includes Austria, Germany and Switzerland as well as the whole extent of European Ecoregion 9 and 11

(Malicky, 2014), thus not treated in this review. The *Hydropsyche doehleri* Tobias, 1972 has also been excluded from our review, because this species basically has Mediterranean distribution (Calabria, Sicily, Sardinia and Corsica) and its range only marginally reaches the Central European region in the canton of Ticino, Switzerland (Vincentini et al., 2020).

Based on morphological characteristics of the adults, Malicky (1977) and Pitsch (1993) define four species groups (for full species names see Table 1): (1) *H. instabilis*-Group (containing *H. instabilis*, *H. siltalai*, *H. tenuis*, *H. saxonica* and *H. fulvipes*), (2) *H. pellucidula*-Group (*H. pellucidula*, *H. incognita*, *H. dinarica* and *H. botosaneanui*), (3) *H. guttata*-Group

as proposed by Illies (1978). Numbers refer to European Ecoregions defined by Illies (1978)

(*H. guttata*, *H. bulgaromanorum*, *H. ornatula*, *H. contubernalis*, *H. tobiasi*, *H. modesta*, *H. exocellata* and *H. bulbifera*) and (4) *H. silfvenii*-Group (only *H. silfvenii* with central European distribution) with one species, *H. angustipennis*, that cannot be assigned to any of the above-mentioned groups. Different grouping of the genus can also be found in the literature (e.g. Malicky & Chantaramongkol, 2000), and more recent studies define all *Hydropsyche* species as part of the *H. instabilis*-Group based on molecular evidence (see Geraci et al., 2010). Larvae of the family generally occur in restricted parts of the stream system. Their sequential distribution extends over almost the entire river continuum from headwaters to large rivers (Fig. 2), and is so pronounced that a stream can be

Table 1 Main ecological preferences of larvae of 18 Central European *Hydropsyche* species

| Species | Abbr. | Curr. pref. | Temp. pref. | Dil. O ₂ pref. | Poll. tol. | Flight per. | Stream zonation preference ¹⁶ | | | | | | | |
|--|-------------|-------------|-------------|---------------------------|------------|-------------|--|----|----|----|----|----|----|----|
| | | | | | | | eC | hC | eR | mR | hR | eP | mP | hP |
| <i>H. angustipennis</i> (Curtis, 1834) ¹ | <i>angu</i> | ▼ | ▲ | ▼ | v.high | IV–IX | – | – | – | 3 | 3 | 3 | 1 | – |
| <i>H. botosaneanui</i> Marinkovic, 1966 ² | <i>boto</i> | n/a | n/a | n/a | n/a | V–VI | – | – | 2 | 4 | 3 | 1 | – | – |
| <i>H. bulbifera</i> McLachlan, 1878 ^{1,3} | <i>bulb</i> | ► | n/a | n/a | high | V–IX | – | – | – | 1 | 4 | 5 | – | – |
| <i>H. bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 ^{1,4} | <i>bulg</i> | ▼ | ▲ | ▼ | mod | III–X | – | – | – | 1 | 3 | 3 | 3 | – |
| <i>H. contubernalis</i> McLachlan, 1865 ^{1,4} | <i>cont</i> | ► | ▲ | ▼ | high | IV–X | – | – | – | 1 | 4 | 4 | 1 | – |
| <i>H. dinarica</i> Marinkovic, 1979 ^{1,5,6} | <i>dina</i> | n/a | ▼ | ▲ | low | V–IX | – | – | 4 | 5 | 1 | – | – | – |
| <i>H. exocellata</i> Dufour, 1841 ⁷ | <i>exoc</i> | ► | n/a | n/a | high | IV–X | – | – | – | – | 2 | 5 | 2 | 1 |
| <i>H. fulvipes</i> (Curtis, 1834) ^{1,3} | <i>fulv</i> | ▲ | ▼ | ▲ | v.low | V–VIII | 1 | 7 | 2 | – | – | – | – | – |
| <i>H. guttata</i> Pictet, 1834 ^{1,3} | <i>gutt</i> | ► | ► | n/a | n/a | IV–XI | – | – | – | – | 5 | 4 | 1 | – |
| <i>H. incognita</i> Pitsch, 1993 ^{1,9} | <i>inco</i> | ▲ | n/a | ▲ | low | V–IX | – | – | – | 5 | 4 | 1 | – | – |
| <i>H. instabilis</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,10} | <i>inst</i> | ▲ | ▼ | ► | low | VII–IX | – | – | 4 | 4 | 2 | – | – | – |
| <i>H. modesta</i> Navas, 1925 ^{1,3,6} | <i>mode</i> | ► | ▲ | n/a | high | V–IX | – | – | – | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 |
| <i>H. ornata</i> McLachlan, 1878 ^{3,11} | <i>orna</i> | n/a | n/a | n/a | n/a | V–VIII | – | – | – | – | 3 | 4 | 3 | – |
| <i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,12} | <i>pell</i> | ▲ | ► | ▲ | mod | V–X | – | – | 1 | 2 | 4 | 3 | – | – |
| <i>H. saxonica</i> McLachlan, 1884 ^{1,13} | <i>saxo</i> | ▲ | ▼ | ▲ | v.low | V–VI | – | 2 | 6 | 2 | – | – | – | – |
| <i>H. silfvenii</i> Ulmer, 1906 ^{3,14} | <i>silf</i> | ▲ | ▼ | n/a | n/a | V–X | – | – | – | 4 | 6 | – | – | – |
| <i>H. sitalai</i> Döhler, 1963 ^{1,3} | <i>silt</i> | ▲ | n/a | n/a | mod | VI–IX | – | – | 1 | 5 | 4 | – | – | – |
| <i>H. tenuis</i> Navas, 1932 ^{1,15} | <i>tenu</i> | ▲ | ▼ | ▲ | v.low | V–VI | – | – | 8 | 2 | – | – | – | – |

| Species | Alt. pref. ¹⁶ | | | Hydr. pref. ¹⁶ | | | pH ¹⁶ | Feeding type ¹⁶ | | | |
|--|--------------------------|------------|------------|---------------------------|------------|------------|------------------|----------------------------|-----------|------------|-----------|
| | <i>g8h</i> | <i>28h</i> | <i>l2h</i> | <i>eup</i> | <i>prp</i> | <i>pap</i> | | <i>ga</i> | <i>gr</i> | <i>pff</i> | <i>pr</i> |
| <i>H. angustipennis</i> (Curtis, 1834) ¹ | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | – | ac | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. botosaneanui</i> Marinkovic, 1966 ² | 1 | 1 | 0 | – | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. bulbifera</i> McLachlan, 1878 ^{1,3} | 1 | 1 | 1 | 8 | 2 | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 ^{1,4} | 0 | 1 | 1 | 7 | 2 | 1 | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. contubernalis</i> McLachlan, 1865 ^{1,4} | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | – | n/a | 1 | – | 8 | 1 |
| <i>H. dinarica</i> Marinkovic, 1979 ^{1,5,6} | 1 | 1 | 1 | – | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. exocellata</i> Dufour, 1841 ⁷ | 0 | 1 | 1 | 10 | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. fulvipes</i> (Curtis, 1834) ^{1,3} | 1 | 1 | 1 | 10 | – | – | ne-al | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. guttata</i> Pictet, 1834 ^{1,3} | – | – | – | 10 | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. incognita</i> Pitsch, 1993 ^{1,9} | 1 | 1 | 1 | 10 | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. instabilis</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,10} | 1 | 1 | 1 | 10 | – | – | ne-al | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. modesta</i> Navas, 1925 ^{1,3,6} | 0 | 1 | 1 | 8 | 2 | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. ornata</i> McLachlan, 1878 ^{3,11} | 0 | 1 | 1 | 10 | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834) ^{1,3,12} | 1 | 1 | 1 | 10 | – | – | ac | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. saxonica</i> McLachlan, 1884 ^{1,13} | 0 | 1 | 1 | 10 | – | – | n/a | – | 2 | 5 | 3 |

Table 1 continued

| Species | Alt. pref. ¹⁶ | | | Hydr. pref. ¹⁶ | | | pH ¹⁶ | Feeding type ¹⁶ | | | |
|---|--------------------------|------------|------------|---------------------------|------------|------------|------------------|----------------------------|-----------|------------|-----------|
| | <i>g8h</i> | <i>28h</i> | <i>l2h</i> | <i>eup</i> | <i>prp</i> | <i>pap</i> | | <i>ga</i> | <i>gr</i> | <i>pff</i> | <i>pr</i> |
| <i>H. silfvenii</i> Ulmer, 1906 ^{3,14} | 0 | 1 | 0 | 10 | – | – | <i>n/a</i> | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. siltalai</i> Döhler, 1963 ^{1,3} | 0 | 1 | 1 | 10 | – | – | ind | – | 2 | 5 | 3 |
| <i>H. tenuis</i> Navas, 1932 ^{1,15} | – | – | – | – | – | – | <i>n/a</i> | – | 2 | 5 | 3 |

References for the species and preference values are indicated in upper indices

Curr. pref.—current preference, Temp. pref.—temperature preference, Dil. O₂ pref.—preference for diluted oxygen content (▲—high, ►—moderate, ▼—low), Poll. tol.—tolerance of (organic) pollution, Flight per.—flight period (number of months in latin numerals). Stream zonation preference (in ten-point assignment system): eC—eucrenal, hC—hypocrenal, eR—epirhithral, mR—metarhithral, hR—hyporhithral, eP—epipotamal, mP—metapotamal, hP—hypopotamal). Altitude preference in presence/absence assignment system: g8h—above 800 m AMSL (above mean sea level), 28h—between 200 and 800 m AMSL, l2h—below 200 m AMSL. Hydrologic preference: eup—eupotamon, prp—parapotamon, pap—palaeopotamon, pH preference: ac—acidic, ne-al—neutral to alkaline, ind—indifferent). Feeding type in ten-point assignment system: ga—gatherer/collector, gr—grazer, pff—passive filter feeder, pr—predator. *n/a*: data insufficient or not available

1: Lechthaler & Stockinger (2005); 2: Neu & Fischer (2002); 3: Waringer & Graf (1997); 4: Czachorowski & Serafin (2004); 5: De Soto et al. (1994); 6: Roux et al. (1992), 7: Guinand et al. (1994); 8: Usseglio-Polatera & Bournaud (1989); 9: Pírvo et al. (2015); 10: Philipson (1954); 11: Malicky (1977); 12: Becker (1987); 13: Hrovat & Urbanič (2012); 14: Coppa (2015); 15: Pitsch (1993), 16: Graf et al. (2008)

divided to specific sections characterized by different species and their combinations (Higler & Tolkamp, 1983; Statzner & Dolédec, 2011). Larval *Hydropsychidae* typically colonize hard bottom substrates of different types and particle sizes, where they build retreats consisting of silk and substrate material with specific mesh sized catch-nets attached, facilitating their filter feeding through five larval instars. Adults of early-swarmer species (e.g. *H. angustipennis*, *H. bulgaromanorum* or *H. contubernalis*) fly from March or April while most are on wing from May to September (Waringer & Graf, 1997).

The stream section-specific *Hydropsyche* larval assemblages correspond well with the taxonomical species groups suggested by Malicky (1977) and Pitsch (1993), so hereinafter these species-group names are used for the assemblages too. Most species of the *H. instabilis*-Group inhabit headwaters and mountainous or colline small or medium sized streams (crenal and rhithral zones) while those of the *H. pellucidula*-Group are usually found in streams and rivers of the middle sections (rhithral zones) of river networks. Species of the *H. guttata*-Group live in medium sized watercourses of the lower sections of the rhithral zone and particularly in larger rivers of the potamal zones (Table 1). Larvae of *H. angustipennis*

colonize mainly rivers and streams of variable size in lower regions (Botosaneanu & Malicky, 1978; Edington & Hildrew, 1995) but can also be found in headwaters (Pitsch, 1993). *H. silfvenii* lives in smaller streams of the rhithral zone with lower mean water temperature, higher current velocities and gravel rich bottom (Lechthaler & Stockinger, 2005; Coppa, 2015).

The longitudinal sequence of larval *Hydropsyche*, although being affected by the species' areas of distribution, shows high similarities in many European watercourses and catchment areas. For example, in the case of unpolluted British running waters the sequence is typically *inst-silt-pell-cont* (Edington & Hildrew, 1995), in the Loire it was found to be *dina/inst-silt-inco-(angu)-exoc-orna-cont-bulg*, while in the Rhône catchment to be *dina-inst-silt-(angu)-inco-cont-orna-exoc* (cited by Statzner & Dolédec, 2011). Higler & Tolkamp (1983) described the sequence of Dutch species as *fulv-saxo-silt-inst-pell-(angu)-exoc-orna-cont*, although *H. exocellata* and *H. ornatula* are reported to be disappeared and *H. bulgaromanorum* to be appeared in larger rivers of the Netherlands (Higler et al., 2008). Based on the comprehensive work of Graf et al. (2008) on the distribution and quantified ecological preferences of Trichoptera, a summarized

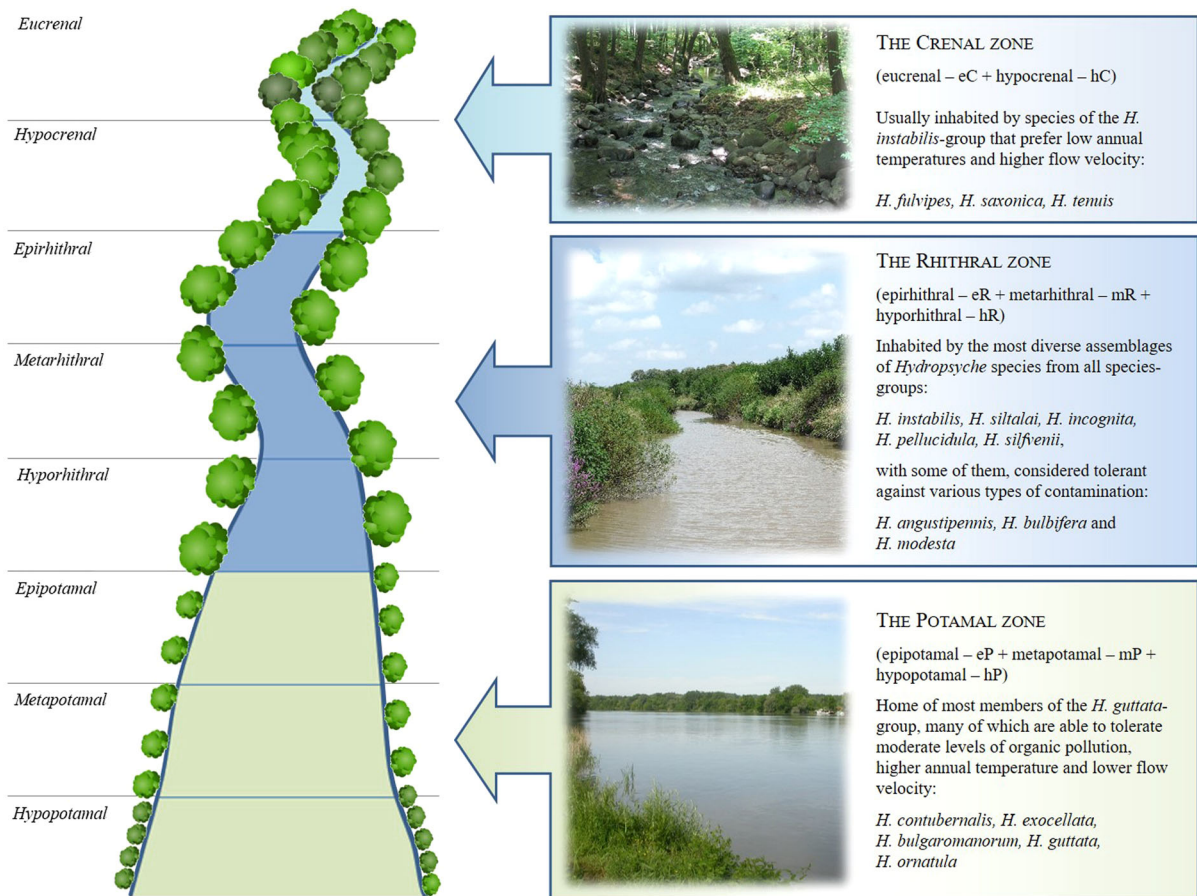


Fig. 2 Schematic and generalized view of the river continuum with the major and minor zones. Larvae of certain *Hydropsycha* species or species groups are characteristics for different parts of

downstream sequence of 18 Central European species as *fulv-saxo-tenu-dina-inst-silt-boto-pell-inco-silf-(angu)-(bulb)-(mode)-cont-bulg-gutt-orna-exoc* can be given (see Fig. 3). This sequence, however, is merely hypothetical, strongly affected by numerous environmental conditions, biased by coexistence, highly overlapping and never as complete in nature as listed here due to different geographical distribution of species. It is also notable that some species, that are less sensitive to moderate pollution levels (e.g. *H. angustipennis*, *H. bulbifera* or *H. modesta*—indicated in brackets above) do not really belong to the downstream sequence, but tend to inhabit stretches, where conditions are not suitable for less tolerant members of the genus (Higler & Tolkamp, 1983; Camargo, 1991; Statzner & Dolédec, 2011). Despite being quite common and similar in several central and

the stream system. Their sequential distribution extends over almost the entire river continuum from headwaters to large rivers

western parts of the continent, deviations from the sequence shown in Fig. 3, have been reported from some Iberian rivers, most notably the occurrence of *H. exocellata* in headwaters (Bonada et al., 2004) and the coexistence of it with *H. siltalai* and *H. instabilis* in middle and lower reaches (see Puig et al., 1987; Valladolid et al., 2007) This is possibly due to the different characteristics of the Ibero-Macaronesian ecoregion, but still calling for further inspection, since other Iberian studies (e.g. Gallardo-Mayenco et al., 1998) have shown sequences comparable to those of Central European river networks.

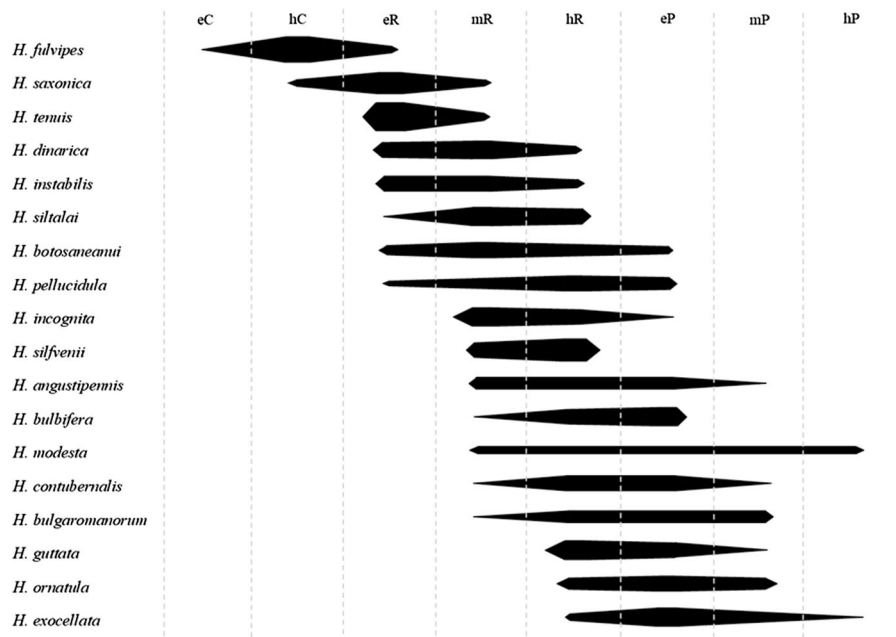


Fig. 3 Longitudinal distributional sequence of *Hydropsyche* species according to their stream zonation preference based on the data of Graf et al. (2008). Species are ordered by their first appearance and highest preference values along the river continuum. The width of plot lines corresponds with values of

preference for the indicated zones. *eC* eucrenal zone, *hC* hypocrenal zone, *eR* epirhithral zone, *mR* metarhithral zone, *hR* hyporhithral zone, *eP* epipotamal zone, *mP* metapotamal zone, *hP* hypopotamal zone

Abiotic factors influencing the distribution of larval *Hydropsyche*

Longitudinal gradient related and natural physical characteristics

Annual temperature range typically increases along the stream-river continuum towards the estuaries, but the longitudinal sequence of the species most probably is not directly related to temperature, and rather could be linked to the temperature-dependent larval metabolism (Statzner & Dolédec, 2011; Cogo et al., 2020). Although it is unlikely that the sequence of the species is the result of lethal limits in water temperature, the relationship between temperature ranges and respiratory or metabolic rates are well defined and different among species (Edington & Hildrew, 1973; Howell & Voshell, 1982; Bales & Badcock, 1987). Hildrew & Edington (1979) showed that acceleration of the respiration rate occurs at progressively higher temperatures in the downstream sequence of hydropsychid species *Diplectrona felix*, *Hydropsyche instabilis* and *H. pellucidula* in river Usk (South Wales), which is a clear sign of accommodation of downstream

species to higher temperature regimes. It also comes with an upwards extension of the range where these species show relative temperature independence, thus having extended thermal tolerance. A similar downstream succession of *H. dinarica*, *H. siltalai*, *H. pellucidula*, *H. contubernalis* and *H. modesta* was observed in the Rhône river and its tributaries by the comparison of total amplitude of metabolism values, which represent the range of mean oxygen consumption of the respective species between 5 and 25°C and which can be treated as a species-trait correlated with longitudinal zonation (Roux et al., 1992), so much so that the position of a given species in the sequence can be defined based on it (Guinand et al., 1994).

The effect of flow velocity on the distribution of *Hydropsyche* has been investigated in several studies in different ecoregions. It is established that specialization for living at different flow velocities is reflected in the species' respiratory physiology and in the form and success of their net-spinning activities (Hildrew & Edington, 1979). For European species Tachet et al. (1992) remarks that the downstream trend in species succession depends on the species' ability to spin a catch net when the current velocity decreases. In

general, net-spinning activity of species living in the crenal or upper-rhithral zones increases with increasing velocity (e.g. in the case of *H. instabilis*, *H. siltalai* or *H. angustipennis*) but decreases after reaching a maximum, showing rather ubiquitous flow preference in case of species of middle reaches and the potamon, like *H. pellucidula*, *H. contubernalis* or *H. modesta* (Philipson, 1954; Edington, 1965; 1968; Becker, 1987; Tachet et al., 1992). Although the differences are slight, they on the one hand allow downstream species with broader velocity spectra to colonize slower patches of middle river sections where riffles and pools occur together (Boon, 1978), and on the other hand they provide the possibility for coexisting species to partition common habitats within the same river section (Hildrew & Edington, 1979).

The amount of dissolved oxygen also has an impact on the distribution of net-spinning caddisflies primarily by the means of net-spinning activity and behavioural changes, although its effects are highly correlated with current velocity. Long-term experiments concerning the net-building activity and larval development of *Hydropsyche* species showed that euryoecious species, such as *H. contubernalis*, are able to build capture nets with regular meshes at an O₂-saturation of only 30% and half of the examined larvae developed into adults at 50%. The less tolerant *H. pellucidula* reacts more severely to a reduction in O₂-concentration, so that development into an imago is no longer possible below a saturation of 85% (Becker, 1987). Under experimental conditions in still water with decreasing oxygen concentration the swift-water species, *H. instabilis* become immobilized at relatively higher values compared to those found for slow-water species. This difference, however, disappears provided the water is flowing or stirred, and larvae can also compensate for low oxygen concentration by current-producing abdominal movements (Philipson, 1954, 1969; Philipson & Moorhouse, 1974). Rarely being a lethal or exclusively limiting factor in their natural habitats, dissolved oxygen still considered important in the sequential distribution of the genus, as showed in the case of *H. incognita* (Pírvo et al., 2015), *H. dinarica* and *H. siltalai* (Roux et al., 1992) and also *H. angustipennis* (Vuori, 1995; van der Geest, 2007) in addition to the above mentioned.

The downstream reduction of riverbed particle size has been recognized long ago (e.g. Sternberg, 1875) and several authors established a relation between the

longitudinal distribution of different hydropsychid species and the structure of their nets, defining that species of small rivers spin nets with larger meshes than those of large rivers (Wallace, 1975; Wallace et al., 1977; Alstad, 1980, 1982; Fuller & Mackay, 1980; Fuller et al., 1983). The suggestion that net structures, especially the size of their meshes are directly related to sediment particle size comes easy, yet later studies showed that the differences of the net, though being obvious among, but less within species groups, can not be related to the longitudinal distribution of larvae (Tachet et al., 1987) and that it is most likely the result of the differences in the size of the suspended food material available (Alstad, 1982).

In a study on the distribution of *H. incognita* Pírvo et al. (2015) defined pH as the most important physico-chemical variable influencing the species distribution. However, no similar evidences are available for other European net-spinning caddisfly species, which suggests that changes of pH in natural environments affects Hydropsychidae only in extreme cases, i.e. when localized acidic pollution is obvious. Hesthagen et al. (2011) contributes the reappearance of *H. siltalai* in the tributaries of Lake Saudlandsvatn to the improvement of water quality, especially pH. According to Vuori (1995), runoff from acid sulfate soils can cause morphological abnormalities and restrict the distribution of more sensitive species, such as *H. siltalai*, while has less impact on the more tolerant *H. angustipennis*. Regerand et al. (2002) revealed the toxic effect of low pH on the lipid metabolism of *H. contubernalis*, but also point out that even small changes in pH initiate biochemical adaptation mechanisms thus broaden the tolerance of species, and only serious conditions, such as a decrease below pH 4.0 can suppress their efficiency.

Inorganic factors related to anthropogenic impact

Many studies on the distribution of aquatic macroinvertebrates, including that of net-spinning caddisflies found that increased levels of organic and inorganic forms of phosphorous and nitrogen influence the distribution of these organisms, although the effect is considered indirect (Urbanič & Toman, 2007). The findings of Vuori (1995), Buczyńska (2013) and Pírvo et al. (2015) showed that the increased presence of inorganic N- and P-forms can be related—sometimes in a major extent—to the *Hydropsyche* fauna of

streams, interpreted by the means of eutrophication processes, such as the consequential enrichment of organic matter or the decrease of dissolved oxygen due to elevated biological and chemical oxygen demand. Toxicity tests showed active migration and higher tolerance of *H. exocellata* against increased levels of NO₃-N, defining median lethal concentration (48 h LC50) at 592,3 mg/l, such conditions, however, occur very rarely under natural conditions and only in case of severe point-source nutrient pollution (Camargo et al., 2005).

Salinity can also have an effect on benthic communities as well as on the distribution of Hydropsychidae depending on the salt sensitivity of species (Zinchenko & Golovatyuk, 2013). Piscart et al. (2005) found that the abundance of *H. contubernalis* and *H. pellucidula* decreased significantly in relation to the salinity level while *H. exocellata* became more abundant at the same time. Findings of Gallardo-Mayenco et al. (1998) and Gallardo-Mayenco & Ruíz (2007) also prove *H. exocellata* to be a salinity tolerant species, but imply at the same time that salinity has an effect on the composition of the assemblages rather than on the distribution of individual species. An example of this is the case of the hydropsychidae fauna of rivers Werra and Weser in Germany, which significantly improved by the decrease of anthropogenic salt-load (Bäthe & Coring, 2011). The effect of salt pollution, conductivity and different levels of ionic components on Hydropsychidae were also tested by several authors (see Sala et al., 2016), classifying *H. instabilis* as halophobic and *H. exocellata* as halotolerant species.

Heavy metals have complex and hardly acute but rather chronic effects on *Hydropsyche* species, resulting in growth and/or developmental disorders, or affecting their fecundity, fitness or life cycles (Tszedel et al., 2016). They can be responsible for fluctuating asymmetry in *H. exocellata* (Bonada et al., 2005), changes of larval anal papillae in *H. pellucidula* (Vuori & Kukkonen, 1996) or faulty construction of filter nets (Tessier et al., 2000), as well as behavioural anomalies in *H. siltalai* and *H. contubernalis* (Vuori, 1994) or *H. angustipennis* (van der Geest et al., 1999). Generally, Hydropsychidae are among the less sensitive taxa of macroinvertebrates considering heavy metal pollution, placed in the middle of a hypothetical scale of tolerance (Barata et al., 2005), with *H. angustipennis* regarded as the most tolerant of them all

(Vuori, 1995). The harmful effects of heavy metals depend on synergistic interactions of many environmental factors, such as water temperature, current velocity and pH (Solà et al., 2004).

Organic pollution

Organic pollution of freshwater ecosystems, in its most general term means the elevated concentrations of organic compounds (usually suspended proteins, carbohydrates, fats and nucleic acids) and microorganisms living on solid particles of them as a substrate. The most typical sources of organic pollution reaching riverine systems are wastewater sewage, agricultural activities and livestock farming (Friberg et al., 2010). Expressed either as the single parameter of biological oxygen demand (BOD) (e.g. European Commission, 2000) or as a part of multimetric indices taking inorganic forms of phosphorous and nitrogen also into account (e.g. IPO—Leclercq & Maquet, 1987), the level of organic pollution has a complex and inevitable effect on macroinvertebrates and so on net-spinning caddisflies, which are among the most suitable bio-indicator organisms to reflect it (Higler & Tokamp, 1983; Hellawell, 1986).

Many studies and authors have categorized Central European *Hydropsyche* species based on their tolerance against organic pollution, and—as its level usually shows a longitudinal downstream gradient in European river systems (Mishall et al., 1985; Wen et al., 2017)—came to the same conclusions in most cases as follows (Pitsch, 1993; Waringer & Graf, 1997; Dohet, 2002; Lechthaler & Stockinger, 2005): (1) species of headwaters, rivulets and small streams of mountainous and hilly regions are the most sensitive to organic pollution, thus restricted to the shortest stretches: *H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. tenuis* and *H. dinarica*; (2) a bit more tolerant (but still showing considerable sensitivity) are *H. incognita*, *H. instabilis* and *H. silfvenii*, reaching even the hyporhithral zone in some territories; (3) species mainly living in the middle (rhithral) reaches are more tolerant thus having a broadened and potentially more overlapping place in the downstream sequence (*H. pellucidula* and *H. siltalai*); (4) *H. bulbifera*, *H. bulgaromanorum*, *H. contubernalis*, *H. exocellata* and *H. modesta* (the latter four inhabiting mainly the lower rhithron and potamon) are considered to be the most tolerant; and (5) *H. angustipennis*, placed at the end of the gradient, being

able to survive in various types of heavily contaminated waters at different altitudes.

The large range of sensitiveness to organic pollution, provided that other restrictive conditions, such as temperature regime, flow characteristics and microhabitat types are eligible, allows tolerant species to some extent to infiltrate or completely take over sites that become unsuitable for the more sensitive ones that otherwise could be expected (Higler & Tolkamp, 1983; Vuori, 1995; Stuijzand et al., 1999) and also allows them to return first to previously abandoned stretches in case of improving water quality (Engels et al., 1996).

Biological characteristics of *Hydropsyche* species affecting the distribution

Some species-specific traits, especially respiration range (metabolic rate), current preference, the characteristics of the net and net-building behaviour or the size of the head capsule correspond to the primary position of a given species in the longitudinal sequence of distribution (Fig. 4), and also its

possibilities to coexist with others in the same reach. Moreover, these traits show strong relation to the phylogeny of the genus: the downstream increase of respiration range, decrease of the optimal net-building velocity and frequency of net-building with regular meshes at an elevated near-bottom velocity, the decrease of net mesh size and the decrease of larval size reflects the downstream evolutionary pathway in running waters (Fig. 4) (Statzner et al., 2010; Statzner & Dolédec, 2011).

Although it is clear, that headwater species are rare downstream and large river species always absent from headwaters, generally two or exceptionally three species may occur together in the upper and middle sections of river networks, while several—even up to seven—species can coexist in the lower ones (Bournaud et al., 1982).

Several investigations were carried out to reveal the causes and strategies that allow Trichoptera species with similar ecological demands to occur together (e.g. Edington, 1968; Elliot, 1968; Wallace, 1975; Oswood, 1976; Williams & Hynes, 1973; Wallace et al., 1977; Hildrew, 1978), and many of them stress the importance of microhabitat selection in the

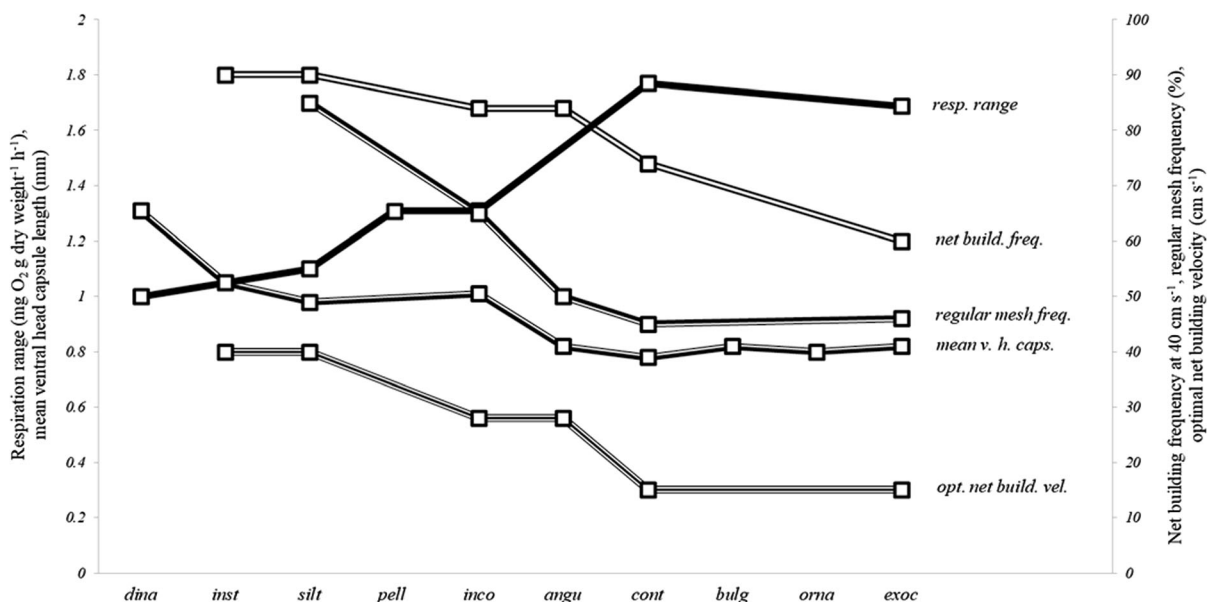


Fig. 4 Traits of some *Hydropsyche* species correlating with their position in the longitudinal sequence. Respiration range across 5–25°C (referred also as total amplitude of metabolism in the text) increases while net-building frequency and the ratio of regular meshes built at 40 cm/s, the optimal net-building velocity at which most larvae build nets with regular meshes

as well as the mean ventral length of the head capsule decreases downstream. Values of respiration range and mean ventral head capsule length are on the primary (left), others are on the secondary (right) vertical axis of the graph. (Data from Guinand et al. (1994) and Statzner & Dolédec (2011), neighbouring points are connected in case of missing values.)

coexistence in different ecoregions (e.g. Cudney & Wallace, 1980; Edington et al., 1984; Urbanic & Toman, 2005). Hildrew & Edington (1979) points out that *H. siltalai* and *H. pellucidula* divide up net-spinning sites within the same river section by partial differences in water velocity preferences, by the use of crevices of different sizes at different times (small crevices in early summer by the former and those in autumn and winter by the latter) and by the use of qualitatively different sites (e.g. those in moss or under stones). Spatial variability of net-spinning sites can also allow the coexistence with other members of Hydropsychidae, like in the case of *H. exocellata*, which is more tolerant of low current velocity, therefore was able to remain at less swift sites near the banks than in riffles, which were inhabited by *Cheumatopsyche lepida* (Pictet, 1834) (Dolédec & Tachet, 1989). According to Czachorowski & Serafin (2004), the occasionally coexisting large river species, *H. contubernalis* and *H. bulgaromanorum*, differ in their preferred habitat types as the larvae of the former were rather associated with aquatic plants, submerged parts of trees, or stones whereas those of the latter were strictly associated with large stones.

An obvious point to consider in the context of both sequential distribution and coexistence is the possible differences in net-structure and consequent specialization in diet of *Hydropsyche* species. Significant differences in net dimensions can be observed (1) between headwater and small stream species, which spin larger nets with thicker strands and coarse meshes, and those of larger rivers, which have smaller and finer structures with smaller mesh size; (2) in successive instars of larvae, where there is an increase both in overall measures and in mesh size (Kaiser, 1965; Williams & Hynes, 1973; Malas & Wallace, 1977); (3) among different genera in the family Hydropsychidae, which clearly facilitates their coexistence by partitioning food supply on the basis of particle size (Wallace, 1975; Alstad, 1982; Malas & Wallace, 1977; Wallace et al., 1977). The same instars of syntopic *Hydropsyche* species (usually belonging to the same species-group), however, have similar nets and differences in their structure only appears when different instars occur together at the same time due to their staggering life cycles, as in the case of *H. pellucidula* and *H. siltalai* in the river Usk (Hildrew & Edington, 1979).

Life histories of the *Hydropsyche* species show adaptability to environmental conditions and exhibit variations for one species, being influenced mainly by temperature both as a function of altitude and latitude (Dolédec & Tachet, 1989). Various growth rates, flight periods and overwintering larval stages of a given species were observed not only in different geographical regions but even in the same river system, for example in the cases of *H. instabilis*, *H. pellucidula*, *H. siltalai* or *H. contubernalis* (Hildrew, 1978; Andersen & Klubnes, 1983; Sieglstetter et al., 1997). These differences, including the optional change in voltinism (Tachet & Bournaud, 1981) act as isolation mechanism for coexisting species—limited by short supply of food—via different net structures as mentioned above or different feeding habits of instars, so that species, occurring at the same site, might partition resources.

The larvae of *Hydropsyche* are generally omnivorous, but they can change their behaviour and choose between hunting, grazing and catching drifting food with their nets depending on the season and on the given larval instar (Burton & McRae, 1972; Fuller & Mackay, 1980). Net-spinning activity varies by the function of complex effect of different factors, mainly temperature and current velocity, and there are certain periods during the year, especially in winter, when larvae do not spin nets at all (Xiang et al., 1984; Poepperl, 2000). By opting to choose between different strategies in their feeding behaviour, coexisting species may reduce interspecific competition (Sieglstetter et al., 1997), which, in case it appears, often results in character displacement or the retardation of the development of larvae. Both phenomena were observed in the favour of *H. pellucidula* when coexisting with *H. siltalai* (Andersen & Klubnes, 1983; Czachorowski, 1989). Gut content analyses showed that although the qualitative composition of food may change during larval instars, it is basically the same when similar instars of different species are compared (Hildrew & Edington, 1979). Differences observed in mesh size in the nets of larvae at different stages of growth appear to be related more to the selection of different kinds of food than to the selection of particles of any given size (Georgian & Wallace, 1981; Merritt & Wallace, 1981).

hydropsychidae are known to be quite territorial species; they are not only aggressive against other filter-feeders and congeneric species but also exhibit

intraspecific aggressive behaviour (Schuhmacher, 1970). The head size of the final instar affects the superiority of a given species over others, by the means of both its success to invade larval retreats of other species and defending its own retreat against invaders, and this superiority increases significantly with head length (Pierrot, 1984). Experimental evidences showed that larvae of *H. angustipennis*, *H. siltalai* and *H. pellucidula* fight vigorously about the ownership of a retreat either as intruders or defenders and also proved that victory of any party positively depends on the size of the combatant (Jansson & Vuoristo, 1979; Gatley, 1988). Losers of such fights typically escape by drift (Schuhmacher, 1970), so it has an indirect effect on larval dispersal via niche shifts or species exclusions, and which should be related to size (Statzner & Dolédec, 2011). It is also observed, that several species of *Hydropsyche* stridulate by running their fore femurs across ridges on the underside of their head when encountered with intruders of their retreat, especially in case of conspecific intruders, and that stridulation, which can also be provoked easily by nonspecific artificial stimuli, thus classed as protest sounds, increases defensive success (Jansson & Vuoristo, 1979). Fighting and stridulation, however, do not seem to have function in spacing or regulating population density as in natural conditions larvae often build their retreats side by side, sometimes even with common walls, and in such cases fighting only occurs when the larvae start building their retreats but ceases soon after. Stridulation by specimens in their own retreats is only responded by others when the shelters have common walls, and it can continue in an alternating way for hours, however, no fighting were observed in these cases, and the specimens remained in their closely situated retreats for weeks (Jansson & Vuoristo, 1979).

Conclusions

Longitudinal distribution of *Hydropsyche* species along the stream-river continuum shows a distinctive zonation or overlapping sequence, which is a result of adaptation to downstream gradients in the environment, generally occurring in riverine ecosystems (Statzner et al., 2010). Increasing annual mean water temperature and its range, along with decreasing near-bottom current velocity and decreasing grain size of

bottom sediments are primarily related to differing species traits, such as temperature-dependent respiration, velocity preference or filter-net-building behaviour of species living in different river sections. These traits, in addition, can be strongly linked to the phylogeny of the genus, which indicates the tendency of more frequent downstream evolutionary steps and results in closer phylogenetic relationship of species living closer to each other than those that live further in the sequence from headwaters to estuaries (Statzner & Dolédec, 2011).

The position of the species in the overlapping sequence is more or less restricted, so different stream and river stretches have characteristic species or the combination of them, which—especially in the case of less tolerant, ecologically more demanding taxa—makes them suitable bio-indicator organisms.

Coexistence of species in the overlapping zones of their longitudinal distribution is common and facilitated mostly by partitioning of food supply and net-spinning sites, based on qualitative or spatial differences, as well as on staggering life cycles. Specimens of different species at mutually inhabited sites could also use physical aggression and stridulation for the sake of a successful fight for larval retreats or free net-spinning sites. Exploring and defining the ways and rules of coexistence among hydropsychidaecould help learning the organization and function of community structures.

Deviations from the naturally established sequences and/or assemblages of species, let alone the appearance or expansion of euryecious taxa suggests adverse changes of the stream reach or section in question, including its hydromorphological, physical, chemical or trophic properties, as well as the ecological status of its surroundings. The exact ranges of several physical, chemical and habitat- or landscape-related environmental parameters, preferred by certain species, however, are mostly unknown, and wait for further investigations. Expanding and improving the knowledge about the peculiar and ecologically extremely meaningful longitudinal pattern that the distribution of hydropsychidaee Exhibit, identifying the essential habitats of species or discovering the relationship between environmental variables and their distributional patterns not only can forward a better understanding of the underlying processes of stream ecology and riverine ecosystems, but also holds the possibility to use acquired experimental results in

water quality assessment or species distribution modelling (SDM) to investigate, model or forecast how species' distributions can be affected by the changes or alterations in their environment, induced by natural causes, anthropogenic impact or climate change.

Acknowledgements We would like to thank Dr. Arnold Móra and two anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions that helped to improve the manuscript.

Author contributions Idea for the article: MF, ZC; Literature research: MF; Writing—original draft preparation: MF; Critical revision: ZC.

Funding Open access funding provided by University of Pécs. MF was supported by the funds and personal grants of the Biology and Sportbiology doctoral programme of the Faculty of Sciences of the University of Pécs, ZC acknowledge funding by the Higher Education Institutional Excellence Programme of the Ministry of Human Capacities in Hungary, within the framework of the 20765-3/2018/FEKUTSTRAT and TUDFO/47138/2019-ITM 'Innovation for sustainable and healthy living and environment' thematic programme of the University of Pécs.

Declarations

Conflict of interest The authors have no conflicts of interest to declare that are relevant to the content of this article.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

References

- Alstad, D. N., 1980. Comparative biology of the common Utah Hydropsychidae (Trichoptera). *American Midland Naturalist* 103: 167–174.
- Alstad, D. N., 1982. Current speed and filtration rate link caddisfly phylogeny and distributional patterns on a stream gradient. *Science* 216: 553–554.
- Andersen, T. & R. Klubnes, 1983. The life histories of *Hydropsyche siltalai* Döhler, 1963 and *H. pellucidula* (Curtis, 1834) (Trichoptera, Hydropsychidae) in a West Norwegian river. *Aquatic Insects* 5: 51–62.
- Araújo, M. B. & A. Guisan, 2006. Five (or so) challenges for species distribution modelling. *Journal of Biogeography* 33: 1677–1688.
- Ashcroft, M. B., K. French & L. Chisholm, 2011. An evaluation of environmental factors affecting species distributions. *Ecological Modelling* 222: 524–531.
- Badcock, R. M., 1974. The distribution of the Hydropsychidae in Britain. In Malicky, H. (ed) *Proceedings of the First International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 49–58.
- Bales, M. T. & R. M. Badcock, 1987. Respiratory rates and distribution of caddis larvae in relation to acclimation to temperature. In Bournaud, M. & H. Tachet (eds), *Proceedings of the 5th International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 49–58.
- Barata, C., I. Lekumberri, M. Vila-Escale, N. Prat & C. Porte, 2005. Trace metal concentration, antioxidant enzyme activities and susceptibility to oxidative stress in the Trichoptera larvae *Hydropsyche exocellata* from the Llobregat river basin (NE Spain). *Aquatic Toxicology* 74: 3–19.
- Bäthe, J. & E. Coring, 2011. Biological effects of anthropogenic salt-load on the aquatic fauna: a synthesis of 17 years of biological survey on the rivers Werra and Weser. *Limnologia* 41: 125–133.
- Becker, G., 1987. Net-building behaviour, tolerance and development of two caddisfly species from the river Rhine (*Hydropsyche contubernalis* and *H. pellucidula*) in relation to the oxygen content. *Oecologia* 73: 242–250.
- Bonada, N., C. Zamora-Muñoz, M. Rieradevall & N. Prat, 2004. Trichoptera (Insecta) collected in Mediterranean river basins of the Iberian Peninsula: taxonomic remarks and notes on ecology. *Graellsia* 60: 41–69.
- Bonada, N., S. Vives, M. Rieradevall & N. Prat, 2005. Relationship between pollution and fluctuating asymmetry in the pollution-tolerant caddisfly *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Insecta). *Archiv für Hydrobiologie* 162: 167–185.
- Boon, P. J., 1978. The pre-impoundment distribution of certain Trichoptera larvae in the North Tyne river system (northern England) with particular reference to current speed. *Hydrobiologia* 57: 167–174.
- Bornette, G. & S. Puijalon, 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquatic Sciences* 73: 1–14.
- Botosaneanu, L. & H. Malicky, 1978. Trichoptera. In Illies, J. (ed), *Limnofauna Europaea. A Checklist of the Animals Inhabiting European Inland Waters, with an Account of Their Distribution and Ecology*, 2nd ed. Gustav, Stuttgart: 333–359.
- Boulangeat, I., D. Gravel & W. Thullier, 2012. Accounting for dispersal and biotic interactions to disentangle the drivers of species distributions and their abundances. *Ecology Letters* 15: 584–593.
- Bournaud, M., H. Tachet & J. F. Perrin, 1982. Les Hydropsychidae (Trichoptera) du Haut-Rhône entre Genève et Lyon. *Annales de Limnologie* 18: 61–80.
- Buczyńska, E., 2013. The influence of a dam reservoir on caddisflies (Trichoptera) of an upland river on the example of the River Bystrzyca (south-eastern Poland). *Ochrona Środowiska I Zasobów Naturalnych* 24: 17–22.
- Burton, G. J. & T. M. McRae, 1972. Observation on Trichoptera predators of aquatic stages of *Simulium damnosum* and

- other *Simulium* species in Ghana. *Journal of Medical Entomology* 9: 289–294.
- Camargo, J. A., 1991. Ecotoxicological study on the influence of an industrial effluent on a net-spinning caddisfly assemblage in a regulated river. *Water, Air and Soil Pollution* 60: 263–277.
- Camargo, J. A., A. Alonso & A. Salamanca, 2005. Nitrate toxicity to aquatic animals: a review with new data for freshwater invertebrates. *Chemosphere* 58: 1255–1267.
- Cardinale, B. J., E. R. Gelmann & M. A. Palmer, 2004. Net spinning caddisflies as stream ecosystem engineers: the influence of *Hydropsyche* on benthic substrate stability. *Functional Ecology* 18: 381–387.
- Chase, J. M. & M. A. Leibold, 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago.
- Cogo, G. B., J. Martínez, S. Santos & M. A. S. Graça, 2020. Caddisflies growth and size along an elevation/temperature gradient. *Hydrobiologia* 847: 207–216.
- Coppa, G., 2015. Addition à la faune des Trichoptères de France: découverte de la larve d'*Hydropsyche silfvenii* Ulmer, 1906 dans le département des Ardennes (N-E France) [Trichoptera, Hydropsychidae]. *Ephemera* 17: 37–42.
- Cudney, M. D. & J. B. Wallace, 1980. Life cycles, microdistribution and production dynamics of net spinning caddisflies in a large southeastern (USA) river. *Holarctic Ecology* 3: 169–182.
- Cummins, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 183–206.
- Cummins, K. W., 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24: 631–641.
- Czachorowski, S., 1989. Differentiation of the habitats of Hydropsychidae larvae (Insecta: trichoptera) in the Pasłęka river as a result of avoidance of trophic competition. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 36: 123–132.
- Czachorowski, S. & E. Serafin, 2004. The distribution and ecology of *Hydropsyche bulgaromanorum* and *Hydropsyche contubernalis* (Trichoptera: Hydropsychidae) in Poland and Belarus. *Lauterbornia* 50: 85–98.
- De Soto, J., M. Fernández-Aláez, E. Luis-Calabuig & C. Fernández-Aláez, 1994. Spatial and temporal distribution of the caddisfly (Trichoptera) communities of the Sil basin (NW Spain). *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen* 253: 1716–1722.
- Décamps, H., 1968. Vicariance écologique chez les Trichoptères des Pyrénées. *Annales de Limnologie* 4: 1–50.
- Dohet, A., 2002. Are caddisflies an ideal group for the biological assessment of water quality in streams? In Mey, W. (ed), *Proceedings of the 10th International Symposium on Trichoptera*, Potsdam, Germany. *Nova Supplementa Entomologica*, Keltern 15: 507–520.
- Dolédéc, S. & H. Tachet, 1989. Ecological observations and life histories of five net-spinning caddisflies (Trichoptera) of the Lower Adèche river. *Aquatic Insects* 11: 89–99.
- Dolédéc, S., J. M. Olivier & B. Statzner, 2000. Accurate description of the abundance of taxa and their biological traits in stream invertebrate communities: effects of taxonomic and spatial resolution. *Archiv für Hydrobiologie* 148: 25–43.
- Dunson, W. & J. Travis, 1991. The role of abiotic factors in community organization. *The American Naturalist* 138: 1067–1091.
- Edington, J. M., 1965. The effect of water flow on populations of net-spinning Trichoptera. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 13: 40–48.
- Edington, J. M., 1968. Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. *Journal of Animal Ecology* 37: 675–692.
- Edington, J. M. & M. A. Edington & J. A. Dorman, 1984. Habitat partitioning amongst Hydropsychid larvae of a Malaysian stream. In Morse, J. C. (ed), *Proceedings of the 4th International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 123–129.
- Edington, J. M. & A. G. Hildrew, 1973. Experimental observations relating to the distribution of net-spinning Trichoptera in streams. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 18: 1549–1558.
- Edington, J. M. & A. G. Hildrew, 1995. A revised key to the caseless caddis larvae of the British Isles, with notes on their ecology. *Freshwater Biological Association Scientific Publications* 53: 1–119.
- Elliot, J. M., 1968. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. *The Journal of Animal Ecology* 37: 615–625.
- Engels, S., D. Neumann, H. Löbbel & M. Brühne, 1996. Waiting for *Hydropsyche*—why has only one of at least four local *Hydropsyche* species returned into the Lower Rhine? *Large Rivers* 10: 313–314.
- Englmaier, G. K., D. S. Hayes, P. Meulenbroek, Y. Terefe, A. Lakew, G. Tesfaye, H. Waidbacher, H. Malicky, A. Wubie, P. Leitner & W. Graf, 2020. Longitudinal river zonation in the tropics: examples of fish and caddisflies from the endorheic Awash River, Ethiopia. *Hydrobiologia* 847: 4063–4090.
- European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy. *Offline Journal of the European Communities* 2000.
- Faith, D. P. & R. H. Norris, 1989. Correlation of environmental variables with patterns of distribution and abundance of common and rare freshwater macroinvertebrates. *Biological Conservation* 50: 77–98.
- Friberg, N., J. Skriver, S. E. Larsen, M. L. Pedersen & A. Buffagni, 2010. Stream macroinvertebrate occurrence along gradients in organic pollution and eutrophication. *Freshwater Biology* 55: 1405–1419.
- Fuller, R. L. & R. J. Mackay, 1980. Feeding ecology of three species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 58: 2239–2251.
- Fuller, R. L., R. J. Mackay & H. B. N. Hynes, 1983. Seston capture by *Hydropsyche betteni* nets (Trichoptera, Hydropsychidae). *Archiv für Hydrobiologie* 97: 251–261.
- Gallardo-Mayenco, A. & A. Ruiz, 2007. Distribution and microhabitat selection of *Hydropsyche exocellata* Dufour (Trichoptera, Hydropsychidae) in a Mediterranean river

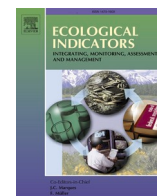
- affected of organic pollution: the Guadaria River (S Spain). *Limnetica* 26: 89–97.
- Gallardo-Mayenco, A., J. Prenda & J. Toja, 1998. Spatio-temporal distribution and ecological preferences of coexisting hydropsychid species (Trichoptera) in two mediterranean river basins (S Spain). *International Review of Hydrobiology* 83: 123–134.
- Gatley, G. K., 1988. Competition and the structure of hydropsychid guilds in southern Sweden. *Hydrobiologia* 164: 23–32.
- Georgian, T. J. & J. B. Wallace, 1981. A model of seston capture by net-spinning caddisflies. *Oikos* 36: 147–157.
- Geraci, C. J., X. Zhou, J. C. Morse & K. M. Kjer, 2010. Defining the genus *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) based on DNA and morphological evidence. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 918–933.
- González-Salazar, C., C. R. Stephens & P. A. Marquet, 2013. Comparing the relative contributions of biotic and abiotic factors as mediators of species' distributions. *Ecological Modelling* 248: 57–70.
- Gordon, A. E. & J. B. Wallace, 1975. Distribution of the family Hydropsychidae (Trichoptera) in the Savannah river basin of North Carolina, South Carolina and Georgia. *Hydrobiologia* 46: 405–423.
- Graf, W., J. Murphy, J. Dahl, C. Zamora-Muñoz, & M. J. López-Rodríguez, 2008. Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Vol. 1. Trichoptera. In Schmidt-Kloiber, A. & D. Hering (eds), *Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms*. Pensoft, Sofia-Moscow.
- Guinand, B., H. Tachet & C. Roux, 1994. Longitudinal distribution and ecophysiological characteristics of *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera: Hydropsychidae) in large rivers. *Ecography* 17: 189–197.
- Hauer, F. R. & J. A. Stanford, 1982. Ecology and life histories of three net-spinning caddisfly species (Hydropsychidae: *Hydropsyche*) in the Flathead River, Montana. *Freshwater Invertebrate Biology* 1: 18–29.
- Hellawell, J. M., 1986. *Biological indicators of freshwater pollution and environmental management*. Elsevier, London.
- Hesthagen, T., A. Fjellheim, A. K. Achartau, R. F. Wright, R. Saksgård & B. O. Rosseland, 2011. Chemical and biological recovery of Lake Saudlandsvatn, a formerly highly acidified lake in southernmost Norway, in response to decreased acid deposition. *Science of the Total Environment* 409: 2908–2916.
- Higler, L. W. G. & H. H. Tolkamp, 1983. Hydropsychidae as bio-indicators. *Environmental Monitoring and Assessment* 3: 331–341.
- Higler, B., H. Spijkers & P. Van Wielink, 2008. A two-year survey of Trichoptera caught on light in the Kaaistoep (The Netherlands). *Entomologische Berichten* 68: 175–181.
- Hildrew, A. G., 1978. Ecological aspects of life history in some net-spinning Trichoptera. In Crichton, M. I. (ed), *Proceedings of the 2nd International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 269–281.
- Hildrew, A. G. & J. M. Edington, 1979. Factors facilitating the coexistence of Hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. *Journal of Animal Ecology* 48: 557–576.
- Houghton, A., 2004. Utility of caddisflies (Insecta: Trichoptera) as indicators of habitat disturbance in Minnesota. *Journal of Freshwater Ecology* 19: 97–108.
- Howell, D. & J. Voshell, 1982. The effects of body weight and temperature on the metabolic rate of *Hydropsyche venularis* Banks (Trichoptera: Hydropsychidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 71: 401–405.
- Hrovat, M. & G. Urbanič, 2012. Life cycle of *Rhyacophila fasciata* Hagen, 1859 and *Hydropsyche saxonica* McLachlan, 1884 in a Dinaric karst river system. *Aquatic Insects* 34: 113–125.
- Hutchinson, G. E., 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology* 22: 415–427.
- Hynes, H. B. N., 1970. *The Ecology of Running Waters*. University of Toronto Press, Toronto.
- Illies, J., 1961. Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 46: 205–213.
- Illies, J. 1978. *Limnofauna Europaea*. A checklist of the animals inhabiting European inland waters, with an account of their distribution and ecology. 2nd Edition. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto & J. D. Olden, 2001. What controls who is where in freshwater fish communities—the roles of biotic, abiotic and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 157–170.
- Jansson, A. & T. Vuoristo, 1979. Significance of stridulation in larval Hydropsychidae (Trichoptera). *Behaviour* 71: 167–186.
- Kaiser, P., 1965. Über Netzbau und Strömungssinn bei der Larven der Gattung *Hydropsyche* Pict. (Ins., Trichoptera). *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 50: 169–224.
- Lechthaler, W. & W. Stockinger, 2005. *Trichoptera—Key to Larvae from Central Europe*. DVD Edition, Vienna.
- Leclercq, L. & B. Maquet, 1987. Deux nouveaux indices chimique et diatomique de qualité de l'eau courante. Application au Samson et à ses affluents (Bassin de la Meuse Belge). *Comparison avec d'autres indices chimique, biocénotique et diatomique*. Documents de travail de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique 38: 3–112.
- Li, J., A. Herlihy, W. Gerth, P. Kaufmann, S. Gregory, S. Urquhart & D. P. Larsen, 2001. Variability in stream macroinvertebrates at multiple spatial scales. *Freshwater Biology* 46: 87–97.
- Li, L., B. Zheng & L. Liu, 2010. Biomonitoring and bioindicators used for river ecosystems: definitions, approaches and trends. *Procedia Environmental Sciences* 2: 1510–1524.
- MacArthur, R. & R. Levins, 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American Naturalist* 101: 377–385.
- Maguire, Z., B. B. Tumolo & L. K. Albertson, 2020. Retreat but no surrender: net-spinning caddisfly (Hydropsychidae) silk has enduring effects on stream channel hydraulics. *Hydrobiologia* 847: 1539–1551.
- Malas, D. & J. B. Wallace, 1977. Strategies for coexistence in three species of net-spinning caddisflies (Trichoptera) in second-order southern Appalachian streams. *Canadian Journal of Zoology* 55: 1829–1840.

- Malicky, H., 1977. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Hydropsyche guttata*-Gruppe (Trichoptera, Hydropsychidae). Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischen Entomologen 29: 1–28.
- Malicky, H., 2014. *Hydropsyche tobiasi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T10332A21426347.
- Malicky, H. & P. Chantaramongkol, 2000. Ein Beitrag zur Kenntnis asiatischer *Hydropsyche*-Arten (Trichoptera, Hydropsychidae) (Zugleich Arbeit Nr. 29 über thailändische Köcherfliegen). Linzer Biologische Beiträge 32: 791–860.
- Malmqvist, B., 2002. Aquatic invertebrates in riverine landscapes. *Freshwater Biology* 47: 679–694.
- Merritt, R. W. & B. J. Wallace, 1981. Filter-feeding insects. *Scientific American* 244: 132–147.
- Mishall, G. W., K. W. Cummins, R. C. Petersen, C. E. Cushing, D. A. Burns, J. R. Sedell & R. L. Vannote, 1985. Developments in stream ecosystem theory. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 1045–1055.
- Neu, P. J. & J. Fischer, 2002. The larva of *Hydropsyche botananeanui* Marinkovic-Gospodnetic 1966 (Trichoptera, Hydropsychidae). *Lauterbornia* 43: 95–100.
- Neu, P. J. & W. Tobias, 2004. The identification of the German Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera). *Lauterbornia* 51: 1–68.
- Oswold, M. W., 1976. Comparative life histories of the Hydropsychidae (Trichoptera) in a Montana lake outlet. *American Midland Naturalist* 96: 493–497.
- Philipson, G. N., 1954. The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Proceedings of the Zoological Society of London* 124: 547–564.
- Philipson, G. N., 1969. Some factors affecting the net-spinning of the Caddis fly *Hydropsyche instabilis* Curtis (Trichoptera, Hydropsychidae). *Hydrobiologia* 34: 369–377.
- Philipson, G. N. & B. H. S. Moorhouse, 1974. Observations on ventilatory and net-spinning activities of larvae of the genus *Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae) under experimental conditions. *Freshwater Biology* 4: 525–533.
- Pierrot, J.-P., 1984. Etude expérimentale de la niche écologique larvaire de quelques espèces d'*Hydropsyche* (Trichoptera, Hydropsychidae). Thèse Doctorat Spécialité, Université Lyon 1.
- Pirvu, M., C. Zaharia, A. Satmari & L. Pârvulescu, 2015. Spatial ecology of *Hydropsyche incognita* (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Carpathians. *European Journal of Entomology* 112: 106–113.
- Piscart, C., A. Lecerf, P. Usseglio-Polatera, J.-C. Moreteau & J.-N. Beisel, 2005. Biodiversity patterns along a salinity gradient: the case of net-spinning caddisflies. *Biodiversity and Conservation* 14: 2335–2349.
- Pitsch, T., 1993. Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera). *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung—Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung—Sonderheft S 8*. Technische Universität, Berlin.
- Poepferl, R., 2000. The filter feeders *Hydropsyche angustipennis* and *H. pellucidula* (Trichoptera: Hydropsychidae) in a Northern German lowland stream: microdistribution, larval development emergence pattern and secondary production. *Limnologia* 30: 65–72.
- Puig, M. A., G. González & L. Recasens, 1987. Modelos de distribución de Plecopteros, Ephemeropteros Tricopteros y Simulidos en el río Ter. *Limnética* 3: 125–132.
- Regerand, T. I., Z. A. Nefedova, L. T. Toivonen, L. V. Dubrovina, K.-M. Vuory, L. V. Markova & T. R. Ruokolainen, 2002. Lipid metabolism of caddisfly larvae at low pH. *Russian Journal of Developmental Biology* 33: 236–241.
- Resh, V. H. & D. M. Rosenberg, 1993. *Freshwater Biomonitoring and Benthic Macroinvertebrates*. Chapman & Hall, New York.
- Richards, C., R. J. Haro, L. B. Johnson & G. E. Host, 1997. Catchment and reach-scale properties as indicators of macroinvertebrate species traits. *Freshwater Biology* 37: 219–230.
- Robert, B., 2004. Systematisches Verzeichnis der Köcherfliegen (Trichoptera) Deutschlands. *Fortschreibung 02/2004*. *Entomologie Heute* 16: 93–107.
- Ross, D. H. & J. B. Wallace, 1982. Factors influencing the longitudinal distribution of larval Hydropsychidae (Trichoptera) in a southern Appalachian stream system (U.S.A.). *Hydrobiologia* 96: 185–199.
- Roux, C., H. Tachet, M. Bournaud & B. Cellot, 1992. Stream continuum and metabolic rate in the larvae of five species of Hydropsyche (Trichoptera). *Ecography* 15: 70–76.
- Sala, M., M. Faria, I. Sarasúa, C. Barata, N. Bonada, S. Brucet, L. Llenas, S. Ponsá, N. Prat, A. M. V. M. Soares & M. Cañedo-Argüelles, 2016. Chloride and sulphate toxicity to *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Hydropsychidae): Exploring intraspecific variation and sub-lethal endpoints. *Science of the Total Environment* 566–567: 1032–1041.
- Schmidt-Kloiber, A., P. J. Neu, M. Malicky, F. Pletterbauer, H. Malicky & W. Graf, 2017. Aquatic biodiversity in Europe: a unique dataset on the distribution of Trichoptera species with important implications for conservation. *Hydrobiologia* 797: 11–27.
- Schoener, T. W., 1989. The ecological niche. In Cherrett, J. M. (ed), *Ecological Concepts: The Contribution of Ecology to an Understanding of the Natural World*. Blackwell Scientific Publications, Cambridge: 79–114.
- Schuhmacher, H., 1970. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gruppe Hydropsychidae. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 55: 511–557.
- Sieglstetter, R., F. Agasse & T. Caquet, 1997. Ecological segregation of two species of *Hydropsyche* (Trichoptera: Hydropsychidae) in a European second-order stream (Essonne, France). *Journal of Freshwater Ecology* 12: 269–279.
- Soberón, J. M., 2010. Niche and area of distribution modelling: a population ecology perspective. *Ecography* 33: 159–167.
- Solà, C., M. Burgos, A. Plazuelo, J. Toja, M. Plans & N. Prat, 2004. Heavy metal bioaccumulation and macroinvertebrate community changes in a Mediterranean stream affected by acid mine drainage and an accidental spill (Guadamar River, SW Spain). *Science of the Total Environment* 333: 109–126.
- Statzner, B., 1987. Characteristics of Lotic Ecosystems and Consequences for Future Research Directions. In Schulze,

- E. D. & H. Zwölfer (eds), Potentials and Limitations of Ecosystem Analysis. Ecological Studies (Analysis and Synthesis), vol. 61. Springer, Berlin: 365–390.
- Statzner, B. & S. Dolédec, 2011. Phylogenetic, spatial and species-trait patterns across environmental gradients: the case of *Hydropsyche* (Trichoptera) along the Loire River. *International Review of Hydrobiology* 96: 121–140.
- Statzner, B., C. J. Douady, L. Konecny & S. Dolédec, 2010. Unravelling phylogenetic relationships among regionally co-existing species: *Hydropsyche* species (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Loire River. *Zootaxa* 2556: 51–68.
- Sternberg, H., 1875. Untersuchungen über längen- und querprofil geschiefbeführender flüss. *Zeitschrift für Bauwesen* 25: 483–506.
- Stuijzand, S. C., S. Engels, E. van Ammelrooy & M. Jonker, 1999. Caddisflies (Trichoptera: Hydropsychidae) used for evaluating water quality of large European rivers. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 36: 186–192.
- Tachet, H. & M. Bournaud, 1981. Cycles Biologiques des Hydropsychidae et D'un Polycentropodidae (Trichoptera) Dans le Rhône en Amont de Lyon. In Moretti G. P. (ed), Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, The Hague: 347–364.
- Tachet, H., J. P. Pierrot & M. Bournaud, 1987. Distribution of the *Hydropsyche* larvae and the structure of their nets. In: Bournaud, M. & H. Tachet (eds), Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht: 281–286.
- Tachet, H., J. P. Pierrot, C. Roux & M. Bournaud, 1992. Net-building behaviour of six *Hydropsyche* species (Trichoptera) in relation to current velocity and distribution along the Rhône River. *Journal of the North American Benthological Society* 11: 350–365.
- Tessier, L., J. L. Boisvert, L. B. Vought & J. O. Lacoursière, 2000. Anomalies on capture nets of *Hydropsyche slossonae* larvae (Trichoptera, Hydropsychidae), a potential indicator of chronic toxicity of malathion (organophosphate insecticide). *Aquatic Toxicology* 50: 125–139.
- Thuiller, W., L. J. Pollock, M. Gueguen & T. Münkemüller, 2015. From species distributions to meta-communities. *Ecology Letters* 18: 1321–1328.
- Urbanič, G. M. J. & C. Krušnik Toman, 2005. Microhabitat type selection of caddisfly larvae (Insecta: Trichoptera) in a shallow lowland stream. *Hydrobiologia* 541: 1–12.
- Urbanič, G. & M. J. Toman, 2007. Influence of environmental variables on stream caddis larvae in three Slovenian ecoregions: Alps, Dinaric Western Balkans and Pannonian Lowland. *International Review of Hydrobiology* 92: 582–602.
- Valladolid, M., J. J. Martínez-Bastida & M. Arauzo, 2007. Los Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera) del río Oja (La Rioja, España). *Limnetica* 26: 199–208.
- van der Geest, H. G., 2007. Behavioural responses of caddisfly larvae (*Hydropsyche angustipennis*) to hypoxia. *Contributions to Zoology* 76: 250–255.
- van der Geest, H. G., G. D. Greve, E. M. de Haas, B. B. Scheper, M. H. S. Kraak, S. C. Stuijzand, K. H. Augustijn & W. Admiraal, 1999. Survival and behavioural responses of larvae of the caddisfly *Hydropsyche angustipennis* to copper and diazinon. *Environmental Toxicology and Chemistry* 18: 1965–1971.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing, 1980. The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 27: 130–137.
- Vincentini, H., S. Wyler & J. Waringer, 2020. The larva of *Hydropsyche doehleri* Tobias, 1972, based on Swiss material (Hydropsychidae, Trichoptera). *Zootaxa* 4786: 535–545.
- Vuori, K.-M., 1994. Rapid behavioural and morphological responses of hydropsychid larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) to sublethal cadmium exposure. *Environmental Pollution* 84: 291–299.
- Vuori, K.-M., 1995. Species- and population-specific responses of translocated hydropsychid larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) to runoff from acid sulphate soils in the River Kyrönjoki, western Finland. *Freshwater Biology* 33: 305–318.
- Vuori, K.-M. & J. Kukkonen, 1996. Metal concentrations in *Hydropsyche pellucidula* larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) in relation to the anal papillae abnormalities and age of exocuticle. *Water Research* 30: 2265–2272.
- Wallace, J. B., 1975. Food partitioning in net-spinning Trichoptera larvae: *Hydropsyche venularis*, *Cheumatopsyche etrona* and *Macronema zebratum*. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 463–472.
- Wallace, J. B. & R. W. Merritt, 1980. Filter-feeding ecology of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 25: 103–132.
- Wallace, J. B. & J. R. Webster, 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Entomology* 41: 115–139.
- Wallace, J. B., J. R. Webster & W. R. Woodall, 1977. The role of filter-feeders in flowing waters. *Archiv für Hydrobiologie* 79: 506–532.
- Waringer, J. & W. Graf, 1997. Atlas der österreichischen Köcherfliegenlarven. *Facultas-Universitätverlag*, Wien.
- Waringer, J. & W. Graf, 2011. Atlas der mitteleuropäischer Köcherfliegenlarven – Atlas of Central European Trichoptera Larvae. *Erik Mauch Verlag*, Dinkelscherben.
- Weiher, E. & P. Keddy, 1999. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreat*. University Press, Cambridge.
- Wen, Y., G. Schoups & N. van de Giesen, 2017. Organic pollution of rivers: combined threats of urbanization, livestock farming and global climate change. *Scientific Reports* 7: 43289.
- Wiggins, G. & R. J. Mackay, 1978. Some relationships between the systematics and trophic ecology in nearctic aquatic insects, with special reference to Trichoptera. *Ecology* 59: 1211–1220.
- Williams, N. E. & H. B. N. Hynes, 1973. Microdistribution and feeding of the net-spinning caddisflies (Trichoptera) of a Canadian stream. *Oikos* 24: 73–84.
- Xiang, J., P. Schröder & J. Schwoerbel, 1984. Phänologie und Nahrung der Larven von *Hydropsyche angustipennis* und *H. siltalai* (Trichoptera, Hydropsychidae) in einem Seeabfluß. *Archiv für Hydrobiologie Supplementband Monographische Beiträge* 66: 255–292.

- Zellweger, F., A. Baltensweiler, C. Ginzler, T. Roth, V. Braunisch, H. Bugmann & K. Bollmann, 2016. Environmental predictors of species richness in forest landscapes: abiotic factors versus vegetation structure. *Journal of Biogeography* 43: 1080–1090.
- Zinchenko, T. D. & L. V. Golovatyuk, 2013. Salinity tolerance of macroinvertebrates in stream waters (Review). *Arid Ecosystems* 3: 113–121.

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Machine learning model ensemble based on multi-scale predictors confirms ecological segregation and accurately predicts the occurrence of net-spinning caddisfly larvae species groups (Trichoptera: Hydropsychidae) at catchment-scale

Márk Ficsór^{a,b,*}, Zoltán Csabai^{a,c}

^a University of Pécs, Faculty of Sciences, Department of Hydrobiology, Pécs, Hungary

^b Government Office of Borsod-Abaúj-Zemplén County, Department of Public Health, Laboratory for Environmental Protection, Miskolc, Hungary

^c Masaryk University, Faculty of Sciences, Department of Botany and Zoology, Brno, Czechia

ARTICLE INFO

Keywords:

Hydropsychidae
Longitudinal distribution
Environmental factors
Machine learning ensemble model
Caddisfly
Distribution modelling

ABSTRACT

In riverine ecosystems the species distribution, determined primarily by their environment often shows zonation patterns that are also typical in the case of net-spinning caddisfly larvae (Trichoptera: Hydropsychidae). In the present research, we aimed to build an ensemble of base learner machine learning (ML) models based on the most important environmental parameters shaping the sequential distribution of ten Central European species of the genus *Hydropsyche* in the North Hungarian catchment area of Tisza, one of the major rivers of Central and Eastern Europe. The model could explain and effectively predict the occurrence of species and/or groups of them with similar niche preferences. Variable selection revealed the importance of predictors, measured at various spatial scales and with gradient-like characteristics, such as elevation, annual means of discharge, water temperature or the composition of habitat substrates as well as those related to the ecological quality of water or anthropogenic impacts, like annual means of dissolved oxygen and orthophosphate-phosphorous content. Trained on the predictions of different base learner models a final ensemble model predicted the presence and absence of three individual species and three species-groups with significantly improved overall accuracy. High group-wise balanced accuracies of the final model shows that longitudinal, catchment-scale distribution models in stream ecosystems are best built on predictors with variable spatial scales, several of which are routinely measured or recorded in environmental monitoring programmes. Accurate species distribution models (SDMs), capable of adequately predicting presence and absence of bio-indicator taxa, such as *Hydropsyche* species, can be applied to support environmental management or conservation measures regarding streams and rivers, that are among the most vulnerable of anthropogenic pollution, hydrologic alteration, climate change and biodiversity loss.

1. Introduction

The distribution of species and the exploration of the factors that form its patterns are key topics of environmental research. Species' populations, wherever they live, can survive within the boundaries of their niche, i.e. a well-defined part of a multidimensional space limited by various identifiable and quantifiable ecological parameters (Chase and Leibold, 2003; Vandermeer, 1972). The actual values, local differences, changes, shifts and variations of these parameters are major determinants of the presence or absence of species and can also be key

drivers of speciation (Hughes et al., 2009; Mayr, 1947).

Special scenes of such processes are riverine ecosystems where the uni-directional flow creates a continuous gradient of many physical, chemical, trophic and biotic variables, for example that of discharge, annual temperature range, flood disturbance frequency, near-bottom flow forces, substrate type or riparian inputs, all of which, in addition, change in a rather predictable way (Allan, 1995; Gordon et al., 1992; Hynes, 1970; Illies, 1961; Statzner and Dolédec, 2011; Vannote et al., 1980). These environmental gradients produce longitudinal zonation patterns in several groups of lotic organisms, e.g. benthic invertebrates,

* Corresponding author.

E-mail address: ficsor.mark@borsod.gov.hu (M. Ficsór).

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109769>

Received 4 October 2022; Received in revised form 30 November 2022; Accepted 2 December 2022

Available online 8 December 2022

1470-160X/© 2022 The Author(s). Published by Elsevier Ltd. This is an open access article under the CC BY-NC-ND license (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

and especially net-spinning caddisfly larvae (Trichoptera: Hydropsychidae) among them (Ficsór and Csabai, 2021; Roux et al., 1992; Statzner and Higl, 1986).

Members of the genus *Hydropsyche* are known to exhibit an overlapping downstream sequence of characteristic species, or more commonly a combination of them along river networks. Their coexistence is facilitated mostly by partitioning of food supply and net-spinning sites, based on qualitative or spatial differences and staggering life cycles, but complicated as well by means of inter- and intraspecific territorial behaviour (Hildrew and Edington, 1979; Schuhmacher, 1970). River section specificity, sedentary lifestyle together with a wide range of tolerance and sensitivity towards changes in water quality and habitat composition make net-spinning caddisfly larvae ideal bio-indicators and an ideal group of model organisms for studying species distribution in relation of environmental factors (Bonada et al., 2004; Higl and Tolkamp, 1983; Pírvi et al., 2015; Ratia et al., 2012). Despite their renowned suitability in applied ecology, and even their phylogeny and several species-traits linked to longitudinal gradients (Statzner and Dolédec, 2011; Statzner et al., 2010), there is still more to reveal about the type and extent of impacts certain environmental factors have in shaping *Hydropsyche* species distribution on catchment scale. Most of the former studies, dealing with the ecology of Central European net-spinning caddisfly larvae, focus on the characterization of one (e.g. Coppa, 2015; Gallardo-Mayenco and Ruíz, 2007; Guinand et al., 1994; Pírvi et al., 2015) or the comparison of two (e.g. Andersen and Klubnes, 1983; Becker, 1987; Czachorowski and Serafin, 2004; Edington, 1965, 1968; Poepperl, 2000; Sieglstetter et al., 1997) or more species (e.g. Czachorowski, 1989; Tachet et al., 1992), while only a few of them treat the group as a longitudinal sequence of species (e.g. Bournaud et al., 1982; Dolédec and Tachet, 1989; Edington and Hildrew, 1973; Higl and Tolkamp, 1983; Hildrew and Edington, 1979; Roux et al., 1992; Schuhmacher, 1970; Statzner and Dolédec, 2011; Tachet and Bournaud, 1981; Tachet et al., 1987). Still less there are that apply a modelling approach (Pírvi et al., 2015; Roux et al., 1992; Statzner and Dolédec, 2011), these techniques, however, are successfully used to identify and predict the effects of the most important drivers for species in freshwater ecosystems – like for fish (Chee and Elith, 2012; Leathwick et al., 2005; Radinger and Wolter, 2015), macroinvertebrates (Domisch et al., 2011; Dedecker et al., 2004; Park et al., 2003) or submerged macrophytes (Van den Berg et al., 2003) –, marine environments (Garza-Perez et al., 2004; Kaschner et al., 2006; Leathwick et al., 2008) and terrestrial landscapes (e.g. Buse et al., 2007; Cumming, 2000; Hortal et al., 2004).

Species distribution modelling (SDM) has gained a central role in ecological and conservation studies to explain species occurrence based on environmental variables (Franklin, 2010). After focusing mainly on regression and ordination techniques as key tools of SDM, attention has recently turned towards the application of machine learning (ML) methods due to their ability to handle missing or imbalanced data, flexibility of fitting functions, automatic variable importance estimation and powerful predictive performance (Elith et al., 2006; Guisan et al., 2002; Šmilauer and Lepš, 2014; Valavi et al., 2021). Although necessarily having their own drawbacks, such as overfitting or the bias-variance trade-off, several ML algorithms have been proved to outperform traditional statistical methods when it comes to explain complex relations in typically non-linear, high dimensional ecological or hydrological data (Knudby et al., 2010; Mohammadi et al., 2022; Olden et al., 2008; Rocks and Mehta, 2022; Zhang et al., 2022) whether it is measured at continental, river-basin or catchment-scale area (Elith and Leathwick, 2009). Spatial scaling of SDMs in riverine ecosystems is of a particular importance, as for reliable projections of species distributions in these scenarios, the use of multi-scale predictors and models and also the integration of the latter are strongly recommended (Domisch et al., 2015; Jähnig et al., 2012; Schmidt et al., 2020; Wiley et al., 2010). To depict the complex interplay of scale-dependent environmental effects, single ML methods can be combined to work as an ensemble in order to

improve performance by learning from the predictions of base learners (Rokach, 2010; Wolpert, 1992).

Our aims with the current research were (1) to identify a multi-scale set of physical and chemical parameters, habitat-related environmental factors and landscape variables that explain the distribution of individual *Hydropsyche* species, (2) to cluster species into groups based on similar ecological preferences, and (3) to build an ensemble of ML models based on the selected parameters that could explain and predict the distribution patterns of these groups at catchment scale. We would also like to emphasize the importance of multi-scale predictor selection in modelling riverine ecosystems and to provide a multi-model approach that can be applicable for other taxa or groups showing longitudinal distribution patterns in other specific catchments or river networks.

2. Materials and methods

2.1. Field sampling and data collection

Field samplings were carried out at 94 different sampling sites within the area of ten sub-basins, all located on the right hand catchment of river Tisza – a tributary of Danube second in length and first in size of catchment area – in Hungary (Fig. 1). With an expansion of more than 16,000 km², the area includes several major tributaries (e.g. Bodrog, Sajó, Hernád, Zagyva, Bódva) and numerous smaller streams and rivers of different types, as well as a substantial part of the Northern Hungarian Uplands with mountains Mátra, Bükk and Zemplén, and two national parks: Bükk NP and Aggtelek NP.

Net-spinning caddisfly larvae were collected according to the prorate multi-habitat AQEM protocol (AQEM Consortium, 2002) with 1 mm mesh sized pond net and occasionally by hand applying 20 “sampling units” by the size of 25 × 25 cm dispersed in all habitat types at a sampling site according to their proportional coverage. Field samplings and laboratory measurements covered a ten year period between 2009 and 2018 as part of the benthic invertebrate fauna investigations determined by the EU’s Water Framework Directive and conducted by the Department of Public Health, Laboratory for Environmental Protection, Government Office of Borsod-Abaúj-Zemplén County, Miskolc. Fully developed, final instar net-spinning caddisfly larvae were identified by the taxonomic keys of Lechthaler and Stockinger (2005), Neu and Tobias (2004) and Waringer and Graf (2011). Physical and chemical parameters of water were determined from samples taken from the same sites with frequencies between 4 and 12 per year according to different WFD Programmes of Measures. Habitat-related parameters were collected from two sources: (1) the percentage of microhabitat types available at sites were recorded at the time of sampling the biota, (2) velocity and discharge data were obtained from the North-Hungarian Water Conservancy Directorate, the authority responsible for recording hydrological data at sites involved in WFD Programmes in the investigated area. Land cover parameters (ratio of CORINE LC Level 1 types within a 100 m buffer around sampling locations) and other geographical properties such as distance from source or elevation were calculated for each site using QGIS (QGIS.org, 2022).

2.2. Data analyses

2.2.1. Data preprocessing

As a basic approach we aggregated our data per site per year, so that – instead of having actual samples in the default data matrix – we got cases in which each species was represented by the average of its relative abundance values determined for the sampling events (mostly-one in spring and one in the autumn) in the corresponding year. Most environmental variables were represented by their yearly means, but for a certain sort of them, assumed to be the most influential based on literature data, yearly minima and maxima were also included (Table S1). Missing values were imputed using proximity algorithm from Random Forest (Liaw and Wiener, 2002) in case of decision-tree based analyses

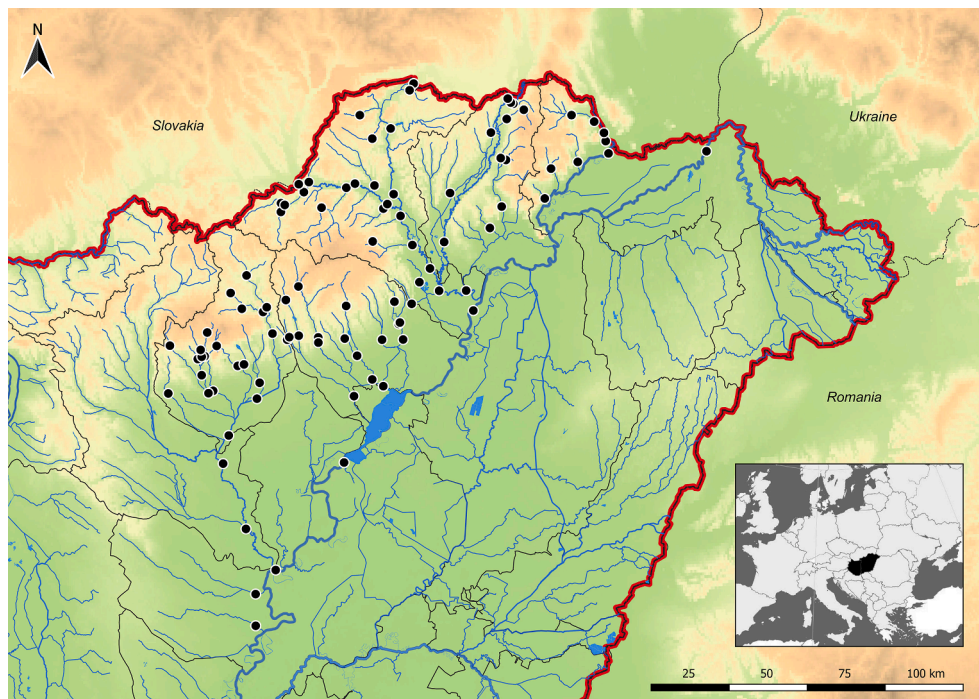


Fig. 1. Map showing the 94 sampling sites investigated (black dots) within the area of North-Hungary and the Northern Great Plain, located on the right hand catchment area of the river Tisza.

(nr of iteration = 20, nr of trees = 2000) and omitted casewise for Redundancy Analysis (RDA).

2.2.2. Selection of important variables and clustering of the species

Variable importance were determined for each species according to the results a 5-fold cross-validated Random Forest model (Liaw and Wiener, 2002), which were built on the species' presence-absence data using all the collated environmental variables and were tuned for the best *mtry* value (i.e. the number of predictors to consider at each split point of the trees) based on the area under the curve (AUC) metric (Kuhn, 2021). A number of top most important predictors per species equal to 1/10 the count of cases indicating presence were retained for the final modelling dataset with the restriction that if a variable is represented with both average and minimum or maximum in the final list, only the average would be kept (Fig. 2).

For the clustering of species to ecologically relevant groups the retained environmental variables were used for an RDA (Oksanen et al., 2020) with yearly average of relative species abundance as response. Dissimilarity matrix of species scores on the first four axes of the RDA was subjected to hierarchical clustering (Kassambara and Mundt, 2020) using Ward's linkage method (Ward, 1963) with the possible numbers of clusters from 4 to 6, from which the optimal number was selected according to the highest value of the Dunn index (Dunn, 1973; Brock et al., 2008). Species belonging to the same cluster were then handled together as groups in subsequent analyses.

2.2.3. Modelling the effect of environmental variables

Stacking ensemble (Rokach, 2010; Wolpert, 1992) of different classification models was performed to achieve the highest possible predictive accuracy in a final model. During stacking the 5-fold cross-validated predictions of four different base learner (Level 1) models – Random Forest (RF) (Liaw and Wiener, 2002), Generalized Boosting (GBM) (Greenwell et al., 2020), Bagged Adaptive Boosting (AdaBag) (Alfaro et al., 2013) and Extreme Gradient Boosting (XGB) (Chen et al., 2022) – trained on the stratified 75 % split of the modelling dataset were “stacked” as predictors in a final Penalized Multinomial Logistic Regression model (PMLR), the latter usually called the *meta*-model. As a

dependent variable (categorical outcome) of each base learner model and the *meta*-model as well, the most abundant species group was used. Accuracy, Kappa and AUC (mean of the areas under the individual ROC curves of predicted classes) metrics (Sing et al., 2005; Yan, 2016) were calculated from cross-validation results in case of base learners and from those of a prediction test against a meta test set which consisted of predictions from the same 4 type of algorithms (Level 2 models), this time trained on the 75 % split without cross-validation or resampling and tested on the holdout 25 % (Fig. 2). Level 1 (base learner) models were trained through a grid of hyperparameter values the best of which were directly used for Level 2 ones. The best tune for the *meta*-model was selected automatically by default settings of the algorithm.

Data analyses and visualization were performed in R environment (R Core Team, 2021) using the following packages: caret (Kuhn, 2021), DALEX (Biecek, 2018), ggplot2 (Wickham, 2016).

3. Results

A total 9376 larval specimens of ten different *Hydropsyche* species – *H. angustipennis* (Curtis, 1834), *H. bulbifera* (McLachlan, 1878), *H. bulgaromanorum* Malicky, 1977, *H. contubernalis* McLachlan, 1865, *H. fulvipes* (Curtis, 1834), *H. incognita* Pitsch, 1993, *H. instabilis* (Curtis, 1834), *H. modesta* Navas, 1925, *H. pellucidula* (Curtis, 1834), and *H. saxonica* McLachlan, 1884 – were recorded from 278 samples during the ten-year period indicated above. Yearly average of their relative abundances per sampling site were assigned to yearly averages – and in certain cases to minima and maxima – of 43 different environmental variables (Table S1) in a process which finally yielded 215 cases for further analyses.

After the variable selection procedure a total of 14 variables were identified to be relevant to the presence of one or more *Hydropsyche* species: water temperature (tempw), conductivity (cond), chemical oxygen demand (COD), dissolved oxygen (DO) and the amount of nitrate (NO3) and orthophosphate phosphorous (PO4P) from physical and chemical parameters, discharge (dcharge), mean velocity (mvel) and the ratio of coarse as well as fine substrates from habitat related parameters, and also the ratio of waterbodies (CLC_5), elevation (site_AMSL) and

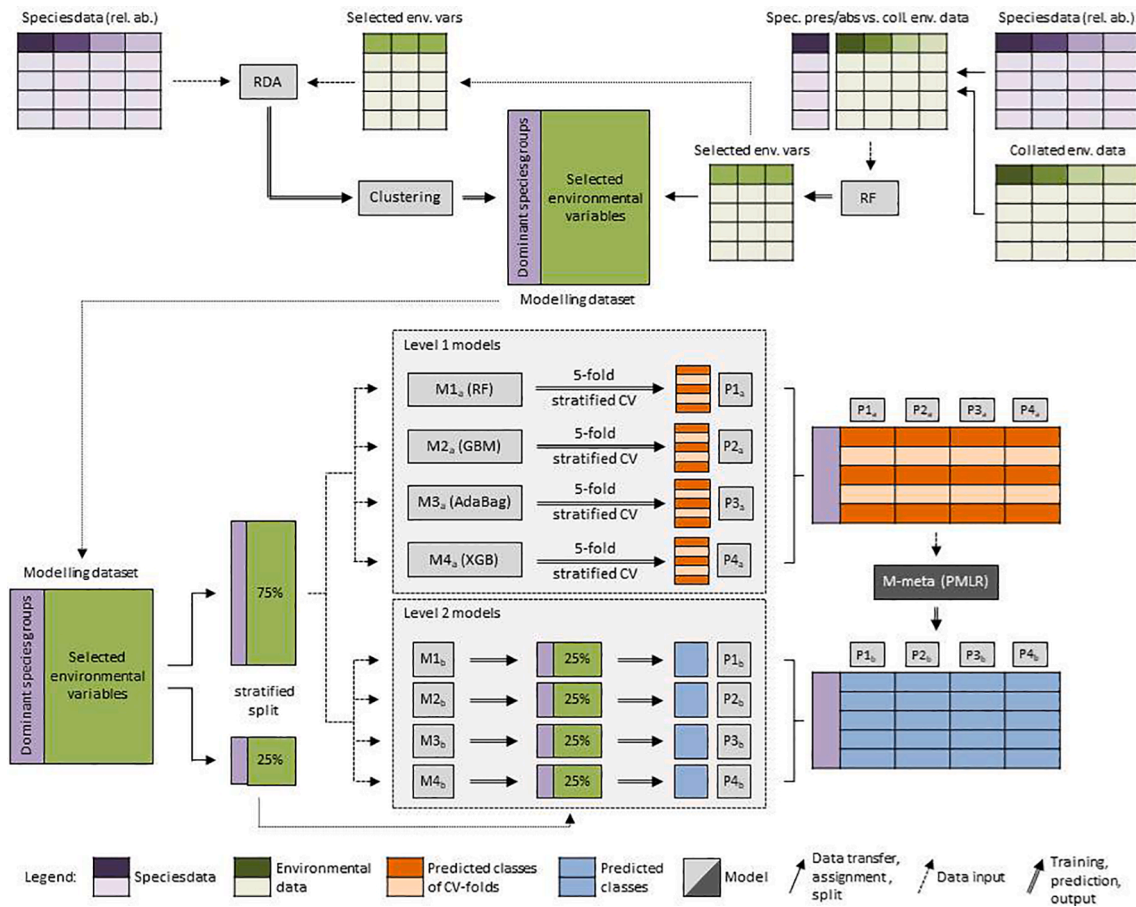


Fig. 2. Schematic flowchart of variable selection, species clustering and stacking model ensemble steps followed in the present study. Stratified splits and folds were designed to keep the original ratio of outcome variable categories (dominant species groups). RDA – Redundancy analysis, RF – Random Forest, GBM – Generalized Boosted Model, AdaBag – Bagged Adaptive Boosting, XGB – Extreme Gradient Boosting, PMLR – Penalized Multinomial Logistic Regression Model, M – model, P – prediction.

distance from source (dist_src) from those of land cover and geography (Table S1 bold). According to the accumulated local effects (ALE-) plots created (Fig. S1), species of the group *fulv_inst_saxo* prefer sites at higher altitudes, that have larger particle sized substrates under waters with lower average temperature, lower salinity and lower levels of nitrate (Fig. S1 B). Inhabitants of the potamal zones are unsurprisingly more likely to be present further from the source at sites with higher discharge rates (Fig. S1 D).

First four axes of the redundancy analysis (RDA) explained 38.23 %, 19.44 %, 18.94 % and 11.91 % of variance in the species abundance data. The clustering of species based on their scores on these four axes resulted in the formation of 6 different “groups”, the optimal number of which had been determined according to the highest Dunn-index value (0.883) calculated. Three of these groups contained only one species (*H. bulgaromanorum*, *H. contubernalis* and *H. modesta*) while others had two (*H. incognita* + *H. pellucidula* and *H. angustipennis* + *H. bulbifera*) or three (*H. fulvipes* + *H. instabilis* + *H. saxonica*) members (Fig. 3).

Cross-validated base learner models on their own showed mediocre or weak performance in predicting the occurrence of species groups. The most common multiclass model evaluation metrics (Accuracy: the ratio between true predictions and all predictions; Cohen’s Kappa: the concordance between predicted and observed classes; AUC: the mean of areas under the Receiver Operating Characteristic (ROC) curves for individual classes) showed high similarities in the case of the four base learners and also a parallel increase in the stacked *meta*-model. Bagged Adaptive Boosting performed the worst (AUC = 0.715, Accuracy = 0.475, Kappa = 0.269) followed by Extreme Gradient Boosting (AUC = 0.760, Accuracy = 0.468, Kappa = 0.296) and Generalized Boosting

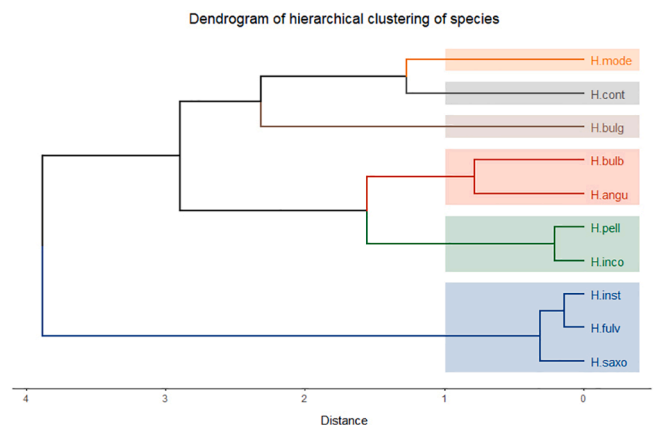


Fig. 3. Dendrogram of the hierarchical clustering of species representing the groups of species according to their similar ecological and zonation preferences.

(AUC = 0.777, Accuracy = 0.506, Kappa = 0.332). The best performance was measured for the Random Forest base learner (AUC = 0.802, Accuracy = 0.526, Kappa = 0.347), which is further exceeded by that of the meta- (PMLR) model (AUC = 0.847, Accuracy = 0.769, Kappa = 0.686) (Fig. 4). Higher values indicate better performance in case of each metrics.

Variable importance of base learner models showed high similarity, having yearly average of discharge and the altitude of the sampling site

Metrics of base learner models and the meta-model

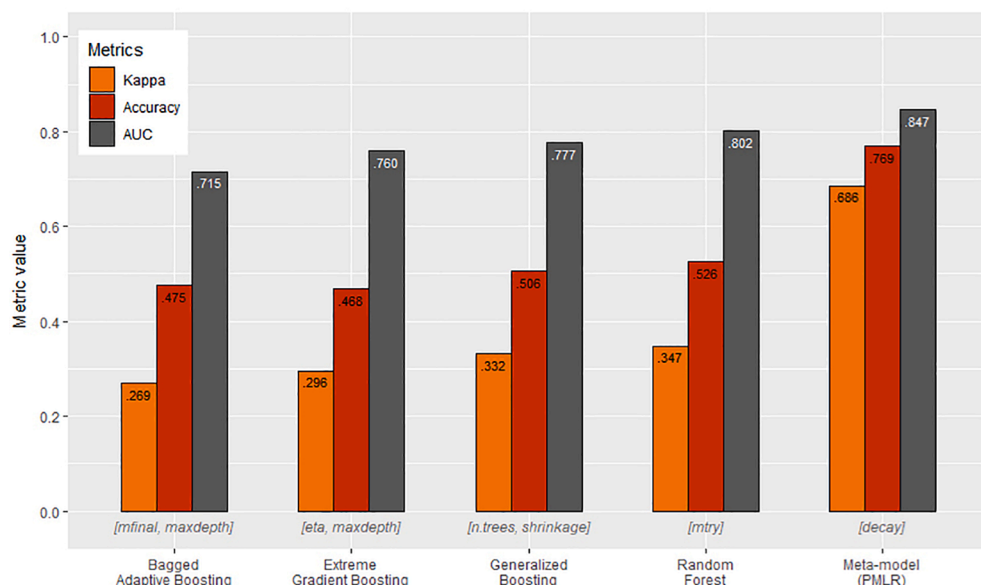


Fig. 4. Performance metrics of base learner (Level 1) models and the final ensemble (meta-) model. Significant increase in predictive accuracy can be obtained by applying the stacking ensemble procedure in which the final model utilizes the strength of each base learners used and gives a reliable estimation of the occurrence of *Hydropsyche* species groups in the investigated area based on the selected environmental predictors. Tuned hyperparameters of learning algorithms are indicated under bar groups in brackets: *mfinal* – the number of trees to use, *eta* – step size shrinkage (learning rate), *maxdepth* – maximum depth of one tree, *n.trees* – the number of trees to use, *shrinkage* – step size shrinkage (learning rate), *mtry* – number of randomly selected variables to use as candidates at each split, *decay* – weight decay (shrinkage) parameter.

indicated in one of the first three places of their importance lists (Fig. 5). Four predictors from the physical and chemical variable group (yearly minimum of orthophosphate phosphorous, average conductivity, dissolved oxygen and chemical oxygen demand as well as one of the habitat related ones (the ratio of fine particle sized substrates) and one of the land cover / geography group (distance of sampling site from the source) proved to be slightly less determinative.

The final meta-model was the most sensitive (i.e. capable to predict presence) for one-member groups *H. bulgaromanorum* (*bulg*: 1.000), *H. contubernalis* (*cont*: 1.000) and the group of *H. angustipennis* and *H. bulbifera* (*angu_bulb*: 0.9084), while the highest specificity (i.e. the ability to predict absence) was measured for *bulg* (1.000), the group of *H. incognita* and *H. pellucidula* (*inco_pell*: 0.979) and that of *H. fulvipes*, *H. instabilis* and *H. saxonica* (*fulv_inst_saxo*: 0.976) (Table 1).

Considering overall performance, the meta-model performed best for groups *bulg*, *cont* and *fulv_inst_saxo* (balanced accuracies: 1.000, 0.978 and 0.888 respectively) and the worst in case of groups *angu_bulb*,

inco_pell and *mode* (0.856, 0.698 and 0.621).

4. Discussion

The ten species of the net-spinning caddisfly genus *Hydropsyche* found in the investigated area represent a wide range of environmental preferences: *H. fulvipes*, *H. instabilis* and *H. saxonica* inhabit small and medium sized streams of the crenal and upper rhithral zones, *H. incognita* and *H. pellucidula* are characteristic all along the rhithral zones, while *H. contubernalis* and *H. bulgaromanorum* are typical large-river species, living in the potamal zone. *H. angustipennis*, *H. bulbifera* and *H. modesta* are known to be among the most tolerant hydropsychids in Central Europe, usually occurring in the middle sections of the stream–river continuum (Ficsór and Csabai, 2021; Waringer and Graf, 2011).

The impact of two main types of driving forces (i.e. longitudinal gradients and organic/inorganic stress) on the presence of *Hydropsyche*

Variable importance in base learner models

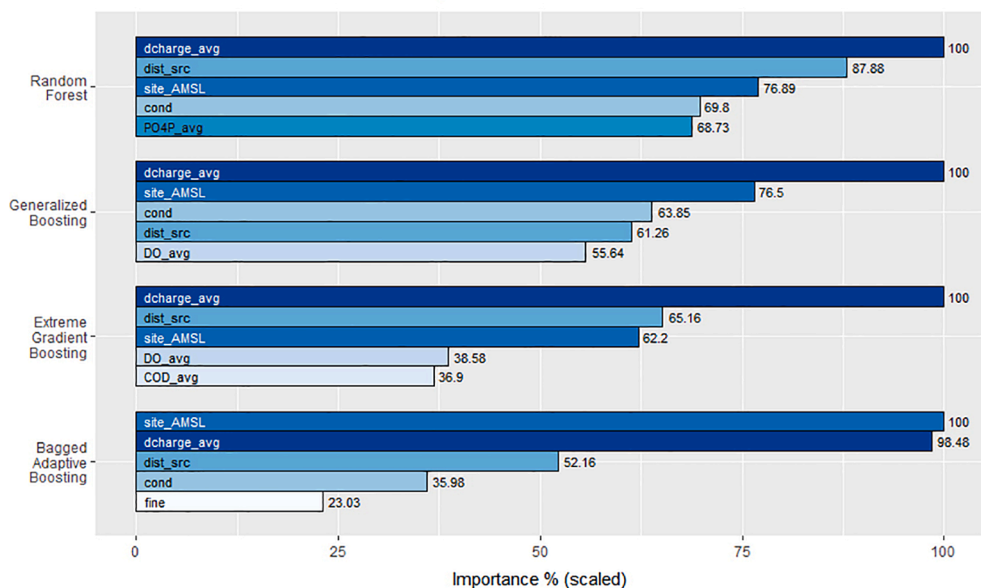


Fig. 5. The five most important variables in base learner (Level 1) models used for the stacking ensemble. Influential predictors of the occurrence of species groups are highly similar in all four models with yearly average discharge and the altitude of sampling site to be in the top 3 in each cases, indicating the importance of longitudinal gradients along the stream–river continuum. *dcharge_avg* – yearly average discharge, *site_AMSL* – altitude of sampling site (above mean sea level), *PO4P_avg* – yearly average of orthophosphate phosphorous content, *dist_src* – distance from source, *cond* – conductivity, *DO_avg* – yearly average of dissolved oxygen content, *COD_avg* – yearly average of chemical oxygen demand, *fine* – ratio of fine particle sized abiotic substrates.

Table 1

List of the ten *Hydropsyche* species involved in the present study, with the figures of their appearance in cases of collated data, and in groups created by clustering and also the basic statistics of groups for the final (PMLR) meta-model. Best overall predictive performance was measured for groups *bulg*, *cont* and *fulv_inst_saxo*. *pres.* – presence, *dom.* – dominant, *Bal. acc.* – balanced accuracy, *Sens.* – sensitivity, *Spec.* – specificity, *AUC* – area under ROC (receiver operating characteristic) curve.

| Species | Count of cases | | Group | Count of cases dominant group | Group statistics for the meta-model | | | |
|---|----------------|-------------|-----------------------|-------------------------------|-------------------------------------|--------------|--------------|------------|
| | <i>pres.</i> | <i>dom.</i> | | | <i>Bal. acc.</i> | <i>Sens.</i> | <i>Spec.</i> | <i>AUC</i> |
| <i>H. fulvipes</i> (Curtis, 1834) | 21 | 11 | <i>fulv_inst_saxo</i> | 40 | 0.8881 | 0.8000 | 0.9762 | 0.9238 |
| <i>H. instabilis</i> (Curtis, 1834) | 29 | 14 | | | | | | |
| <i>H. saxonica</i> McLachlan, 1884 | 34 | 15 | | | | | | |
| <i>H. angustipennis</i> (Curtis, 1834) | 64 | 42 | <i>angu_bulb</i> | 86 | 0.8556 | 0.9048 | 0.8065 | 0.8425 |
| <i>H. bulbifera</i> McLachlan, 1878 | 62 | 43 | | | | | | |
| <i>H. incognita</i> Pitsch, 1993 | 25 | 6 | <i>inco_pell</i> | 22 | 0.6893 | 0.4000 | 0.9787 | 0.6128 |
| <i>H. pellucidula</i> (Curtis, 1834) | 44 | 17 | | | | | | |
| <i>H. modesta</i> Navas, 1925 | 67 | 28 | <i>mode</i> | 28 | 0.6206 | 0.2857 | 0.9556 | 0.7143 |
| <i>H. contubernalis</i> McLachlan, 1865 | 42 | 26 | <i>cont</i> | 26 | 0.9783 | 1.0000 | 0.9565 | 0.9873 |
| <i>H. bulgaromanorum</i> Malicky, 1977 | 15 | 13 | <i>bulg</i> | 13 | 1.0000 | 1.0000 | 1.0000 | 1.0000 |

species was discernible right by the results of the variable selection process, denoting mainly gradient related and/or physical and chemical factors (6 from both types out of 14) as important. ALE (accumulated local effects) plots of the selected variables have conspicuously similar profiles for species in the groups proposed by hierarchical clustering of species, based on RDA scores using the retained predictors (Fig. S1). Although statistically significant, the preference of waterbodies (CLC_5) in case of *H. bulgaromanorum* is misleading, since the higher proportion of this land cover type within the 100 m buffer around sampling sites is the result of the extended surface of large lowland rivers in which this species typically occur (Malicky, 1977). Higher levels of orthophosphate-phosphorous, salinity and chemical oxygen demand can be measured in watercourses where *H. angustipennis* tends to occur, while the most important factor in the presence of *H. bulbifera*, another species in the same cluster (*angu_bulb*) that is known to be similarly tolerant to organic pollution (Pitsch, 1993; Waringer and Graf, 2011) seems to be dissolved oxygen content (Fig. S1 A). Ambiguous U-shaped curves of ALE-plots explaining the presence of *H. incognita* in relation to conductivity and that of *H. pellucidula* to yearly minima of mean velocity (Fig. S1 C) is likely to be caused by the relatively low number of cases these species are present in, and also by the less characteristic preferences of this group (*inco_pell*). Swift water and lower levels of orthophosphate-phosphorous, however, can facilitate their occurrence, which can be typical all along the rhithral zone (Edington and Hildrew, 1995; Pitsch 1993).

Prevalent importance of both physical / chemical and habitat-related parameters underline the necessity of a multi-scale-predictor approach in riverine ecosystem modelling, as proposed by Domisch et al. (2015) or Schmidt et al. (2020). All the more so, since stream chemistry variables are too often left out from models as direct predictor variables despite their well-known influence on presence-absence of many freshwater organisms (Domisch et al., 2015).

The groups created by clustering represent species of well-defined ecological zones and/or environmental preferences, distinctly reflecting the sequential zonation and also the distinction in the tolerance of species: *H. bulg* is a characteristic species of large lowland rivers, *H. fulv*, *H. saxo* and *H. inst* are those of headwaters and small streams. *H. inco*, *H. pell* and *H. cont* are usually found mainly in the rhithral zone of the stream river continuum while *H. bulb*, *H. angu* and *H. mode* are among the most tolerant species of the genus, with the former two to be typical of small to medium sized rivers and the latter to larger ones (Fig. 3).

In the base learner models, which were built to explain the effect of environmental factors on the dominant presence of the species groups described above, predictors with the most pronounced longitudinal gradient were proved to be significant – yearly average of discharge, distance from source or the proportion of fine particle sized substrates all increase, while altitude necessarily decreases downstream (Leopold, 1953; Sternberg, 1875) (Fig. 5). Conductivity, chemical oxygen demand and the amount of dissolved oxygen or orthophosphate-phosphorous, all

of which could have an effect on the distribution of *Hydropsyche* species to some extent according to the literature (Becker, 1987; Philipson, 1954; Pírvo et al., 2015; Roux et al., 1992; Sala et al., 2016) seemed to be less important but still noticeable. It is remarkable that the multi-scalar nature – alternatively referred to as the difference in spatial grain – of environmental factors and their effects that influence species-groups' distribution keeps showing up, although the taxonomic detail of the response variable decreased due to clustering. This, again, indicates that factors, measured at finer spatial scales can improve the explanatory capabilities – hence predictive power – of models, even if they are set up to map catchment-scale distribution of higher taxonomic groups.

After learning how to best combine the less accurate predictive performance of base learners (accuracies between 0.468 and 0.526 compared to the proportion of the majority class in the test set = 0.400), the meta- (PMLR) model was able to perfectly predict both presence and absence of the single species group *bulb*, and performed impressively in the case of groups *cont*, *fulv_inst_saxo* and *angu_bulb* too. Species of these groups (e.g. *H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. contubernalis* and *H. bulgaromanorum*) can be considered the most prominent river section specialists and also the ones having the highest potential to indicate low (*H. fulvipes*, *H. saxonica*, *H. instabilis*) or higher levels of pollution (*H. angustipennis*, *H. bulbifera*) (Graf et al., 2008; Higler and Tolkamp, 1983). Lower values of balanced accuracies calculated for the groups *inco_pell* and *mode* are presumably due to the low number of cases in which these groups are dominant, the less expressed preferences of species (e.g. *H. incognita* and *H. pellucidula*, see Fig. S1) and the expanded share they can take, like *H. modesta*, from the longitudinal gradients and the sequence of the genus along the stream river continuum (Graf et al., 2008). Predictions on the dominant species and species groups by the final model for all sampling sites and adjacent river sections investigated are shown in Fig. 6.

5. Conclusion

Larvae of the net-spinning caddisfly genus *Hydropsyche* Pictet, 1834 are versatile model organisms of ecological research mainly due to the wide range of the ecosystem services they provide, to the possibility of their application as bio-indicators and to their sequential longitudinal distribution in river systems as a result of the combined effects of abiotic, biotic and (bio)geographical factors. Many of these factors change gradually from headwaters to estuaries giving a prime characteristic to lotic environments which shape not only the spatial but also the phylogenetic and species-trait distribution patterns of benthic invertebrates and notably *Hydropsyche* species among them.

Characteristic species and species-groups of the crenal (*H. fulvipes*, *H. instabilis* and *H. saxonica*), rhithral (*H. incognita* and *H. pellucidula*) and potamal zones (*H. contubernalis* and *H. bulgaromanorum*) clearly separated into different clusters based on the selected set of the most important variables, as well as those that are known to be the most

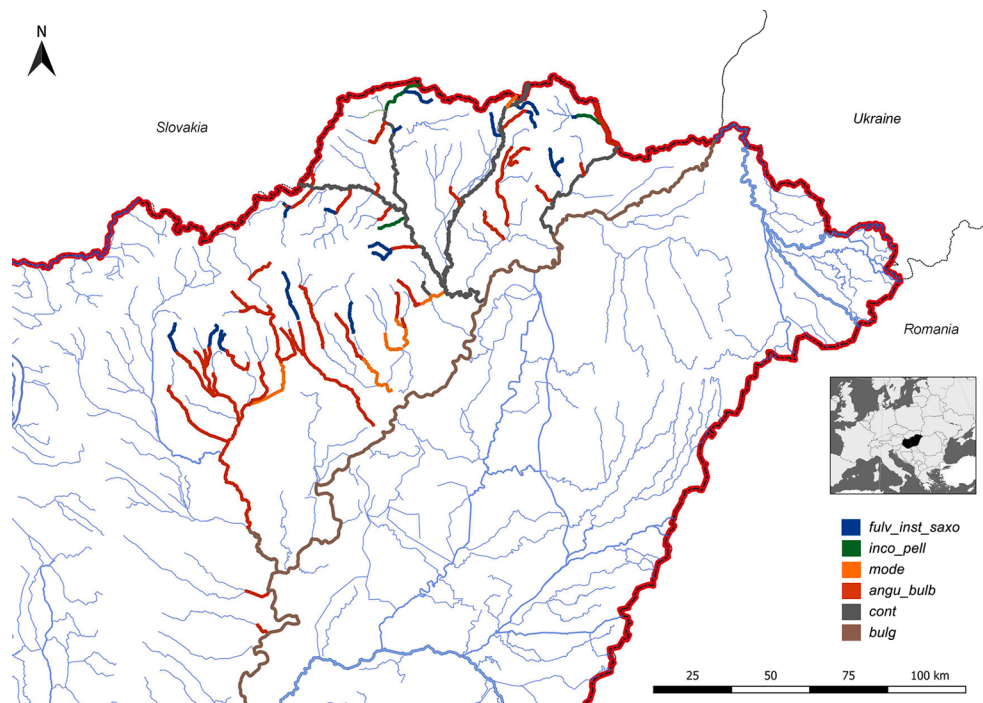


Fig. 6. Map showing predictions on the dominant species and species groups by the final model for all sampling sites and adjacent river sections investigated. Colours of species and species-groups follow that of clusters in Fig. 3. (blue – *fulv_inst_saxo*, green – *inco_pell*, orange – *mode*, grey – *cont*, brown – *bulg*). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

pollution-tolerant species (*H. angustipennis*, *H. bulbifera* and *H. modesta*). Section specificity and the wide range of sensitivity make these species top class bio-indicators, whose presence or absence reflects the ecological status of streams and rivers.

The stacked ML model ensemble we built using frequently monitored parameters (e.g. yearly average of discharge, annual mean temperature, salinity or the composition of habitat substrates) together with some indicators of ecological quality (e.g. annual mean of dissolved oxygen or orthophosphate-phosphorous content) is capable of adequately predict the presence and absence of *Hydropsyche* species or species-assemblages formed by their similar ecological preferences. It is also revealed that several gradient-like and pollution-related factors that are usually measured as part of monitoring programmes at finer spatial scales and in higher detail could be considered suitable to complement or substitute those (e.g. topographic, geographic or precipitation data) that are routinely included in species distribution models (SDMs).

Our findings show that machine learning models offer a suitable way to analyse complex, multidimensional ecological data and provide highly useful answers to biological questions. Besides their already known applicability in species distribution modelling at large geographical scales, they are also suitable to confirm the ecological segregation of larval caddisfly species-groups in an area as large as the diverse network of a river's catchment. Careful selection of environmental variables, taking the importance of their spatial scale into account, as well as the application of model ensemble techniques such as stacking generalization, even makes it possible to give highly accurate predictions for the present or future occurrence of the investigated groups at different environmental settings.

Well designed multi-scale models and their ensemble can provide useful information on the interaction between species and their environment and can be applied as well to support environmental management or conservation measures in changing environmental scenarios, especially in the case of riverine ecosystems that are under the most severe pressure of anthropogenic pollution, hydrologic alteration, climate change and biodiversity loss.

Code availability

R code used for data analysis: https://github.com/MarkFicsor/Hydropsyche_CE_long_dist.

Funding

MF was supported by the funds and personal grants of the Biology and Sportbiology doctoral programme of the Faculty of Sciences of the University of Pécs.

CRediT authorship contribution statement

Márk Ficsór: Conceptualization, Methodology, Software, Formal analysis, Investigation, Data curation, Writing – original draft, Writing – review & editing, Visualization. **Zoltán Csabai:** Conceptualization, Methodology, Writing – review & editing, Supervision.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Data availability

Data prepared for data analysis: https://github.com/MarkFicsor/Hydropsyche_CE_long_dist.

Acknowledgements

We would like to thank Katalin Nagy and Zsuzsanna Imri for their help throughout the field sampling, for the Department of Public Health, Laboratory for Environmental Protection, Government Office of Borsod-Abaúj-Zemplén County, Miskolc and for the North-Hungarian Water Conservancy Directorate for making their data available and for Dr.

Gábor Várbíró and two anonymous reviewers for their valuable comments and suggestions that helped to improve the manuscript.

Appendix A. Supplementary data

Supplementary data to this article can be found online at <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109769>.

References

- Alfaro, E., Gamez, M., Garcia, N., 2013. adabag: An R Package for Classification with Boosting and Bagging. *J. Stat. Softw.* 54, 1–35. <https://doi.org/10.18637/jss.v054.i02>.
- Allan, J.D., 1995. Stream ecology. Chapman & Hall, London. <https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5583-6>.
- Andersen, T., Klubnes, R., 1983. The life histories of Hydropsyche siltalai Döhler, 1963 and H. pellucidula (Curtis, 1834) (Trichoptera, Hydropsychidae) in a West Norwegian river. *Aquat. Insects* 5, 51–62. <https://doi.org/10.1080/01650428309361125>.
- AQEM Consortium, 2002. Manual for the application of the AQEM method. A comprehensive method to assess European streams using benthic macroinvertebrates, developed for the purpose of the Water Framework Directive. Version 1.0, February 2002.
- Becker, G., 1987. Net-building behaviour, tolerance and development of two caddisfly species from the river Rhine (Hydropsyche contubernalis and H. pellucidula) in relation to the oxygen content. *Oecologia* 73, 242–250. <https://doi.org/10.1007/BF00377514>.
- Biecek, P., 2018. DALEX: Explainers for Complex Predictive Models in R. *J. Mach. Learn. Res.* 19, 1–5.
- Bonada, N., Zamora-Muñoz, C., Rieradevall, M., Prat, N., 2004. Ecological profiles of caddisfly larvae in Mediterranean streams: implications for bioassessment methods. *Environ. Pollut.* 132, 509–521. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2004.05.006>.
- Bournaud, M., Tachet, H., Perrin, J.F., 1982. Les Hydropsychidae (Trichoptera) du Haut-Rhône entre Genève et Lyon. *Ann. Limnol.* 18, 61–80. <https://doi.org/10.1051/limn/1982002>.
- Brock, G., Pihur, V., Datta, S., Datta, S., 2008. clValid: An R Package for Cluster Validation. *J. Stat. Softw.* 25, 1–22. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i04>.
- Buse, J., Schröder, B., Assmann, T., 2007. Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle – A case study for saproxylic insect conservation. *Biol. Conserv.* 137, 372–381. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.02.025>.
- Chase, J.M., Leibold, M.A., 2003. Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches. University of Chicago Press, Chicago. <https://doi.org/10.7208/chicago/9780226101811.001.0001>.
- Chee, Y.E., Elith, J., 2012. Spatial data for modelling and management of freshwater ecosystems. *Int. J. Geogr. Inf. Sci.* 26, 2123–2140. <https://doi.org/10.1080/13658816.2012.717628>.
- Chen, T., He, T., Benesty, M., Khotilovich, V., Tang, Y., Cho, H., Chen, K., Mitchell, R., Cano, I., Zhou, T., Li, M., Xie, J., Lin, M., Geng, Y., Li, Y., Yuan, J., 2022. xgboost: Extreme Gradient Boosting. R package, version 1.5.2.1.
- Coppa, G., 2015. Addition à la faune des Trichoptères de France: découverte de la larve d'Hydropsyche silfvenii Ulmer, 1906 dans le département des Ardennes (N-E France) [Trichoptera, Hydropsychidae]. *Ephemera* 17, 37–42.
- Cumming, G.S., 2000. Using habitat models to map diversity: pan-African species richness of ticks (Acari: Ixodida). *J. Biogeogr.* 27, 425–440. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2000.00419.x>.
- Czachorowski, S., 1989. Differentiation of the habitats of Hydropsychidae larvae (Insecta: Trichoptera) in the Pasłęka river as a result of avoidance of trophic competition. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* 36, 123–132.
- Czachorowski, S., Serafin, E., 2004. The distribution and ecology of Hydropsyche bulgaromanorum and Hydropsyche contubernalis (Trichoptera: Hydropsychidae) in Poland and Belarus. *Lauterbornia* 50, 85–98.
- Dedecker, A.P., Goethals, P.L.M., Gabriels, W., De Pauw, N., 2004. Optimization of Artificial Neural Network (ANN) model design for prediction of macroinvertebrates in the Zwalm river basin (Flanders, Belgium). *Ecol. Model.* 174, 161–173. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2004.01.003>.
- Dolédéc, S., Tachet, H., 1989. Ecological observations and life histories of five net-spinning caddisflies (Trichoptera) of the Lower Adèche river. *Aquatic Insects* 11, 89–99. <https://doi.org/10.1080/01650428909361353>.
- Domisch, S., Jähnig, S.C., Haase, P., 2011. Climate-change winners and losers: stream macroinvertebrates of a submontane region in Central Europe. *Freshw. Biol.* 56, 2009–2020. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02631.x>.
- Domisch, S., Jähnig, S.C., Simaika, J.P., Kuemmerlen, M., Stoll, S., 2015. Application of species distribution models in stream ecosystems: the challenges of spatial and temporal scale, environmental predictors and species occurrence data. *Fundam. Appl. Limnol.* 186, 45–61. <https://doi.org/10.1127/fal/2015/0627>.
- Dunn, J.C., 1973. A fuzzy relative of the ISODATA process and its use in detecting compact, well-separated clusters. *J. Cybern.* 3, 32–57. <https://doi.org/10.1080/01969727308546046>.
- Edington, J.M., 1965. The effect of water flow on populations of net-spinning Trichoptera. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 13, 40–48. <https://doi.org/10.1080/05384680.1965.11903816>.
- Edington, J.M., 1968. Habitat preferences in net-spinning caddis larvae with special reference to the influence of water velocity. *J. Anim. Ecol.* 37, 675–692. <https://doi.org/10.2307/3081>.
- Edington, J.M., Hildrew, A.G., 1973. Experimental observations relating to the distribution of net-spinning Trichoptera in streams. *Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 18, 1549–1558. <https://doi.org/10.1080/03680770.1973.11899642>.
- Edington, J.M., Hildrew, A.G., 1995. A revised key to the caseless caddis larvae of the British Isles, with notes on their ecology. *Freshwater Biol. Assoc. Scientific Publ.* 53, 1–119.
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Explanation and prediction across space and time. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>.
- Elith, J., Graham, C.H., Anderson, R.P., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R.J., Huettman, F., Leathwick, J.R., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L.G., Loiselle, B.A., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J.M., Townsend Peterson, A., Phillips, S.J., Richardson, K., Schachetti-Pereira, R., Schapire, R.E., Soberón, J., Williams, S., Wisz, M.S., Zimmermann, N.E., 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129–151. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0906-7590.04596.x>.
- Ficsór, M., Csabai, Z., 2021. Longitudinal zonation of larval Hydropsyche (Trichoptera: Hydropsychidae): abiotic environmental factors and biotic interactions behind the downstream sequence of Central European species. *Hydrobiologia* 848, 3371–3388. <https://doi.org/10.1007/s10750-021-04602-0>.
- Franklin, J., 2010. Mapping species distributions: spatial inference and prediction. Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511810602>.
- Gallardo-Mayenco, A., Ruiz, A., 2007. Distribution and microhabitat selection of Hydropsyche exocellata Dufour (Trichoptera, Hydropsychidae) in a Mediterranean river affected of organic pollution: the Guadaria River (S Spain). – *Limnetica* 26, 89–97. <https://doi.org/10.23818/limn.2008>.
- Garza-Perez, J.R., Lehmann, A., Arias-Gonzales, J.E., 2004. Spatial prediction of coral reef habitats: integrating ecology with spatial modelling and remote sensing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 269, 141–152. <https://doi.org/10.3354/meps269141>.
- Gordon, N.D., McMahon, T.A., Finlayson, B.L., 1992. Stream hydrology. Wiley, Chichester.
- Graf, W., Murphy, J., Dahl, J., Zamora-Muñoz, C., López-Rodríguez, M. J., 2008. Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Vol. 1. Trichoptera, in: Schmidt-Kloiber, A., Hering, D. (Eds.), Distribution and ecological preferences of European freshwater organisms. Pensoft, Sofia-Moscow, pp. 1–388.
- Greenwell, B., Boehmke, B., Cunningham, J., GBM Developers (2020). gbm: Generalized Boosted Regression Models. R package, version 2.1.8.
- Guinand, B., Tachet, H., Roux, C., 1994. Longitudinal distribution and ecophysiological characteristics of Hydropsyche exocellata (Trichoptera: Hydropsychidae) in large rivers. *Ecography* 17, 189–197. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1994.tb00093.x>.
- Guisan, A., Edwards, T.C., Hastie, T., 2002. Generalized linear and generalized additive models in studies of species distributions: setting the scene. *Ecol. Model.* 157, 89–100. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00204-1](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00204-1).
- Higler, L.W.G., Tolkamp, H.H., 1983. Hydropsychidae as bio-indicators. *Environ. Monit. Assess.* 3, 331–341. <https://doi.org/10.1007/BF00396228>.
- Hildrew, A.G., Edington, J.M., 1979. Factors facilitating the coexistence of Hydropsychid caddis larvae (Trichoptera) in the same river system. *J. Anim. Ecol.* 48, 557–576. <https://doi.org/10.2307/4180>.
- Hortal, J., Garcia-Pereira, P., Garcia-Barros, E., 2004. Butterfly species richness in mainland Portugal: predictive models of geographic distribution patterns. *Ecography* 27, 68–82. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2004.03635.x>.
- Hughes, J.M., Schmidt, D.J., Finn, D.S., 2009. Genes in streams: using DNA to understand the movement of freshwater fauna and their riverine habitat. *Bioscience* 59, 573–583. <https://doi.org/10.1525/bio.2009.59.7.8>.
- Hynes, H.B.N., 1970. The ecology of running waters. University of Toronto Press, Toronto, Ontario, Canada.
- Ilies, J., 1961. Versuch einer allgemeinen biozönotischen Gliederung der Fließgewässer. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 46, 205–213. <https://doi.org/10.1002/iroh.19610460205>.
- Jähnig, S.C., Kuemmerlen, M., Kiesel, J., Domisch, S., Cai, Q., Schmalz, B., Fohrer, N., 2012. Modelling of riverine ecosystems by integrating models: conceptual approach, a case study and research agenda. *J. Biogeogr.* 39, 2253–2263. <https://doi.org/10.1111/jbi.12009>.
- Kaschner, K., Watson, R., Trites, A.W., Pauly, D., 2006. Mapping world-wide distributions of marine mammal species using relative environmental suitability (RES) model. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 316, 285–310. <https://doi.org/10.3354/meps316285>.
- Kassambara, A., Mundt, F., 2020. factoextra: Extract and Visualize the Results of Multivariate Data Analyses. R package, version 1.0.7.
- Knudby, A., Brenning, A., LeDrew, E., 2010. New approaches to modelling fish-habitat relationships. *Ecol. Model.* 221, 503–511. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.11.008>.
- Kuhn, M., 2021. caret: Classification and Regression Training. R package, version 6.0-90. Novel methods for the design and evaluation of marine protected areas in offshore waters. In: Leathwick, J., Moilanen, A., Francis, M., Elith, J., Taylor, P. (Eds.), – Conservation Letters 1 (2), 91–102. <https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2008.00012.x>.
- Leathwick, J.R., Rowe, D., Richardson, J., Elith, J., Hastie, T., 2005. Using multivariate adaptive regression splines to predict the distributions of New Zealand's freshwater diadromous fish. *Freshw. Biol.* 50, 2034–2052. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01448.x>.

- Lechthaler, W., Stockinger, W., 2005. *Trichoptera – Key to Larvae from Central Europe*. DVD Edition, Vienna.
- Leopold, L.B., 1953. Downstream change of velocity in rivers. *Am. J. Sci.* 251, 606–624. <https://doi.org/10.2475/ajs.251.8.606>.
- Liaw, A., Wiener, M., 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2, 18–22.
- Malicky, H., 1977. Ein Beitrag zur Kenntnis der Hydropsyche guttata-Gruppe (Trichoptera, Hydropsychidae). *Zeitschrift der Arbeitsgemeinschaft Österreichischen Entomologen* 29, 1–28.
- Mayr, E., 1947. Ecological factors in speciation. *Evolution* 1, 263–288. <https://doi.org/10.2307/2405327>.
- Mohammadi, B., Safari, M.J.S., Vazifekhhah, S., 2022. IHACRES, GR4J, and MISD-based multi conceptual-machine learning approach of rainfall-runoff modeling. *Sci. Rep.* 12, 12096. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16215-1>.
- Neu, P.-J., Tobias, W., 2004. The identification of the German Hydropsychidae (Insecta: Trichoptera). *Lauterbornia* 51, 1–68.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlenn, D., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, M. H. H., Szoecs, E., Wagner, H., 2020. *vegan: Community Ecology Package*. R package, version 2.5-7.
- Olden, J.D., Lawler, J.J., Poff, N.L., 2008. Machine learning without tears: a primer for ecologists. *Quart. Rev. Biol.* 83, 171–193. <https://doi.org/10.1086/587826>.
- Park, Y.S., Céréghino, R., Compin, A., Lek, S., 2003. Application of artificial neural networks for patterning and predicting aquatic insect species richness in running waters. *Ecol. Model.* 160, 265–280. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00258-2](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00258-2).
- Philpson, G.N., 1954. The effect of water flow and oxygen concentration on six species of caddis fly (Trichoptera) larvae. *Proc. Zool. Soc. London* 124, 547–564. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1954.tb07797.x>.
- Pirvu, M., Zaharia, C., Salmari, A., Părvulescu, L., 2015. Spatial ecology of Hydropsyche incognita (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Carpathians. *Eur. J. Entomol.* 112, 106–113. <https://doi.org/10.14411/eje.2015.006>.
- Pitsch, T., 1993. Zur Larvaltaxonomie, Faunistik und Ökologie mitteleuropäischer Fließwasser-Köcherfliegen (Insecta: Trichoptera). *Landschaftsentwicklung und Umweltforschung, Schriftenreihe des Fachbereichs Landschaftsentwicklung, Sonderheft S 8*. Technische Universität, Berlin. 10.14279/depositonice-4809.
- Poepperl, R., 2000. The filter feeders Hydropsyche angustipennis and H. pellucidula (Trichoptera: Hydropsychidae) in a Northern German lowland stream: microdistribution, larval development emergence pattern and secondary production. *Limnologia* 30, 65–72. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(00\)80046-8](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(00)80046-8).
- QGIS.org, 2022. QGIS Geographic Information System. QGIS Association. <http://www.qgis.org>.
- R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Radinger, J., Wolter, C., 2015. Disentangling the effects of habitat suitability, dispersal, and fragmentation on the distribution of river fishes. *Ecol. Appl.* 25, 914–927. <https://doi.org/10.1890/14-0422.1>.
- Ratia, H., Vuori, K.-M., Oikari, A., 2012. Caddis larvae (Trichoptera, Hydropsychidae) indicate delaying recovery of a watercourse polluted by pulp and paper industry. *Ecol. Ind.* 15, 217–226. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.015>.
- Rocks, J.W., Mehta, P., 2022. Memorizing without overfitting: Bias, variance and interpolation in overparameterized models. *Phys. Rev. Res.* 4, 013201 <https://doi.org/10.1103/PhysRevResearch.4.013201>.
- Rokach, L., 2010. Ensemble-based classifiers. *Artif. Intell. Rev.* 33, 1–39. <https://doi.org/10.1007/s10462-009-9124-7>.
- Roux, C., Tachet, H., Bournaud, M., Cellot, B., 1992. Stream continuum and metabolic rate in the larvae of five species of Hydropsyche (Trichoptera). *Ecography* 15, 70–76. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1992.tb00010.x>.
- Sala, M., Faria, M., Sarasúa, I., Barata, C., Bonada, N., Brucet, S., Llenas, L., Ponsá, S., Prat, N., Soares, A.M.V.M., Cañedo-Argüelles, M., 2016. Chloride and sulphate toxicity to Hydropsyche exocellata (Trichoptera, Hydropsychidae): Exploring intraspecific variation and sub-lethal endpoints. *Sci. Total Environ.* 566–567, 1032–1041. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.05.121>.
- Schmidt, H., Radinger, J., Stoll, S., Teschlade, D., 2020. The role of spatial units in modelling freshwater fish distributions: Comparing a subcatchment and river network approach using MaxEnt. *Ecol. Model.* 418, 108937 <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.108937>.
- Schuhmacher, H., 1970. Untersuchungen zur Taxonomie, Biologie und Ökologie einiger Köcherfliegenarten der Gruppe Hydropsychidae. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 55, 511–557. <https://doi.org/10.1002/iroh.19700550403>.
- Siegelstetter, R., Agasse, F., Caquet, T., 1997. Ecological segregation of two species of Hydropsyche (Trichoptera: Hydropsychidae) in a European second-order stream (Essonne, France). *J. Freshwater Ecol.* 12, 269–279. <https://doi.org/10.1080/02705060.1997.9663534>.
- Sing, T., Sander, O., Beerenwinkel, N., Lengauer, T., 2005. ROCr: visualizing classifier performance in R. *Bioinformatics* 21, 7881. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/bt1623>.
- Šmilauer, P., Lepš, J., 2014. *Multivariate Analysis of Ecological Data using CANOCO 5* (2nd edition). Cambridge University Press. 10.1017/CBO9781139627061.
- Statzner, B., Dolédec, S., 2011. Phylogenetic, spatial and species-trait patterns across environmental gradients: the case of Hydropsyche (Trichoptera) along the Loire River. *Int. Rev. Hydrobiol.* 96, 121–140. <https://doi.org/10.1002/iroh.201111325>.
- Statzner, B., Higl, B., 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshw. Biol.* 16, 127–139. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1986.tb00954.x>.
- Statzner, B., Douady, C.J., Konecny, L., Dolédec, S., 2010. Unravelling phylogenetic relationships among regionally co-existing species: Hydropsyche species (Trichoptera: Hydropsychidae) in the Loire River. *Zootaxa* 2556, 51–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2556.1.3>.
- Sternberg, H., 1875. Untersuchungen über längen- und querprofil geschiefbeführender flüss. *Zeitschrift für Bauwesen* 25, 483–506.
- Tachet, H., Bournaud, M., 1981. Cycles Biologiques des Hydropsychidae et D'un Polycentropodidae (Trichoptera) Dans le Rhône en Amont de Lyon, in: Moretti G. P. (Ed.), *Proceedings of the 3rd International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, pp. 347–364. 10.1007/978-94-009-8641-1_46.
- Tachet, H., Pierrot, J. P., Bournaud, M., 1987. Distribution of the Hydropsyche larvae and the structure of their nets, in: Bournaud, M. & Tachet, H. (Eds.), *Proceedings of the Fifth International Symposium on Trichoptera*. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, pp. 281–286. 10.1007/978-94-009-4043-7_51.
- Tachet, H., Pierrot, J.P., Roux, C., Bournaud, M., 1992. Net-building behaviour of six Hydropsyche species (Trichoptera) in relation to current velocity and distribution along the Rhône River. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 11, 350–365. <https://doi.org/10.2307/1467557>.
- Valavi, R., Elith, J., Lahoz-Monfort, J.J., Guillera-Arroita, G., 2021. Modelling species presence-only data with random forests. *Ecography* 44, 1731–1742. <https://doi.org/10.1111/ecog.05615>.
- Van den Berg, M.S., Jooze, W., Coops, H., 2003. A statistical model predicting the occurrence and dynamics of submerged macrophytes in shallow lakes in the Netherlands. *Hydrobiologia* 506, 611–623. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008610.97044.39>.
- Vandermeer, J.H., 1972. Niche Theory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 3, 107–132. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.03.110172.000543>.
- Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., Cushing, C.E., 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 27, 130–137. <https://doi.org/10.1139/f80-017>.
- Ward, J.H., 1963. Hierarchical Grouping to Optimize an Objective Function. *J. Am. Stat. Assoc.* 58, 236–244. <https://doi.org/10.2307/2282967>.
- Waringer, J., Graf, W., 2011. *Atlas der mitteleuropäischer Köcherfliegenlarven – Atlas of Central European Trichoptera Larvae*. Erik Mauch Verlag, Dinkelscherben.
- Wickham, H., 2016. *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag, New York.
- Wiley, M.J., Hyndman, D.W., Pijanowski, B.C., Kendall, A.D., Riseng, C., Rutherford, E. S., Cheng, S.T., Carlson, M.L., Tyler, J.A., Stevenson, R.J., Steen, P.J., Richards, P.L., Seelbach, P.W., Koches, J.M., Rediske, R.R., 2010. A multi-modelling approach to evaluating climate and land use change impacts in a Great Lakes River Basin. *Hydrobiologia* 657, 243–262. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0239-2>.
- Wolpert, D.H., 1992. Stacked generalization. *Neural Netw.* 5, 241–259. [https://doi.org/10.1016/S0893-6080\(05\)80023-1](https://doi.org/10.1016/S0893-6080(05)80023-1).
- Yan, Y., 2016. *MLmetrics: Machine Learning Evaluation Metrics*. R package, version 1.1.1.
- Zhang, Z., Huang, J., Duan, S., Huang, Y., Cai, J., Bian, J., 2022. Use of interpretable machine learning to identify the factors influencing the nonlinear linkage between land use and river water quality in the Chesapeake Bay watershed. *Ecol. Ind.* 140, 108977 <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.108977>.