



1949

**A VÍZI MAKROSKOPIKUS GERINCTELENEK  
FUNKCIONÁLIS JELLEGEINEK ELEMZÉSE  
KISZÁRADÓ SÍKVIDÉKI KISVÍZFOLYÁSOKBAN**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

SZELES JÚLIA

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex  
Tudományos tanácsadó  
Debreceni Egyetem TTK

Dr. Várbíró Gábor  
Tudományos főmunkatárs  
HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont VÖI

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2024

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács **Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola Hidrobiológia** doktori programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2024.

.....  
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Szeles Júlia** doktorjelölt **2018- 2022.** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia** doktori programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2024.

.....  
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Szeles Júlia** doktorjelölt **2018- 2022.** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia** doktori programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2024.

.....  
a témavezető aláírása

**A VÍZI MAKROSZKOPIKUS GERINCTELENEK  
FUNKCIONÁLIS JELLEGEINEK ELEMZÉSE KISZÁRADÓ  
SÍKVIDÉKI KISVÍZFOLYÁSOKBAN**

**ANALYSIS OF THE FUNCTIONAL TRAITS OF AQUATIC  
MACROSCOPIC INVERTEBRATES IN LOWLAND  
INTERMITTENT STREAMS**

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

Írta: Szeles Júlia okleveles Hidrobiológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál doktori iskolája  
(Hidrobiológia doktori programja) keretében

Témavezetők:

Dr. Nagy Sándor Alex

Dr. Várbíró Gábor

Az értekezés bírálói:

Dr. ....

Dr. ....

A bírálóbizottság:

elnök: Dr. ....

tagok: Dr. ....

Dr. ....

Dr. ....

Dr. ....

Az értekezés védésének időpontja: 20... . . . . .

## Tartalomjegyzék

<b>1. Bevezetés</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Irodalmi áttekintés</b> .....	<b>5</b>
2.1. A globális éghajlatváltozás és hatásai .....	5
2.2. A kiszáradás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekre.....	7
2.3. Az vízi makroszkopikus gerinctelenek funkcionális jellemzői.....	8
2.4. A közösségeket formáló erők .....	11
2.5. A közösségek funkcionális összetételének mérési lehetőségei és eredményeik kiszáradó vizekben .....	13
2.6. Az élőhelyek minősége és mérésének kidolgozása .....	16
<b>3. Célkitűzés és hipotézisek</b> .....	<b>18</b>
3.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése.....	18
3.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....	19
<b>4. Anyag és módszer</b> .....	<b>19</b>
4.1. Mintavételi terület, mintavétel és mintafeldolgozás .....	19
4.2. Mintavételi elrendezés .....	21
4.2.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése .....	21
4.2.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....	23
4.3. Funkcionális adatok .....	25
4.3.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése .....	25
4.3.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....	27
4.4. Statisztikai elemzések .....	29
4.4.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése .....	29
4.4.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....	30
<b>5. Eredmények</b> .....	<b>32</b>
<b>5.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése</b> .....	<b>32</b>
5.1.1. Taxonómiai eredmények .....	32
5.1.2. Kategóriák közötti különbségek.....	34
5.1.3. Terhelések összehasonlítása .....	38
<b>5.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése</b> .....	<b>42</b>
5.2.1. A funkcionális közösség különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban .....	42
5.2.2. A jellegcsoportok különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban .....	44
5.2.3. A jellegállapotok különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban .....	49
<b>6. Diskusszió</b> .....	<b>50</b>
<b>6.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése</b> .....	<b>50</b>
6.1.1. A közösség funkcionális összetételében bekövetkező változások összehasonlítása a terhelési kategóriák között .....	51

6.1.2. A kiszáradás vs. ökológiai potenciál hatása a közösségformáló erőkre .....	52
6.1.3. Jellegállapotok különbségei a különböző terhelések hatására.....	54
<b>6.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....</b>	<b>58</b>
6.2.1. A kiszáradás hatása a funkcionális közösségre .....	59
6.2.2. A kiszáradás hatása a jellegcsoportokra.....	61
6.2.3. A kiszáradás hatása a jellegállapotokra .....	63
<b>7. Összefoglalás .....</b>	<b>65</b>
7.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése .....	65
7.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése .....	68
7.3. Új tudományos eredmények .....	70
7.3.1. Közösségformáló erők viszonya a vízi makroszkopikus gerinctelen közösségekben .....	70
7.3.2. A közösségformáló erők által befolyásolt jellegállapotok .....	71
7.3.3. Funkcionális diverzitás vizsgálata síkvidéki környezetben.....	71
7.3.4. Jellegállapotok jelentősége .....	71
<b>8. Summary .....</b>	<b>71</b>
8.1. I. Study: Examination of Driver Forces .....	72
8.2. II. Study: Functional Community Analysis .....	74
<b>9. Köszönetnyilvánítás .....</b>	<b>77</b>
<b>10. Irodalomjegyzék .....</b>	<b>78</b>
<b>11. Függelék .....</b>	<b>102</b>

## 1. Bevezetés

Az éghajlat változása napjaink egyik legjelentősebb problémája (IPCC, 2014), a földi atmoszféra felmelegedésének felgyorsult üteme leginkább emberi hatásoknak köszönhető (IPCC, 2007; IPCC, 2014). A csapadékarány évszakos eltolódása, a gyakoribb havária események (Pendergrass & Knutti, 2018) és az emelkedő átlaghőmérséklet (Döll & Schmied, 2012) napjainkban már mindenki számára tapasztalható jelenségek. Ezek a változások nagymértékben befolyásolják az élőlények előfordulását és az élőlényközösségek összetételét, ahogyan a vízi ökoszisztémákban megváltoztatják a vízjárást és a vízháztartási jellemzőket (Williams & Hynes, 1977). A klímaváltozás a vízzel borított területek méretének csökkenését okozza és növeli a kiszáradással jellemezhető területek arányát, így a vízi élőlények számára az éltető közeg területe csökken, vagy tűnik el.

A kiszáradás természetes jelenség is lehet, de a megnövekedő lakossági, ipari és mezőgazdasági vízigények miatt a kiszáradások gyakorisága és időbeni hossza emelkedik, ami már nem a természetes folyamatok része (Dyer et al., 2013). A kiszáradó vizek száma mind hazánkban, mind Európa szerte növekszik (Messenger et al., 2021). A változó vízjárási viszonyok megváltoztatják az ökológiai folyamatokat, valamint azokat az alapvető mechanizmusokat, amelyek a közösségek kialakításáért felelősek, ezen keresztül pedig negatív hatást gyakorolnak a vízi élőlények diverzítására is (Cazzolla Gatti, 2016).

A hazánkban található víztér típusok közül a kis mérettel rendelkező patakok és az alföldi erek a leginkább kitettek ezeknek a változásoknak. Magyarország területei közül az Alföld az a régió, ahol gyakoriak ezek a

kisvízfolyások (Borics et al., 2016), ennek ellenére ezek élőlényközösségeiről és működéséről kevés információ áll rendelkezésre.

A vízi makroszkopikus gerinctelen csoportok különböző taxonómiai és ökológiai tulajdonságokkal rendelkeznek, ami miatt alkalmasak a felszíni vizek ökológiai minősítésére (Várbíró et al., 2015). Minden élőlény jellemezhető, illetve leírható funkcionális jellegekkel, azaz olyan tulajdonságokkal, amelyek mérhetőek (Violle et al., 2007), mint például a testméret, vagy az élettartam. A más-más funkcionális jelleggel rendelkező élőlények más-más stratégiát használhatnak a környezeti terhelések túlélésére, ezért ezek a funkcionális jellegek az ökológiai értékelés során is felhasználhatók (Verberk et al., 2008). A különböző jellegkombinációk miatt adott fajok sikeresebbek lehetnek más fajokkal szemben. Az élőlények előfordulását befolyásoló környezeti terhelések valójában nem közvetlenül az élőlényekre hatnak, hanem azok funkcionális jellegein keresztül befolyásolják a fajok megjelenését, vagy eltűnését (Poff, 1997; Götzenberger et al., 2012). Például a vízáramlás megszűnése esetén a szűrő táplálkozású fajok eltűnése történhet meg (Bogan & Lytle, 2007). Hasonló példa még a tracheakopoltyúkkal rendelkező EPT (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera) csoportok fajszerkezetének csökkenése, alacsonyabb oxigénszint esetén (Jacobsen & Marín, 2008). A regionális fajkészletből azok a fajok tudnak egy élőhelyen túlélni, amelyek átjutnak az ott megtalálható környezeti szűrőkön. Ha átjutnak a környezeti szűrőn, illetve kedvező környezeti körülmények esetén már a biotikus kölcsönhatások válnak az elsődleges közösségformáló erővé (Coyle et al., 2014; Grime, 1973, 1977; Passy & Larson, 2011; Weiher & Keddy, 1995).

A biotikus kölcsönhatások igen nehezen mérhetőek, de a korlátozó hasonlóság „limiting similarity” (MacArthur & Levins, 1967) vizsgálatával

a funkcionális jellegek sikeressége az adott környezetben mérhető és leírható (Passy, 2007; Berthon et al., 2011). A korlátozó hasonlóság koncepciója azt jelenti, hogy két faj együttélésében és niche-átfedésében megállapítható egy olyan kritikus szint, amikor a két faj niche-e túlságosan hasonló, ezért köztük az erőforrásokért való verseny alakul ki. Ennek a vizsgálatára szolgál a közösségformáló erők „Community Assembly Rule” elmélete is (Grime, 2006; Laliberté et al., 2013), amely azon alapul, hogy a közösséget melyik közösségformáló erő határozza meg: a korlátozó hasonlóság (limiting similarity) ami jellegdivergenciát és nagyobb fajszámot feltételez, vagy a környezeti szűrés (environmental filtering), ami jellegkonvergenciát és alacsonyabb fajszámot feltételez a random, azaz véletlenszerű közösséghez képest. Tavakban, állóvízi környezetben kimutatták már, hogy a nagyobb környezeti terhelés esetén a környezeti szűrés, míg kedvezőbb körülmények között a korlátozó hasonlóság a jelentősebb (Ács et al., 2019).

A kiszáradás, mint egy erőteljes környezeti szűrő (Acuña et al., 2017) nem csak a jellegek (tulajdonságok) minőségére és sikerességére van hatással, hanem előidézheti más funkciók megjelenését vagy meglévők eltűnését, valamint az egyes jellegek, funkciók közösségben betöltött arányának és mennyiségének megváltozását is. A jellegek (pl.: testméret, táplálkozási csoportok) és az azokba tartozó jellegállapotok (pl.: testméret: 1-2 cm; testméret: 2-4 cm vagy táplálkozási csoport: ragadozó; táplálkozási csoport: passzív szűrő) affinitási jellegértékekkel (többnyire: 0-3, de lehet 0-10 is) jellemezhetőek. Az egyes taxonok esetében ezáltal mérhetővé válik a jellegek funkcionális diverzitása is. A makroszkopikus vízi gerinctelenek esetében a funkcionális diverzitást alkothatják különféle mérőszámok, ilyen mérőszámok például a funkcionális gazdagság (FRic),

a funkcionális egyenletesség (FEve), a funkcionális divergencia (FDiv) és a funkcionális diszperzió (FDis). A kiszáradó és az állandó vízterek funkcionális diverzitásának különbségeiről számos, mégis ellentmondó megállapítás született (Bêche et al., 2006; Bogan & Lytle, 2007; Schriever et al., 2015; Leigh et al., 2016) és ezek a vizsgálatok zömében nem síkvidéki vízfolyásokban készültek pedig, a jellegek súlyozott átlaga (CWM értékek) mellett a többi fent említett mérőszám is könnyen mérhető és alkalmas a jellegek mennyiségi különbségeinek kimutatására. Ezek a könnyen mérhető mérőszámok az alappillérei a minősítési eljárásoknak. Vannak már példák arra vonatkozóan, hogy a jellegek alkalmasak az ökológiai állapotok közötti különbségek megítélésére és használatukra a kiszáradó vízterek minősítési kapcsán (Stubbington et al., 2018). A táplálkozási csoport „functional feeding guilds – FFGs”, mint funkcionális jelleg index például használható az élőhelyek minőségbeli elkülönítésére is (Adedapo et al., 2023). A napjainkban használt minősítési mérőszámok és osztályozási rendszerek az állandó vízterekre lettek kidolgozva (Boda et al., 2023). A vizek kiszáradása nagymértékben befolyásolja a vízi élőlényközösségek szerkezetét (Stubbington et al., 2017a) és funkcionális összetételét (Schriever et al., 2015). A kiszáradás miatt megváltozott közösségszerkezet állapotfelmérése a már kidolgozott ökológiai minősítő rendszerekkel akadályokba ütközik, a kiszáradó vízterek minőségének meghatározása során nem nyújtanak pontos értékelést (Miliša et al., 2022). A kiszáradó vízfolyások ökológiai állapotának meghatározásával több tanulmány is foglalkozott (Stubbington et al., 2018; Miliša et al., 2022), azonban a típus-specifikus kidolgozásuk és a jelenleg is használt minősítési rendszerbe való beépítésük még várat magára (Boda et al., 2023).

## **2. Irodalmi áttekintés**

### **2.1. A globális éghajlatváltozás és hatásai**

A klímaváltozás, a megnövekedett emberi tevékenységhez köthető vízfelhasználási igény növekedése (IPCC, 2007; Kernan et al., 2011; IPCC, 2014) fenyegetést jelent a Föld vízkészletére. A középhőmérséklet növekedése, az óceánok vízszint emelkedése és havária jelenségek gyakori előfordulása jósolható a jövőre nézve is (IPCC, 2014). A csapadék eloszlása napjainkban és a múltban sem volt egyenletes az éves viszonylatot tekintve. Néhány csapadékosabb nap alatt hullik le az éves csapadékmennyiség fele, és a csapadékos napok száma csökkenő tendenciát mutat (Pendergrass & Knutti, 2018). Az egyenlőtlen eloszlás befolyásolja a vízkészletek mennyiségét és minőségét egyaránt (Chessman, 2009) és előrevetíti a szélsőséges időjárási viszonyokat és azok gyakoriságát, mint például az aszályos időszakok, vagy a ritka, de nagy mennyiségű esőzések megjelenését. A víz hirtelen megjelenéséből és elvezetéséből, vagy a vízhiányból adódó problémák a vízfelhasználáshoz és hasznosításhoz kapcsolódó szektorok érintettségét is növelik (IPCC, 2014). A fent említett hatások összesége növeli a vízhiányt, ami a vízterek kiszáradását idézheti elő (Döll & Schmied, 2012; Raymond et al., 2013; Von Schiller et al., 2014; Döll et al., 2018).

A kiszáradással érintett vízfolyások száma növekszik a globális éghajlatváltozás hosszútávú hatásai (Eisenreich et al., 2005) és a vízkészletek általános csökkenése (Edwards, 2012) miatt. Napjainkban a vízfolyások 50 %-a kiszáradó, míg a kisvízfolyásokon belül a kiszáradással érintett vízterek aránya akár 70 % is lehet (Datry et al., 2014a, 2017). A kiszáradó víztereket a felszíni vízáramlás időbeli vagy térbeli megszűnése jellemzi (Zimmer et al., 2022). A kiszáradás természetes folyamat a mediterrán

régióban, de az emberi hatásokhoz köthető vízjárást befolyásoló tevékenységek, mint például a túlzott vízkivétel nem természetes módon növeli a kiszáradás kialakulásának lehetőségét és annak időtartamát (Döll & Schmied, 2012; de Graaf et al., 2019). A szélsőséges vízforgalmi viszonyok miatt az állandó vízterek hidrológiai ciklusai is megváltozhatnak, ami miatt időszakossá válhatnak. A csökkenő vízszintek a vízterek hőmérséklet emelkedését is okozhatják (Edwards et al., 2012), az ebből adódó betöményedés alapvető fizikai és kémiai változásokat teremt, ezek mind-mind hatással vannak az ökológiai folyamatokra (Magand et al., 2020). Ezen kívül nem elhanyagolható, hogy az áramlási viszonyok átalakulása környezeti szűrőként hat a kiszáradó vízterekben élő élőlények megjelenésére és mennyiségére (Várbíró et al., 2020). Ezen tényezők miatt a kiszáradó vízterek élőlényközösségeinek diverzitása és a közösségek szerkezete jelentősen eltérhet az állandó vízterekétől (Bellard et al., 2012; Acuña et al., 2017; Stubbington et al., 2017b).

A Kárpát-medencében is érzékelhető a klímaváltozás hatása, ugyanis az elmúlt évszázadban a legkevesebb csapadék a téli hónapokban esett, miközben napjainkban a legkevesebb csapadék a késő nyári időszakokban mutatható ki, valamint legalább 1 Celsius-fokkal emelkedett az éves átlag középhőmérséklet (Bartholy et al., 2014) és a csapadék mennyisége is csökkent (Bartholy & Pongrácz, 2005). Hazánkban is bizonyítást nyert, hogy nagy számban fordulnak elő környezeti szélsőségek, mint például extrém árvizek, aszályok vagy éppen hóhullámok (Hufnagel & Sipkay, 2012). A múltban bekövetkezett változások hatással voltak a síkvidéki vízfolyások vízrendszereire, így vízforgalmuk megváltozása miatt állandó vízfolyásokból kiszáradó vízfolyásokká alakultak, ezért a Kárpát-medencében nagyon nehéz különbséget tenni a természetes módon

előforduló kiszáradó vízfolyások és az állandóból kiszáradóvá váló vízterek között. A kiszáradó vízfolyások jelenléte, hasonlóan a mediterrán régiókhoz, egyre gyakoribb lehet hazánkban (B-Béres et al., 2019). A Magyarországon megtalálható vízfolyások többsége kis vízgyűjtővel rendelkezik (Boda et al., 2023), amely általában kis vízhozammal társul. A Vízgyűjtő Gazdálkodás Terv 3. 886 víztestet tartalmaz, amelyből 281 vízfolyás érintett a kiszáradás valamely formájával.

A vízfolyás megszűnése olyan extrém körülmény, ami az egyik legnagyobb környezeti nyomás, amellyel a vízi közösségeknek szembe kell nézniük és alkalmazkodniuk kell hozzá. A vízfolyás időszakossága meghatározza az élőlényközösségek fajösszetételének változását, befolyásolva mind a lokális fajgazdagságot, mind a regionális fajkicszerélődést (Sabater et al., 2016). A kiszáradó vízterek hidrológiai fázisainak (áramló, nem áramló „pool” és száraz) folyamatos és ciklikus váltakozásai, amelyek fizikai és kémiai változásai miatt eltérő élőlénycsoportok különböző ökológiai igényekkel rendelkező fajok megjelenése vagy eltűnése, közösségösszetételt érintő változásokhoz vezetnek (Boulton, 2003). Sok esetben figyelmen kívül hagyják a kiszáradó vizek természeti értékét, pedig a jövőbeni vízhiány milliók problémája lesz Európa mediterrán és félsivatagos régióiban (Messenger et al., 2021).

## **2.2. A kiszáradás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekre**

A vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen csoportjai számára is az állandó vízborítás és a minél jobb minőségű élőhely a fő mozgatórugója az optimális közösség kialakulásának. Az állandó vízfolyásokban az egyenletes és folyamatosan fennálló áramlást előnyben részesítő fajok

találhatóak meg, míg a kiszáradó vízfolyások esetében a váltakozó fázisok miatt összeségében megtalálhatóak az áramlást kedvelő taxonokon kívül a pangó, vagy akár a száraz fázist előnyben részesítő fajok is (Stubbington et al., 2017a). A hidrológiai fázisok váltakozása alacsonyabb fajgazdagságot eredményezhet a kiszáradó vízfolyásokban az állandó vízfolyásokhoz képest (Boulton & Lake, 2008; Lake, 2011; Soria et al., 2017) és ez a taxonómiai diverzitásbeli különbség független lehet a regionális, évszakossági, térbeli és víztértípusbeli különbségektől (Soria et al., 2017; Carey et al., 2023). Az úgynevezett „time-sharing” közösségek miatt viszont a kiszáradó vizek nagyobb szezonális eltéréseket is mutathatnak a taxonómiai összetétel, a gyakoriság és a biológiai jellemzők tekintetében (Bêche et al., 2006; Bogan & Lytle, 2007). Tehát az ingadozó áramlási körülmények révén létrejött változatos niche-ek (ökológiai fülkék) miatt a béta-diverzitás gyakran megnövekedhet a kiszáradó vízterekben, mivel a fajok összetétele erőteljesebben változik az egyes élőhelyek között, mint az áramló vizekben (Sánchez-Montoya et al., 2018). Ez gyakran vezethet a béta diverzitás növekedéséhez a kiszáradó vízterekben (Bêche et al., 2006; Bogan & Lytle, 2007) még akkor is, ha a kiszáradás erős környezeti szűrőként működik (McGill et al., 2006; Díaz et al., 2007).

### **2.3. Az vízi makroszkopikus gerinctelenek funkcionális jellemzői**

A funkcionális jellegek, „trait”-ek olyan morfológiai, élettani vagy fenológiai tulajdonságokat jelentenek, amelyek jól mérhetők az egyedek szintjén (Violle et al., 2007). A vízi makroszkopikus gerinctelenek esetében ilyen például a légzés típusa, a diszperziós stratégiák vagy a rezisztencia típusa. Más élőlénycsoportokhoz hasonlóan a gerincteleneknél is megkülönböztethetünk jelleg alatti szinteket, vagyis jellegállapotokat

(trait-state), amelyek a jellegek különböző módozatait (méret tartományok vagy a különböző táplálkozási típusok: ragadozó, passzív szűrő stb.) tartalmazza. A vízi makroszkopikus gerinctelenek esetében adott jellegállapotok nem csak önállóan, hanem kapcsoltnak is megjelenhetnek, vagyis egy élőlény több jellegállapothoz is sorolható, amit az értékelési folyamatban is figyelembe kell venni. Ilyen például a fent említett jellegek kapcsolt jellegállapotai vízi csigák esetében, mint például a bőrlégzés, vízben a passzív mozgás és a diapauza. Az első ilyen makroszkopikus vízi gerincteleneket leíró és vizsgáló munkák közé sorolható Cummins (1974) munkája, ami a fajok táplálkozási csoportjainak eloszlását vizsgálta vízfolyásokban, valamint a folyamatosan frissülő taxonokra lebontott fajszintű jellegeket és jellegértékeket tartalmazó Fauna Aquatica Austriaca összefoglaló munka (Moog & Hartmann 2017). A funkcionális adatok korai leírásai miatt kialakításra kerülhetett a freshwaterecology.info (FWE) adatbázis, amely olyan jelleg adatokat tömörítő gyűjtemény, amely tartalmazza az élőlényekre vonatkozó jellegeket (Tachet et al., 2010) vagy a specifikus, (DISPERSE – Sarremejane et al., 2020) diszperziós képességeket tömörítő adatbázist. Az FWE nagy lefedettséggel tartalmazza az európai fajokat, nemzetségeket és a vízi makroszkopikus gerinctelenek funkcionális vizsgálataikhoz legáltalánosabban használt jellegeket is, mint például a táplálkozási csoportok, a mozgáshoz kötődő és a testméret jellegeket.

A jellegek alkalmazása számos előnnyel rendelkezik, gyakorlatiasabb és pontosabb információk válnak elérhetővé a jellegek vizsgálataik során, a funkcionális közösség szempontjából ezek a jellegállapotok jelentik az élőlények sikerességének, túlélésének kulcsát (Laureto et al., 2015). A földrajzi elhelyezkedések különbségeiből adódó regionális fajkészlet és

abundancia eltérések miatt a legáltalánosabb következtetéseket a vízfolyás időszakosságáról és annak makroszkopikus gerinctelen közösségeire gyakorolt hatásáról csak az élőlények funkcionális szempontú elemzése alapján lehet levonni (Mouchet et al., 2010; Schmera et al., 2023). Különböző túlélési stratégia, a reziliencia és a rezisztencia alapján tovább csoportosíthatóak ezek a jellegek, amelyek elősegítik és meghatározzák a kiszáradás túlélésének képességét és annak módját. Az olyan jellegállapotokkal rendelkező taxonok – mint a vastagabb, erősebb kültakaró vagy a diapauza – előnyt jelentenek a kiszáradó vízfolyásokban és hozzájárulnak a közösség fennmaradásához (Crabot et al., 2021), mivel ezek a jellegek rezisztensnek tekinthetők a kiszáradással szemben. A rezilienciához köthető túlélési stratégiával kapcsolatos jellegállapotok, mint például a gyors fejlődési időtartam vagy a nagyfokú diszperziós képesség, a víz visszatérése után olyan előnyös jellegállapotokat jelölnek, amelyek az újbóli benépesülést és a populációk helyreállítását segítik (Sarremejane et al., 2021).

A makroszkopikus gerinctelenek jellegeinek esetében megkülönböztethetünk más, a növényökológiából származtatható felosztást is (Schmera et al., 2015), ez alapján vannak a külső hatásokra nem reagáló, stabil jellegcsoportok (stable), amelyek az ökológiai preferenciákat – adott élőhely jellemző tartományainak előnyben részesítése – foglalják magukba, mint például a vízáramlási preferencia. Illetve, vannak a válasz jellegcsoportok (response), amelyek az élőhelyi környezet túlélését és annak lehetőségét határozzák meg (Violle et al., 2007), ezek az úgynevezett biológiai jellegek (szárnyméret, légzés típusa). A biológiai jellegcsoport magába foglalja az összes, nem ökológiai preferenciát jelölő jellegeket. Viszont ez a felosztás tovább finomítható

adott szempontok szerint, mint a DISPERSE jellegadatbázis morfológiai, viselkedési, élettörténeti felosztása és Usseglio-Polatera et al. (2000) munkája, amely kutatásában felosztotta a biológiai jellegcsoportot specifikusabb élettani, szaporodás és élelemszerzéssel kapcsolatos viselkedési, életciklus és élettörténeti csoportokra. Úgy tűnik azonban, hogy az élettörténeti jellegcsoportok önmagukban rossz jelzői a fajok kiszáradásra adott válaszában (Carey et al., 2021), mivel kevesebb ismeretünk van arról, hogy az ökológiai, a diszperziós és a biológiai jellegcsoportok – beleértve a hozzájuk tartozó jellegeket és jellegállapotokat – hogyan reagálnak a kiszáradásra (Strachan et al., 2015). Egyre nagyobb szükség van arra, hogy megértsük a vízi makroszkopikus gerinctelenek funkcionális közösségeinek folyamatait, vagyis a jellegek és a jellegcsoportok működését, a kiszáradó vízfolyásokban (Kelso & Entrekin, 2018).

#### **2.4. A közösségeket formáló erők**

Az élőlények megjelenését egy élőhelyen térben és időben befolyásolja azok taxonómiai és biogeográfiai helyzete (MacArthur & Wilson, 1967). Egy adott élőhely közösségét olyan fajok alkotják, amelyek természetes úton vagy passzív módon kerülnek be az adott területre és képesek túlélni az ottani környezeti feltételeket (Brandon, 1990). Ezen folyamatok megértése a közösségi ökológia központi kérdése, azaz milyen folyamatok határozzák meg az adott területen megtalálható közösségeket, valamint hogyan befolyásolják az élőhelyeket érő környezeti hatások a közösségeket (Keddy, 1992). Egy adott terület közösségi összetételét abiotikus és biotikus tényezők irányítják, melyek külön-külön is szűrőként hatnak a közösségre (Weiher & Keddy, 2001; Leibold & McPeck, 2006). A

közösségformáló erők (Community Assembly Rules) elmélete szerint a fajösszetétel olyan meghatározott folyamatok eredménye, mint például a diszperziós képesség hiánya vagy a biotikus kölcsönhatásokhoz és a környezethez való alkalmazkodóképesség (Weiher et al., 2011). Édesvízi környezetben és különösen a vízi makroszkopikus gerinctelenek esetében, a földrajzi korlátok hiánya, a kis térbeli skála és a fajok viszonylag magas terjedési képessége a diszperziótól függő folyamatokat háttérbe szorítja (Schmera et al., 2018; Cunillera-Montcusí et al., 2020).

Két különböző és nem véletlenszerű folyamat hat a fajokra, az egyik a környezeti szűrő, ami meghatározza, hogy a regionális fajkészletből mely fajok tudnak bekerülni vagy túlélni és ezután szaporodással fenntartani populációjukat (Menge & Olson, 1990; Ricklefs & Schluter, 1993; Giller et al., 1994; Poff, 1997). Vagyis ebben az esetben egy faj jelenléte a helyi fajkészletben akkor lehetséges, ha a faj jellegei összhangban vannak az élőhelyi szűrőként ható tényezőkkel (Poff, 1997). Azok a fajok, amelyek nem a megfelelő jellegekkel vagy jelleg-kombinációikkal rendelkeznek, azok kiszűródnék az élőhelyük jellemzői miatt (Poff, 1997; Götzenberger et al., 2012). Tehát egy közösséget olyan fajok alkothatnak adott környezetben, amelyek sikeresek vagy specifikus jellegkombinációkkal rendelkeznek. A környezeti szűrés jelleg összetartást (konvergenciát) okoz, ahol a fajok funkcionálisan egymáshoz hasonló (functional similarity) közösségeket alkotnak a feltételezett, véletlenszerű közösséghez képest (Grime, 2006; Laliberté et al., 2013).

A másik folyamat a biotikus kölcsönhatásokhoz való alkalmazkodás képessége (Karr, 1991; Mackay, 1992; Sweeney, 1993; Townsend et al., 1997). A „limiting similarity”, amelyet korlátozó hasonlóságként is ismerünk (MacArthur & Levins, 1967) kimondja, hogy versengés

figyelhető meg olyan fajok között, amelyek azonos niche-t töltenek be. Ezek között a fajok között az erőforrásokért folytatott verseny alakul ki, ami jelleg eltérést (divergenciát) eredményez, a stabil együttélés érdekében, a közösség tagjai között. A fajok divergens jelleg eloszlása azt jelenti, hogy a fajok jellegeit tekintve különbözőbbé válnak, mint ahogyan azt a fajkészlet véletlenszerű kiválasztása esetén várhatnánk (MacArthur & Levins, 1967; Meszéna et al., 2006).

Ez a két nem véletlenszerű folyamat különbözőképpen alakítja a funkcionális jellegállapotok előfordulását a közösségeken belül, így lehetőséget biztosít a környezeti gradiensek mentén történő közösségformáló erők elméletének tesztelésére (Cornwell & Ackerly, 2009; Götzenberger et al., 2012; Botta-Dukát & Czúcz, 2016). Korábbi vizsgálatokból tudhatjuk, hogy nagyobb környezeti stressz esetén a közösségformáló erők közül a környezeti szűrés lesz a meghatározóbb erő, míg a korlátozó hasonlóság akkor válik hangsúlyosabbá, amikor a körülmények kedvezőbbek (Ács et al., 2019).

## **2.5. A közösségek funkcionális összetételének mérési lehetőségei és eredményeik kiszáradó vízterekben**

A jellegekre ható közösséget formáló erőkon túl lehetőségünk van a jellegállapotok jelenlét-hiányát vagy éppen mennyiségi viszonyait is mérni, így például az élőlényközösség funkcionális diverzitását (Rao, 1982; Bady et al., 2005; Botta-Dukát, 2005; Mason et al., 2005). A közösségben megjelenő jellegek mennyiségi és minőségi összetétele fontos információ (Elton, 1927; Raunkiaer, 1934), ennek ellenére a funkcionális diverzitási mérőszámok elméleti kidolgozása csak nemrég történt meg (Laliberté & Legendre, 2010; Laureto et al., 2015; Mason et al., 2005). A

vízi makroszkopikus gerinctelenek esetén a funkcionális diverzitás egy közösség két random élőlényének funkcionális távolságával határozható meg (Schmera et al., 2017). A leggyakrabban használt funkcionális diverzitás mérőszám a vízi makroszkopikus gerinctelenek esetében a Rao kvadratikus entrópiája (RaoQ) (Schmera et al., 2017), ezen felül még gyakori a funkcionális gazdagság (FRic), a funkcionális egyenletesség (FEve), a funkcionális divergencia (FDiv) és a funkcionális diszperzió (FDis) is.

A vízfolyások időszakossága befolyásolja a vízi közösségek funkcionális diverzitását, szelekciós nyomást gyakorol az ellenállósággal (rezisztens) és a rugalmassággal (reziliens) kapcsolatos jellegállapotokra (Bozóki et al., 2024). A korábbi kutatások egymásnak ellentmondó eredményeket találtak kiszáradó és állandó vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelenek funkcionális diverzitási eredményeiben, amelynek oka a biogeográfiai elhelyezkedés, a térbeli lépték és a kiszáradás hossza, valamint gyakorisága (Bêche et al., 2006; Bogan & Lytle, 2007). Az évet és annak minden évszakát figyelembe véve a funkcionális diverzitás nagyobb lehet a kiszáradó vízterekben, mint az állandó vizekben, amit a különböző hidrológiai fázisokhoz kötődő taxonok eltérő funkcionális jellegei okozhatnak (Bonada et al., 2007). A magasabb funkcionális diverzitás a szezonális és a ciklikus hidrológiai fázisok kimutatható különbségeiből eredeztethető (Bêche et al., 2006). Bár Schriever et al. (2015) kiemelték, hogy a funkcionális gazdagság és a funkcionális egyenletesség alacsonyabb a kiszáradó vizekben. Ennek ellenére, kis térbeli léptékben, különböző éghajlatokon nem figyeltek meg különbségeket a funkcionális diverzitásban, a gazdagságban és a

redundanciában a különböző hidrológiai rendszerek között (Leigh et al., 2016).

Míg számos tanulmány vizsgálta a makroszkopikus gerinctelenek funkcionális diverzitását domb- és hegyvidéki kiszáradó vízfolyásokban (Bêche et al., 2006; Bogan & Lytle, 2007; Schriever et al., 2015; Leigh et al., 2016), az alföldi kiszáradó vízfolyásokra összpontosító kutatások feltűnően ritkák (Verdonschot et al., 2015). Ezek a változó topográfiai profilú vízfolyások élőhelyei eltérő, sőt látszólag egymásnak ellentmondó eredményeket is adhatnak, mint például a bentikus kovaalga összetételének tekintetében (Falasco et al., 2016; B-Béres et al., 2019). Az alföldi vízfolyások több szempontból is különböznek a domb- és hegyvidéki vízfolyásoktól: pl. sokkal kisebb az áramlási sebességük, általában mélyebb a vizük, többnyire kiegyenesedett a medrük, kisebb az élőhelyi diverzitásuk, nagyobb a növényzet borítása és a mederanyaguk többnyire finom szemcsés (Borics et al., 2016). Ezekben az alföldi vízfolyásokban az emberi hatások sokkal hangsúlyosabbak, mivel általában a vízfolyások sűrűn lakott területeken haladnak, jelentős vízkivétel is megfigyelhető a környező mezőgazdasági területek öntözéséhez kapcsolódóan. Bár a vízgyűjtő felső, dombvidéki részein a kiszáradás gyakoribb jelenség lehet, a síkvidéki régiók vízi élőlényközösségeit is érinti a vízfolyások időszakossága. A vízi makroszkopikus gerinctelen közösségek részletes funkcionális válaszainak vizsgálata – az emberi szempontból kiemelt jelentőségű – kiszáradó síkvidéki vízfolyások esetében segíthet olyan stratégiák kidolgozásában, amelyek támogatják a vízpolitikát és a kiszáradó vízfolyások biológiai értékélését.

## **2.6. Az élőhelyek minősége és mérésének kidolgozása**

A vízfolyásokat a globális felmelegedésen túl az emberi tevékenységek hatásai is veszélyeztetik, ezek a hatások pedig közvetlenül vagy közvetve módosítják a víz minőségét és mennyiségét (Allan, 2004; Dudgeon et al., 2006; Reid et al., 2019). A vízmennyiség kiemelet fontossága mellett annak minősége is lényeges, mivel a víz megléte nem elegendő az optimális életfeltételek biztosításához a közösségek számára. Emellett, az emberi beavatkozások, mint például a mezőgazdasági földhasználat (Wang et al., 1997), a szennyvizekkel kapcsolatos terhelések és a hidromorfológiai jellemzők módosítása (Cooper, 1993; Beisel et al., 2000) közvetetten, az élőhely minőségén keresztül, vagy közvetlen hatással rendelkeznek a közösség összetételére. Az élőhely minősége jelentős hatással van a makroszkopikus vízi gerinctelenek összetételére és fajgazdagságára (Heatherly et al., 2007). A magasabb minőségű élőhelyek minimális emberi terheléssel és alacsonyabb tápanyag-koncentrációval jellemezhetők. Ezek az élőhelyek nagyobb fajgazdagságot és biológiai sokféleséget tartanak fenn a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekben, valamint nagyobb számú érzékeny faj található meg bennük (Heatherly et al., 2007). A vízminőség romlásával az érzékenyebb taxonok száma csökken (Barbour et al., 1992; Stewart et al., 2001; Wilkins et al., 2015). A vízminőség romlása, vagy a vízmennyiség hiánya külön-külön is változásokat hozhat létre a vízi közösségekben, de együttes hatásuk lehet szinergikus, halmozódó is. A hazánkban megtalálható vízfolyások is érintettek ezekkel a terhelésekkel, a kiszáradás és az élőhely romlása külön-külön is megállapítható, de általános az együttes megjelenésük is (Lukács et al., 2021). A síkvidéki kiszáradó vízterek főként mezőgazdasági területeken haladnak keresztül, hiszen a régióban ez a legfőbb gazdasági tevékenység

(Carpenter et al., 1998; Moss, 2007). Összeségében ezeknek a vízfolyásoknak a különböző ökológiai állapotai és a kiszáradással való érintettségük jó lehetőséget ad arra, hogy tanulmányozzuk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekre gyakorolt környezeti tényezők együttes hatásait.

A Víz Keretirányelv (VKI) célja a felszíni vizek minőségének és ökológiai állapotának javítása és védelme. A VKI követelményeinek megfelelően a vízterek ökológiai értékeléséhez biológiai indexek kidolgozása szükséges. A biológiai indexek az élőlényközösségeket érő hatások, valamint a közösségek szerkezeti és funkcionális válaszaiból korábban feltárt és felhalmozott ökológiai ismereteken alapulnak (Hering et al., 2006; Birk et al., 2012). Ezek az indexek multimetrikusak, azaz figyelembe veszik a közösségek diverzitási, abundancia és funkcionális viszonyait is, ezért a legtöbb országban már évek óta használják a vízgyűjtő-gazdálkodási tervekben, a biológia állapot értékeléséhez (Boda et al., 2023). Az időszakos vagy kiszáradó víztértípusok a mérsékelt övben nem szerepelnek az európai víztértípus-osztályozásban, ezeket a széles körben használt indexeket főként az állandó vízterekre fejlesztették ki.

A kiszáradó vízterek szélsőséges vízjárási viszonyai miatt a kiszáradó vizekre specializált vízpolitikai intézkedések kidolgozása nélkülözhetetlen feladat, újragondolt jogszabályokkal, intézkedésekkel és kezelési tervekkel. (Solheim et al., 2019; Tramblay et al., 2020). A kezdeti és az egyik legfontosabb lépés egy átfogó víztér tipológia felállítása (Datry et al., 2014b; Stubbington et al., 2017b). Ez magába foglalja a kiszáradással érintett vízterek osztályozását egyedi vízháztartási viszonyaik és időszakosságuk alapján. Ezt követően elengedhetetlen a változatos víztértípusok biológiai értékelése a makroszkopikus gerinctelenek

segítségével (Miliša et al., 2022). A biológiai validáláshoz az szükséges, hogy meghatározzuk a taxonok, a taxoncsoportok, a jellegek és a jellegcsoportok reagálását a kiszáradásra, valamint annak megállapítása, hogy mely szerkezeti vagy funkcionális mérőszámok és mutatók azok, amelyek a leghatékonyabbak a kiszáradásra adott válasz szerkezeti és funkcionális kimutatására.

### **3. Célkitűzés és hipotézisek**

#### **3.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése**

Vizsgálatunk elsődleges célja az volt, hogy meghatározzuk, vajon a környezeti szűrés vagy a korlátozó hasonlóság az elsődleges közösségformáló erő a síkvidéki makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekben. További célunk volt annak kimutatása, hogy melyik közösségformáló erő befolyásolja a közösségekben megtalálható jellegállapotok előfordulását, három különböző környezeti állapotban: (i) egy terhelésmentes (állandó környezet és jó ökológiai potenciál), (ii) két egy faktorral, vagyis egyszeresen terhelt (kiszáradás vagy rossz ökológiai potenciál) és (iii) egy több faktorú, vagyis többszörös terheléssel jellemezhető környezetben (kiszáradás és rossz ökológiai potenciál). Feltételeztük, hogy:

- (1) Univerzálisan „előnyös” jellegállapotokat lehet kimutatni, amelyek nem mutatnak különbségeket különböző terhelések esetén.
- (2) A közösség egészére az a közösségformáló erő hat, amelynek hatása több jellegállapot esetén is kimutatható. Többszörösen terhelt környezetben a környezeti szűrés lesz az elsődleges közösségformáló erő, míg terhelésmentes, vagy egyszeresen

terhelt környezeti feltételek mellett a korlátozó hasonlóság válik uralkodóvá.

- (3) Vannak specifikusan az adott környezeti feltételekre jellemző jellegállapotok.

### **3.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése**

A kutatás célja az volt, hogy felmérjük, hogyan segítik a különböző jellegcsoportok a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeket a kiszáradás túlélésében. Számos, egymástól eltérő funkcionális mérőszám alkalmazásával több szempontból jellemeztük a makroszkopikus vízi gerinctelen funkcionális közösségeket és értékeltük a kiszáradásra adott választ a jellegcsoport, a jelleg és a jellegállapot (a jellegek különböző módozatai) szintjén.

- (1) A kiszáradó alföldi vízfolyásokban a funkcionális diverzitás (bármely mérőszámmal mérve) alacsonyabb vagy egyenlő lesz az állandó vízfolyásokhoz képest, a teljes közösséget tekintve.
- (2) A válasz jellegcsoportban (ökológiai) nagyobb különbségek lesznek a kiszáradó és az állandó vízfolyások között, ami minden mérőszámban kifejezhető, mint a stabil jellegcsoportban (biológiai, diszperziós, élettörténeti).
- (3) Jellegállapotok meghatározása, amelyek a kiszáradó és az állandó vízfolyások közötti funkcionális különbségeit okozzák a jelleg és a jellegcsoport szintjén.

## **4. Anyag és módszer**

### **4.1. Mintavételi terület, mintavétel és mintafeldolgozás**

A mintavételi terület (1. ábra) Magyarország keleti részén, az Alföldön található (Horváth et al., 2012). Az éghajlat 10,5 °C-os éves átlaghőmérséklettel jellemezhető, az éves csapadékmennyiség körülbelül

550 mm, és évente kb. 2050 a napsütéses órák száma (OMSZ, 2022). A vizsgált vízfolyások kisméretű síkvidéki vízterek, amelyek az R-05 kategóriába tartoznak (Solheim et al., 2019), a vizsgálatokba bevont vízfolyások nevét és koordinátáit a Függelék 1. tartalmazza. Vízyűjtőterületeik 100 km<sup>2</sup> alattiak, amelyekre a meszes geológia, valamint 200 m alatti tengerszint feletti magasság jellemző. A kisméretű alföldi vízfolyások jellemzően egyenes, kis lejtésű vízfolyások (Solheim et al., 2019). Jellemző a makrofita állomány nagy borítottsága, valamint a mederben található növényi törmelékből származó finom (FPOM) és durva szemcsés szerves anyag (CPOM) jelentős mennyisége (Borics et al., 2016). A VKI által bevezetett előírások alapján kialakított magyarországi víztipológia szerint a vizsgált vízfolyások ugyanabba a 6S-6M víztértípusba tartoznak és azonos regionális fajkészleten osztoznak (Boda et al., 2023). A vizsgált vízfolyások kiszáradó és állandó víztér típusba sorolhatók, ahol a kiszáradó (**kisz**) típus váltakozó vízszinttel és vízborítással jellemezhető és különböző vízfázisokkal rendelkezik: (i) vízzel borított áramló; (ii) áramlás nélküli- pool és (iii) száraz fázisok. A stabil hidrológiai rendszerrel, folyamatos áramlással jellemezhető vízfolyások az állandó (**áll**) típusba sorolhatók.

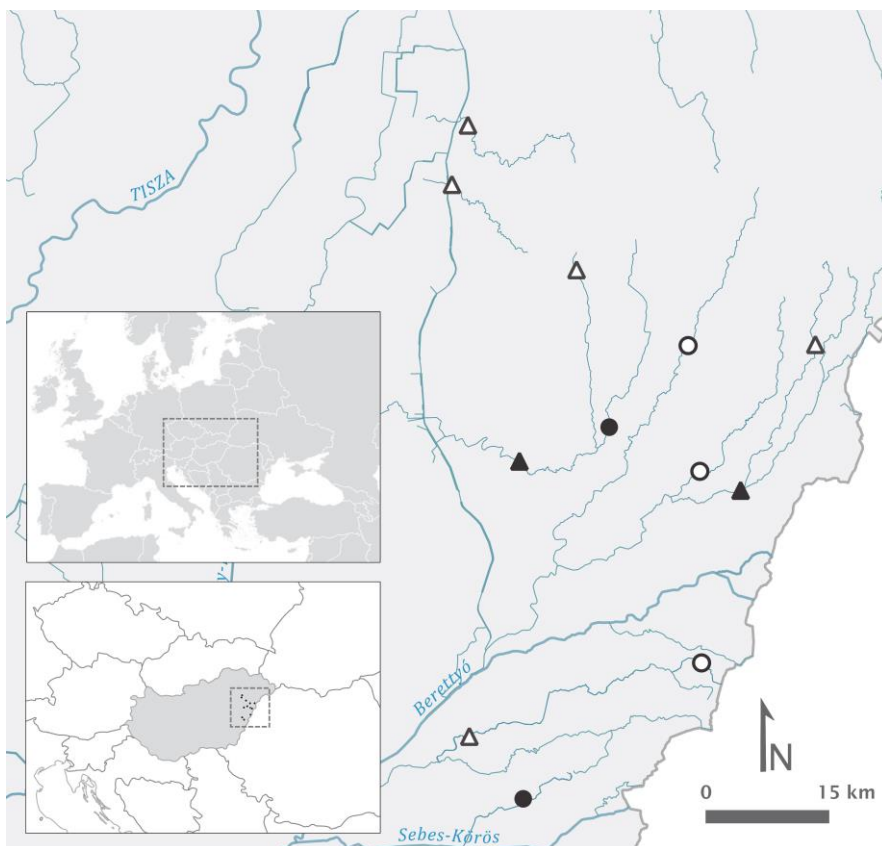
A mintavételek a VGT3 mintavételi protokollt követték, amely alapján egy mintavételi esemény esetében az összes élőhely (habitat) mintázásra került (Boda et al., 2023). A mintavételek szabványosított „kick and sweep” technikával, 1 mm-es szembőségű, 25 × 25 cm-es kerettel ellátott kézi hálóval történtek. Minden mintavételi helyről és időpontról öt részmintát adta az összes élőhelytípusból gyűjtött kompozit mintát. Az egyes mintaegységek területe 0,25 × 0,25 méter, ami 5 mintavételi egységre vetítve 0.3125 négyzetméteres összesített mintavételi területet

eredményezett. A makroszkopikus gerinctelen közösségek elemzéséhez az abundancia adatokat négyzetméterenkénti egyedszámmra standardizáltuk. A mintákat 70%-os etanolban tartósítottuk a laboratóriumi válogatásig és az azonosításig. Tanulmányunk tizenegy vízi makroszkopikus gerinctelen főcsoport vizsgálatára terjedt ki: csigák (Gastropoda), kagylók (Bivalvia), piócák (Hirudinea), rákok (Crustacea), kérészek (Ephemeroptera), álkérészek (Plecoptera), szitakötők (Odonata), tegzesek (Trichoptera), poloskák (Heteroptera), bogarak (Coleoptera) és kétszárnyúak (Diptera). A legalacsonyabb rendszertani szintig történő azonosítás az alább felsorolt irodalmak alapján történt: Lillehammer, 1988; Savage, 1989; Haybach, 1999; Csabai, 2000; Bauernfeind et al., 2001; Eggers & Martens, 2001; Andrikovics & Murányi, 2002; Csabai et al., 2002; Kontschán et al., 2002; Krno, 2004; Zwick, 2004; Eiseler, 2005; Waringer & Graf, 2011; Bauernfeind & Soldán, 2012; Dobson, 2012; Ambrus, 2018. A meghatározott makroszkopikus vízi gerincteleneket 70%-os etanolban tartósítottuk.

## **4.2. Mintavételi elrendezés**

### *4.2.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése*

A vizsgálat 12 vízfolyás biotikai adatait tartalmazta, az elemzésben szereplő vízfolyásokat hidrológiai rendszerük és ökológiai potenciáljuk alapján kategorizáltunk (1. ábra).



1. ábra. A kutatásban szereplő vízfolyások mintavételi helyei. Kategóriák: ● - állandó jó, ▲ - állandó rossz, ○ - kiszáradó jó, △ - kiszáradó rossz.

A kiszáradó, időszakos vízterek száma 8 volt, ezen túlmenően még 4 állandó vízfolyás tartozott a mintavételi elrendezésbe. A Környezetvédelmi Felügyelőség monitoring rendszerének (Várbíró et al., 2015) adatai alapján a vízfolyásokat ökológiai potenciáljuk alapján is kategorizáltuk. Ennek eredményeként 7 vízfolyást rossz ökológiai potenciállal rendelkezőnek, míg 5 vízfolyást jó ökológiai potenciállal rendelkezőnek soroltunk be. E módszer alapján összesen négy kategóriát sikerült kialakítani a vizsgálatunkhoz (1. táblázat): állandó jó (*áll\_jó*), kiszáradó jó (*kisz\_jó*), állandó rossz (*áll\_rossz*), kiszáradó rossz (*kisz\_rossz*), a kategóriák a dolgozat további részeiben a rövid névvel szerepelnek. Továbbá a

kategóriák közül az *áll\_jó* kategória referenciaként, kontrollként szolgált az elemzések során.

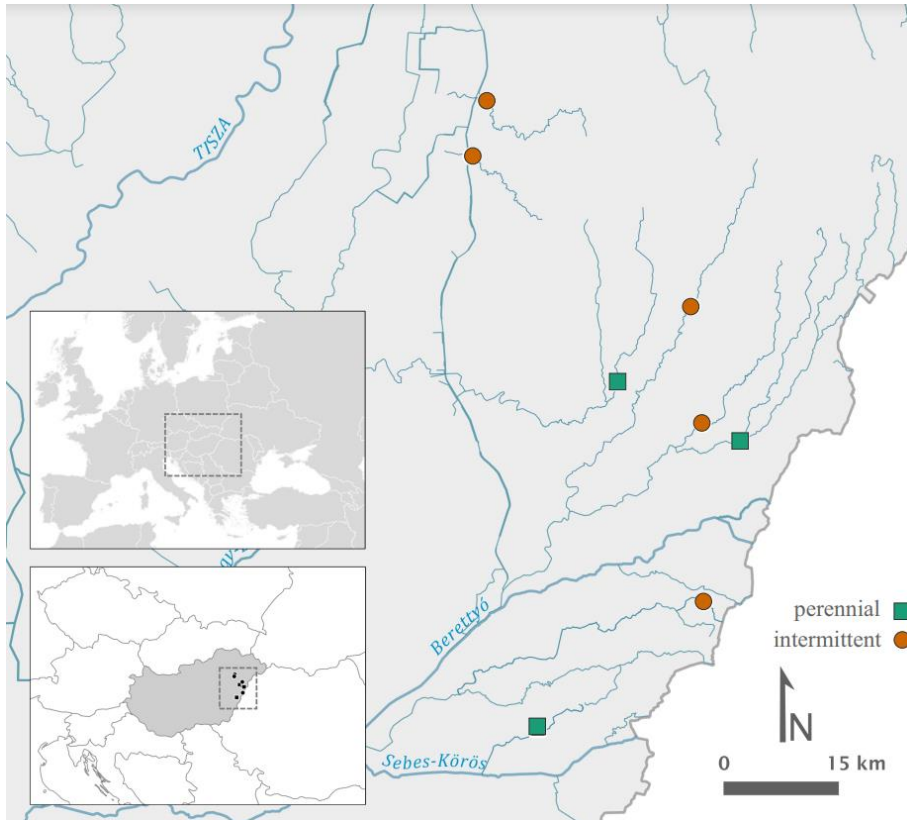
A mintavételeket 2020 és 2022 között havi és kéthavi rendszerességgel végeztük, ami összesen 80 mintavételi alkalmat eredményezett. Ha a meder a mintavétel időpontjában száraz volt, nem került mintavételezésre, amennyiben a vízfolyás medre vízzel borított volt, a mintavételre sor került. A használt mintavételi elrendezés eredményeként összesen 12 vízfolyás 74 makroszkopikus gerinctelen mennyiségi mintavételi esemény adatával dolgoztunk, melyek kategóriánkénti minta eloszlásai az 1. táblázatban találhatóak.

1. táblázat. A vizsgálatban használt kategóriák rövidítései, vízjárás típusai, ökológiai potenciálja, terhelés mértéke és a kategóriában használt mintavételi események száma.

<b>Kategória rövidítése</b>	<b>Vízjárás típusa</b>	<b>Ökológiai potenciál</b>	<b>Terhelés mértéke</b>	<b>Mintavételi események száma</b>
áll_jó	állandó	jó	terhelésmentes	20
kisz_jó	kiszáradó	jó	egyszeres	18
áll_rossz	állandó	rossz	egyszeres	20
kisz_rossz	kiszáradó	rossz	többszörös	16

#### 4.2.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése

A mintavételi elrendezés ebben a vizsgálatban 8 vízfolyás biotikai adatait foglalta magába, amelyek vízjárási tulajdonságaik alapján két csoportba sorolhatók: 3 állandó és 5 kiszáradó vízfolyás (Várbíró et al., 2015) (2. ábra).



2. ábra. A mintavételi terület térképe, ahol a kategóriák: ● (barna) - kiszáradó, ■ (zöld)-  
 állandó.

A mintavételek 2020-ban történtek havi rendszerességgel, márciustól-decemberig. A makroszkopikus vízi gerinctelenek mintavételére a víztér hidrológiai fázisától függően került sor, a száraz fázis esetében nem történt mintavétel. Összesen 55 makroszkopikus vízi gerinctelen mennyiségi mintavételi esemény biotikai adatának bevonásával vizsgáltuk a vízfolyásokat. 30 az állandó típusból és 25 mintavételi esemény a kiszáradó vízfolyásokból származott (2. táblázat).

2. táblázat. A vízzel borított fázisok előfordulása a vizsgált vízfolyásokban.

	III.	IV.	V.	VI.	VII.	VIII.	IX.	X.	XI.	XII.
Állandó vízterek	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓
Kiszáradó vízterek	✓	✓			✓				✓	✓
		✓			✓					
	✓	✓	✓	✓	✓	✓				
		✓	✓		✓					
	✓	✓	✓	✓	✓	✓	✓		✓	✓

### 4.3. Funkcionális adatok

#### 4.3.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése

A részletes fajszintű jelleg (trait) adatbázisok hiánya és az ebből következő hiányos adatsorok elkerülése miatt nemzetség szintű taxonlistákkal dolgoztunk. A funkcionális adatokhoz a DISPERSE adatbázist (Sarremejane et al., 2020) használtuk, amely az európai nemzetségek jellegeire vonatkozóan az egyik legjobban feltöltött adatbázis. Azokban az esetekben, ahol a nemzetség szintű azonosítás nem volt lehetséges (pl. a Diptera családok esetében), ott az adott rendszertani szinten belüli összes nemzetségre vonatkozó jellegállapotértékek átlagát számoltuk ki és használtuk jellegértékként. A DISPERSE adatbázisból a makroszkopikus vízi gerinctelenekre vonatkozóan rendelkezésre álló összes jelleg felhasználásra került. Az adattábla kiegészült a Tachet által meghatározott és a freshwaterecology.info adatbázisban megtalálható táplálkozási csoportokkal (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015) (3. táblázat).

Összeségében 74 mintavételi esemény adatait vizsgáltuk négy kategóriában (*áll\_jó*, *kisz\_jó*, *áll\_rossz*, *kisz\_rossz*) 10 jelleg felhasználásával, az elemzések elvégzéséhez a biotikai mátrix (mintavételi események × taxonok) az egyedek standardizált egyedszámával került feltöltésre és a jelleg mátrix (taxonok × jellegállapotok), amelyet az általunk használt 50 jellegállapot értékkel töltöttünk fel.

3. táblázat. A vizsgálatban használt makroszkopikus gerinctelen jellegek, illetve jellegállapotok és rövidítéseik.

Jelleg	Jellegállapot	Jellegállapot kód
Életciklus hossza	≤ 1 év	cd1
	> 1 év	cd2
Éves szaporodási ciklusok száma	< 1	cy1
	1	cy2
	> 1	cy3
Diszperziós stratégia	Vízben passzív	dis1
	Vízben aktív	dis2
	Levegőben passzív	dis3
	Levegőben aktív	dis4
Lesodródás lehetősége	Ritka	drift1
	Alkalmanként	drift2
	Gyakori	drift3
Élethosszig tartó termékenység/fekunditás (tojások száma nőstényenként)	< 100	egg1
	≥ 100 – 1000	egg2
	≥ 1000 – 3000	egg3
	≥ 3000	egg4
Táplálkozási csoportok	Aktív szűrők	aff
	Legelő/Gyűjtők	gat
	Kaparók	gra
	Aknázók	min
	Egyéb	oth
	Paraziták	par
	Passzív szűrők	pff
	Ragadozók	pre
	Aprítók	shr
	Xilofágok	xyl
Nőstény szárnyhossza (mm)	< 5	fw11
	≥ 5–10	fw12
	≥ 10–15	fw13
	≥ 15–20	fw14
	≥ 20–30	fw15

	≥ 30–40	fw16
	≥ 40–50	fw17
	≥ 50	fw18
Kifejlett élettartam	< 1 hét	life1
	≥ 1 hét– 1 hónap	life2
	≥ 1 hónap – 1 év	life3
	≥ 1 év	life4
Maximális testméret (cm)	< 0,25	s1
	≥ 0,25–0,5	s2
	≥ 0,5–1	s3
	≥ 1–2	s4
	≥ 2–4	s5
	≥ 4–8	s6
	≥ 8	s7
Szárnypár típus	Nincsenek szárnyak	wnb1
	1 pár + billér	wnb2
	1 pár + 1 pár apró hártvány szárny	wnb3
	1 pár + 1 pár szárnyfedő vagy félfedő	wnb4
	2 azonos méretű pár	wnb5

#### 4.3.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése

A vizsgálatban használt jellegadatokat két adatbázis, a DISPERSE (Sarremejane et al., 2020) és a fershwaterecology.info (FWE) (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015) kiszáradáshoz köthető jellegei adták. A taxonómiai adatainkat nemzetség szintre redukáltuk, a családszintű adathiányok enyhítése érdekében (pl. Chironomidae) a jellegértékeket a családon belüli nemzetségek átlagértékéből számítottuk ki. Egyes esetekben például a *Metreletus balcanicus*-nál (Ulmer, 1920), amelyről nemzetség szinten nem álltak rendelkezésre jellegállapot érték adatok, a vizsgált területen való abundanciája miatt a faji jellegértékeket használtuk fel. A vizsgálatban használt 118 jellegállapotra – a jelleg mátrixban (taxonok × jellegállapotok) – minden egyes nemzetség és jelleg esetében fuzzy kódolást használtunk, így 0 és 1 közötti értékre standardizáltuk a jellegértékeket (Chevene et al., 1994; Kefford et al., 2020). A standardizáláshoz a jellegértékek összegét használtuk (Schmera et al.,

2014), a hiányzó adatokat 0 értékekkel töltöttük fel. A vizsgálatban jellegcsoportokat hoztunk létre, amelyek kategorizálása az FWE adatbázisból származó biológiai és ökológiai jellegcsoportosítás alapján történt. Az FWE adatbázis biológiai jellegeit a DISPERSE adatbázis és Usseglio-Polatera et al. (2000) munkája alapján tovább osztályoztuk részletesebb jellegcsoportokba. Így elemzésünk során 4 jellegcsoporttal dolgoztunk: biológiai, ökológiai, diszperziós és élettörténeti (4. táblázat).

4. táblázat. A vizsgálatban használt jellegek listája és a hozzájuk rendelt jellegcsoport. A jellegek rövid kódjainak listája, valamint az adott jelleg adatbázisának típusa.

Jellegcsoportok		Jelleg	Jelleg kódja	Adatbázis
Ökológiai (válasz jellegek)	Ökológiai	Áramlási típus	cup	FWE
	Ökológiai	Vízáramlási sebesség preferencia (Tachet)	cuv	FWE
	Ökológiai	Vízfolyás zónája	szp	FWE
Biológiai	Biológiai	Táplálkozási csoport	fet	FWE
	Biológiai	Szaporodás (Tachet)	rep	FWE
	Biológiai	Légzés (Tachet)	res	FWE
Biológiai (stabil jellegek)	Diszperziós	Helyváltoztatás és aljzat kapcsolat (Tachet)	lsr	FWE
	Diszperziós	Diszperziós stratégia	dis	DISPERSE
	Diszperziós	Nőstények szárnyhossza (mm)	fwl	DISPERSE
	Diszperziós	Maximális testméret (cm)	s	DISPERSE
	Diszperziós	Lesodródás lehetősége	drift	DISPERSE
	Diszperziós	Szárny pár típus	wnb	DISPERSE
	Élettörténeti	Vízi életszakaszok (Tachet)	aqz	FWE
	Élettörténeti	Rezisztencia formák (Tachet)	ref	FWE
	Élettörténeti	Felnőtt egyedek élettartama	life	DISPERSE
	Élettörténeti	Életciklus hossza	cd	DISPERSE
Élettörténeti	Termékenység (tojások száma nőstényenként)	egg	DISPERSE	
Élettörténeti	Éves szaporodási ciklusok lehetséges száma	cy	DISPERSE	

## 4.4. Statisztikai elemzések

### 4.4.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése

A jellegek divergenciájának (korlátozó hasonlóság) és jelleg konvergenciájának (környezeti szűrés) vizsgálatához a Lhotsky et al. (2016) által javasolt null-modell módszert használtuk. Az eredmények értékeléséhez Rao kvadratikus entrópiáját (RaoQ) (Botta-Dukát, 2005) alkalmaztuk és null-modellként 9999 véletlenszerű mintát alkottunk meg a fajlistánkból, statisztikai eljárással. Az „effect size”, vagyis hatásméret (továbbiakban rövidítve ES érték) számítására probit-transzformált  $p$ -értékeket használtunk (Botta-Dukát & Czúcz, 2016). A különböző kategóriák ES értékeinek eloszlását lineáris diszkriminancia-analízissel (LDA), a MASS csomag segítségével végeztük el (Fisher, 1936; Venables & Ripley, 2002).

A jellegállapotokra ható közösségformáló erők meghatározásához  $t$ -próbákat végeztünk arra vonatkozóan, hogy az ES értékek különböznek-e a nullától, vagyis a véletlenszerű (random) közösségtől, ezt minden egyes kategóriában és minden egyes jellegállapotnál elvégeztük. A kategóriák ES értékeinek tartományai és mediánja jelölik meg az adott közösségformáló erőket: a pozitív ES értékek a korlátozó hasonlóságot – (továbbiakban rövidítés esetén LimSim vagy LS), míg a negatív értékek a környezeti szűrést-(továbbiakban rövidítés esetén EnvFil vagy EF) jelölik (Botta-Dukát & Czúcz, 2016; Götzenberger et al., 2016).

A korlátozó hasonlóság és a környezeti szűrés mellett egy harmadik típusú eredményt is bevezettünk, a "random"-ot (továbbiakban rövidítés esetén Rand vagy R), ahol az ES értékek nem különböznek szignifikánsan a nullától, tehát véletlen eloszlást követnek és nem voltak rendelhetőek egyetlen közösségformáló erőhöz sem. Ezután az egyes jellegállapotok

közösségformáló erejét külön kategóriákban határoztuk meg, így a jellegállapotok háromféle eredményt kaphattak: Rand, EnvFil és LimSim. A statisztikai elemzéseket az R-szoftver 4.0.5 verziójában végeztük (R Development Core Team, 2021). A négy kategória közötti különbség vizualizálására és összehasonlítására box-plotokat alkalmaztunk. Ez a grafikus ábrázolás láthatóvá tette az ES értékek eloszlásának különbségeit a csoportokon belül. A Kruskal-Wallis teszt kiszámításához és a box-plotok létrehozásához a "ggstatplot" csomagot (Patil, 2021) használtuk.

A különböző terhelési módok és mértékük hatásának értékeléséhez minden olyan jellegállapotot figyelembe vettünk, amely szignifikáns eltérést mutatott az *áll\_jó* kategóriától, az ES értékek közötti különbségeket Mann-Whitney U teszttel számoltuk ki. A terhelések hatásait pedig a következő módon határoztuk meg: az *áll\_jó* kategóriához rendelt formáló erőt használtuk alapadatnak, a többi kategóriában pedig, az alapadathoz viszonyított eltérések irányát „formáló erő eltolódás” vizsgáltuk. Így a jellegállapotok ES értékei az *áll\_jó*-hoz képest pozitív LimSim irányba vagy negatív EnvFil irányba tolódhattak el.

#### 4.4.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése

A statisztikai elemzések alapját a vizsgálatban 5 funkcionális diverzitási mérőszám adja: a funkcionális gazdagság (FRic), a funkcionális egyenletesség (FEve), a funkcionális divergencia (FDiv), a funkcionális szórás (FDis) és a Rao-féle kvadratikusan entrópia (RaoQ), amelyek fogalmai a következők (Botta-Dukát, 2005; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008; Laliberté & Legendre, 2010):

- Funkcionális gazdagság (FRic): a funkcionális közösség által elfoglalt niche tér mérete, a jellegek relatív gyakoriságai nélkül.

- Funkcionális egyenletesség (FEve): a funkcionális közösség jellegeinek gyakoriság-eloszlásának egyenletessége a niche térben.
- Funkcionális divergencia (FDiv): a funkcionális közösség jellegeinek a niche tér peremén lévő jellegeinek abundanciájával súlyozott értékei. Jelöli a leggyakoribb és az átlagosabb jellegértékek különbségének mértékét.
- Funkcionális diszperzió (FDis): a funkcionális közösség jellegeinek centroidtól való szétszóródása a niche térben, ami a jellegek relatív abundanciájával súlyozott.
- Rao kvadratikus entrópiája (RaoQ): a funkcionális közösség taxonjainak páronkénti különbségének mértéke, amely magába foglalja a taxonok relatív abundanciáját.

A mérőszámok kiszámítása az "FD" csomagban található dbFD függvény segítségével történt (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté et al., 2014). Az állandó és a kiszáradó vízfolyások különböző funkcionális diverzitási komponenseinek vizualizálására a 'ggstatsplot' csomagot (Patil, 2021) és annak box-plot ábrázolását használtuk, az adatok eloszlásának megfelelő statisztikai teszttel (Welch és Kruskal-Wallis teszt).

- Jellegek súlyozott átlaga (CWM): a funkcionális közösségben megtalálható taxonok jellegértékeinek átlaga, amely figyelembe veszi a taxonok relatív abundanciáját (Ricotta & Moretti, 2011).

Az értékek kiszámítása az "FD" csomag dbFD függvényével történt (Laliberté & Legendre, 2010; Laliberté et al., 2014), R program környezetben (R Development Core Team, 2021).

A CWM értékek szignifikáns összehasonlítására hasonlósági elemzést (ANOSIM) végeztünk a két víztípusban az egyes jellegcsoportok esetében. A két víztípus CWM értékein alapuló elkülönítését nem metrikus

többdimenziós skálázással (NMDS) is szemléltettük a "vegan" csomag segítségével (Oksanen et al., 2020), szintén R környezetben.

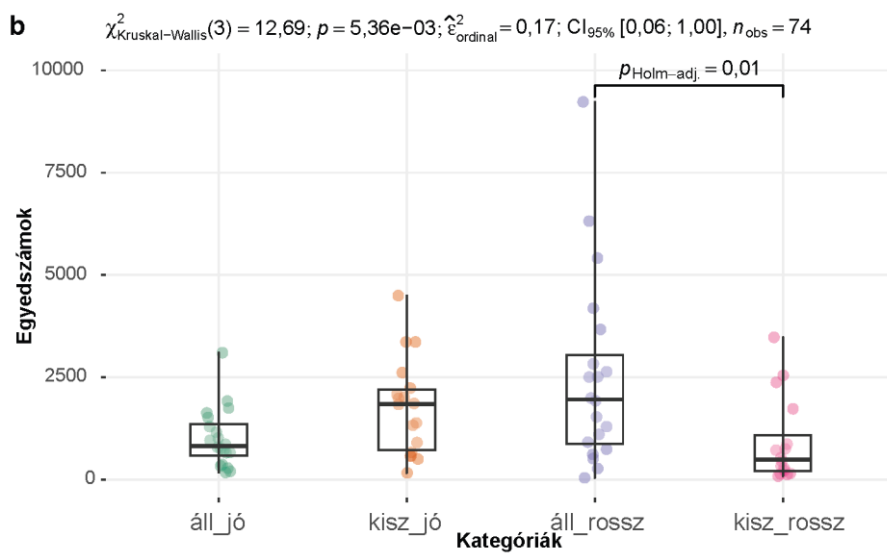
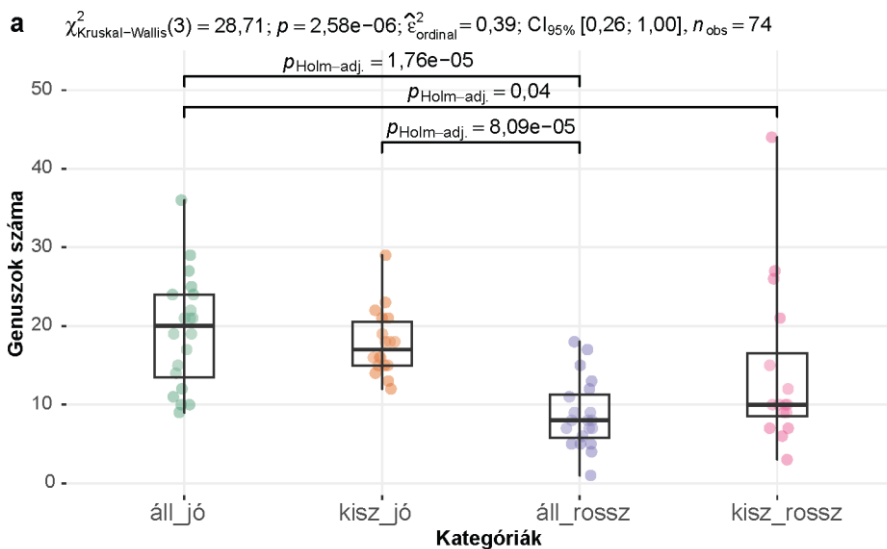
Az legirányadóbb jelleg vagy jellegállapotok megállapításához általánosított lineáris modellt (GLM) használtunk a típus (állandó vagy kiszáradó) és a jellegállapotok CWM értékekre gyakorolt hatásának kiszámításához. A jellegállapotok hatását és szignifikáns különbségeit Duncan-teszttel vizsgáltuk (Statsoft, 2008).

## **5. Eredmények**

### **5.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése**

#### *5.1.1. Taxonómiai eredmények*

A mintavételi időszak alatt összesen 135 nemzetséget mutattunk ki, a vizsgált vízfolyásokban kimutatott taxonok összesített listáját a Függelék 2. tartalmazza. A legmagasabb kumulatív nemzetségszám a kisz\_rossz kategóriában volt jelen, a legalacsonyabb pedig az áll\_rossz kategóriában. Az eredmények alapján szignifikáns különbségek ( $p < 0,001$ ) mutatkoztak a nemzetségek számában a következő kategóriák között: áll\_jó és áll\_rossz, áll\_jó és kisz\_rossz, valamint kisz\_jó és áll\_rossz (3. ábra).

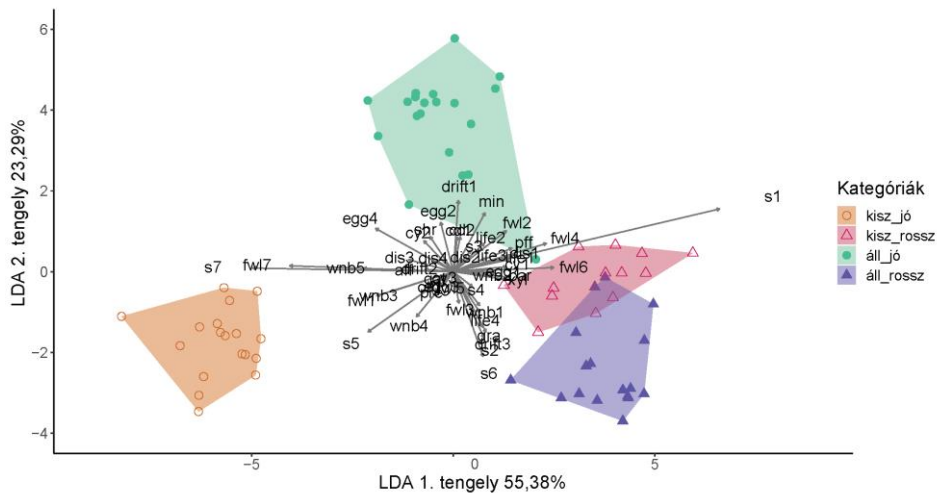


3. ábra. A különböző kategóriákba tartozó makroszkopikus gerinctelenek nemzetségszámának a) és egyedszámának b) box-plot diagramjai.

A mintavételi időszak alatt összesen 117 160 egyedet találtunk a területen. A legtöbb az áll\_rossz kategóriában volt jelen 50 255 egyeddel, míg a legkevesebb a kisz\_rossz kategóriában, ami 14 792 egyedet jelent. E két kategória között szignifikáns különbség ( $p < 0,01$ ) volt kimutatható az egyedszámokban (3. ábra).

### 5.1.2. Kategóriák közötti különbségek

Az LDA-elemzés első tengelye (4. ábra) az ES értékek alapján 55,38%-kal, míg a második tengely esetében 23,29%-kal magyarázta a variáciát. A két tengely együttes magyarázó ereje 78,67%. A jellegállapotok ES értékeinek eloszlása egyértelmű elkülönülést mutatott a kategóriák között.



4. ábra. Az LDA-elemzés eredményei a különböző kategóriákba tartozó makroszkopikus gerintelenek jellegállapotainak ES értékei. Az első tengely a variancia 55,38%-át, a második tengely 23,29%-át magyarázza. A helyes osztályozási pontosság 78,67% volt.

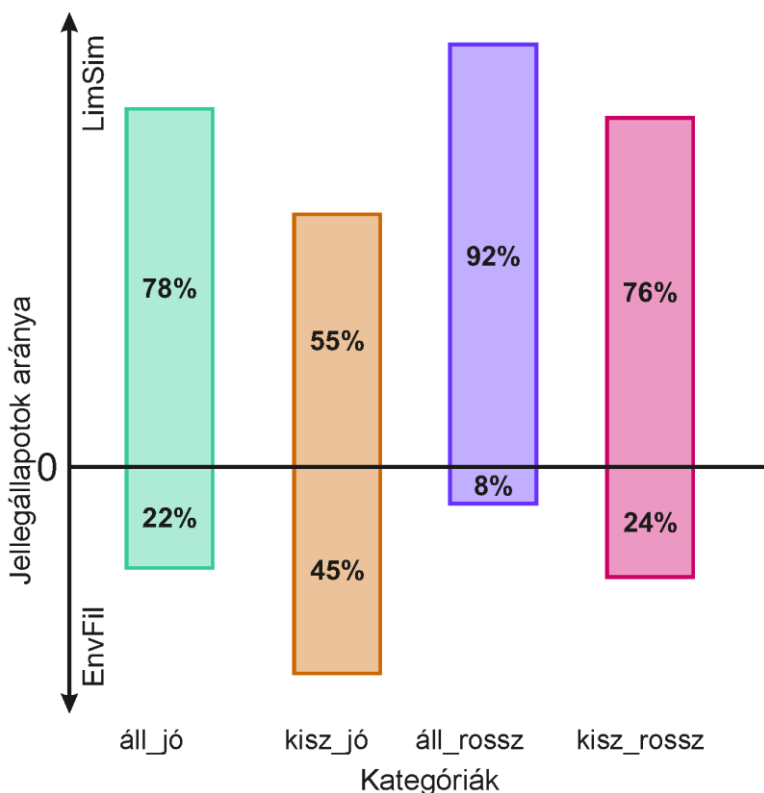
5. táblázat. Az egyes jellegállapotok közösségformáló erejének eredményei kategóriákra bontva. A random közösségtől való szignifikáns eltérő eredmények kerültek ábrázolásra:  
 ↓: Környezeti szűrés - EF; ↑: Korlátozó hasonlóság - LS

Jelleg	Jelleg- állapot kód	Taxon szám	Áll_ jó	Kisz_ jó	Áll_ rossz	Kisz_ rossz	Kategóriák összesített száma	
							EF	LS
Életciklus hossza	cd1	106						
	cd2	87						
Éves szaporodási ciklusok száma	cy1	25	↓				2	
	cy2	120	↑		↑			2
	cy3	79			↑			1
Diszperziós stratégia	dis1	85		↓	↑		1	1
	dis2	121	↑	↓	↑		1	2
	dis3	34	↑		↑	↑		3
	dis4	90						
Lesodródás lehetősége	drift1	114				↑		1
	drift2	29			↑			1
	drift3	14	↑	↑	↑	↑		4
Termékenység /fekunditás	egg1	82			↓		1	
	egg2	80						
	egg3	27						
	egg4	11	↑	↑	↑	↑		4
Táplálkozási csoportok	aff	11			↑			1
	gat	39		↓	↑	↓	2	1
	gra	40			↑			1
	min	4	↑	↑	↑	↑		4
	oth	17		↑		↑		2
	par	5	↑	↑	↑	↑		4
	pff	4	↑	↑	↑	↑		4
	pre	72	↓	↑			1	1
	shr	34					↓	1
xyl	1	↑	↑	↑	↑		4	
Nőstény szárnyhossza	fw11	42	↑					1
	fw12	41		↓	↓		2	
	fw13	29		↓		↓	2	
	fw14	18		↓			1	
	fw15	13	↓	↓			2	

	fwl6	7			↑		1
	fwl7	2	↑	↑	↑	↑	4
	fwl8	0					
Kifejlett élettartam	life1	17			↑		1
	life2	24	↑	↓			1
	life3	94					
	life4	66					
Maximális testméret	s1	3	↑	↑	↑	↑	4
	s2	40					
	s3	63					
	s4	69			↑		1
	s5	47					
	s6	15	↓	↓			2
	s7	2	↑	↑	↑	↑	4
Szárnypár típus	wnb1	36			↑		1
	wnb2	14					
	wnb3	5		↑	↑	↑	3
	wnb4	49					
	wnb5	24		↓			1
<b>Jelleg- állapotok összesített száma</b>	<b>EF</b>		<b>4</b>	<b>10</b>	<b>2</b>	<b>4</b>	
	<b>LS</b>		<b>14</b>	<b>12</b>	<b>23</b>	<b>13</b>	

Vizsgálatunkban 9 olyan jellegállapot mutattunk ki, ahol a korlátozó hasonlóság volt a fő közösségformáló erő az összes kategóriában (5. táblázat: kategóriák összesített száma LS oszlop). Ennek ellenére léteztek olyan kategóriák, ahol a közösségformáló erőt nem lehetett meghatározni (random), így kialakulhattak nem egységes eredmények a közösségformáló erőkre nézve. Tehát a korlátozó hasonlóság 3 kategóriában 2 jellegállapot esetében, 2 kategóriában 3 jellegállapot esetében, és 14 jellegállapot esetében csak 1 kategóriában egyedi (5. táblázat).

Nem találtunk olyan jellegállapotot, ahol a környezeti szűrés mind a 4, de még olyat sem, ahol 3 kategóriában kizárólagos közösségformáló erő volt. Ennek ellenére ebben az esetben is léteztek olyan kategóriák, ahol nem lehetett meghatározni a közösségformáló erőt (random). A környezeti szűrés jellemző volt 6 jellegállapot esetében 2 kategóriában és 8 jellegállapot esetében egyedi 1 kategóriára nézve (5. táblázat: kategóriák összesített száma EF oszlop). Megállapítható 5 jellegállapot, amelyeknél mind a korlátozó hasonlóság, mind a környezeti szűrés megállapítható volt a kategóriák között, tehát mindkét közösségformáló erő felfedezhető volt (5. táblázat).



5. ábra. A fő közösségformáló erőkhöz (EnvFil, LimSim) tartozó jellegállapotok százalékos aránya a különböző vízellátású és a különböző ökológiai potenciálokhoz kötődő kategóriákban.

A kategóriák esetében, az áll\_rossz kategóriában volt a legnagyobb a korlátozó hasonlósági közösségformáló erő előfordulása 23 jellegállapottal, viszont a kisz\_jó kategóriában volt a legkisebb a korlátozó hasonlóság előfordulása a jellegállapotok számát illetően, 12 jellegállapottal (5. ábra). Ezzel szemben a kisz\_jó kategória mutatta a környezeti szűrés hajtóerejének legnagyobb előfordulását tíz jellegállapottal, míg az áll\_rossz kategória mutatta a környezeti szűrés legalacsonyabb előfordulását mindössze két jellegállapottal (5. ábra).

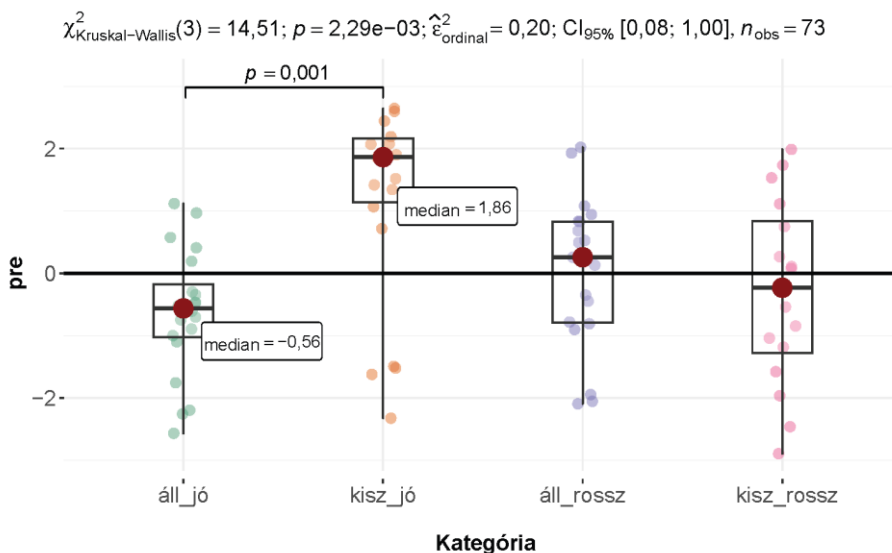
### *5.1.3. Terhelések összehasonlítása*

A terhelések vizsgálata alapján számos jellegállapotban szignifikáns eltérést kaptunk az áll\_jó kategóriától minden kategóriában. Viszont a szignifikánsan különböző jellegállapotok többsége nem a két fő közösségformáló erő között (kereszt irányú eltolódás) mutatta a különbségeket, hanem átmenetekkel jellemezhető eredményeket kaptunk, vagyis a közösségek a korlátozó hasonlóság – random – környezeti szűrés, vagy a környezeti szűrés – random – korlátozó hasonlóság irányokba tolódtak el egymáshoz képest az egyes kategóriákban.

6. táblázat. A meghatározható jellegállapotok közösségformáló erőinek eltolódásai az állandó jó (áll\_jó) kategóriához képest. A kategóriák áll\_jó kategóriához képesti ES értékek eltérései Mann-Whitney U-teszt alapján. A szignifikáns különbségek félkövérrel vannak kiemelve. Az R: a nem meghatározható, az NS: nincs különbség a formáló erőben. A +; kereszt + jel a pozitív (LimSim-LS felé), a - ; kereszt - jel a negatív (EnvFil -EF felé) közösségformáló erő eltolódást és irányt jelöli.

Jellegállapot kód	áll_jó	kisz_jó			áll_rossz			kisz_rossz		
	Formáló Erő	Formáló Erő (Eltolódás)	Íránya	p-érték	Formáló Erő (Eltolódás)	Íránya	p-érték	Formáló Erő (Eltolódás)	Íránya	p-érték
cy1	EF	R	+	<b>0,033</b>	R		0,883	NS		0,626
cy3	R	NS		0,696	LS	+	<b>0,020</b>	NS		0,863
dis1	R	EF	-	<b>0,002</b>	LS	+	<b>0,010</b>	NS		0,178
dis2	LS	EF	<b>kereszt -</b>	<b>0,000</b>	NS		0,414	R	-	<b>0,049</b>
dis3	LS	R	-	<b>0,008</b>	NS		0,201	NS		0,863
drift1	R	NS		0,553	NS		<b>0,040</b>	LS		0,626
drift3	LS	NS		<b>0,012</b>	NS		0,102	NS		0,352
egg4	LS	NS		<b>0,001</b>	NS		<b>0,000</b>	NS		0,058
fw11	LS	R		0,133	R		0,968	R	-	<b>0,016</b>
fw13	R	EF	-	<b>0,016</b>	NS		<b>0,046</b>	EF	-	<b>0,030</b>
fw14	R	EF	-	<b>0,007</b>	NS		0,369	NS		0,223
fw15	EF	NS		0,409	R	+	<b>0,004</b>	R	+	<b>0,039</b>
fw16	R	NS		0,806	LS	+	<b>0,026</b>	NS		0,498
fw17	LS	NS		0,059	NS		<b>0,000</b>	NS		<b>0,003</b>
gat	R	EF		0,217	LS	+	<b>0,006</b>	EF	-	<b>0,016</b>
gra	R	NS		0,784	LS	+	<b>0,004</b>	NS		0,814
min	LS	NS		<b>0,019</b>	NS		0,925	NS		0,888
oth	R	LS	+	<b>0,000</b>	NS		0,947	LS		0,223
par	LS	NS		0,496	NS		0,211	NS		<b>0,030</b>
pre	EF	LS	<b>kereszt +</b>	<b>0,001</b>	R		0,056	R		0,604
xyl	LS	NS t		0,478	NS		<b>0,003</b>	NS		0,132
life2	LS	EF	<b>kereszt -</b>	<b>0,000</b>	R	-	<b>0,007</b>	R	-	<b>0,039</b>
s1	LS	NS		0,158	NS		<b>0,003</b>	NS		<b>0,028</b>
s6	EF	NS		<b>0,005</b>	R	+	<b>0,000</b>	R	+	<b>0,000</b>
s7	LS	NS		<b>0,044</b>	NS		<b>0,005</b>	NS		0,386
wnb1	R	NS		0,276	LS	+	<b>0,000</b>	NS		0,236

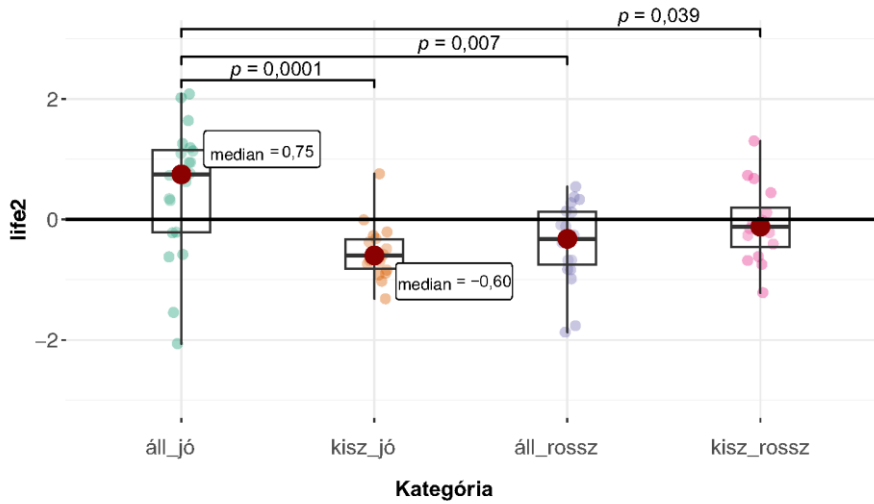
Ellentétben a kisz\_jó kategóriával, ahol már kimutatható a két fő közösségformáló erő közötti keresztirányú eltolódás, de ez az egyszeres (rossz minőség) és többszörös terhelés (a rossz minőség és a kiszáradás) esetében nem figyelhető meg. Tehát a jó ökológiai potenciállal rendelkező állandó jó (áll\_jó) kategóriával, mint referenciával összehasonlítva (6. táblázat), csak három jellegállapot mutat jelentős (keresztirányú) eltolódásokat a terhelések hatásaként, a közösségformáló erőkben. A ragadozók (pre) (6. ábra) a jó ökológiai potenciállal rendelkező állandó vízfolyásokban a korlátozó hasonlóságot jelölték, de a kiszáradó, jó ökológiai potenciállal rendelkező vízfolyásokban *környezeti szűrést* mutatott, ahol az ES értékek szignifikáns különbsége  $p=0,001$ .



6. ábra. A ragadozók (pre) ES értékeinek box-plot ábrája. A zöld az áll\_jó, a narancs a kisz\_jó, a lila az áll\_rossz és a rózsaszín a kisz\_rossz kategória.

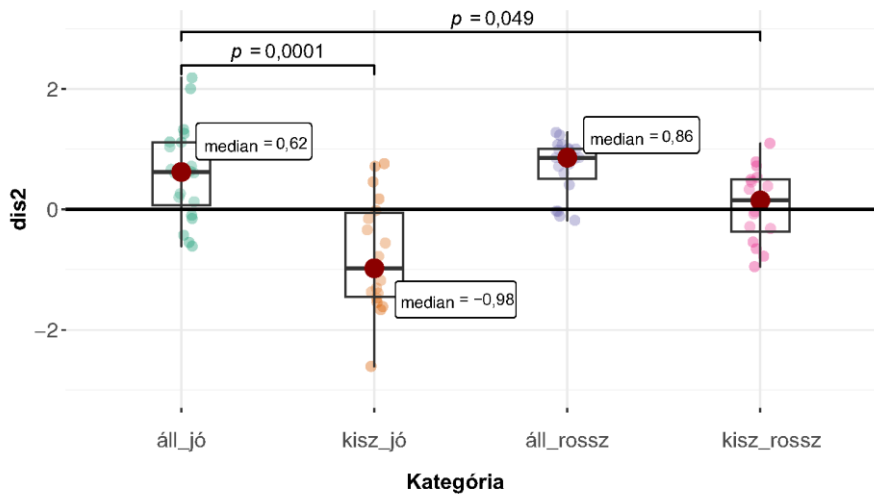
a

$\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}(3) = 17,14; p = 6,62e-04; \hat{\epsilon}^2_{\text{ordinal}} = 0,24; CI_{95\%} [0,11; 1,00]; n_{\text{obs}} = 73$



b

$\chi^2_{\text{Kruskal-Wallis}}(3) = 26,60; p = 7,15e-06; \hat{\epsilon}^2_{\text{ordinal}} = 0,37; CI_{95\%} [0,25; 1,00]; n_{\text{obs}} = 73$



7. ábra. Az a) a rövidebb élettartam (life2) és a b) a vízben aktívan mozgó (dis2) jellegek ES értékeinek box-plot ábrája. A zöld az áll\_jó, a narancs a kisz\_jó, a lila az áll\_rossz és a rózsaszín a kisz\_rossz kategória.

A rövid élettartam (life2) (7. ábra) és a vízben aktív mozgás (dis2) (7. ábra) jellegállapotok esetében ellentétes keresztirányú tendencia figyelhető meg. Az állandó jó kategóriában korlátozó hasonlóság, míg a kiszáradó jó egyszeres terhelésre környezeti szűrés mutatható ki, a két jellegállapot (life2 és dis2) esetében  $p = 0,0001$  szignifikáns különbség mutatható ki.

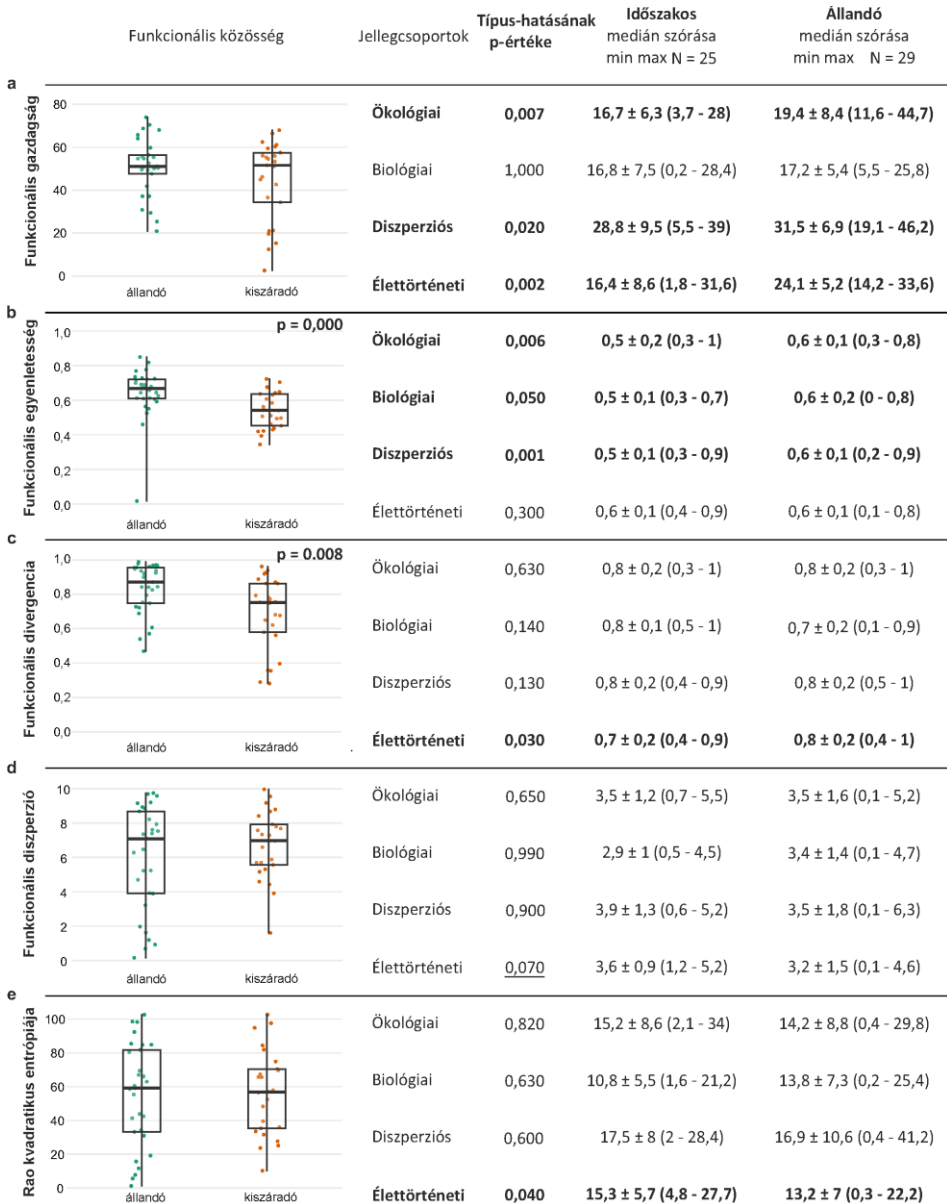
## 5.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése

### 5.2.1. A funkcionális közösség különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban

A makroszkopikus gerinctelen közösségben minden funkcionális szinten jelentős különbségeket mutattunk ki. A mérőszámok a funkcionális közösség szintjén a funkcionális gazdagság (FRich) és a funkcionális divergencia (FDiv) esetében szignifikánsan ( $p < 0,05$ ) alacsonyabbak voltak a kiszáradó vízfolyásokban (8. ábra). Továbbá a CWM értékek tekintetében is szignifikáns különbségek voltak a két víztípus funkcionális összetétele között ( $p < 0,05$ ) (7. táblázat).

7. táblázat. Az ANOSIM-teszt eredményei, R- és p-értékek a teljes funkcionális közösségre és a jellegcsoportokra a kiszáradó és az állandó vízfolyások között (Bray-Curtis hasonlóság, Permutáció: 9999).

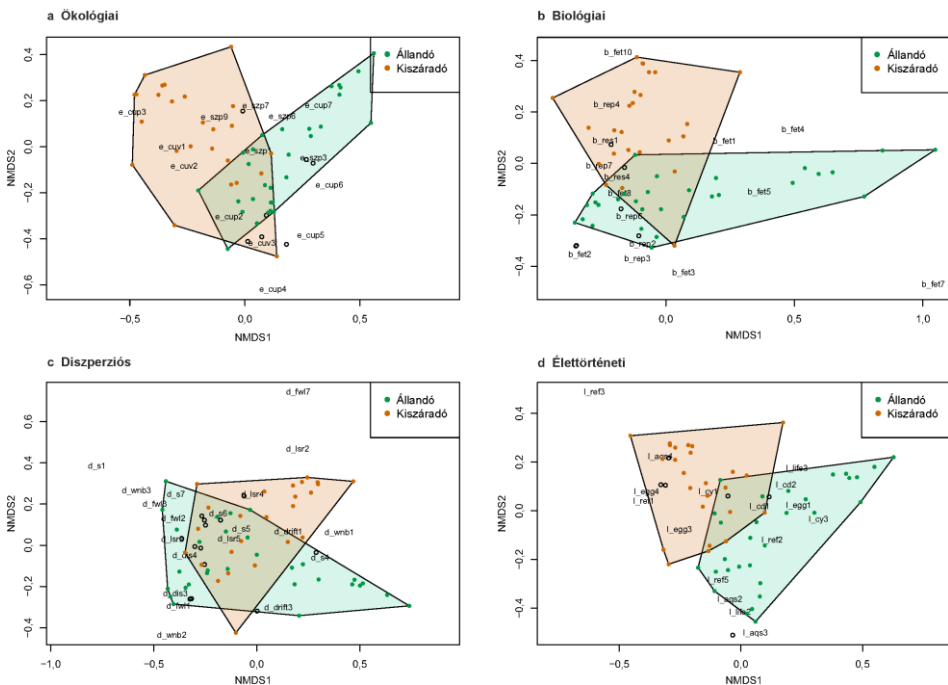
	Funkcionális közösség		Jellegcsoportok		
		ökológiai	biológiai	diszperziós	élettörténeti
R - érték	0,3686	0,5269	0,2993	0,1161	0,3834
p - érték	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0001</b>	<b>0,0056</b>	<b>0,0001</b>



8. ábra. A kiszáradó és állandó vízfolyások funkcionális diverzitási mérőszámainak kombinált ábrája és értékei a teljes funkcionális közösségre és a jellegcsoportokra. Az a) a funkcionális gazdagság, a b) a funkcionális egyenletesség, a c) a funkcionális divergencia, a d) a funkcionális diszperzió, az e) a Rao kvadratikus entrópiája. A teljes funkcionális közösségre vonatkozó szignifikáns különbségeket a grafikonok jobb felső sarkában jelöltük. A jellegcsoportok esetében az egyes funkcionális diverzitási mérőszámok mediánja, szórása, maximum és minimum értékei a vízfolyás típusokban; a szignifikáns különbségeket félkövérrel jelöltük az értékekhez tartozó szemléltető ábra a 10. ábra.

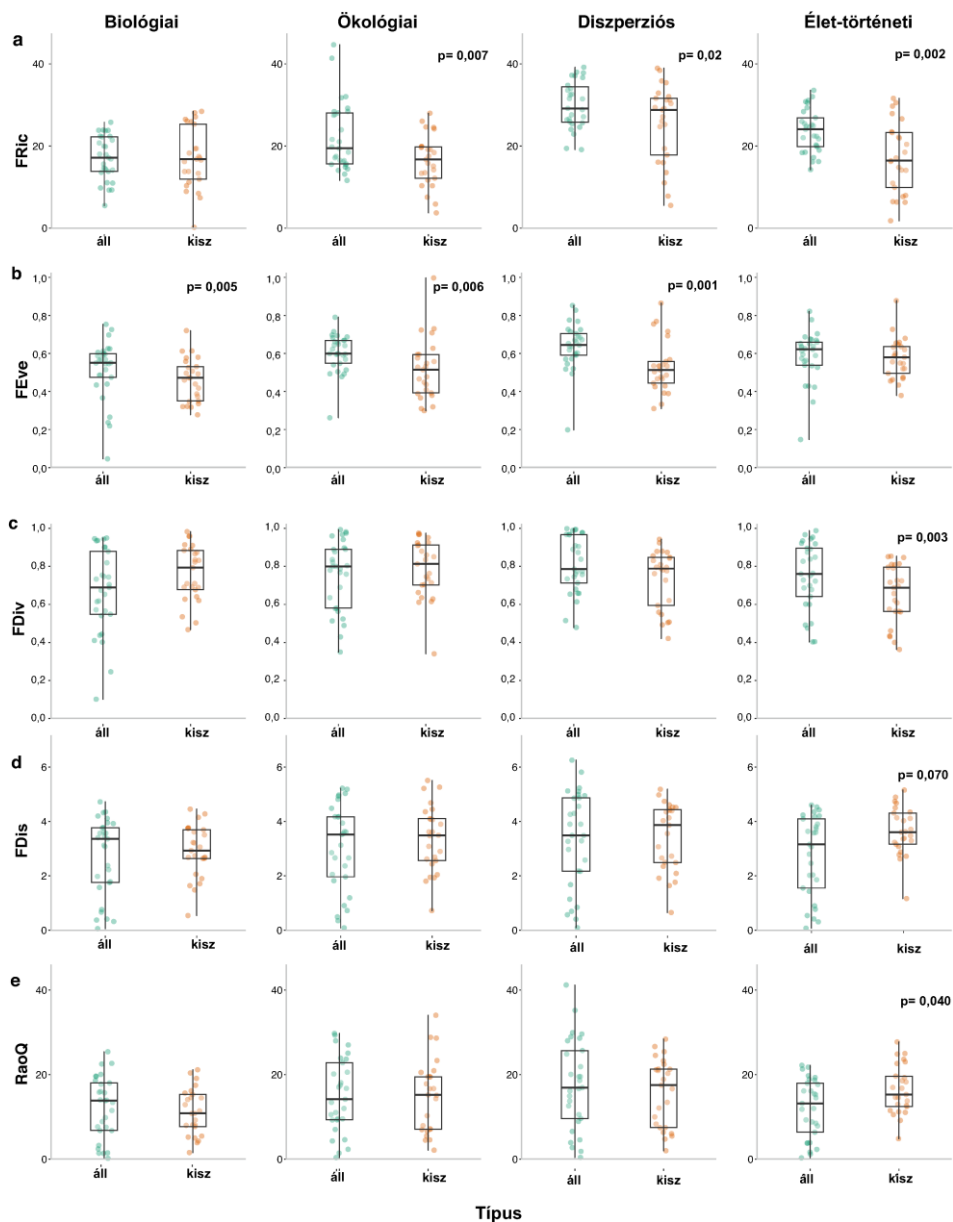
### 5.2.2. A jellegcsoportok különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban

A két víztípus funkcionális összetétele a diszperziós jellegcsoport esetében volt a leghasonlóbb a CWM értékeik alapján ( $R = 0,116$ ), míg a legnagyobb különbségek az ökológiai jellegcsoport esetében voltak ( $R = 0,527$ ). A biológiai ( $R = 0,299$ ) és az élettörténeti ( $R = 0,383$ ) jellegcsoportok  $R$ -értékei a leghasonlóbb és a leginkább eltérő jellegcsoportoknál kimutatott értékek közé estek (7. táblázat). A különbségeket okozó jellegállapotokat NMDS diagrammokon, a jellegcsoportok bontásában mutatjuk be. A jellegcsoportok stressz értékei a következők: ökológiai –  $0,1118$ , biológiai –  $0,1503$ , diszperziós –  $0,1135$  és élettörténeti –  $0,0876$  (9. ábra).



9. ábra. A jellegállapotok CWM értékeinek NMDS diagrammjai a jellegcsoportok bontásában a kiszáradó (barna) és az állandó (zöld) vízfolyásokban. a) ökológiai, b) biológiai, c) diszperziós d) élettörténeti. A jellegcsoporton belüli jellegállapotokat azok kódjaival együtt mutatjuk be (4. táblázat).





















A kiszáradó és állandó vízfolyások között minden jellegcsoportban szignifikáns különbségek voltak megfigyelhetők a mérőszámokban is, ami eltérő funkcionális jellemzőkre utal. Az egyes jellegcsoportokon belül viszont ezek az eltérések más-más mérőszámokban mutatkoztak meg. Az állandó típusban a funkcionális gazdagság (FRic) szignifikánsan magasabb volt az ökológiai ( $p = 0,007$ ), a diszperziós ( $p = 0,020$ ) és az élettörténeti ( $p=0,002$ ) jellegcsoportokban (10. ábra), viszont a kiszáradó vízfolyások szórás adatai nagyobb tartományt fednek le a diszperziós és az élettörténeti jellegcsoportokban (8. ábra). A funkcionális egyenletesség (FEve) szignifikánsan magasabb volt a biológiai ( $p = 0,050$ ), az ökológiai ( $p=0,006$ ) és a diszperziós ( $p = 0,001$ ) jellegcsoportban, azonban az élettörténeti jellegcsoportban nem (10. ábra).



10. ábra. A különböző jellegcsoportok funkcionális mérőszámainak box-plot ábrája, ahol az a) a funkcionális gazdagság, a b) a FRich a funkcionális egyenletesség, a c) a FDiv a funkcionális divergencia, a d) a FDis a funkcionális diszperzió, az e) a RaoQ a Rao kvadratikus entrópia. Az adott funkcionális közösségre vonatkozó szignifikáns különbségeket a grafikonok jobb felső sarkában jelöltük. A zöld szín az állandó, a barna a kiszáradó vízterek értékeit jelöli.

A mérőszámok esetében az állandó és a kiszáradó víztípusok összehasonlítása jelentős különbségeket mutat a jellegcsoportok szintjén, különösen az élettörténeti jellegcsoport esetén, de jelentős eltérések figyelhetők meg a többi jellegcsoportban is. A funkcionális divergencia (FDiv) csak az élettörténeti jellegcsoportban volt szignifikánsan magasabb ( $p = 0,003$ ) az állandó típusban. A kiszáradó vízterek esetén pedig a funkcionális diszperzió (FDis) kis mértékben ( $p = 0,070$ ) volt magasabb, míg a Rao-féle kvadratikus entrópia (RaoQ) szignifikánsan ( $p = 0,040$ ) magasabb volt az élettörténeti jellegcsoportban. A jellegcsoportok alapján az élettörténeti jellegcsoport az öt diverzitási mérőszámból négyben szignifikáns különbséget mutatott a két víztípus között. A diszperziós és az ökológiai jellegcsoportok 2-2 mérőszám esetében mutattak különbséget, míg a biológiai jellegcsoportban csak 1 mérőszám különbözött szignifikánsan a két víztípus között (10. ábra).

A jellegek CWM értékei alapján 18 jellegből 7-ben szignifikáns különbséget kaptunk a kiszáradó és állandó vízfolyásokban. Szignifikáns különbséget mutatott a biológiai jellegcsoport (*szaporodás, légzés*) és az ökológiai jellegcsoport (*vízáramlási sebesség preferencia*) valamennyi jellege a típus (kiszáradó és állandó) és a jellegállapotok függvényében. A diszperziós jellegcsoport esetében a *helyzetváltoztatás és aljzat kapcsolata*, valamint a *nóstény szárnyhossza* szignifikánsan eltérőek. Az élettörténeti jellegcsoporton belül a *vízi életszakaszok* és a *rezisztencia formák* esetében mutattunk ki különbségeket (11. ábra).

Jelleg csoport	Jelleg	Típus hatás p-érték	Jellegállapot kódja	Jellegállapot hatás p-érték	Kiszáradó	Állandó	
Ökológiai	Vízáramlási sebesség preferencia	0,000	cuv01	0,00			
			cuv02	0,01			
			cuv03	0,42			
			cuv04	0,17			
Biológiai	Szaporodás	0,004	rep01	0,07			
			rep02	0,72			
			rep03	0,50			
			rep04	0,00			
			rep05	0,01			
			rep06	0,71			
			rep07	0,85			
	Légzés	0,001	res01	0,00			
			res02	0,11			
			res03	0,96			
			res04	0,74			
Diszperziós	Nőstények szárnyhossza	0,050	fwl01	0,00			
			fwl02	0,04			
			fwl03	0,64			
			fwl04	0,77			
			fwl05	0,99			
			fwl06	1,00			
			fwl07	0,99			
	Helyváltoztatás és aljzat kapcsolat	0,000	lsr01	0,92			
			lsr02	0,00			
			lsr03	0,00			
			lsr04	0,00			
			lsr05	0,67			
			lsr06	0,58			
			lsr07	0,43			
	Vízi életszakaszok	0,001	aqs01	0,00			
			aqs02	0,01			
			aqs03	0,09			
			aqs04	0,00			
Élettörténeti	Rezisztencia formák	0,003	ref01	0,22			
			ref02	0,60			
			ref03	0,00			
			ref04	0,00			
			ref05	0,00			

11. ábra. A CWM értékek összefoglaló ábrája a kiszáradó és az állandó vízfolyások között. Csak azok a jellegállapotok szerepelnek az egyes jellegcsoportoknál, amelyeknél a típus (kiszáradó és állandó) szignifikáns hatást gyakorolt, a jellegállapotok a hozzájuk tartozó kódokkal szerepelnek (4. táblázat). A jelleg p-értékei a típusok hatását jelentik a GLM modellben, a jelleg CWM értékére. A kiszáradó és állandó vízfolyások CWM értékei közötti szignifikáns különbségeket Duncan-tesztel azonosítottuk, amiket vastag betűvel kiemeltünk. A barna cella a kiszáradó nagyobb CWM értékeit, míg a zöld cella az állandó vízfolyások nagyobb CWM értékeit jelzi. A sötétebb cellák szignifikáns különbségeket jeleznek.

### 5.2.3. A jellegállapotok különbségei az állandó és kiszáradó vízfolyásokban

A jellegállapotok CWM értékei jelleg alatti szinten is feltűnő különbségeket mutattak (11. ábra). Összesen 7 jelleg 39 jellegállapota mutatott eltérő eredményeket a CWM értékekben a két vízellátottsági típusban, amelyek közül 16 jellegállapot mutatott szignifikáns különbséget. Összesen 10 jellegállapot volt magasabb a kiszáradó típusban és 6 jellegállapot volt magasabb az állandó típusban. Emellett több esetben kimutatható volt a jellegeken belül is a szignifikáns eltérés, de ezek a jellegállapotok eltérő módon domináltak a funkcionális közösséget a kiszáradó és az állandó víztestekben. Néhány jellegállapot (*vízáramlási sebesség preferencia*, *nőstények szárnyhossza*) esetében azonban a jellegek csak az egyik típusban mutattak nagyobb CWM értékeket. A legtöbb különbséget a jellegállapotokban (9) az élettörténeti jellegcsoportban találtuk (11. ábra). Az élettörténeti jellegcsoport esetében a *rezisztencia formák* jelleg három jellegállapotában figyelhető meg különbség: a *kiszáradással szemben ellenálló sejtek* (ref3) és a *diapauza vagy nyugalmi állapot* (ref4), mindkettő nagyobb CWM értékeket mutatott a kiszáradó vízfolyásokban, ellentétben a *rezisztencia formával nem rendelkező* (ref5) taxonok mennyiségével, amely nagyobb arányban volt megtalálható az állandó típusban. A *vízi életszakaszok* jellegben szignifikáns különbségeket észleltünk a következő állapotokban: *tojás* (aqs1) és *kifejlett egyedek* (aqs4), amelyek nagyobb értékeket mutattak a kiszáradó típusban, szemben a *lárva* (aqs2) állapottal, amely az állandó típusban hangsúlyosabb volt (11. ábra). A biológiai jellegcsoport esetében a két típus között csak a *szaporodás* jellegállapotainak két, a *tojások* állapotban volt szignifikáns különbség, nevezetesen a *rögzített* (rep04) és a *szabadonálló* (rep05)

jellegállapotok esetében. Továbbá a *légzés* jelleg a *tegument (bőrlégzés)* (res01) jellegállapotban mutatkozott különbség (11. ábra). Az ökológiai jellegcsoportban csak egy jelleg, a *vízáramlási sebesség preferencia* mutatott szignifikáns különbséget két állapotában: *nincs* (cuv1) és *lassú* (cuv2) a kiszáradó és az állandó víztípusok között (4. ábra). A *mozgás és az aljzat kapcsolata* a diszperziós jellegcsoportban a *felszínen úszó* (lsr2), az *úszó* (lsr3) és a *kúszó* (lsr4) jellegállapotokban, valamint a két *kis* mérettartománybeli jellegállapot a *nőstény szárnyhossz* (mm) jellegben:  $< 5$  (fwl1) és  $\geq 5-10$  (fwl2) különbözött szignifikánsan (11. ábra).

## **6. Diszkusszió**

### **6.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése**

A korlátozó hasonlóság keretrendszer segítségével megvizsgáltuk, hogy különböző terhelés típusok alapján, többszörösen, vagy külön-külön ható egyszeres terhelés jelenléte milyen hatással van a vízi makroszkopikus gerinctelenek közösségének szerkezeti és funkcionális összetételére. Eredményeink alapján kimutattuk, hogy a terhelésmentes, és az egyszeresen és többszörösen terhelt környezetben a korlátozó hasonlóság a fő közösségformáló erő, amely a makroszkopikus gerinctelen közösség szerkezetét alakítja. Feltételeztük, hogy nem a mennyisége, hanem a terhelés minősége (vagy típusa) növeli a környezeti szűrés hatását a közösségre. Megállapíthatóak voltak univerzális jellegállapotok, amelyek nem mutattak különbséget a különböző stresszhatások alatt, valamint olyan jellegállapotok is, amelyek specifikus választ adtak a különböző stresszhatásokra. Mindezek az eredmények árnyaltabb megközelítést tesznek lehetővé a természetvédelemben, figyelembe véve a kombinált

jellegállapotokkal rendelkező taxonok ökológiai folyamatokban betöltött sajátos szerepét.

### *6.1.1. A közösség funkcionális összetételében bekövetkező változások összehasonlítása a terhelési kategóriák között*

A terhelések szelekciós hatása a jellegeken keresztül történik, de mivel a jellegekkel a fajok rendelkeznek, így érdemes a közösség szerkezeti változásait funkcionális szempontból is elemezni (Chalmandrier et al., 2021; Mitwally, 2022). Funkcionális szempontból a kisz\_rossz kategória hasonlít leginkább az áll\_jó-hoz, tehát a többszörös terhelés esetén kevesebb eltérés tapasztalható, mint amikor csak egy terhelés van jelen. Ez arra utal, hogy a terhelések egyidejű jelenléte inkább antagonista, mint szinergista hatást gyakorol a vízfolyások makroszkopikus gerinctelen közösségre (Suárez et al., 2017; Loskotová et al., 2022). A biotikus és abiotikus ökológiai folyamatok időbeli dinamikája, például a diszperzió, a fajok kölcsönhatásai, a sztochasztikus események és a környezeti szűrés magyarázatot adhatnak erre a jelenségre (Kefford et al., 2023). A vízi élőlények számára a víz létfontosságú tér, amely létükhöz elengedhetetlen, így az állandó vizek alapvető mérőszámokban és mechanizmusokban különbözhetnek a kiszáradó vizektől. Már lezajlott ökológiai folyamatokkal rendelkező, a közösségi struktúrát és abundanciát tekintve stabil közösség alakulhat ki az állandó vizekben, akár jó, akár rossz ökológiai potenciállal rendelkeznek (Simmons et al., 2021).

Ezzel ellentétben a kiszáradó körülmények utáni vizes fázisok fokozhatják az ökológiai folyamatokat, végső soron mind szerkezetileg, mind funkcionálisan alakítva a közösséget. A kiszáradást követően a diszperzió és a verseny fokozódik, és a víz visszatérését követően az

élőhelyeken erősödik a környezeti szűrés. Ezt támasztják alá az elsődleges szukcesszióval és az újonnan létrehozott élőhelyekkel kapcsolatos korábbi tanulmányok (Vander Vorste et al., 2016; Crabot et al., 2020; Fournier et al., 2023). A fajok migrációjának lehetősége olyan nagy az újra vízzel borított fázisban, mint egy üres niche esetében (Doretto et al., 2020). A kiszáradás lehetőséget teremt arra, hogy új taxonok váljanak a közösség tagjaivá.

A kiszáradó kategóriákban azonos vagy nagyobb fajgazdagságot mutattunk ki, mint az állandó kategóriákban, azonos ökológiai potenciál mellett. Az abundancia arányok is jelentősen befolyásolták a közösség szerveződésének alakulását. A migráció nagyobb lehetősége miatt nagyobb érték volt kimutatható a kisz\_jó kategóriákban, az áll\_jó kategóriákhoz képest, habár alacsonyabb a kisz\_rossz kategóriákban, mint az áll\_rossz kategóriákban. Ez azt jelenti, hogy a kiszáradás következtében a jó élőhelyeken kevesebb, de nagyobb abundanciájú közösség jelenik meg, míg a rossz élőhelyeken nagyobb fajszámú, de kisebb egyedszámú közösség figyelhető meg. Az ökológiai folyamatok dinamikájának ilyen különbségei azt eredményezik, hogy a kisz\_rossz kategória funkcionális összetétele (4. ábra) jobban hasonlít az áll\_jó kategóriához, mint az összes többi kategóriához.

#### *6.1.2. A kiszáradás vs. ökológiai potenciál hatása a közösségformáló erőkre*

A korlátozó hasonlóság hatása alatt álló jellegállapotok nagyobb száma minden kategóriában arra utal, hogy a közösségben együtt élő fajok általában jobban elkülönülő ökológiai jellegekkel rendelkeznek. Ez azt jelentheti, hogy az ökológiai folyamatok egy kifejezettebb korlátozó

hasonlósági hatáshoz vezetnek. A korlátozó hasonlóság és a környezeti szűrés százalékos aránya azonban a kategóriák között eltérést mutatott.

A kiszáradó vízfolyásokban a környezeti szűrés nagyobb mértékű a jó környezeti feltételek mellett, mint rossz környezetben, ami arra utal, hogy a közösség szerkezetét a jó ökológiai potenciállal rendelkező vízfolyásokon jobban befolyásolják a specifikus környezeti tényezők. Kevésbé leromlott környezeti feltételek általában több faj számára is megfelelőek, és bizonyos jellegállapotok kritikusabbak lehetnek a fajok fennmaradása szempontjából (Menegotto et al., 2019). Ez erősebb környezeti szűrő hatáshoz vezethet, ahol az uralkodó környezeti feltételekhez igazodó, bizonyos jellegekkel rendelkező fajok nagyobb valószínűséggel lesznek a közösség tagjai. A jellegek szélesebb skálájával rendelkező fajok a kihívást jelentő élőhelyi körülmények miatt fennmaradhatnak, és a szűrőhatás kevésbé lehet kifejezett, mint a környezeti tényezők jó körülmények közötti szelektívebb hatása. Összességében a jó környezeti feltételek mellett jelentkező nagyobb mértékű környezeti szűrés egy specifikus környezeti tényezők által vezérelt szelektívebb folyamatot jelent, amely hozzájárul a jellegek szelekcióján alapuló, markánsabb, egyedibb közösség szerkezetéhez (Murray-Stoker et al., 2022).

Az állandó vízfolyásokban a korlátozó hasonlóság egyformán uralkodó mind a jó, mind a rossz környezeti feltételek mellett, ami arra utal, hogy a korlátozó hasonlóság hatása a közösség szerkezetére az általános környezeti minőségtől függetlenül következetes marad. A korlátozó hasonlóság hatása – ami azt jelenti, hogy az egymás mellett élő fajok ökológiai tulajdonságaikban eltérnek egymástól (jelleg divergencia) – nem változik jelentősen az általános környezeti feltételek függvényében. Ez arra utalhat, hogy a közösségben lévő fajok hajlamosak arra, hogy

jellegállapotaik hasonló mértékben különbözzenek egymástól, függetlenül más terhelés (pl. rossz minőség) jelenlététől (Calabrese et al., 2020). Ez jelenti még azt is, hogy bizonyos, jelleg alapú kölcsönhatásokhoz kapcsolódó ökológiai folyamatok robusztusak és következetesen működnek, míg a közösségi struktúrák viszonylag stabilak, és nem módosítja őket erősen az általános környezeti minőség.

Az élőhely degradációjának mértékétől függetlenül az állandó vizekben a változatosabb jellegekkel rendelkező fajok egymás mellett élhetnek, mivel a szűrési mechanizmus szelektívebb. A bizonyos jellegkombinációknak vagy ökológiai stratégiáknak kedvező, többéve stabilan fennálló környezeti feltételek magasabb funkcionális diverzitású közösséget eredményeznek. Ezzel szemben a kiszáradó vízfolyásokban a korlátozó hasonlóság kisebb, ami azt jelzi, hogy a hasonlóbb tulajdonságokkal rendelkező fajok egymás mellett létezhetnek. Ilyen körülmények között a környezeti szűrés kevésbé lehet korlátozó, ami lehetővé teszi a hasonló ökológiai követelményekkel rendelkező fajok fennmaradását a közösségben (Karaouzas et al., 2019). A környezeti szűrés nagyobb befolyása a jó ökológiai potenciállal rendelkező vízfolyásokban és a kiszáradó vizekben arra utal, hogy a kiszáradás kifejezettebb hatással van a vízi közösségre, mint az élőhely degradációja. A kiszáradás hirtelen jelenik meg és megszünteti az életfeltételeket, míg a rossz környezeti feltételek csak korlátozzák azokat.

### 6.1.3. Jellegállapotok különbségei a különböző terhelések hatására

A jellegállapotok különböző válaszokat mutatnak az egyszeres vagy többszörös terhelésekre, ahogy az a korábbi vizsgálatok alapján várható volt (Calapez et al., 2018). A legtöbb jellegállapot esetében nem

határozható meg egyértelműen, hogy a korlátozó hasonlóság vagy a környezeti szűrés hat-e rá, mivel ezekben a jellegállapotokban a fajok véletlenszerűen fordulnak elő.

Számos jellegállapotról bebizonyosodott, hogy általánosan előnyös, és nem mutat különbséget különböző terhelések alatt. Az összes kategória közül 9 jellegállapot esetében kizárólag a korlátozó hasonlóság volt a fő közösségformáló erő. Ezen állapotok között vannak biológiai jellegek, mint a *nőstényenkénti  $\geq 3000$  tojásszám* (egg4), vagy az ökológiai jellegek, mint az *aknázók*, *passzív szűrők*, *xilofágok* és *paraziták táplálkozási csoportjai*, valamint viselkedési jellegek, mint a *gyakori* (drift3) *lesodródás* vagy morfológiai jellegek, mint a  $\geq 40\text{-}50$  mm (fwl7) a nőstény *szárnyhossza* és a  $\geq 0,5$  cm (s3) a *maximális testméret*. A *xilofág* és a *parazita* jellegállapotok esetében az eredmények korlátozott adatmennyiségből származnak, ezért ökológiai relevancia hiányában műterméknek tekintendők. A többi jellegállapot esetében a közösség bizonyos fokú ökológiai stabilitását és rugalmasságát feltételeztük (Bogan et al., 2015). A kis testméret és a magas termékenység elősegítheti a populáció gyors helyreállítását a zavarások után (Mykrä et al., 2007), míg a nagy diszperziós képesség lehetővé teszi a makroszkopikus gerinctelenek számára, hogy hatékonyan kolonizálják az élőhelyeket (Sarremejane et al., 2017). E jellegállapotok kombinációja a gyors közösségi helyreállást, hatékony erőforrás-hasznosítást és a változó környezeti feltételekhez való alkalmazkodóképességet tesz lehetővé a makroszkopikus gerinctelenek számára. Ez az alkalmazkodóképesség lehetővé teszi számukra, hogy fennmaradjanak és szaporodjanak az élőhelyromlásnak vagy kiszáradásnak kitett ökoszisztémákban (Booth et al., 2016). Ezek a jellegállapotok funkcionális redundanciához vezethetnek, amikor több faj hasonló

ökológiai funkciókat lát el (Belmar et al., 2019). Ez a redundancia növelheti a közösség ellenálló képességét a zavarásokkal szemben (pl. mind a kiszáradással, mind az élőhely degradációjával szemben), mivel több faj képes hasonló funkciókat ellátni (Schmera et al., 2017; Wang et al., 2023).

Kimutattuk az *egy évben több szaporodási ciklus szám* (cy1) jellegállapot a korlátozó hasonlóság közösségformáló erő felé való irányultságát a kiszáradással érintett vízfolyások esetében. Ez a jelenség tükrözi a mediterrán sós mocsári tavakban tapasztaltakat, ahol a vízszint állandósága és a hidrológiai változékonyság kölcsönhatása hasonlóan befolyásolja a makroszkopikus gerinctelen közösségeket (Gascón et al., 2007).

Bizonyos jellegállapotok, például a legelő-gyűjtögetők, az ökológiai potenciált érintő környezeti szűrés irányába mutató mintázatokat mutatnak. Ez tükrözi azon tanulmányok eredményeit, amelyek szerint a vízminőség, az élőhelyek szerkezete és az emberi tevékenységek befolyásolják a vízi makroszkopikus gerinctelenek, köztük a gyűjtők-kaparók, a gyűjtők-szűrők és a gyűjtők-aprítók abundanciáját és eloszlását, amelyek viszont befolyásolják a vízfolyás ökoszisztéma-folyamatait és jelzik a vízminőség változásait (Wallace & Webster, 1996; Hieber Ruiz et al., 2005; Addo-Bediako, 2021). Ezek az eredmények rávilágítanak annak fontosságára, hogy a közösségekre ható közösségformáló erők tanulmányozása során figyelembe vegyünk a specifikus jellegeket és azok kapcsolatát a környezeti feltételekkel.

Csak három olyan jellegállapotot sikerült kimutatni, amelyek jelenlétét különböző környezeti feltételek mellett különböző ökológiai folyamatok határozzák meg. Az eltolódás azt sugallja, hogy különböző mechanizmusok irányítják az ilyen jellegállapotokkal rendelkező fajok

megjelenését, válaszul a kategóriák környezeti feltételei által támasztott sajátos kihívásokra. Az, hogy a *ragadozók* a jó ökológiai potenciállal rendelkező állandó vízfolyásokban környezeti szűrés alatt állnak, a kiszáradó vízfolyásokban viszont korlátozó hasonlóság alatt, ami arra utal, hogy stabil és instabil hidrológiai viszonyok között különböző ökológiai folyamatok befolyásolják a ragadozó közösségeket. A kiszáradó vízterekben lévő korlátozó hasonlóság közösségformáló erő jelenléte azt jelzi, hogy a ragadozóközösséget nem befolyásolja negatívan az a víz időszakossága, sőt jelentősebb szerepet játszik a ragadozóközösségek összetételének kialakításában. A kiszáradó környezetben a ragadozó fajok diverzitása alacsonyabb, míg abundanciájuk általában magasabb (Schriever & Lytle, 2016). A "ragadozóleves" néven ismert jelenség akkor fordulhat elő, amikor a kiszáradó vízfolyásokban kialakulnak a medence (pool) fázisok. A medencékben az élettér beszűkül és a kezdetben a medencéket menedékként használó préda egyedek sokasága nagyszámú ragadozót vont az élőhelyre. A prédaállatok számának csökkenését követően a medencékben levő közösségekben a ragadozók válnak dominánssá. Egyes vizsgálatok szerint a ragadozó táplálkozású egyedek alkották a medencék közösségeinek közel 75%-át (Bogan & Lytle, 2007; Boulton & Lake, 2008).

A *rövidebb élettartamú és vízben aktívan mozgó* élőlények közösségformáló erő eltolódása ellentétes irányt mutat. A kiszáradással, mint terheléssel jellemezhető környezetben (kiszáradó élőhelyeken) a környezeti szűrés hat és kevesebb taxon lehet jelen ezekkel a jellegállapotokkal. A rövidebb élettartamot tekintve, az általunk kimutatott élettartamok feletti, legalább egy hónap élettartam jelöl reziliens jellegállapotot. Az általunk kimutatott, vízben aktív mozgás reziliens

jellegállapot (Stubbington et al., 2017a), viszont más, dombvidéki vizsgálatok esetében ez a jelleg CWM értékek tekintetében is alacsonyabb súlyú a kiszáradó vízterek közösségeiben az állandókhöz képest (Bozóki et al., 2024). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy állandó vízterekben, a rövid élettartamú és vízben aktív jellegállapotú taxonok jelenléte stabil. A változó hidrológiai környezetben azonban a környezeti szűrés a közösség fő mozgatórugója. Ennek oka az lehet, hogy egy kiszáradás esetén ezek a jellegállapotok elveszítik relatív versenyelőnyüket más állapotok javára.

## **6.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése**

Nagyon sok információval rendelkezünk a makroszkopikus gerinctelen közösségek szerkezeti összetételében bekövetkező változásokról a kiszáradás hatására, azonban a közösségek funkcionális összetételének változásairól meglehetősen korlátozottak az ismereteink, különösen a síkvidéki vízfolyásokban. Tíz hónapos mintavételi időszakot magába foglaló havi mintavételezést végeztünk, hogy elemezzük a funkcionális mérőszám komponensek, jellegcsoportok és jellegállapotok eredményeit. Vizsgálatunk célja volt, hogy megállapítsuk melyik funkcionális szint a legrelevánsabb a közösség funkcionális szempontú válaszának kimutatására az állandó és kiszáradó síkvidéki vízfolyások között. A kiszáradó síkvidéki vízfolyások funkcionális diverzitására vonatkozó hipotézisünk, amiben az állandó vízfolyásokhoz képest alacsonyabb vagy egyenlő értékek vártunk bizonyítást nyert. A kiszáradó vízfolyásokban alacsonyabb vagy azonos funkcionális diverzitást figyeltünk meg az összes mérőszám tekintetében, amikor a közösség teljes funkcionális összetételét elemeztük. Ez a megállapítás arra utal, hogy a kiszáradó vízfolyások az állandó vízfolyásokhoz képest kevésbé változatos funkcionális

jellemzőkkel rendelkező közösségeket tarthatnak fenn. A funkcionális mérőszámok vizsgálata esetén az élettörténeti jellegcsoport mutatta a legtöbb eltérést. A mennyiségi értékeket tekintve a közösségi különbségek az ökológiai jellegcsoportban voltak a legmarkánsabbak (2. táblázat). Olyan jellegállapotokat is kimutattunk, amelyek arányainak változása a jellegcsoportok szintjén megfigyelt különbségekben fejeződik ki. Ezen eredmények alapján azonosítottuk azokat a funkcionális komponenseket, jellegcsoportokat és jellegállapotokat, amelyek a legalkalmasabbak a későbbi indexfejlesztési folyamatokhoz.

#### *6.2.1. A kiszáradás hatása a funkcionális közösségre*

A kiszáradáshoz köthető terhelések jellemzően a közösségszerkezeti biológiai jellemzők, mint például a taxon gazdagság és az abundancia csökkenéséhez vezetnek (Arscott et al., 2010; Bogan et al., 2013; Stubbington et al., 2017a; White et al., 2018). A fajok tekintetében, azok tűnnek el, amelyek kevesebb olyan jellegállapottal rendelkeznek, amelyek segítik a túlélést vagy a rekolonizációt. Ezek a jellegek jelölik a túlélési stratégiákat, vagyis a közösségekből eltűnnek a nem-reziliens vagy nem-rezisztens taxonok (Chase, 2007). Ezek a közösséget érintő változások nem csak a fajok eltűnésével járnak, hanem a jellegek esetében is megmutatkoznak, így a funkcionális diverzitás változását is eredményezik. A funkcionális diverzitás magasabb lehet a kiszáradó vízterekben, mint az állandókban, ami különböző hidrológiai fázisokhoz kapcsolódó, a taxonok eltérő funkcionális jellegeinek köszönhető (Bonada et al., 2007). Schriever et al. (2015) eredményei azonban arra utalnak, hogy a funkcionális gazdagság (FRich) és a funkcionális egyenletesség (FEve) (valamint a taxonómiai gazdagság) alacsonyabb a kiszáradó vízfolyásokban. Kis

térbeli skálákon a funkcionális diverzitás, gazdagság és redundancia tekintetében nem figyeltek meg nyilvánvaló különbségeket a különböző éghajlatú élőhelyek között (Leigh et al., 2016). Tanulmányunkban kimutattuk, hogy a funkcionális diverzitás a kiszáradó alföldi vízfolyásokban az adott mérőszámok szerint alacsonyabb az állandó vízfolyásokhoz képest, ez a különbség a funkcionális egyenletesség (FEve) és a funkcionális divergencia (FDiv) esetében volt szignifikáns. A funkcionális jellemzők egyenlőtlen eloszlása a kiszáradó vízfolyásokban a funkcionális redundancia hiányára utalhat. Ilyen esetekben a közösség érzékenyebb lehet a változó környezeti feltételekre vagy zavarásokra, mivel egyetlen, egyedi funkcionális jelleggel rendelkező faj elvesztése jelentős hatással lehet az ökoszisztéma folyamataira és stabilitására. Ezzel egyidejűleg az alacsonyabb funkcionális divergencia (FDiv) arra utal, hogy a kiszáradó vízfolyásokban élő fajok ökológiai stratégiái konvergálhatnak, és ennek következtében a közösség funkcionális összetételét tekintve homogénebbé válhat (Piano et al., 2020). Ez kiemeli ezeknek a mérőszámoknak az alkalmasságát a közösségen belüli funkcionális különbségek megítélésére. Eredményeink arra utalnak, hogy a síkvidéki vízfolyások kiszáradása csökkentheti a funkcionális diverzitást, ami potenciálisan az *állóvízi fajok* (cuv1 taxonok) dominanciájához vezethet a közösségen belül. A csökkenéshez hozzájáruló tényezők közé tartozhat az állóvízi fajok azon képessége, hogy elviselik a vízszint ingadozását és alkalmazkodnak a változó áramlási sebességhez, ami versenyelőnyhöz juttatja őket az áramló víztől függő fajokkal szemben (Bunn & Arthington, 2002; Leigh et al., 2016).

### 6.2.2. A kiszáradás hatása a jellegcsoportokra

A jellegcsoportok vizsgálata során kimutattuk, hogy a jellegcsoportok szintjén adott specifikus válaszok a teljes funkcionális közösségben megfigyelt különbségeket is befolyásolják.

A funkcionális diszperzió (FDis) esetében a funkcionális közösség szintjén és a jellegcsoportok szintjén sem volt szignifikáns különbség az állandó és a kiszáradó vízfolyások között. A hasonló funkcionális diszperzió (FDis) eredmények legvalószínűbb magyarázata az, hogy a kiszáradó vízfolyások közössége az állandó vízfolyások részhalmazát képezi, a beágyazottság (nestedness) jelensége miatt. Míg a kiszáradó vízfolyások bizonyos funkcionális jellegeken osztoznak az állandó vízfolyásokkal, a változatos hidrológiai viszonyokkal jellemezhető kiszáradó vízterekben más jellegeket vagy változásokat mutatnak. Ezeknek a tényezőknek az összesége, a jellegek jelenléte-hiánya és a megjelenő jellegek eloszlásainak különbségei ellenére átfedés is kimutatható, ami a két víztípus között csaknem azonos funkcionális diszperzió (FDis) értékeket eredményezett a teljes funkcionális közösségre nézve.

A funkcionális gazdagság (FRich) és a Rao kvadratikus entrópia (RaoQ) esetében a teljes funkcionális közösség szintjén nem figyeltünk meg jelentős különbségeket a kiszáradó vízfolyásokban az állandókhöz képest, bár bizonyos jellegcsoportok szintjén jelentős különbségek voltak kimutathatók. Ez a jelenség több tényezőre vezethető vissza: i) az egyes jellegcsoportok jelentős különbségeket mutathatnak a kiszáradó és az állandó vízfolyások között, még akkor is, ha ezek a különbségek nem feltétlenül mutatnak jelentős eltéréseket a teljes funkcionális közösségben. ii) Ez az eltérés akkor keletkezhet, ha az egyes jellegcsoportokban megfigyelt különbségeket más jellegcsoportokban bekövetkező

kompenzáló változások ellensúlyozzák, ami hasonló általános funkcionális összetételt eredményez a két vízfolyástípus között. A szignifikáns különbségek hiányát a teljes funkcionális közösség szintjén befolyásolhatja a funkcionális jellegek alapvető összetettsége és kölcsönös függősége. Még ha bizonyos jellegcsoportok jelentős különbségeket mutatnak is a kiszáradó és az állandó vízfolyások között, a teljes funkcionális közösség a közösségen belüli kompenzáló változások vagy funkcionális redundancia miatt mégis viszonylag hasonló funkcionális struktúrát tarthat fenn. iii) A változatos hidrológiai mintázatok, például a kiszáradási események előfordulásának gyakorisága és időtartama miatt – ami a kiszáradó vízfolyások jellemzője – az értékek szórása magasabb ezeken a vízfolyásokon belül, mint az állandó vízfolyásokban.

Ezzel szemben kimutathatóak voltak az egyes jellegcsoportok között olyan különbségek, amelyek a funkcionális egyenletesség (FEve) és a funkcionális divergencia (FDiv) mérőszámok esetében és a teljes funkcionális közösségben is eltérő értékekhez vezettek. Ezekben az esetekben kimutathatók a különbséget okozó jellegcsoportok. Az eredmények azt mutatták, hogy a funkcionális egyenletesség (FEve) szignifikánsan alacsonyabb volt a kiszáradó vízfolyásokban, mint az állandókban, mind a teljes funkcionális közösség, mind az egyes jellegcsoportok esetében, mint például az ökológiai, biológiai és diszperziós jellegcsoportokban. A funkcionális egyenletesség (FEve) esetében csak az élettörténeti jellegcsoport nem mutatott szignifikáns különbséget, ellentétben a funkcionális divergencia (FDiv) esetével, ahol kizárólag az élettörténeti jellegcsoport volt az, amely szignifikánsan különbözött a kiszáradás hatására. Ezzel szemben elemzésünk szignifikáns különbségeket mutatott ki a funkcionális gazdagság (FRich), a funkcionális

divergencia (FDiv) és a Rao kvadratikus entrópia (RaoQ) tekintetében az állandó és a kiszáradó vízfolyások között, különösen az élettörténeti jellegcsoporton belül. Crabot et al. (2020) szerint a nem újonnan kialakuló kiszáradó vízfolyásokban – amelyek hosszú kiszáradási időszakokkal rendelkeztek – a makroszkopikus gerinctelen fajok gyakran olyan specifikus reziliens és rezisztens jellegekkel rendelkeznek, amelyek lehetővé teszik a közösség gyors helyreállítását. Az újonnan kialakuló kiszáradó vízfolyások makroszkopikus gerinctelen közössége nem rendelkezik ezekkel az alkalmazkodási képességekkel, ami potenciálisan a kiszáradás drámaibb hatásaihoz vezethet.

Az élettörténeti jellegcsoport például ötből négy diverzitási mérőszámában jelentős különbségeket mutatott a két víztípus között, ami kiemeli az élettörténeti stratégiák fontosságát a közösség összetételének alakításában a síkvidéki vízfolyásokban. Továbbá fontos figyelembe venni, hogy ezek a tényezők hogyan járulnak hozzá a vízfolyások általános egészségéhez és az ökoszisztéma működéséhez. Vannak ezzel ellentétes bizonyítékok (pl. Carey et al., 2021) is, de olyan eredmények is születtek, amelyek bizonyítják, hogy az élettörténeti jellegek reagálnak a kiszáradásra (Bêche et al., 2006; Schriever et al., 2015).

### 6.2.3. A kiszáradás hatása a jellegállapotokra

A kiszáradó és az állandó vízfolyások közötti jellegcsoportok által képviselt különbségeket elsősorban a kapcsolt jellegek és jellegállapotok CWM értékeinek változása határozza meg, így a funkcionális összetételt elsősorban meghatározó jellegállapotok kimutathatóvá váltak.

A különbséget jelző jellegállapotok túlnyomórészt reziliensek, amelyek leginkább a válaszjellegek (ökológiai) például a *nem-áramló* (cuv1) és a

*lassú* (cuv2) *vízáramlási sebesség preferenciája* esetében mutatkoztak meg. Korábbi megfigyeléseket alátámasztva, a kisebb, vagy a vízsebességet nem kedvelő taxonok gyakoribbak voltak a kiszáradási grádiens esetén (Horrigan & Baird, 2008).

A stabil jellegcsoportok (biológiai, diszperziós, életmódbeli) esetében is elsősorban a reziliens jellegállapotok aránya növekszik, de a jellegek alapvető összetettsége és kölcsönösen függő viszonya miatt egyes rokon taxonok jellegállapotainak aránya is növekszik. Erre a jelenségre példaként szolgálnak az alföldi vízfolyásokban a nagyobb gyakoriságú csigák (pl. *Anisus sp.*, *Planorbis sp.*) taxonjai által birtokolt jellegállapotok. Ezek a csigák olyan jellegállapotokkal rendelkeznek - mint például a *diapauza*, a *dormancia* és a *tegument* (bőrlégzés) - amelyek ellenállóak (rezisztensek) kiszáradás esetén. Következésképpen a jellegek közötti összefüggések miatt a kiszáradó csoporton belül megnövekedett az összes olyan jellegállapot előfordulása, amellyel ezek a nagyobb gyakoriságú csigák rendelkeznek. A rezisztens jellegek kiemelkedő szerepe a kiszáradó vízfolyásokban jól dokumentált jelenség a hegyvidékeken (Falasco et al., 2021) és eredményeink ezt az alföldi vízfolyásokban is megerősítik. Az állandó vízfolyásokban nem találtunk magasabb arányú válasz jellegeket (ökológiai), ami az állandóbb hidrológiai viszonyokkal magyarázható, amelyek nem eredményeztek jelentős elmozdulásokat a CWM értékekben. Figyelemre méltó, hogy a stabil jellegcsoportok közül a *szabad tojásokkal szaporodó* (rep5), *úszó* (lsr3), *kis szárnyméretű nőstény* (fwl1, fwl2), *vízben lárva stádiumig élő* (aqs2) és az *ellenálló képletet nem fejlesztő* (ref5) jellegek nagyobb előnyöket biztosítanak az állandó vízi környezetben élő egyedeknek (Gallardo et al., 2014).

## 7. Összefoglalás

A dolgozat a kiszáradás hatását vizsgálta a funkcionális jellegekre és a közösségformáló erőkre. Az eredmények értelmezése révén jobban megérthetjük a kiszáradó vízterek közösségi dinamikáját, ami elősegíti azok monitorozását és értékelését. Eredményeink hozzájárulnak a kiszáradó vízterek indexének fejlesztéséhez szükséges munkákhoz.

### 7.1. I. vizsgálat: Közösségformáló erők elemzése

Az I. vizsgálatban a közösségformáló erők korlátozó hasonlóság és környezeti szűrés közötti különbségeket vizsgáltuk három különböző környezeti állapotban: terhelésmentes (állandó környezet és jó ökológiai potenciál), egyszeresen terhelt (kiszáradás vagy rossz ökológiai potenciál) és többszörösen terhelt környezetben (kiszáradás és rossz ökológiai potenciál). A korlátozó hasonlóság a fő közösségformáló erő a makroszkopikus gerinctelen közösségek esetében. Nem került teljes megerősítésre, hogy a többszörösen terhelt vízfolyásokban a környezeti szűrés a fő közösségformáló erő. Bizonyítást nyert, hogy nem a terhelés mennyisége, hanem a minősége (vagy típusa) növeli a környezeti szűrés hatását. Vizsgálatunkban meghatároztunk univerzálisan előnyös és a terhelésekre specifikus választ adó jellegállapotokat is.

Első hipotézisünket, hogy **univerzálisan előnyös jellegállapotok kimutatása lehetséges** a korlátozó hasonlóság keretrendszer segítségével bizonyítást nyert, ugyanis adott jellegállapotok esetében megítélhető (minden kategória esetén) a korlátozó hasonlóság, mint közösségformáló erő. A vizsgált jellegállapotok közül kilencről bebizonyítottuk, hogy a különböző terhelésektől függetlenül előnyös. Ezek közé a jellegállapotok közé tartoztak például a *nagy fekunditás*, az *erős diszperzió*, a *kis testméret*

és a *lesodródás lehetősége*, amelyek mind ökológiai stabilitásról árulkodó jellemzők. Ezeknek a jellegeknek az összesége vagy rezisztens (*kis testméret* és a *magas reprodukció*) vagy reziliens (*nagy diszperziós képesség*), ami azt jelenti, hogy az ilyen jellegekkel és kombinációkkal rendelkező élőlények képesek megbirkózni a minőségi és vízforgalmi terhelések hatásaival (Booth et al., 2016). Ezekhez a jellegállapotokhoz kapcsolódó közösségformáló erő a korlátozó hasonlóság arra utal, hogy a fajok különböző ökológiai fiukéket foglalnak el és ezek nem változtak meg az eltérő környezet függvényében.

Második hipotézisünk, a közösségformáló erők arányainak meghatározására törekedett a teljes közösségre nézve adott kategóriában megjelenő jellegállapotok és a hozzájuk tartozó közösségformáló erők megoszlása alapján, vagyis azt feltételeztük, hogy a **többszörösen terhelt vízfolyások esetén a környezeti szűrés**, míg **terhelésmentes vagy egyszerezesen terhelt környezetben a korlátozó hasonlóság** válik uralkodóvá. Hipotézisünket csak részben bizonyítottuk, hiszen mindegyik kategória esetében a korlátozó hasonlóság volt a fő közösségformáló erő. Eredményeink alapján a többszörös terhelés (kiszáradás és minőség) egymást kioltó hatással bírt a vízi makroszkopikus gerinctelen közösségre nézve, amely eredményünket a közösség funkcionális összetételének elemzése is igazolta. A kiszáradó vízterekben volt kimutatható a legnagyobb mértékű környezeti szűrés, ami arra utal, hogy jobb minőséggel rendelkező élőhelyeken sokkal nagyobb hatással rendelkeznek a környezeti tényezők. Ha az élőlényeknek a jellegei különbözőbbek (nagyobb jelleg divergencia), akkor nagyobb eséllyel jutnak át a környezeti szűrőkön. Az állandó vízterekben, jó és rossz minőség esetén is nagyobb arányú a korlátozó hasonlóság, tehát a formáló erő hatása a

közösségszerkezetre minőségtől függetlenül következetes marad. A környezeti szűrés közösségformáló erő nagyobb aránya a jó ökológiai potenciállal rendelkező vízfolyásokban és a kiszáradó vízterekben arra utal, hogy a kiszáradás nagyobb hatással van a vízi közösségre, mint az élőhely rossz minősége.

Harmadik hipotézisünkben a relevánsabb jellegállapotok azonosítását céloztuk meg, vagyis, hogy az **adott környezeti terhelésre jellemző jellegállapotok mutathatók ki**. Ezt a hipotézisünket igazoltuk, ugyanis meghatározhatóak voltak specifikus, terhelésekkel összefüggésbe hozható jellegállapotok, az azokhoz kapcsolódó közösségformáló erők alapján. Számos jellegállapot esetében kimutathatóak voltak a közösségformáló erők közti különbségek, ezek az eredmények nem teljes váltást, hanem a formáló erő felé irányuló elmozdulást mutattak a különböző terhelések esetén. Három jellegállapot esetén tapasztalható közösségformáló erő „váltása” is, de csak a kiszáradás (egyszeres terhelés) hatására. A *ragadozók* esetében mutatható ki különbség a hidrológiai viszonyok változásával, a kiszáradó vízfolyásokban a korlátozó hasonlóság közösségformáló erő hat rá, tehát az időszakosság nem befolyásolja negatívan a jelleget, sőt a jelleg uralkodóbb lehet a kiszáradó vízterekben. Ezzel ellentétes a *rövidebb élettartam és vízben aktív mozgás* jellegállapotok a kiszáradás hatására környezeti szűrés hat a jellegállapotra. A kiszáradó vízterekben az ilyen jellegállapottal rendelkező taxonok jelenléte csökken, tehát kiszáradó környezetben ezek a jellegállapotok nem előnyösek.

## 7.2. II. vizsgálat: Funkcionális közösség elemzése

A II. vizsgálatban a makroszkopikus gerinctelen közösségeknek a kiszáradásra adott funkcionális válaszát elemeztük különböző funkcionális szintek és jellegcsoportok bevonásával. A vizsgált szintek a teljes funkcionális közösség, a jellegcsoport, jelleg és a jellegállapot. Ebben a vizsgálatban első hipotézisünk az volt, hogy a síkvidéki vízfolyásokban a kiszáradó és állandó vízterek funkcionális diverzitása alacsonyabb vagy egyenértékű, bizonyítást nyert az összes diverzitási komponens esetében. Második hipotézisünkben nagyobb funkcionális közösségbeli különbséget vártunk a válasz jellegcsoportokban (ökológiai), mint a stabil jellegcsoportokban (biológiai, diszperziós, élettörténeti), ez a feltételezésünk is igazolást nyert. Emellett eredményeink kiemelték a jellegcsoportok fontosságát. Továbbá meghatároztuk a kiszáradó és az állandó vízterek közötti különbségeket okozó jellegállapotokat és jellegeket, amelyek a leginkább befolyásolják a kiszáradásra adott funkcionális választ.

A II. vizsgálat első hipotézise miszerint **a kiszáradó alföldi vízfolyásokban a funkcionális diverzitás bármely mérőszámmal mérve alacsonyabb vagy egyenértékű** lesz az állandó vízfolyásokhoz képest a teljes közösséget tekintve. Bizonyítást nyert, vagyis a kiszáradó vízfolyások az állandó vízfolyásokhoz képest kevésbé változatos funkcionális jellemzőkkel rendelkező közösségeket tarthatnak fenn. A kiszáradás hatására a taxonómiai mérőszámok csökkenése is általános és ezek a folyamatok a funkcionális diverzitás csökkenését is eredményezik. Eredményeink azt mutatták, hogy a funkcionális diverzitás a kiszáradó alföldi vízfolyásokban több mérőszám esetén azonos, viszont szignifikánsan különbözik a funkcionális egyenletesség (FEve) és a

funkcionális divergencia (FDiv) esetében. Ez arra utal, hogy a funkcionális jellemzők egyenlőtlenül oszlanak el a kiszáradó vízfolyásokban és ezzel egyidejűleg az alacsonyabb funkcionális divergencia (FDiv) arra utal, hogy a kiszáradó vízfolyások közösségeinek ökológiai stratégiái konvergálnak, és ennek következtében a közösség funkcionális összetételét tekintve homogénebb (Piano et al., 2020).

Második hipotézisünkben feltételezzük, hogy **a válasz jellegcsoportban (ökológiai) nagyobb különbségek lesznek a kiszáradó és az állandó vízfolyások között** – ami minden mérőszámban kifejezhető – mint a stabil jellegcsoportokban (biológiai, diszperziós, élettörténeti). Vizsgálati elrendezésünk és eredményeink lehetőséget adtak arra, hogy ezt a hipotézisünket ne csak a jellegcsoportok alapján értékeljük, mivel a jellegcsoportok szintjén adott specifikus válaszok a teljes funkcionális közösségben megfigyelt különbségeket is befolyásolják. Így eredményeink két oldalról közelíthetők meg a mérőszámok és a jellegcsoportok szemszögéből. A mérőszámok alapján a teljes funkcionális közösséget tekintve két mérőszám (első hipotézis), míg a jellegcsoportokat tekintve a funkcionális egyenletesség (FEve) és funkcionális gazdagság (FRich) különbözött a legtöbb esetben a kiszáradó és állandó vízfolyásokban. Ha a jellegcsoportok szempontjából értékeljük eredményeinket a funkcionális gazdagság (FRich), a funkcionális divergencia (FDiv) és a Rao kvadratikus entrópia (RaoQ) tekintetében az állandó és a kiszáradó vízfolyások között, az élettörténeti jellegcsoporton volt kiemelkedő, ami rávilágít az élettörténeti stratégiák fontosságára a közösség összetételének alakításában (Bêche et al., 2006; Schriever et al., 2015), az alföldi vízfolyásokban is.

További célunk volt, hogy meghatározzuk azokat a jellegállapotokat, amelyek a leginkább előidézhetik a funkcionális választ, így konkrétan

**meghatározzuk azokat a jellegállapotokat, amelyek a kiszáradó és az állandó vízfolyások közötti különbségeket okozzák.** A különbséget mutató jellegállapotok túlnyomórészt reziliens, leginkább a válaszjellegek (ökológiai) példáján mutatkoznak meg a *nem* és a *lassan áramló vízsebességet kedvelő* élőlények esetében. A stabil jellegek (biológiai, diszperziós, életmódbeli) esetében is elsősorban a reziliens jellegállapotok arányának növekedését mutattuk ki a kiszáradó vízterekben. Ilyen volt a gyakori jelenlétű csigák rezisztens jellegállapotai, viszont a jellegek kapcsoltsága miatt más jellegállapotok aránya is növekedett. A rezisztens jellegek kiemelkedő szerepe a kiszáradó vízfolyásokban jól dokumentált jelenség a hegyvidékeken (Falasco et al., 2021) és eredményeink ezt az alföldi vízfolyásokban is megerősítik.

### **7.3. Új tudományos eredmények**

#### *7.3.1. Közösségformáló erők viszonya a vízi makroszkopikus gerinctelen közösségekben*

Eredményeink rávilágítottak, hogy mind a stresszmentes, mind az egyszeresen és többszörösen terhelt környezetben a korlátozó hasonlóság a makroszkopikus gerinctelen közösség szerkezetét alakító fő hajtóerő síkvidéki környezetben. Kimutattuk, hogy nem a terhelés mennyisége, hanem a minősége növeli a környezeti szűrés hatását. A kiszáradás erőteljesebb hatást gyakorol a vízi makroszkopikus közösségre, mint az élőhely degradációja.

### *7.3.2. A közösségformáló erők által befolyásolt jellegállapotok*

Megállapítottunk univerzálisan előnyös és specifikus választ adó makroszkopikus vízi gerinctelen jellegállapotokat a különböző minőségű és mennyiségű terhelésekre.

### *7.3.3. Funkcionális diverzitás vizsgálata síkvidéki környezetben*

Eredményeink kimutatták, hogy a kiszáradó vízfolyásokban az állandó vízfolyásokhoz képest minden funkcionális mérőszám tekintetében alacsonyabb vagy azonos funkcionális diverzitás figyelhető meg síkvidéki környezetben.

### *7.3.4. Jellegállapotok jelentősége*

Azonosítottuk a specifikus jellegállapotokat, amelyek a funkcionális különbségeket eredményezik a kiszáradó és az állandó vízfolyások között, különös tekintettel a reziliens jellegállapotokra.

## **8. Summary**

The dissertation examined the effects of flow intermittency on functional community and the driver forces affecting these traits. By interpreting the functional results, we aim to better understand the dynamics and functioning of communities in intermittent streams, which will aid in their monitoring and assessment. Our findings contribute to the information related to the development of indices for intermittent streams.

### **8.1. I. Study: Examination of Driver Forces**

In the first study, we examined the differences between limiting similarity and environmental filtering as driver forces in three different environmental states: unstressed (perennial environment and good ecological potential), single-stressed (drought or poor ecological potential), and multi-stressed environments (drought and poor ecological potential). Our study confirmed that in both unstressed and stressed conditions, limiting similarity is the main driver force shaping the macroinvertebrate community. However, it was not fully confirmed that environmental filtering is the main driver force in multiply stressed streams. It was proven that it is not the amount of stress but the quality (or type) that increases the effect of environmental filtering. In our study, we identified universally advantageous and stress-specific trait states.

Thus, our first hypothesis, that universally advantageous trait states can be detected using the framework of limiting similarity, was confirmed. Certain trait states were consistently identified as advantageous (across all categories) with limiting similarity as the driver force. Among the trait states examined, nine were proven to be advantageous regardless of the different stresses. These included traits such as high fecundity, strong dispersal, small body size, and drift capability, all indicative of ecological stability. These traits, collectively or individually, suggest either resistance or resilience traits which the organisms can cope with qualitative and hydrological stresses (Booth et al., 2016). Furthermore, the associated driver force, limiting similarity, indicates that species occupy different ecological niches which remain unchanged across various environments. This points to stable, unchanging community structures in these streams, unaffected by varying quality and stress levels.

Our second hypothesis aimed to determine the proportions of driver forces for the entire community based on the distribution of trait states within given categories and their corresponding driver forces. We assumed that environmental filtering would become dominant in multi-stressed streams, while limiting similarity would prevail in unstressed or single-stressed environments. However, our hypothesis was only partially proven, as limiting similarity was the primary driver force across all categories. Our results indicate that multi-stresses (drought and quality) had a cancelling effect on the aquatic macroinvertebrate community, a finding supported by our functional community structure analysis. Additionally, it was noteworthy that the highest rate of environmental filtering was observed in intermittent streams, suggesting that better quality habitats support a greater environmental impact. The more diverse the traits of organisms (trait divergence), the higher the chance of passing through environmental filters. In high-quality streams, the proportion of environmental filtering leads to a more robust community due to trait selection. Additionally, our results allow us to distinguish between the effects of flow intermittency and quality characteristics. In perennial streams, regardless of quality, limiting similarity remains a significant driver force on community structure. Furthermore, the greater proportion of environmental filtering in streams with good ecological potential and intermittent streams suggests that flow intermittency has a more substantial impact on aquatic communities than habitat quality degradation. The reason being the sudden onset of flow intermittency, which eliminates the sustaining medium, whereas poor-quality environments merely restrict it.

Our third hypothesis aimed to identify the most relevant trait states, i.e., trait states specific to given environmental stresses. Our findings, compared to the unstressed category, confirmed this hypothesis, as stress-specific trait states could be identified based on their associated driver forces. Several trait states exhibited differences in driver forces, but these results did not indicate a complete shift but rather a tendency towards a particular driver force under different stresses. However, three trait states showed a "cross-shift" in driver force, but only under the influence of flow intermittency (single stress). Our results indicate that *predator* trait states show differences with changing hydrological conditions in intermittent streams, where limiting similarity is the driver force, meaning that intermittency does not negatively affect the trait and may even be more dominant in intermittent streams. This conclusion is supported by numerous studies highlighting the significant role of predators in intermittent streams. Conversely, traits such as shorter *lifespan* and *aquatic active* dispersal strategy are influenced by environmental filtering under the impact of flow intermittency, suggesting a decline in taxa with these traits in intermittent environments, losing their advantage.

## **8.2. II. Study: Functional Community Analysis**

In the second study, we analysed the functional responses of macroinvertebrate communities to flow intermittency, involving different functional levels and trait groups. The examined levels included the entire functional community, trait groups, and trait states. Our first hypothesis was that in lowland streams, the functional diversity in intermittent and perennial streams would be lower or equivalent, which was confirmed across all diversity components. Our second hypothesis anticipated greater functional community differences in response trait groups (Ecological)

than in stable trait groups (Biological, Dispersal, Life-history), which was also confirmed. Moreover, our results highlighted the importance of trait groups. We also identified trait states and traits causing differences between intermittent and perennial streams, significantly affecting the functional response to flow intermittency.

Our first hypothesis in the second study, that functional diversity in intermittent lowland streams would be lower or equivalent to perennial streams across any metric, was confirmed. This indicates that intermittent streams less diverse functional communities compared to perennial streams. The taxonomic measures typically decrease under the influence of flow intermittency, and these processes result in decreased functional diversity. Our results showed that functional diversity in flow intermittency lowland streams was identical across several metrics but significantly different in functional evenness (FEve) and functional divergence (FDiv). This suggests that functional traits are unevenly distributed in flow intermittency streams, with lower functional divergence (FDiv) indicating that community ecological strategies in intermittent streams converge, resulting in more homogeneous functional composition (Piano et al., 2020).

In our second hypothesis, we assumed that the response trait group (Ecological) would show greater differences between intermittent and perennial streams – across all metrics – compared to stable trait groups (Biological, Dispersal, Life-history). Our study design and results allowed us to evaluate this hypothesis not only based on trait groups but also through specific responses at the trait group level influencing the differences observed in the total functional community. Thus, our results can be approached from two perspectives: metrics and trait groups. From the metrics perspective, considering the entire functional community, two

metrics (first hypothesis) while considering trait groups, functional evenness (FEve) and functional richness (FRich) most frequently differed between flow intermittency and perennial streams. Evaluating our results from the trait group perspective, functional richness (FRich), functional divergence (FDiv), and Rao's quadratic entropy (RaoQ) were most significant in the Life-history trait group, emphasizing the importance of life-history strategies in shaping community composition in lowland streams. Previous research provides both contrasting evidence (Carey et al. 2021) and findings supporting (Bêche et al., 2006; Schriever et al., 2015) our results that life-history traits respond to flow intermittency.

Our aim was to identify trait states that most induce functional responses, the main trait states causing differences between intermittent and perennial streams. The differing trait states were predominantly resilient, notably among response traits (Ecological) in organisms preferring *non-flowing* and *slow-flowing* water. In stable traits (Biological, Dispersal, Life-history), we also primarily found increased proportions of resilient trait states in flow intermittency streams. This included the dominant presence of snails with resistant trait states, although other trait states increased due to trait connectivity. The prominent role of resistant traits in flow intermittency streams is a well-documented phenomenon in mountainous regions (Falasco et al. 2021), and our results confirm this in lowland streams.

## **9. Köszönetnyilvánítás**

Ezúton szeretném megköszönni témavezetőimnek, Dr. Nagy Sándor Alexnek és Dr. Várbíró Gábornak a munkáját és az útmutatását, továbbá a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszékének a kutatási téma befogadását és támogatását. Valamint köszönetemet szeretném kifejezni a HUN-REN Ökológiai Kutatóközpont Vízi Ökológiai Intézet dolgozóinak a szakmai segítségért, különösképpen a Makroszkopikus gerinctelen kutatócsoport tagjainak Dr. Boda Pálnak, Dr. Fekete Juditnak, Bozóki Tamásnak, Békési Csabának és Gyökeres Emesének és mindenki másnak is, aki hozzájárult a dolgozat elkészüléséhez. Köszönetem fejezem ki a dolgozat elkészülésében a felsorolt pályázatoknak: ÚNKP-23- 4-I-DE-162 , NKFIH FK 132 142, NKFIH FK 135 136, BO-00458-20-8, ÚNKP-23-5.

## 10. Irodalomjegyzék

Acuña, V., M. Hunter, A. Ruhí, 2017. Managing temporary streams and rivers as unique rather than second-class ecosystems. *Biological Conservation* 211: 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.025>.

Ács, É., A. Földi, C. F. Vad, Z. Trábert, K. T. Kiss, M. Duleba, G. Borics, I. Grigorszky, Z. Botta-Dukát, 2019. Trait-based community assembly of epiphytic diatoms in saline astatic ponds: a test of the stress-dominance hypothesis. *Scientific Reports Nature Publishing Group* 9: 15749. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-52304-4>.

Addo-Bediako, A., 2021. Spatial distribution patterns of benthic macroinvertebrate functional feeding groups in two rivers of the olifants river system, South Africa. *Journal of Freshwater Ecology Taylor Francis* 36: 97–109. <https://doi.org/10.1080/02705060.2021.1901789>.

Adedapo, A. M., E. D. Kowobari, I. R. Fagbohun, T. A. Oladeji, T. O. Amoo, E. O. Akindele, 2023. Using macroinvertebrate functional traits to reveal ecological conditions of two streams in Southwest Nigeria—a case study. *Aquatic Ecology* 57: 281–297. <https://doi.org/10.1007/s10452-023-10010-4>.

Allan, J. D., 2004. Landscapes and Riverscapes: The Influence of Land Use on Stream Ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 35: 257–284. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>.

Ambrus, A., 2018. Magyarország szitakötőinek kézikönyve. Magyar Természettudományi Múzeum; Herman Ottó Intézet Nonprofit Kft, Budapest.

Andrikovics, S., D. Murányi, 2002. Az álkérészek (Plecoptera) kishatározója. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest.

Arscott, D., S. Larned, M. Scarsbrook, P. Lambert, 2010. Aquatic Invertebrate Community Structure along an Intermittence Gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 530–545. <https://doi.org/10.1899/08-124.1>.

Bady, P., S. Dolédec, C. Fesl, M. Bacchi, S. Gayraud, F. Schöll, 2005. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: Sampling efforts to assess taxa richness or functional diversity. *Freshwater Biology* 50: 159–173. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01287.x>

Barbour, M. T., C. G. Graves, J. L. Plafkin, R. W. Wisseman, B. P. Bradley, 1992. Evaluation of EPA's rapid bioassessment benthic metrics: Metric redundancy and variability among reference stream sites. *Environmental Toxicology and Chemistry* 11: 437–449. <https://doi.org/10.1002/etc.5620110401>.

Bartholy, J., R. Pongrácz, 2005. Tendencies of extreme climate indices based on daily precipitation in the Carpathian Basin for the 20th century. *Quarterly Journal of the Hungarian Meteorological Service* 109: 1–20.

Bartholy, J., R. Pongrácz, I. Pieczka, 2014. How the climate will change in this century?. *Hungarian Geographical Bulletin* 63: 55–67. <https://doi.org/10.15201/hungeobull.63.1.5>.

Bauernfeind, E., T. Soldán, 2012. *The mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Apollo Books, Ollerup.

Bauernfeind, E., U. H. Humpesch, G. Pleskot, 2001. *Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie*. Verl. des Naturhistorischen Museums, Wien.

B-Béres, V., B. Tóthmérész, I. Bácsi, G. Borics, A. Abonyi, K. Tapolczai, F. Rimet, Á. Bouchez, G. Várbió, P. Török, 2019. Autumn drought drives functional diversity of benthic diatom assemblages of continental intermittent streams. *Advances in Water Resources* 126: 129–136. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2019.02.010>.

Bêche, L. A., E. P. McElravy, V. H. Resh, 2006. Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. *Freshwater Biology* 51: 56–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01473.x>.

Beisel, J.-N., P. Usseglio-Polatera, J.-C. Moreteau, 2000. The spatial heterogeneity of a river bottom: a key factor determining macroinvertebrate communities. In Jungwirth, M., S. Muhar, S. Schmutz (eds), *Assessing the*

Ecological Integrity of Running Waters. Springer Netherlands, Dordrecht: 163–171. [https://doi.org/10.1007/978-94-011-4164-2\\_13](https://doi.org/10.1007/978-94-011-4164-2_13).

Bellard, C., C. Bertelsmeier, P. Leadley, W. Thuiller, F. Courchamp, 2012. Impacts of Climate Change on the Future of Biodiversity. *Ecology Letters* 15: 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>.

Belmar, O., D. Bruno, S. Guareschi, A. Mellado-Díaz, A. Millán, J. Velasco, 2019. Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology* 64: 1064–1077. <https://doi.org/10.1111/fwb.13289>.

Berthon, V., A. Bouchez, F. Rimet, 2011. Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south-eastern France. *Hydrobiologia* 673: 259–271. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0786-1>.

Birk, S., W. Bonne, A. Borja, S. Brucet, A. Courrat, S. Poikane, A. Solimini, W. van de Bund, N. Zampoukas, D. Hering, 2012. Three hundred ways to assess Europe’s surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. *Ecological Indicators* 18: 31–41. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.009>.

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, <http://real.mtak.hu/157944/>.

Bogan, M. T., D. A. Lytle, 2007. Seasonal flow variation allows ‘time-sharing’ by disparate aquatic insect communities in montane desert streams. *Freshwater Biology* 52: 290–304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01691.x>.

Bogan, M. T., K. S. Boersma, D. A. Lytle, 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasonal drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology* 60: 2547–2558. <https://doi.org/10.1111/fwb.12522>.

Bogan, M., K. Boersma, D. Lytle, 2013. Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology* 57: 1016–1028. <https://doi.org/10.1111/fwb.12105>.

Bonada, N., S. Dolédec, B. Statzner, 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology* 13: 1658–1671. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01375.x>.

Booth, D. B., A. H. Roy, B. Smith, K. A. Capps, 2016. Global perspectives on the urban stream syndrome. *Freshwater Science The University of Chicago Press* 35: 412–420. <https://doi.org/10.1086/684940>.

Borics, G., É. Ács, P. Boda, E. Boros, T. Erős, I. Grigorszky, K. T. Kiss, S. Lengyel, B. Somogyi, L. Vörös, 2016. Water bodies in Hungary – an overview of their management and present state. *Hidrológiai Közlöny Magyar Hidrológiai Társaság (MHT)* 96: 57–67.

Botta-Dukát, Z., B. Czúcz, 2016. Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution* 7: 114–126. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12450>.

Botta-Dukát, Z., 2005. Rao's quadratic entropy as a measure of functional diversity based on multiple traits. *Journal of Vegetation Science* 16: 533–540. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2005.tb02393.x>.

Boulton, A. J., P. S. Lake, 2008. Effects of drought on stream insects and its ecological consequences. In *Aquatic insects: challenges to populations*. CABI pp 81–102. <https://doi.org/10.1079/9781845933968.00>

Boulton, A. J., 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48: 1173–1185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x>.

Bozóki, T., G. Várbíró, Z. Csabai, D. Schmera, P. Boda, 2024. Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. *Hydrobiologia* 851: 3577–3590. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05518-1>.

Brandon, R. N., 1990. *Adaptation and Environment*. Princeton University Press.

Bunn, S., A. Arthington, 2002. Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Deflation Basin Lakes. *Environmental management* 30: 492–507. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0>.

Calabrese, S., V. Mezzanotte, F. Marazzi, S. Canobbio, R. Fornaroli, 2020. The influence of multiple stressors on macroinvertebrate communities and ecosystem attributes in Northern Italy pre-Alpine rivers and streams. *Ecological Indicators* 115: 106408. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106408>.

Calapez, A. R., S. R. Q. Serra, J. M. Santos, P. Branco, T. Ferreira, T. Hein, A. G. Brito, M. J. Feio, 2018. The effect of hypoxia and flow decrease in macroinvertebrate functional responses: A trait-based approach to multiple-stressors in mesocosms. *The Science of the Total Environment* 637–638: 647–656. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.05.071>.

Carey, N., E. Chester, B. Robson, 2021. Life history traits are poor predictors of species responses to flow-regime change in headwater streams. *Global Change Biology* 27: 3547–3564. <https://doi.org/10.1111/gcb.15673>.

Carey, N., E. Chester, B. Robson, 2023. Loss of functionally important and regionally endemic species from streams forced into intermittency by global warming. *Global Change Biology* 29: 3019–3038. <https://doi.org/10.1111/gcb.16650>.

Carpenter, S. R., N. F. Caraco, D. L. Correll, R. W. Howarth, A. N. Sharpley, V. H. Smith, 1998. Nonpoint Pollution of Surface Waters with Phosphorus and Nitrogen. *Ecological Applications* 8: 559–568. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)008\[0559:NPOSWW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)008[0559:NPOSWW]2.0.CO;2).

Cazzolla Gatti, R., 2016. Freshwater biodiversity: a review of local and global threats. *International Journal of Environmental Studies* Routledge 73: 887–904. <https://doi.org/10.1080/00207233.2016.1204133>.

Chalmandrier, L., F. Hartig, D. C. Laughlin, H. Lischke, M. Pichler, D. B. Stouffer, L. Pellissier, 2021. Linking functional traits and demography to model species-rich communities. *Nature Communications* Nature Publishing Group 12: 2724. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-22630-1>.

Chase, J., 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 17430–17434. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17430–17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>.

Chessman, B., 2009. Climatic changes and 13-year trends in stream macroinvertebrate assemblages in New South Wales, Australia. *Global Change Biology* 15: 2791–2802. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01840.x>.

Chevene, F., S. Dolédec, D. Chessel, 1994. A fuzzy coding approach for the analysis of long-term ecological data. *Freshwater Biology* 31: 295–309. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01742.x>.

Cooper, C. M., 1993. Biological Effects of Agriculturally Derived Surface Water Pollutants on Aquatic Systems—A Review. *Journal of Environmental Quality* 22: 402–408. <https://doi.org/10.2134/jeq1993.00472425002200030003x>.

Cornwell, W. K., D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79: 109–126. <https://doi.org/10.1890/07-1134.1>.

Coyle, J. R., F. W. Halliday, B. E. Lopez, K. A. Palmquist, P. A. Wilfahrt, A. H. Hurlbert, 2014. Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography* 37: 814–826. <https://doi.org/10.1111/ecog.00473>.

Crabot, J., C. P. Mondy, P. Usseglio-Polatera, K. M. Fritz, P. J. Wood, M. J. Greenwood, M. T. Bogan, E. I. Meyer, T. Datry, 2021. A global perspective on the functional responses of stream communities to flow intermittence. *Ecography* 44: 1511–1523. <https://doi.org/10.1111/ecog.05697>.

Crabot, J., J. Heino, B. Launay, T. Datry, 2020. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography* 43: 620–635. <https://doi.org/10.1111/ecog.04835>.

Cummins, K. W., 1974. *Structure and Function of Stream Ecosystems*. BioScience, American Institute of Biological Sciences, Oxford University Press 24: 631–641. <https://doi.org/10.2307/1296676>.

Cunillera-Montcusí, D., D. Boix, J. Sala, J. Compte, I. Tornero, X. D. Quintana, S. Gascón, 2020. Large- and small-regional-scale variables interact in the dispersal patterns of aquatic macroinvertebrates from temporary ponds. *Aquatic Ecology* 54: 1041–1058. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09792-8>.

Csabai, Z., 2000. *Vízibogarak kishatározója I. (Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae)*. *Vízi Természet- és Környezetvédelem* 15. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest

Csabai, Z., Z. Gidó, G. Szél, 2002. *Vízibogarak kishatározója II. (Coleoptera: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae)*. *Vízi Természet- és Környezetvédelem* 16. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest

Datry, T., N. Bonada, A. J. Boulton, 2017. Chapter 1 - General Introduction In: Datry, T., N. Bonada, A. Boulton (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press: 1–20, <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/B9780128038352000012>. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00001-2>.

Datry, T., S. Larned, K. Tockner, 2014b. *Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology*. *BioScience* 64. 229–235. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit027>.

Datry, T., S. T. Larned, K. M. Fritz, M. T. Bogan, P. J. Wood, E. I. Meyer, A. N. Santos, 2014a. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* 37: 94–104. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x>.

de Graaf, I., T. Gleeson, L. Beek, E. Sutanudjaja, M. Bierkens, 2019. Environmental flow limits to global groundwater pumping. *Nature* 574: 90–94. <https://doi.org/10.1038/s41586-019-1594-4>.

Díaz, S., S. Lavorel, F. de Bello, F. Quétier, K. Grigulis, T. M. Robson, 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 20684–20689. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704716104>.

Dobson, M., 2012. *Identifying Invasive Freshwater Shrimps and Isopods*. 32. Ambleside: Freshwater Biological Association.

Doretto, A., F. Bona, E. Falasco, D. Morandini, E. Piano & S. Fenoglio, 2020. Stay with the flow: How macroinvertebrate communities recover during the rewetting phase in Alpine streams affected by an exceptional drought. *River Research and Applications* 36: 91–101. <https://doi.org/10.1002/rra.3563>.

Döll, P., H. M. Schmied, 2012. How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters IOP Publishing* 7: 014037. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014037>.

Döll, P., T. Trautmann, D. Gerten, H. M. Schmied, S. Ostberg, F. Saeed, C.-F. Schleussner, 2018. Risks for the global freshwater system at 1.5 C and 2 C global warming. *Environmental Research Letters IOP Publishing* 13: 044038. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab792>.

Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny, C. A. Sullivan, 2006. *Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges*. *Biological Reviews Cambridge University Press* 81: 163–182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>.

Dyer, F., S. ElSawah, B. Croke, R. Griffiths, E. Harrison, P. Lucena-Moya, A. Jakeman, 2013. The effects of climate change on ecologically-relevant flow regime and water quality attributes. *Stochastic Environmental Research and Risk Assessment* 28: 67–82. <https://doi.org/10.1007/s00477-013-0744-8>.

Edwards, F. K., R. Baker, M. Dunbar, C. Laizé, 2012. A review of the processes and effects of droughts and summer floods in rivers and threats due to climate change on current adaptive strategies. European Commission, Seventh Framework Programme (2007–2013), Theme 6: Environment (including Climate Change): Adaptive Strategies to Mitigate the Impacts of Climate Change on European Freshwater Ecosystems. Wallingford: Centre for Ecology & Hydrology, pp. 75

Edwards, M. A., 2012. Discussion: Effect of Changing Water Quality on Galvanic Coupling. *Journal AWWA* 104: 65–82. <https://doi.org/10.5942/jawwa.2012.104.0151>.

Eggers, T. O., A. Martens, 2001. Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands / A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. *Lauterbornia* 42: 1–68.

Eiseler, B., 2005. Bildbestimmungsschlüssel für die Eintagsfliegenlarven der deutschen Mittelgebirge und des Tieflandes.- *Lauterbornia* 53. Dinkelscherben.

Eisenreich, S., C. Bernasconi, P. Camprostrini, 2005. Climate change and the European water dimension: a report to the European Water Directors, Ispra

Elton, C. S., 1927. *Animal Ecology*. University of Chicago Press.

Falasco, E., E. Piano, F. Bona, 2016. Diatom flora in Mediterranean streams: flow intermittency threatens endangered species. *Biodiversity and Conservation* 25: 2965–2986. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1213-8>.

Falasco, E., F. Bona, A. M. Risso, E. Piano, 2021. Hydrological intermittency drives diversity decline and functional homogenization in benthic diatom communities. *Science of The Total Environment* 762: 143090. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.143090>.

Fisher, R. A., 1936. The Use of Multiple Measurements in Taxonomic Problems. *Annals of Eugenics* 7: 179–188. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1809.1936.tb02137.x>.

Fournier, R. J., G. de Mendoza, R. Sarremejane & A. Ruhi, 2023. Isolation controls reestablishment mechanisms and post-drying community structure in an intermittent stream. *Ecology* 104: e3911. <https://doi.org/10.1002/ecy.3911>.

Gallardo, B., S. Dolédec, A. Paillex, D. B. Arscott, F. Sheldon, F. Zilli, S. Mérigoux, E. Castella, F. A. Comín, 2014. Response of benthic macroinvertebrates to gradients in hydrological connectivity: a comparison of temperate, subtropical, Mediterranean and semiarid river floodplains. *Freshwater Biology* 59: 630–648. <https://doi.org/10.1111/fwb.12292>.

Gascón, S., D. Boix, J. Sala, X. D. Quintana, 2007. Changes on macrobenthic fauna of a Mediterranean salt marsh (Empordà Wetlands, NE Iberian Peninsula) after a severe drought, with special emphasis on the *Corophium orientale* population. *Vie et Milieu / Life Environment* 3.

Giller, P. S., A. G. Hildrew, D. G. Raffaelli, 1994. *Aquatic ecology: scale, pattern and process*. Oxford: Blackwell Science.

Götzenberger, L., F. de Bello, K. A. Bråthen, J. Davison, A. Dubuis, A. Guisan, J. Lepš, R. Lindborg, M. Moora, M. Pärtel, L. Pellissier, J. Pottier, P. Vittoz, K. Zobel, M. Zobel, 2012. Ecological assembly rules in plant communities--approaches, patterns and prospects. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87: 111–127. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00187.x>.

Götzenberger, L., Z. Botta-Dukát, J. Lepš, M. Pärtel, M. Zobel, F. de Bello, 2016. Which randomizations detect convergence and divergence in trait-based community assembly? A test of commonly used null models. *Journal of Vegetation Science* 27: 1275–1287. <https://doi.org/10.1111/jvs.12452>.

Grime, J. P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature* Nature Publishing Group 242: 344–347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>.

Grime, J. P., 1977. Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist* University of Chicago Press 111: 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>.

Grime, J. P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17: 255–260. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2006.tb02444.x>.

Haybach, A., 1999. Beitrag zur Larvaltaxonomie der *Ecdyonurus-venosus* - Gruppe in Deutschland. *Lauterbornia* 113–150.

Heatherly, T., M. R. Whiles, T. V. Royer, M. B. David, 2007. Relationships between Water Quality, Habitat Quality, and Macroinvertebrate Assemblages in Illinois Streams. *Journal of Environmental Quality* 36: 1653–1660. <https://doi.org/10.2134/jeq2006.0521>.

Hering, D., R. Johnson, S. Kramm, S. Schmutz, K. Szoszkiewicz, P. Verdonschot, 2006. Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: A comparative metric-based analysis of organism response to stress. *Freshwater Biology* 51: 1757–1785. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01610.x>.

Hieber Ruiz, M., C. Robinson, U. Uehlinger, J. Ward, 2005. A comparison of benthic macroinvertebrate assemblages among different types of alpine streams. *Freshwater Biology* 50: 2087–2100. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01460.x>.

Horrigan, N., D. J. Baird, 2008. Trait patterns of aquatic insects across gradients of flow-related factors: a multivariate analysis of Canadian national data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences NRC Research Press* 65: 670–680. <https://doi.org/10.1139/f07-191>.

Horváth, F., A. Bidló, B. Heil, G. Király, G. Kovács, G. Mányoki, K. Mázsa, E. Tanács, G. Veperdi, J. Bölöni, 2012. Abandonment status and long-term monitoring of strict forest reserves in the Pannonian biogeographical region. *Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology Taylor Francis* 146: 189–200. <https://doi.org/10.1080/11263504.2011.650728>.

Hufnagel, L., C. Sipkay, 2012. A klímaváltozás hatása ökológiai folyamatokra és közösségekre = The impact of climate change on communities and ecological processes (in Hungarian) *Budapesti Corvinus Egyetem*. pp. 530

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2007. Climate change 2007: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Cambridge University Press, Cambridge. [elérhető: <http://www.ipcc.ch>]

IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change), 2014. Climate change 2014: Mitigation of climate change. Working Group III. Summary for policy makers and technical summary. Cambridge University Press, Cambridge. [elérhető: <https://www.ipcc.ch>]

Jacobsen, D., R. Marín, 2008. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. *Aquatic Ecology* 42: 643–656. <https://doi.org/10.1007/s10452-007-9127-x>.

Karaouzas, I., C. Theodoropoulos, A. Vourka, K. Gritzalis, N. Skoulikidis, 2019. Stream invertebrate communities are primarily shaped by hydrological factors and ultimately fine-tuned by local habitat conditions. *Science of The Total Environment* 665: 290–299. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.134>.

Karr, J. R., 1991. Biological Integrity: A Long-Neglected Aspect of Water Resource Management. *Ecological Applications* 1: 66–84. <https://doi.org/10.2307/1941848>.

Keddy, P. A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3: 157–164. <https://doi.org/10.2307/3235676>.

Kefford, B. J., P. K. Botwe, A. J. Brooks, S. Kunz, R. Marchant, S. Maxwell, L. Metzeling, R. B. Schäfer, R. M. Thompson, 2020. An integrated database of stream macroinvertebrate traits for Australia: concept and application. *Ecological Indicators* 114: 106280. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106280>.

Kefford, B. J., S. J. Nichols, R. P. Duncan, 2023. The cumulative impacts of anthropogenic stressors vary markedly along environmental gradients. *Global Change Biology* 29: 590–602. <https://doi.org/10.1111/gcb.16435>.

Kelso, J. E., S. A. Entekin, 2018. Intermittent and perennial macroinvertebrate communities had similar richness but differed in species trait composition depending on flow duration. *Hydrobiologia* 807: 189–206. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3393-y>.

Kernan, M., R. W. Battarbee, B. R. Moss, 2011. *Climate Change Impacts on Freshwater Ecosystems*. John Wiley & Sons.

Kontschán J., B. I. Muskó, D. Murányi, 2002. A felszíni vizekben előforduló felemáslábú rákok (Crustacea: Amphipoda) rövid határozója és előfordulásuk Magyarországon. *Folia historico-naturalia Musei Matraensis Magyar Természettudományi Múzeum Mátra Múzeuma* 26: 151–157.

Krno, I., 2004. Nemouridae (PLEcoptera) of Slovakia: autecology and distribution, morphology of nymphs. *Entomological problems* 34: 125–138.

Lake, P. S., 2011. *Drought and Aquatic Ecosystems: Effects and Responses*. John Wiley & Sons.

Laliberté, E., P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91: 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>.

Laliberté, E., D. Norton, D. Scott, 2013. Contrasting effects of productivity and disturbance on plant functional diversity at local and metacommunity scale. *Journal of Vegetation Science* 24: 834–842. <https://doi.org/10.2307/23467169>.

Laliberté, E., P. Legendre, B. Shipley, 2014. FD: Measuring functional diversity from multiple traits, and other tools for functional ecology. R package version 1: 0–12.

Laureto, L. M. O., M. V. Cianciaruso, D. S. M. Samia, 2015. Functional diversity: an overview of its history and applicability. *Natureza Conservação* 13: 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>.

Leibold, M. A., M. A. McPeck, 2006. Coexistence of the Niche and Neutral Perspectives in Community Ecology. *Ecology* 87: 1399–1410. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1399:COTNAN\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1399:COTNAN]2.0.CO;2).

Leigh, C., N. Bonada, A. J. Boulton, B. Hugueny, S. T. Larned, R. Vander Vorste, T. Datry, 2016. Invertebrate assemblage responses and the dual roles of resistance and resilience to drying in intermittent rivers. *Aquatic Sciences* 78: 291–301. <https://doi.org/10.1007/s00027-015-0427-2>.

Lhotsky, B., B. Kovács, G. Ónodi, A. Csecserits, T. Rédei, A. Lengyel, M. Kertész, Z. Botta-Dukát, 2016. Changes in assembly rules along a stress gradient from open dry grasslands to wetlands. *Journal of Ecology* 104: 507–517. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12532>.

Lillehammer, A., 1988. Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandia and Denmark. E.J. Brill/Scandinavian Science Press, Leiden; New York.

Loskotová, B., M. Straka, B. Pernecker, A. Dostálová, Z. Csabai, M. Polášek, P. Pařil, 2022. Combined effect of stream drying and nutrient enrichment on macroinvertebrate community: experimental study from artificial stream mesocosms. *Aquatic Sciences* 85: 23. <https://doi.org/10.1007/s00027-022-00924-w>.

Lukács, Á., I. Bácsi, Z. Nemes-Kókai, G. Borics, G. Várbíró, E. T-Krasznai, V. B-Béres, 2021. Strong influence of climatic extremes on diversity of benthic algae and cyanobacteria in a lowland intermittent stream. *Ecohydrology* 14: e2286. <https://doi.org/10.1002/eco.2286>.

MacArthur, R. H., E. O. Wilson, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.

MacArthur, R., R. Levins, 1967. The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist* [University of Chicago Press, American Society of Naturalists] 101: 377–385.

Mackay, R. J., 1992. Colonization by Lotic Macroinvertebrates: A Review of Processes and Patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* NRC Research Press 49: 617–628. <https://doi.org/10.1139/f92-071>.

Magand, C., M. H. Alves, E. Calleja, T. Datry, G. Dörflinger, J. England, F. Gallart, R. Gómez, D. Jorda-Capdevila, E. Marti, A. Munne, A. V. Pastor, R. Stubbington, I. Tziortzis, D. von Schiller, 2020. Intermittent

rivers and ephemeral streams: what water managers need to know. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3888474>.

Mason, N. W. H., D. Mouillot, W. G. Lee, J. B. Wilson, 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>.

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology Evolution* 21: 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>.

Menegotto, A., C. S. Dambros, S. A. Netto, 2019. The scale-dependent effect of environmental filters on species turnover and nestedness in an estuarine benthic community. *Ecology* 100: e02721. <https://doi.org/10.1002/ecy.2721>.

Menge, B. A., A. M. Olson, 1990. Role of scale and environmental factors in regulation of community structure. *Trends in Ecology Evolution Elsevier* 5: 52–57. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90048-I](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90048-I).

Messenger, M., B. Lehner, C. Cockburn, N. Lamouroux, H. Pella, T. Snelder, K. Tockner, T. Trautmann, C. Watt, T. Datry, 2021. Global prevalence of non-perennial rivers and streams. *Nature* 594: 391–397. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03565-5>.

Meszéna, G., M. Gyllenberg, L. Pásztor, J. Metz, 2006. Competitive exclusion and limiting similarity: A unified theory. *Theoretical population biology* 69: 68–87. <https://doi.org/10.1016/j.tpb.2005.07.001>.

Miliša, M., R. Stubbington, T. Datry, N. Cid, N. Bonada, M. Šumanović, D. Milošević, 2022. Taxon-specific sensitivities to flow intermittence reveal macroinvertebrates as potential bioindicators of intermittent rivers and streams. *Science of The Total Environment* 804: 150022. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2021.150022>.

Mitwally, H. M., 2022. A comparison of physical disturbance and pollution stressors in sandy beaches using nematode functional biological traits. *Journal of Coastal Conservation* 26: 39. <https://doi.org/10.1007/s11852-022-00884-1>.

Moog, O. & A. Hartmann (Eds.) (2017): *Fauna Aquatica Austriaca*, 3. Edition 2017. BMLFUW, Wien.

Moss, B., 2007. Water pollution by agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* Royal Society 363: 659–666. <https://doi.org/10.1098/rstb.2007.2176>.

Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. H. Mason, D. Mouillot, 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. *Functional Ecology* 24: 867–876. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2010.01695.x>.

Murray-Stoker, D., K. M. Murray-Stoker, F. P. Kong, F. Amanat, 2022. Environmental filtering and habitat (mis)matching of riverine invertebrate metacommunities. *Journal of Biogeography* 49: 2105–2119. <https://doi.org/10.1111/jbi.14501>.

Mykrä, H., J. Heino, T. Muotka, 2007. Scale-related patterns in the spatial and environmental components of stream macroinvertebrate assemblage variation. *Global Ecology and Biogeography* 16: 149–159. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2006.00272.x>.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O’hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner, 2020. *vegan: Community ecology package*. R package version 2.5–6.

Passy, S. I., C. A. Larson, 2011. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. *Microbial Ecology* 62: 414–424. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9879-7>.

Passy, S. I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86: 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>.

Patil, I., 2021. Visualizations with statistical details: The “ggstatsplot” approach. *Journal of Open Source Software* 6: 3167. <https://doi.org/10.21105/joss.03167>.

Pendergrass, A. G., R. Knutti, 2018. The Uneven Nature of Daily Precipitation and Its Change. *Geophysical Research Letters* 45: 980–11,988. <https://doi.org/10.1029/2018GL080298>.

Piano, E., A. Doretto, S. Mammola, E. Falasco, S. Fenoglio, F. Bona, 2020. Taxonomic and functional homogenisation of macroinvertebrate communities in recently intermittent Alpine watercourses. *Freshwater Biology* 65: 2096–2107. <https://doi.org/10.1111/fwb.13605>.

Poff, N. L., 1997. Landscape Filters and Species Traits: Towards Mechanistic Understanding and Prediction in Stream Ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 16: 391–409. <https://doi.org/10.2307/1468026>.

R Core Team, 2021. R: A Language and Environment for Statistical Computing. <http://www.r-project.org/>.

Rao, C. R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21: 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1).

Raunkiaer, C., 1934. The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer. Clarendon Press, Oxford, <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19340701044>.

Raymond, P. A., J. Hartmann, R. Lauerwald, S. Sobek, C. McDonald, M. Hoover, D. Butman, R. Striegl, E. Mayorga, C. Humborg, P. Kortelainen, H. Dürr, M. Meybeck, P. Ciais, P. Guth, 2013. Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature* 503: 355–359. <https://doi.org/10.1038/nature12760>.

Reid, A. J., A. K. Carlson, I. F. Creed, E. J. Eliason, P. A. Gell, P. T. J. Johnson, K. A. Kidd, T. J. MacCormack, J. D. Olden, S. J. Ormerod, J. P. Smol, W. W. Taylor, K. Tockner, J. C. Vermaire, D. Dudgeon, S. J. Cooke, 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews* 94: 849–873. <https://doi.org/10.1111/brv.12480>.

Ricklefs, R. E., D. Schlüter, 1993. Species diversity: regional and historical influences. *Species diversity in ecological communities*. In

Ricklefs, R. E and D. Schluter (eds), Historical and Geographical Perspectives, University of Chicago Press, pp. 350–363

Ricotta, C., M. Moretti, 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167: 181–188. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-1965-5>.

Sabater, S., X. Timoner, C. Borrego, V. Acuña, 2016. Stream Biofilm Responses to Flow Intermittency: From Cells to Ecosystems The relevance of temporary streams in the world. *Frontiers in Environmental Science* 4: 1–10. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2016.00014>.

Sánchez-Montoya, M. M., D. von Schiller, G. G. Barberá, A. M. Díaz, M. I. Arce, R. del Campo, K. Tockner, 2018. Understanding the effects of predictability, duration, and spatial pattern of drying on benthic invertebrate assemblages in two contrasting intermittent streams. *PLOS ONE Public Library of Science* 13: e0193933. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193933>.

Sarremejane, R., H. Mykrä, N. Bonada, J. Aroviita, T. Muotka, 2017. Habitat connectivity and dispersal ability drive the assembly mechanisms of macroinvertebrate communities in river networks. *Freshwater Biology* 62: 1073–1082. <https://doi.org/10.1111/fwb.12926>.

Sarremejane, R., N. Cid, R. Stubbington, T. Datry, M. Alp, M. Cañedo-Argüelles, A. Cordero-Rivera, Z. Csabai, C. Gutiérrez-Cánovas, J. Heino, M. Forcellini, A. Millán, A. Paillex, P. Pařil, M. Polářek, J. M. Tierno de Figueroa, P. Usseglio-Polatera, C. Zamora-Muñoz, N. Bonada, 2020. DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data Nature Publishing Group* 7: 386. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7>.

Sarremejane, R., R. Stubbington, J. England, C. E. M. Sefton, M. Eastman, S. Parry, A. Ruhi, 2021. Drought effects on invertebrate metapopulation dynamics and quasi-extinction risk in an intermittent river network. *Global Change Biology* 27: 4024–4039. <https://doi.org/10.1111/gcb.15720>.

Savage, A. A., 1989. Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: a key with ecological notes. Freshwater Biological Association, Ambleside, Cumbria. No. 50, pp. 173

Schmera, D., C. Ricotta, J. Podani, 2023. Components of functional diversity revisited: A new classification and its theoretical and practical implications. *Ecology and Evolution* 13: e10614. <https://doi.org/10.1002/ece3.10614>.

Schmera, D., D. Árvai, P. Boda, E. Bódis, Á. Bolgovics, G. Borics, A. Cserscsa, C. Deák, E. Á. Krasznai, B. A. Lukács, P. Mauchart, A. Móra, P. Sály, A. Specziár, K. Süveges, I. Szivák, P. Takács, M. Tóth, G. Várbíró, A. E. Vojtkó, T. Erős, 2018. Does isolation influence the relative role of environmental and dispersal-related processes in stream networks? An empirical test of the network position hypothesis using multiple taxa. *Freshwater Biology* 63: 74–85. <https://doi.org/10.1111/fwb.12973>.

Schmera, D., J. Heino, J. Podani, T. Erős, S. Dolédec, 2017. Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia* 787: 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2974-5>.

Schmera, D., J. Podani, J. Heino, T. Erős, N. L. Poff, 2015. A proposed unified terminology of species traits in stream ecology. *Freshwater Science University of Chicago Press* 34: 823–830.

Schmera, D., J. Podani, T. Erős, J. Heino, 2014. Combining taxon-by-trait and taxon-by-site matrices for analysing trait patterns of macroinvertebrate communities: a rejoinder to Monaghan Soares (2014). *Freshwater Biology* 59: 1551–1557. <https://doi.org/10.1111/fwb.12369>

Schmidt-Kloiber, A., D. Hering, 2015. [www.freshwaterecology.info](http://www.freshwaterecology.info) – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators* 53: 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007>.

Schriever, T., D. Lytle, 2016. Convergent diversity and trait composition in temporary streams and ponds. *Ecosphere* 75: e01350. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1350>.

Schriever, T., M. Bogan, K. Boersma, M. Cañedo-Argüelles, K. Jaeger, J. Olden, D. Lytle, 2015. Hydrology shapes taxonomic and functional structure of desert stream invertebrate communities. *Freshwater science* 34: 399–409. <https://doi.org/10.1086/680518>.

Simmons, B. I., P. S. A. Blyth, J. L. Blanchard, T. Clegg, E. Delmas, A. Garnier, C. A. Griffiths, U. Jacob, F. Pennekamp, O. L. Petchey, T. Poisot, T. J. Webb, A. P. Beckerman, 2021. Refocusing multiple stressor research around the targets and scales of ecological impacts. *Nature Ecology Evolution* 5: 1478–1489. <https://doi.org/10.1038/s41559-021-01547-4>.

Solheim, A., L. Globevnik, K. Austnes, P. Kristensen, J. Moe, J. Persson, G. Phillips, S. Poikane, W. Bund, S. Birk, 2019. A new broad typology for rivers and lakes in Europe: Development and application for large-scale environmental assessments. *Science of The Total Environment* 697: 134043. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.134043>.

Soria, M., C. Leigh, T. Datry, L. M. Bini, N. Bonada, 2017. Biodiversity in perennial and intermittent rivers: a meta-analysis. *Oikos* 126: 1078–1089. <https://doi.org/10.1111/oik.04118>.

StatSoft, Inc. (2008). STATISTICA (data analysis software system), version 8.0. [www.statsoft.com](http://www.statsoft.com).

Stewart, J. S., L. Wang, J. Lyons, J. A. Horwath, R. Bannerman, 2001. Influences of Watershed, Riparian-Corridor, and Reach-Scale Characteristics on Aquatic Biota in Agricultural Watersheds1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 37: 1475–1487. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.2001.tb03654.x>.

Strachan, S., E. Chester, B. Robson, 2015. Freshwater Invertebrate Life History Strategies for Surviving Desiccation. *Springer Science Reviews* 3: 57–75. <https://doi.org/10.1007/s40362-015-0031-9>.

Stubington, R., J. England, P. J. Wood, C. E. M. Sefton, 2017b. Temporary streams in temperate zones: recognizing, monitoring and restoring transitional aquatic-terrestrial ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water* 4: e1223. <https://doi.org/10.1002/wat2.1223>.

Stubbington, R., M. T. Bogan, N. Bonada, A. J. Boulton, T. Datry, C. Leigh, R. Vander Vorste, 2017a. Chapter 4.3 - The Biota of Intermittent Rivers and Ephemeral Streams: Aquatic Invertebrates In Datry, T., N. Bonada, A. Boulton (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams*. Academic Press: pp. 217–243. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00007-3>.

Stubbington, R., R. Chadd, N. Cid, Z. Csabai, M. Miliša, M. Morais, A. Munné, P. Pařil, V. Peřić, I. Tziortzis, R. C. M. Verdonschot, T. Datry, 2018. Biomonitoring of intermittent rivers and ephemeral streams in Europe: Current practice and priorities to enhance ecological status assessments. *The Science of the Total Environment* 618: 1096–1113. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.137>.

Suárez, M. L., M. M. Sánchez-Montoya, R. Gómez, M. I. Arce, R. del Campo, M. R. Vidal-Abarca, 2017. Functional response of aquatic invertebrate communities along two natural stress gradients (water salinity and flow intermittence) in Mediterranean streams. *Aquatic Sciences* 79: 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00027-016-0475-2>.

Sweeney, B. W., 1993. Effects of Streamside Vegetation on Macroinvertebrate Communities of White Clay Creek in Eastern North America. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia Academy of Natural Sciences* 144: 291–340.

Tachet, H., P. Richoux, M. Bournaud, P. Usseglio-Polatera, (2010). *Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie* (Vol. 15, pp. 89-10). Paris: CNRS éditions.

Townsend, C. R., M. R. Scarsbrook, S. Dolédec, 1997. The intermediate disturbance hypothesis, refugia, and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42: 938–949. <https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5.0938>.

Tramblay, Y., A. Rutkowska, S. Eric, C. Sefton, G. Laaha, M. Osuch, M. Albuquerque, M. Alves, K. Banasik, A. Beaufort, L. Brocca, S. Camici, Z. Csabai, H. Dakhlaoui, A. De Girolamo, G. Dörflinger, F. Gallart, T. Gauster, L. Hanich, H. Montpellier, 2020. Trends in flow intermittence for European Rivers. *Hydrological Sciences Journal/Journal des Sciences Hydrologiques* 66:37–49. <https://doi.org/10.1080/02626667.2020.1849708>.

Usseglio-Polatera, P., M. Bournaud, P. Richoux, H. Tachet, 2000. Biological and ecological traits of benthic freshwater macroinvertebrates: relationships and definition of groups with similar traits. *Freshwater Biology* 43: 175–205. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2000.00535.x>.

Vander Vorste, R., F. Malard & T. Datry, 2016. Is drift the primary process promoting the resilience of river invertebrate communities? A manipulative field experiment in an intermittent alluvial river. *Freshwater Biology* 61: 1276–1292. <https://doi.org/10.1111/fwb.12658>.

Várbíró G., P. Boda, B. Csányi, J. Szekeres, 2015. Módszertani útmutató a makroszkopikus vízi gerinctelenek élőlénycsoport VKI szerinti gyűjtéséhez és feldolgozásához. (Methodological guide for the gathering and processing of the aquatic macroinvertebrate organisms group according to the WFD).

Várbíró, G., G. Borics, M. H. Novais, M. M. Morais, F. Rimet, A. Bouchez, K. Tapolczai, I. Bácsi, P. Usseglio-Polatera, V. B-Béres, 2020. Environmental filtering and limiting similarity as main forces driving diatom community structure in Mediterranean and continental temporary and perennial streams. *Science of The Total Environment* 741: 140459. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140459>.

Venables, B., B. Ripley, 2002. *Modern Applied Statistics With S* Springer. <https://doi.org/10.1007/b97626>.

Verberk, W. C. E. P., H. Siepel, H. Esselink, 2008. Life-history strategies in freshwater macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 53: 1722–1738. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02035.x>.

Verdonschot, R. C. M., A. M. van Oosten-Siedlecka, C. J. F. ter Braak, P. F. M. Verdonschot, 2015. Macroinvertebrate survival during cessation of flow and streambed drying in a lowland stream. *Freshwater Biology* 60: 282–296. <https://doi.org/10.1111/fwb.12479>.

Villéger, S., N. W. H. Mason, D. Mouillot, 2008. New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology* 89: 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>.

Violle, C., M.-L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, E. Garnier, 2007. Let the concept of trait be functional!. *Oikos* 116: 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>.

Von Schiller, D., R. Marcé, B. Obrador, L. Gómez-Gener, J. P. Casas-Ruiz, V. Acuña, M. Koschorreck, 2014. Carbon dioxide emissions from dry watercourses. *Inland Waters* 4: 377–382. <https://doi.org/10.5268/IW-4.4.746>.

Wallace, J. B., J. R. Webster, 1996. The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual Review of Entomology* 41: 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>.

Wang, L. Z., J. Lyons, P. Kanehl, R. Gatti, 1997. Influences of watershed land use on habitat quality and biotic integrity in Wisconsin streams. *Fisheries Amer Fisheries Soc*, Bethesda 22: 6–12. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(1997\)022<0006:IOWLUE>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(1997)022<0006:IOWLUE>2.0.CO;2).

Wang, L., J. Li, L. Tan, B. P. Han, 2023. Seasonal patterns of functional alpha and beta redundancies of macroinvertebrates in a disturbed (sub)tropical river. *Ecological Indicators* 146: 109777. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2022.109777>.

Waringer, J., W. Graf, 2011. Atlas der mitteleuropäischen Köcherfliegenlarven: = Atlas of Central European Trichoptera Larvae. Mauch, Dinkelscherben.

Weiher, E., P. A. Keddy, 1995. Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos* 74: 159–164. <https://doi.org/10.2307/3545686>.

Weiher, E., P. Keddy, 2001. *Ecological Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats*. Cambridge University Press.

Weiher, E., D. Freund, T. Bunton, A. Stefanski, T. Lee, S. Bentivenga, 2011. Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 366: 2403–2413. <https://doi.org/10.1098/rstb.2011.0056>.

White, J., A. House, N. Punchard, D. Hannah, N. Wilding, P. Wood, 2018. Macroinvertebrate community responses to hydrological controls and groundwater abstraction effects across intermittent and perennial headwater streams. *Science of The Total Environment* 610: 1514-1526. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.081>.

Wilkins, P. M., Y. Cao, E. J. Heske, J. M. Levenson, 2015. Influence of a forest preserve on aquatic macroinvertebrates, habitat quality, and water quality in an urban stream. *Urban Ecosystems* 18: 989–1006. <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0464-6>.

Williams, D., H. Hynes, 1977. The ecology of temporary streams. II. General remarks on temporary streams. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie* 62: 53–61. <https://doi.org/10.1002/iroh.1977.3510620104>.

Zimmer, M. A., A. J. Burgin, K. Kaiser, J. Hosen, 2022. The unknown biogeochemical impacts of drying rivers and streams. *Nature Communications* Nature Publishing Group 13: 1–4. <https://doi.org/10.1038/s41467-022-34903-4>.

Zwick, P., 2004. Key to the West Palearctic genera of stoneflies (Plecoptera) in the larval stage. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 34: 315–348. [https://doi.org/10.1016/S0075-9511\(04\)80004-5](https://doi.org/10.1016/S0075-9511(04)80004-5).

## 11. Függelék

Függelék 1. tábla. Vízterek és koordinátáik, vízterek típusai és a vizsgálat sorszáma.

Vízfolyás neve	WGIS X	WGIS Y	Típus	Vizsgálat száma
Kondoros	21.63	47.44	állandó	I. &II.
Kódombszigeti	21.49	47.03	állandó	I. &II.
Nagy-ér	21.84	47.37	állandó	I. &II.
Kösely	21.84	47.37	állandó	I.
Brassó-ér	21.37	47.7	kiszáradó	I. &II
Vidi-ér	21.40	47.76	kiszáradó	I. &II.
Barát-ér	21.78	47.18	kiszáradó	I. &II.
Kati-ér	21.75	47.53	kiszáradó	I. &II
Létai-ér	21.77	47.39	kiszáradó	I. &II.
Villongó	21.77	47.39	kiszáradó	I.
Tócó	21.57	47.61	kiszáradó	I.
Ölyvös	21.40	47.10	kiszáradó	I.

Függelék 2. Vizsgálatba tartozó vízfolyásokban kimutatásra került taxonok listája.

Vízfolyások	Brassó-ér	Ölyvös	Tócó	Villongó	Vidi-ér	Barát-ér	Kati-ér	Létai-ér	Kösely	Nagy-ér	Kódombszigeti	Kondoros
Taxonok												
Acroloxus sp.						●	●					●
Aeshna sp.								●				
Agabus sp.	●			●				●		●	●	
Anacaena sp.			●		●	●	●		●	●		●
Anax sp.		●										
Anisus sp.	●	●		●		●	●	●			●	
Aplexa sp.				●						●		
Asellus sp.	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●	●
Baetis sp.									●			●
Batracobdella sp.											●	





