1949

FITOPLANKTON KÖZÖSSÉGEK MINTÁZATÁNAK ÉS MŰKÖDÉSÉNEK ELEMZÉSE

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

BELOVICS-GÖRGÉNYI JUDIT

Témavezetők:

Dr. Tóthmérész Béla

Egyetemi tanár

Dr. Borics Gábor

Tudományos tanácsadó

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2023

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács a **Juhász Nagy Pál Doktori Iskola Kvantitatív és Terresztris Ökológia** programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.
Debrecen, 2023.

……
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Belovics-Görgényi Judit** doktorjelölt **2020-2023** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris Ökológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.
Debrecen, 2023.

……
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Belovics-Görgényi Judit** doktorjelölt **2020-2023** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Terresztris Ökológia doktori** programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javasolom.
Debrecen, 2023.

……...
a témavezető aláírása

FITOPLANKTON KÖZÖSSÉGEK MINTÁZATÁNAK ÉS MŰKÖDÉSÉNEK ELEMZÉSE

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

Írta: Belovics-Görgényi Judit okleveles Hidrobiológus

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
(Kvantitatív és Terresztris Ökológia Doktori program programja) keretében

Témavezetők:
Dr. Tóthmérész Béla
Dr. Borics Gábor

A értekezés bírálói:

Dr. ....

Dr. ....

A bírálóbizottság:

elnök: Dr. ....

tagok: Dr. ....

Dr. ....

Dr. ....

Dr. ....

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

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés 1

2. Célkitűzés és hipotézisek 4

3.1. A ritkaság meghatározása 6

3.2. Fitoplankton asszociációk szerveződésére vonatkozó ismeretek áttekintése 11

4. Anyag és módszer 17

4.1. A hazai mikroalga flóra adatbázisának elkészítése 18

4.2. A fajok osztályozása 20

4.3. A fajok lokális eloszlásának vizsgálatához alkalmazott mintavétel és mintafeldolgozás 21

4.4. Adatfeldolgozási, statisztikai módszerek 22

4.4.1. A mikroalga közösség eloszlásának vizsgálata regionális skálán 22

4.4.2. Ritkaság-testméret összefüggés vizsgálata 22

4.4.3. A fajok gyakorisági– és ritkasági értékeinek meghatározása 23

4.4.4. A mikroalgák eloszlási mintázatának vizsgálata a módosított Rabinowitz keretrendszerben 26

4.4.5. A ritkaság filogenetikai hátterének vizsgálata 26

4.4.6. A ritkasági értékek habitat típusonkénti eloszlásának vizsgálata 27

4.4.7. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok meghatározása 27

4.4.8. A habitat típusok és a mikroflóra közötti hasonlóság tanulmányozása 28

5. Eredmények 29

5.1. Adatbázis leírása 29

5.2. A mikroalga fajok eloszlásának eredményei regionális és lokális skálán 31

5.2.1. A mikroalgák eloszlása RSOC és OFD görbék alapján 31

5.2.2. A mikroalga fajok eloszlásának eredményei lokális skálán 34

5.2.3. A mikroalgák eloszlása a módosított Rabinowitz-keretrendszerben 35

5.3. A testméret és az elfoglalt lokalitások/ habitat típusok száma közötti összefüggés 37

5.4. Filogenetikai kapcsolatok 38

5.5. A gyakorisági értékek habitat típusonkénti eloszlása 40

5.6. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok 41

5.7. A habitat típusok és a mikroflóra közötti hasonlóságok tanulmányozásának eredményei 45

5.7.1. A habitat típusok FJ és FCS alapú osztályozása, kvalitatív adatok felhasználásával 45

5.7.2. A habitat típusok FJ és FCS alapú osztályozása kvantitatív adatok felhasználásával 48

6. Diszkusszió 51

6.1. A mikroalga közösség regionális és lokális eloszlása 52

6.2. A ritkaság-testméret kapcsolata 55

6.3. Filogenetikai ritkaság 57

6.4. A különböző víztípusok természetvédelmi értékei 58

6.5. A különböző élőhelytípusok funkcionális jellemzői. Egyedi mikroflórával rendelkező élőhelyek 60

6.6. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok 62

6.6.1. A különböző habitat típusok bottom-up típusú csoportosítása 62

6.6.2. A habitatok csoportosításának tapasztalatai, kvantitatív adatok felhasználásával 63

6.6.3. A habitatok klaszterezésének tapasztalatai kvantitatív adatok felhasználásával 64

6.6.4. Elméleti különbségek a FJ-alapú és a FCS-alapú megközelítések között 67

7. Összefoglalás 68

7.1. Új tudományos eredmények ismertetése 72

7.1.1. A mikroalgák élőhelypreferenciája, a Pannon ökorégióban 72

7.1.2. Ritkaság-testméret összefüggés 73

7.1.3. A ritkaság filogenetikai háttere 74

7.1.4. A különböző víztípusok természetvédelmi értékei 74

7.1.5. A különböző élőhelytípusok funkcionális jellemzői 74

7.1.6. A Pannon ökorégióban előforduló vizes élőhelyek mikroalga-flórájának funkcionális tulajdonságaiban mutatkozó hasonlóságok 75

8. Summary 76

9. Köszönetnyilvánítás 80

10. Irodalomjegyzék 80

11. Függelék 105

1. Bevezetés

A fitoplankton fajok kulcsszerepet játszanak az édesvízi ökoszisztémákban. Ezek a szervezetek képezik a vízi táplálékhálózat alapját, részt vesznek az oxigéntermelésben, valamint az édesvizek természetes tisztulási folyamataiban is (Naselli-Flores és Padisák, 2022). Kiemelkedő ökológiai szerepe miatt a fitoplankton a vízminőség monitorozó programok kiemelt csoportja lett (Batten et al., 2019). A vízminőség-értékelési vizsgálatok többnyire a nagy víztestekre (tavakra, folyókra) irányulnak. Mikroalgák azonban bárhol előfordulhatnak, ahol víz, fény és megfelelő tápanyagok a rendelkezésükre állnak, így akár barlangokban, forrásokban és telmákban is (Parker et al., 2008). A kis méretű víztestek környezeti paramétereikben szélsőségesen eltérhetnek a nagyméretű víztestektől (Zawal et al., 2013) és akár nagy diverzitású, unikális fajokkal jellemezhető közösségeket is képesek fenntartani (Kuczyńska-Kippen, 2020). Jelenleg kevés adat áll rendelkezésre az édesvízi algák elterjedéséről (Padisák et al., 2016) és még kevesebbet tudunk e csoport ritka fajairól, amelyek olykor unikális sajátságokkal bíró, esetenként veszélyeztetett víztestekben élnek.

Az élőlényközösségekben előforduló fajok gyakorisága és ritkasága visszatérő téma az ökológiában (Rochelle és Martins, 2009). A sajátos mintázatok tanulmányozását és megértését segíti az ún. core-satellite keretrendszer, mely core fajoknak tekinti azokat a taxonokat, amelyek regionálisan elterjedtek és szinte minden habitat típuson megtalálhatóak, míg satellite fajoknak azokat a taxonokat, amelyek ritkák és egy habitat típuson belül is csupán nagyon kevés lokalitáson fordulnak elő (Hanski, 1982). E modell alapján a közösséget számos gyakori (core) és ritka (satellite) faj alkotja (Hanski, 1982), egyfajta bimodális eloszlási mintázatot prediktálva. Egy másik jól ismert megközelítés, amelyet a ritka és gyakori fajok

vizsgálatára használnak, az a Rabinowitz (1981) által kidolgozott „Ritkaság hét formája” modell, amelyben Rabinowitz a ritkaság különböző típusait különíti el három jellemző kombinációja alapján: (1) földrajzi kiterjedés (kicsi vs. nagy), (2) lokális populáció méret (kicsi vs. nagy), és (3) élőhely-specificitás (generalista vs. specialista). Ezen változók kombinációja révén egy 8 kategóriából álló modellt kapunk, melyek különböző ritkasági és gyakorisági formákat tükröznek. Azok a fajok tekinthetők minden szempontból gyakorinak, melyek globális előfordulásúak, számos különböző élőhelyen megtalálhatóak (generalisták) és lokálisan is tömegesek. Abban az esetben, ha egy faj a három jellemző legalább egyikében kevésbé sikeres, a fennmaradó hét ritkasági kategória valamelyikébe fog esni.

A fajok ritkasága azonban számos sajátságtól függ, mint például a fajok környezeti korlátokkal szembeni toleranciája és preferenciája, vagy terjedési képessége. A fenti sajátságokat jelentősen befolyásolja a fajok egyik leggyakrabban vizsgált tulajdonsága, a testük mérete. A testméret a fajok egyik olyan kulcsfontosságú jellemzője, amely többnyire pozitív kapcsolatban áll az élőhely méretével és pozitívan korrelál a ritkasággal, valamint a kihalási fenyegetettséggel is (Kattan, 1992). Általánosságban elmondható, hogy a fajok minimális élőhelyméret-szükséglete a testmérettel arányosan növekszik. A kis méretű fajok többnyire (szub)kozmopolita elterjedésűek, míg a nagyméretű taxonok kisebb diszperziós képességgel rendelkeznek és kevésbé elterjedtek (Padisák et al., 2016). A kapcsolat azonban nem lineáris, ugyanis míg a kis méretű fajok a habitat méretétől függetlenül szinte bárhol előfordulhatnak, addig a nagyméretű fajok csupán néhány habitatot részesítenek előnyben, nem preferálják a kis méretű élőhelyeket, ebből adódóan az élőhelyek töredezettsége jobban veszélyezteti a nagyméretű fajok fennmaradását. Az élőhelyek jól ismert degradációján kívül bizonyos fajok ritkasága nem csupán ökológia folyamatokra vezethető vissza;

befolyásolhatják azt pl. filogenetikai kapcsolataik, vagyis evolúciós rokonsági viszonyaik is.

Fitoplankton esetén, a ritka és gyakori fajok elkülönítésével nagyon kevés vizsgálat foglalkozott eddig a Pannon ökorégió területén (Németh, 2005; T-Krasznai és B-Béres, 2021).

Ismert, hogy az édesvizek limnológiai, hidromorfológiai tulajdonságai egyértelműen meghatározzák az adott víztestben kialakuló élőhelytípusokat (Kofoid, 1903; Murray és Pullar, 1904; Huitfeldt-Kaas, 1906), valamint az előforduló élőlényegyüttesek összetételét, ezért várhatóan a hasonló fizikai tulajdonságokkal rendelkező vizek biológiai tulajdonságaikban is hasonlóak (Kofoid, 1903). Ez a felismerés vezetett az első álló- és folyóvíz típusok (sekély és mély tavak, rhithralis és potamális folyók, stb.) leírásához (Wetzel, 2001). A magyarországi vizekre az első, átfogó tipológiák a hatvanas (Sebestyén, 1963) és a hetvenes években (Dévai, 1976) jelentek meg. A Víz Keretirányelv (WFD, 2000) magyarországi bevezetésével egy átfogóbb, bizonyos tekintetben komplexebb tipológia került létrehozásra öt változó alapján, melyek a trngerszint feletti magasság, méret, mélység, mederanyag és a vízforgalom típusa. Ez alapján az állóvizeket 17, míg a folyóvizeket 25 víztípusba (GD, 2004; GD, 2010) sorolták be Magyarországon. Ezek a hidromorfológiai osztályozások az úgynevezett „top-down" elvet követik, ami a víztestek földrajzi, hidromorfológiai, fizikai és kémiai jellemzőit veszi alapul (Zenker és Baier, 2009). Ugyanakkor a víztesteket különböző biológiai elemek (fitoplankton, bentikus algák, makrofiton, makroszkopikus vízi gerinctelenek, halak) közös jellemzőinek a vizsgálatával is osztályozhatjuk (Borics et al., 2014a). A hidromorfológiai tipológiával ellentétben, a biológiai, azaz „bottom-up" tipológia kialakítása során a vizek csoportosítása az élőlénycsoportok összetételének hasonlóságán alapszik (Davy-Bowker et al., 2006). Fitoplankton esetében többféle mérőszám (diverzitási mérőszámok,

taxonarányok stb.) alkalmazható a biológiai víztípusok elkülönítésére, vagy egyesítésére. A vízi ökoszisztémák azonban nem csak fajok szintjén, hanem magasabb szerveződési szinten, azaz asszociációk, vagy funkcionális csoportok szintjén is értékelhetőek (Borics et al., 2007; Padisák et al., 2016). Bebizonyosodott ugyanis, hogy a funkcionális diverzitás jóval erősebb hatást gyakorolhat az ökoszisztéma folyamatokra, mint a fajdiverzitás (Hooper és Vitousek, 1997; Huston, 1997; Tilman et al., 1997; Wardle, 1999). A fitoplankton kutatásokban a funkcionális megközelítés nagy lendületet kapott Reynolds és munkatársai (2002) által, akik a fitoplankton fajokat úgynevezett funkcionális csoportokba sorolták. Ez a csoportosítás nagy hasonlóságot mutat a Braun-Blanquet (1951) által kidolgozott fitocönológiai rendszerrel. A Reynolds által létrehozott funkcionális csoportokba tartozó fajok többsége hasonló morfológiai és élettani jellemzőkkel rendelkezik, de nem ez volt az elsődleges szempont a csoportosításnál. Lényegesebb volt, hogy azok a taxonok kerüljenek azonos funcionális csoportba, amelyek hasonló választ mutatnak a környezeti tényezőkre, ezáltal válaszcsoportnak is tekinthetők (Violle et al., 2007). Fitoplankton esetén ezt a fajta megközelítést a nagyméretű vízterekre (tavak, tározók és folyók) dolgozták ki, megadva a 31 funkcionális csoport habitat templátját, vagyis azt, hogy a háttérváltozók (fizikai, kémiai és biológiai) milyen mintázata mellett várható a csoport előfordulása. Azt azonban, hogy a funkcionális csoportok mennyiben alkalmazhatók kis méretű, unikális élőhelyek működésének megértésére, még nem vizsgálták.

2. Célkitűzés és hipotézisek

A közösséget alakító regionális folyamatok megértése, valamint a különböző fitoplankton funkcionális csoportok habitat preferenciájának feltárása érdekében áttekintettük az elmúlt 140 év magyarországi mikroalga

kutatásának publikált szakirodalmát, és első lépésként egy olyan átfogó adatbázist állítottunk össze, mely tartalmazza a hazai mikroalga fajokat és azok előfordulási helyeinek széles skáláját.

Doktori disszertációmban bemutatom a Pannon ökorégióban feltárt mikroalgák fajleltárát, és áttekintést adok azokról a releváns élőhely jellemzőkről, amelyek befolyásolják az adott habitatban kialakuló mikroalga közösséget.

Munkám során célom volt egy olyan ritkasági mérőszám kidolgozása is, mellyel megvizsgálhatom, hogy a fajok ritkasága miként illeszkedik azokhoz a modellekhez és keretrendszerekhez, melyekkel a makroszkopikus élőlényegyüttesek közösségeinek szerveződését, biogeográfiai sajátságait jellemzik.

Ugyancsak további célom volt egy fitoplankton alapú, „bottom-up" tipológia elkészítése és ennek összehasonlítása a „top-down", azaz a hidromorfológiai víztípusokkal.

A ritkaság kérdésköréhez kapcsolódóan szintén vizsgálni kívántam, hogy miként alakul a ritka és gyakori fajok eloszlásának tér és időbeli mintázata egy fajgazdag víztérben.

Munkám során az alábbi hipotéziseket fogalmaztam meg:

1. A core-satellite hipotézis szerint, a különböző élőhelyeket alkotó közösségek nagyszámú core (gyakori) és satellite (ritka) fajokból állnak, ezáltal a fajok bimodális eloszlási mintázatát prediktálja. Feltételezzük, hogy a mikroalgák, összhangban a core-satellite hipotézissel, bimodális élőhelypreferenciát mutatnak a Pannon ökorégióban.

2. Feltételezzük, hogy a ritka és gyakori fajok regionális, és egyetlen víztéren belüli lokális eloszlásmintázata, hasonlóságot mutat.

3. Hasonlóan a makroszkopikus élőlényekhez, a mikroalgák testmérete is összefüggésben van az elfoglalt élőhelyek számával. Feltételezzük, hogy a kis méretű algák gyakoriak, számos habitat típusban/lokalitáson előfordulhatnak, míg a nagyobb méretű fajok ritkábbak, kevesebb habitat típusban/lokalitáson fordulnak elő.

4. Feltételezzük, hogy a mikroalgák ritkasága függ a filogenetikai rokonságuktól, azazbizonyos fajok előfordulási gyakoriságát lényegesen befolyásolja a fajok evolúciós története és azok kapcsolatai.

5. Feltételezzük, hogy a különböző habitat típusok között jelentős fajgazdagságbeli különbségek vannak, ezáltal eltérő számú ritka algataxont tartalmaznak és eltérő természetvédelmi értékkel bírnak.

6. Feltételezzük, hogy a különböző habitat típusok sajátos funkcionális közösséggel jellemezhetők.

7. Végül feltételezzük, hogy a mikroalgák által létrehozott biológiai víztípusok („bottom-up" tipológia) jelentős mértékben eltérnek a hidromorfológiai víztípusoktól („top-down" tipológia).

3. Irodalmi áttekintés

3.1. A ritkaság meghatározása

A biodiverzitás csökkenése, a 21. század egyik legnagyobb ökológiai problémája. A jelenlegi biodiverzitási krízist elsősorban a tájhasználat változásai, az élőlények közvetlen kiaknázása, az éghajlatváltozás, a környezetszennyezés és az invazív fajok megjelenése okozza (IPBES, 2019), amelyek felgyorsítják a fajok kihalását. Míg a biodiverzitás-vizsgálatok

elsősorban a szárazföldi rendszerekre összpontosítanak, kevesebb figyelem irányul az édesvizekre (Lydeard és Mayden 1995; Vári et al., 2022), amelyek biológiai sokféleségének csökkenése jóval nagyobb, mint a szárazföldi rendszereké (Sala et al., 2000; Reid et al., 2019). Habár az édesvizek a Föld felszínének csupán 1%-át borítják, mégis az összes eddig leírt faj 10%-nak adnak otthont (Balian et al., 2007; Strayer és Dudgeon, 2010). Emiatt az édesvizeket a Földünk egyik legveszélyeztetettebb ökoszisztémájának tartják. Annak ellenére, hogy az édesvízi ökoszisztémák jelentősen hozzájárulnak a globális biológiai sokféleséghez, a természetvédelmi kutatások és intézkedések elsősorban a karizmatikusabb, szabad szemmel is jól látható élőlénycsoportok felé irányulnak, különös tekintettel a gerincesekre, mint például a madarakra, kétéltűekre, vagy a halakra (Grenyer et al., 2006; Wake és Vredenburg, 2008; Abell et al., 2011; Jenkins et al., 2015). Az édesvízi ökoszisztémák biológiai sokfélesége sokkal gyorsabban fogyatkozik, mint a szárazföldi, vagy a tengeri ökológiai rendszereké (Sala et al. 2000, Reid et al. 2019). Az édesvízi fajok közel harmada (29 %-a) veszélyeztetett (Carrizo et al., 2017). A fentebb említett élőlénycsoportoknál nagyrészt ismert, melyek azok a fajok, amelyek ritkák és melyek azok, amelyeket a kihalás veszélye fenyeget. Ugyanakkor kiemelkedő szerepe van az édesvízi ökoszisztémákban a mikroszkópikus méretű élőlénycsoportoknak is, mint pl. az algáknak, melyek részt vesznek az oxigéntermelésben, a tisztítási folyamatokban és a táplálékhálózat alapját képezik. Mindezek ellenére viszonylag kevés tanulmány foglalkozott eddig az édesvizek mikrobiális világa diverzitásának vizsgálatával (Stomp et al., 2011; Collen et al., 2014).

A biodiverzitást korábban rendszerleíró változónak tekintették az ökológiában, azonban a legújabb tanulmányok már a rendszer tulajdonságait (stabilitás, erőforrás-felhasználás hatékonyság) befolyásoló tényezőként kezelik. A biológiai sokféleséget - a különböző biológiai szerveződési

szinteknek megfelelően - jellemezhetjük például a fajok számával, azok mennyiségi viszonyaival, vagy a szerkezeti- és a funkcionális sokféleség mutatóival is (Borics et al., 2021)). Fitoplankton esetén is számos metrika létezik a biodiverzitás mérésére, bár ezek is (pl. Shannon, Simpson index) a fajgazdagságon és a fajok relatív abundanciáján alapulnak (Tóthmérész, 1995). Ezen metrikák alapján mért magas fitoplankton diverzitás azonban nem feltétlenül jelent magas konzervációs értéket, hiszen ezek a diverzitásmetrikák nagyon kevés információt nyújtanak az unikális fajokról, csupán a komponensek számára és gyakoriságára érzékenyek. Azt, hogy egy fitoplankton faj mennyire unikális, leginkább a ritkasággal tudjuk megközelíteni.

Míg kezdetben egy ritka faj egyszerűen érdekes volt, vagy növelte az őt leíró tudós hírnevét, addig az 1980-as évektől a „ritkaság", mint ökológiai kifejezés egyre fontosabbá vált a természetvédelmi biológiában (Padisák et al., 2010a). A populáció– és közösségi ökológiában számos definíció létezik a ritkaság leírására (Németh, 2005). Reveal (1981) szerint „a ritkaság nem más, mint egy organizmus pillanatnyi állapota, amelyben az élőlények abundanciáját vagy elterjedési területét különböző biológiai és/vagy fizikai tényezők olyan szintre korlátozzák, ami bizonyíthatóan kisebb, mint ami az összevethető taxonómiai entitások többségére jellemző." Ebből a kissé bonyolultnak tűnő definícióból kiderül, hogy a ritkaság egy adott élőlénycsoporton belül kialakult státuszként értelmezhető, mely összefüggésben van egy adott taxon abundanciájával és elterjedésével. Gaston (1994) úgy határozta meg a ritkaságot, mint „alacsony abundanciájú és/vagy kis elterjedési tartományú" állapot. A ritkaság fogalma alatt a biológiában tehát többnyire azt értik, hogy egy faj elterjedése lokális, vagy amennyiben nem az, úgy abundanciája rendkívül alacsony. A jól detektálható fajok esetén mind a lokális, mind a globális elterjedés, azaz a térbeli skálán mérhető

ritkaság jól kimutatható. Az abundancia tengely mentén értelmezett ritkaság megadásához viszont a fajok mennyiségi adataira van szükség, azonban a nem jól detektálható fajok esetén pontosan meghatározott mennyiségi fajarányok nem feltétlenül ismertek (Padisák et al., 2010a). Ezáltal a ritkaság és gyakoriság értelmezéséhez nehéz megtalálni a megfelelő kritériumokat. Amennyiben folytonos leíró változókat szeretnénk használni, nagyon körülményes megtalálni azt a határértéket, ahol a ritkaság véget ér és a gyakoriság elkezdődik (Gaston, 1994), ezért a ritkaságot többnyire szubjektív határértékeken alalpuló, egyéni (kategorikus) változókkal szokták jellemezni. Számos ilyen kategorikus változót alkalmaztak eddig a különböző élőlénycsoportok ritka fajainak meghatározására, mint például „5-nél kevesebbszer jegyezték fel a fajt" (madarak; Thomas, 1979), vagy „legfeljebb 10 egyed vagy három kupac fordult elő a területen" (növények; Usher, 1986), vagy „1950 óta egy kiterjedt terepi felmérés során a brit nemzeti koordináta 15 vagy kevesebb mint 10 km^2 –ében rögzítették a fajt" (mohák; Longton, 1992).

Az imént felsorolt élőlénycsoportok (madarak, növények, mohák) esetében nem nehéz meghatározni a ritka fajokat. Fitoplankton esetén azonban a ritkaság nehezen megfogható és számos nehézséggel kell szembenéznünk. Egyrészt ezek a fajok szabad szemmel nem láthatók. Ez azt jelenti, hogy a legegyszerűbb flórafelmérés is mintavételt és műszerezést (mikroszkóp) igényel, ezáltal a természetben ritka fitoplankton fajokat nem tudunk keresni pusztán szabad szemmel (Padisák et al., 2010a). A másik nehézség a mintavételi lefedettségből adódik. A mikroszkópos flórafelmérések többsége ugyanis csupán egyetlen mintavételi ponton alapszik. Az így vett minták térfogata általában nem nagyobb, mint egy liter, amelyből mindössze 5-20 cm^3 kerül átvizsgálásra a laboratóriumban. Ez a térfogat nagyságrendekkel kisebb, mint a teljes mintázott víztest térfogata. Így ezek a vizsgálatok nem teljesen

tükrözik, sőt vélhetően lényegesen alábecsülik egy adott víztest valós fitoplankton fajszámát, minimális információt nyújtva a ritka fajokról, hiszen sok esetben az unikális fajok egyáltalán nem, vagy csak nagyon ritkán kerülnek bele a mintákba (Borics et al., 2021). Mikroalgák esetén tehát a ritka fajok azonosítása függ a mintavétel helyétől és gyakoriságától, valamint a mintavételi erőfeszítéstől és a mintavételi módszertől is. Az sem elhanyagolható tényező, hogy minden víztest alapvető fizikai, kémiai és biológiai sajátságai – melyek a fajok számára fontos környezeti paraméterek – folyamatos, olykor szélsőséges változásokat mutatnak, a fajok abundanciájának nemegyszer szélsőséges oszcillációját eredményezve (Huisman és Weissing, 1999). Ezért a plankton fajainak kimutathatósága is folytonos változást mutat.

A legtöbb vízi élőlény (a protisztáktól a makrogerinctelenekig) ritkaságának tanulmányozásakor nem szükséges megvizsgálnunk azt, hogy a fajarányok mennyire járulnak hozzá a teljes biomasszához. Ezzel szemben a fitoplankton-ökológiában (bár legkevésbé a ritkaság összefüggésében) sok tanulmány csak azokat a fajokat veszi figyelembe, amelyek hozzájárulása a teljes fitoplankton biomasszához ≥5% (néha ≥10%). Ez a megközelítés többnyire azzal indokolható, hogy egy adott víztest fitoplankton közösségének fő mintázata már leírható néhány domináns alga szintjén is és ez a gyakorlat statisztikailag is alátámasztott (Padisák et al., 2009a, 2010b). Ugyanakkor egy víztest ökológiai folyamatainak megértéséhez és a különböző természetvédelmi stratégiák kidolgozásához, figyelembe kell venni a ritkaságot.

3.2. Fitoplankton asszociációk szerveződésére vonatkozó ismeretek áttekintése

Fitoplanktonnak a felszíni vizek alzat nélküli tömegében élő mikroszkopikus növényi szervezetek összességét nevezzük. A fitoplankton mennyiségét és minőségi összetételét részben abiotikus: pl. hőmérséklet (Agawin et al., 2000), sótartalom (Ahel et al., 1996), fény (Falkowski et al., 1985), turbulencia (Margalef, 1979), makro- és mikrotápanyagok elérhetősége (Niraula et al., 2007), részben biotikus interakciók pl. szimbiózis, kompetíció (Carpenter és Kitchell, 1996) befolyásolják. Mivel az említett tényezők az év során jelentős mértékben változnak, ez jelentős hatással van a fitoplankton összetételére is. A vizek planktonikus közösségét rendszeresen vizsgálva két szembeötlő dolgot tapasztalhatunk: 1) egy adott víztérre megadhatók jellegzetes közösségek, 2) a mikroszkopikus közösségek jelentős szezonális változásokat mutatnak.

A fitoplankton társulásokat kézenfekvő egy domináns, vagy egy domináns és egy, vagy több szubdomináns faj alapján jellemezni. Amennyiben ismerjük a fajok előfordulásának háttérmintázatát, képet kapunk az adott együttes általános természetéről, a biotópról, melyben a közösség előfordul, és ez a háttérmintázat jól indikálja a közösségen belüli interakciókat is (Hutchinson, 1957). Kezdetben a domináns, illetve néha a domináns és szubdomináns fajok nevét használták a fitoplankton társulások megnevezésére. Ha a *Fragilaria crotonensis* volt a domináns és az *Asterionella gracillima* a szubdomináns egy élőhelyen, egyszerűen *Fragilaria crotonensis-Asterionella gracillima* asszociációról beszéltek (Hutchinson, 1957). Az ezzel kapcsolatos legrégebbi leírás 1921-ből származik, melyben az angliai Lake District három oligotróf tavát vizsgálva Pearsall megállapította, hogy két tóban (Wastwater, Ennerdale) a vizsgált időszakban a Desmidiales-rendbe tartozó fajok voltak a dominánsak. Mellettük pedig szubdomináns

fajként jegyezte fel a *Sphaerocystis schroeteri* és *Peridinium willei* fajokat, míg a harmadik tóban (Crummock Water) a fitoplankton asszociáció a Desmidiales-rendbe tartozó zöldalgák és a diatóma fajok között oszlott meg (Pearsall, 1921). A botanikában, egy adott élőhelyen, az év során bekövetkező változásokat a közösség aspektusainak tekintik. Ez a megközelítés a fitoplankton esetén is megjelent, az éves változásokat először Panknin (1947) tekintette a fitoplankton aspektusainak és ez a megközelítés azóta is felbukkan az irodalomban (Dokulil, 1991; Sumaiya et al., 2017). Azonban tévedés lenne a fitoplankton éves változásait a szárazföldi vegetáció esetén megfigyeltekkel azonosítani. A kis méretű, rövid generációs idejű fitoplankton szervezeteknél ugyanis egy év leforgása alatt, akár több száz generáció is válthatja egymást, ezért a fitoplankton éven belüli változása sokkal inkább a szárazföldi vegetáció több évnyi változásához hasonlítható (Sommer, 1991; Padisák, 1992). Az algafajok gyors szaporodása miatt egyetlen év a plankton életében olyan, mint pl. több száz év egy beerdősülés folymatában, ezért az év folyamán megjelenő különböző algaegyütteseket nem egy társulás aspektusainak, hanem különböző asszociációknak kell tekinteni (Hutchinson, 1957; Padisák, 1985). Míg a fitoplankton szukcessziójához elég csupán pár hónap, addig a terresztris vegetáció szukcessziójához évszázadok, vagy akár évezredek szükségesek.

A fitoplankton asszociációk szerkezetének és működésének megértése a fitoplankton-ökológia alapkérdése. A fitoplanktonra vonatkozó korabeli ismeretanyagot jelentősen bővítették azok a kutatások, melyek a vizek fitoplankton alapján történő minősítésére irányultak. Thunmark (1945), Nygaard (1949) és Järnefelt (1952) vízminőség leírására szolgáló taxonómiai indexeinek alapja, hogy taxonómiai csoportokat rendeltek bizonyos trofitási szintekhez, és így jellemezték a vizek tápanyagterheltségét. A fitoplankton asszociációk összetételét természetesen lehet egyetlen változó mentén is

értékelni, de ez a megközelítés csak nagyon durva kategorizálást eredményezhet. Komoly előrelépést jelentett Margalef (1958) munkája, aki először ismerte fel, hogy a fitoplankton összetétele a szelektivitás két lehetséges végpontja felé irányul: léteznek r és K-stratégista fajok, ahol a szezonális szukcesszió a kis méretű, nagy növekedési ütemű, első kolonizáló taxonoktól (r-stratégia) a nagyobb fajok felé irányul, amelyek speciális képességekkel (motilitás, N_2-fixáció) képesek túlnőni kompetítoraikat (K-stratégista). Az ökológiában mérföldkőnek számít Hutchinson (1961) tanulmánya, mely amellett, hogy a fitoplankton szerveződésének számos fontos problémakörét érinti, igazán híressé az ún. plankton paradoxon felvetése miatt vált. Hutchinson (1961) megkérdezte: „Hogyan lehetséges, hogy számos olyan faj él együtt egy viszonylagosan izotróp, és strukturálatlan környezetben, amelyek mindegyike ugyanolyan típusú anyagokért verseng?". A plankton-paradoxon nagyban befolyásolta a diverzitás tanulmányokat és általában a közösségi ökológia fejlődését (Naselli-Flores és Rossetti, 2010). Számos elmélet született a „plankton paradoxon" magyarázatára, és ma már tudjuk, hogy a környezet, amelyben a fitoplankton él sem nem izotróp, sem nem strukturálatlan (Borics et al., 2021). A planktonikus algák számos, korlátozott mennyiségben rendelkezésre álló forrásért versengenek, melyek kaotikus oszcillációkat eredményeznek a versengő fajok mennyiségében (Huisman és Weissing, 1999). Emellett számos különböző, biotikus (kompetíció, zooplankton általi kifalás, parazitizmus, allelopátia) és abiotikus korlátnak (fény- vagy tápanyaglimitáció stb.) vannak kitéve, melyek szintén erőteljesen befolyásolják a planktonikus algák együttélését (Roy és Chattopadhyay, 2007). A későbbiekben, a tengeri fitoplankton együttesek összetételének időbeli és térbeli változásainak megértéséhez, a továbbfejlesztett Margalef-mandala (Margalef, 1978) adott útmutatót. A mandala egy olyan vizuális modell, amely bemutatja az élőhely turbulencia és

tápanyagviszonyainak interaktív hatásait és hozzásegít ahhoz, hogy megértsük, miért éppen az adott filogenetikai és morfológiai vonalak válnak meghatározóvá a planktonban, az adott pillanatban. A mandala különbséget tesz továbbá az r- és a K-stratégista fajok között is, hangsúlyozva, hogy egy turbulens, tápanyagban gazdag víztömeget elsőként az úttörő fajok kolonizálnak, majd a turbulencia mértékének csökkenésével és a tápanyagok elhasználódásával a fajösszetételben változások mennek végbe és a közösség összetétele a K-stratégisták felé tolódik. A mandala főként a tengeri fitoplankton közösségekre íródott, az édesvizek kevés figyelmet kaptak (Wyatt, 2014). Az édesvízi fitoplankton működésének megértését sokáig csupán Grime (1974) terresztris vegetációra kidolgozott C-S-R elméletének adaptációja segítette (Reynolds, 1984, 1991).

Az 1980-as évektől kezdve kaptak igazán nagy lendületet a funkcionális alapú vizsgálatok a fitoplankton ökológiában. Számos megközelítés került kidolgozásra az elmúlt években, azonban leggyakrabban a funkcionális jelleg és funkcionális csoport alapú megközelítéseket alkalmazzák a kutatók a fitoplankton közösségekben történő változások nyomon követésére, illetve az ökoszisztémák alapvető működési sajátságainak értelmezésére. Ezek a tulajdonságok hatással vannak pl. a fitoplankton fajok növekedésére, szaporodására és túlélési esélyeire is. A funkcionális jelleg (azaz trait) alapú megközelítés alatt az egyedek bármely mérhető morfológiai, fiziológiai, vagy fenológiai tulajdonságát értjük. Ez a fajta megközelítés a jellegek hasonlósága révén különíti el a fajokat, melyben egy faj szerepe az ökoszisztémában attól függ, hogy milyen mérhető morfológiai, fiziológiai és fenológiai tulajdonságokkal rendelkezik ahhoz, hogy egy adott élőhelyen alkalmazkodjon és versenyképes legyen a többi mikroorganizmusal szemben (Violle et al., 2007). A funkcionális jellegek alkalmazása az ökológiában nem újkeletű. A terresztris növények kutatásában

már több évtizede alkalmazzák őket, például az edényes növények számos, könnyen azonosítható és mérhető tulajdonsága (levélfelület, gyúlékonyság, gyökérátmérő, virágzás időtartama, stb.) mára lehetővé tette egy nagy, átfogó trait adatbázis létrehozását e tudományterületen (Kattge et al., 2011). Fitoplankton esetén is megtörtént a szigorú értelemben vett, tehát pusztán funkcionális jellegek alapján képzett csoportok kialakítása. Míg Salmaso és Padisák (2007) egy finom felbontású csoportosításra tettek javaslatot, Kruk és munkatársai (2010) egy egyszerűbb, 8 funkcionális csoportból álló rendszert hoztak létre. Bár a fitoplankton együttesek szerveződésének jellegalapú megközelítésére már Margalef (1968, 1978) munkáiban is találunk utalásokat, ez a megközelítés az utóbbi másfél évtizedben kapott nagy hangsúlyt (Weithoff, 2003; Litchman és Klausmeier, 2008; Abonyi et al., 2014; Weithoff és Beisner, 2019). Jóllehet a fitoplankton fajok esetén leggyakrabban alkalmazott jellegek főként bináris változóként szerepeltethetők az elemzésekben (mert jobbára valamely morfológiai szerveződés, vagy fiziológiai képesség meglétére kérdeznek rá), akadnak olyan, mérethez köthető jellegek is (legnagyobb lineáris átmérő, térfogat, felület), amelyek arányskálán értelmezhetők. Ezek pontos mérésére és alkalmazásukra az utóbbi években nyílt lehetőség (Abonyi et al., 2018; Borics et al., 2021). A jelleg alapú elemzések segítségével mutatták ki, hogy a fitoplankton funkcionális összetétele reagál a keveredési rendszerek változásaira (Becker et al., 2009; Wang et al., 2011), az antropogén terhelésekre (Abonyi et al., 2012), valamint a folyók hidrológiai változásaira is (Stanković et al., 2012; Abonyi et al., 2014).

A funkcionális csoport alapú megközelítés pedig a környezetre hasonló választ adó fajokat sorolja egy csoportba, melyben hasonló toleranciájú, illetve környezeti igényű szervezetek fordulnak elő (Violle et al., 2007). Az így képezett funkcionális csoportok egyfajta válasz csoportoknak is

tekinthetők, melyek adott környezeti feltételekre hasonlóan reagáló fajokat tartalmaznak (azonos habitat templáttal (niche-el) rendelkező fajok). Ezek a funkcionális csoportok tehát nem a jellegek hasonlósága révén, hanem habitat alapon különítik el a fajokat. Kovaalgák esetén többféle csoportosítási módszert alkalmaztak a kutatók a funkcionális csoportok létrehozása során. Az egyik leggyakoribb csoportosítás az ökológiai guildek szerinti felosztás, mely alapvetően az egyes kovaalga taxonok fizikai zavarástűrésén, forráshasznosításán és mobilitási képességén alapul (Passy (2007). Fitoplankton esetén Reynolds (1980, 1984, 1988) mutatta ki elsőként, hogy tavakban gyakran élnek együtt olyan fajok, amelyek hasonló preferenciákkal és toleranciával rendelkeznek olyan környezeti paraméterek tekintetében, mint pl. a tápanyagok, vagy a vízoszlop rétegződésének változása. Ezek a fajegyüttesek tehát filogenetikailag (akár) eltérő, de funkcionálisan hasonló fajokból állnak. Ezen eredményeket alapul véve Reynolds és munkatársai (2002) több száz tó fitoplankton együttesének, valamint a tavak limnológiai sajátságainak, tápanyag tartalmának, ill. a fitoplankton csoportoknak a predációval szembeni érzékenysége figyelembevételével, közel harminc funkcionális csoportot különítettek el. Funkcionális csoport alapú megközelítését alkalmaznak például a fitoplankton szezonális dinamikájának leírására (Padisák et al., 2003; Salmaso és Padisák, 2007; Wang et al., 2018), az algák biomassza (produktivitás) - diverzitás kapcsolatának feltárására (Borics et al., 2012, 2014a; Skácelová és Lepš, 2014; Török et al., 2016), illetve az algaegyüttesek klímaváltozásra adott válaszának jobb megértésére (Domis et al., 2007) is. Összegezve a fentieket elmondható, hogy a Reynolds és munkatársai (2002) által alkotott rendszer elemeire, mint funkcionális csoportokra szoktak hivatkozni, jóllehet ez utóbbiak alatt az ökológiában a funkcionális jellegek alapján azonosnak tekinthető fajok összességét értik. Violle és munkatársai (2007) közleménye alapján a Reynolds-féle csoportokat

valójában válasz csoportoknak (response group) kell tekinteni, hiszen a csoportokba tartozó fajok a habitat-templátokban foglalt háttérváltozókra adott válaszuk alapján kerültek egymás mellé.

A gyakorlat számára fontos kérdések megválaszolása mellett a 2000-es évektől a fitoplankton asszociációk szerveződésének elméleti háttere is rohamos növekedésnek indult. Megjelentek a planktonikus algák együttélésének egyensúlyi és nem egyensúlyi elméletekkel történő magyarázatát célzó kutatások az ökológiában. Igazolást nyert, hogy amennyiben a fajok ökológiailag kellően különbözőek, vagy épp ellenkezőleg, a releváns forrásokat tekintve azonos igényűek, akkor ezen két stratégiával elkerülhetik az erős versenyt (Scheffer és van Nes, 2006). A koegzisztencia neutrális elmélete alapján (Hubbell, 2006) a fajok együttélése ezekkel a stratégiákkal tehát úgy is megvalósítható, ha sok, kellően hasonló faj klasztereket hoz létre a niche tengelyek mentén, a kompetíció így a klaszterek között zajlik (Graco-Roza et al., 2021). A koegzisztenciának ez a módja főként ingadozó erőforrású környezetben alakul ki (Sakavara et al., 2018; Roelke et al., 2019). A csoportok nagyobb ellenállást mutatnak az idegen fajok inváziójával (Roelke és Eldridge, 2008), illetve az allelopátiával szemben (Muhl et al., 2018).

4. Anyag és módszer

A regionális fajleltár a Pannon ökorégió (Kárpát-medence alföldi tájai) területén fellelhető víztesteket és azok mikroalga flóráját tartalmazza (Illies, 1978; EEA Coppenhagen, 2004). E régió az eurázsiai sztyepp-zónához tartozik, 8-13 ºC közötti éves középhőmérséklet és 500-800 mm közötti éves átlagos csapadékmennyiség jellemzi (Mezősi, 2017).

4.1. A hazai mikroalga flóra adatbázisának elkészítése

A magyarországi fajleltár összeállítása során az adatbázis gerincét azok a hazai algahatározó könyvek képezték, melyek a fajleírások mellett a vizsgált régióra vonatkozó faj-előfordulási adatokat is tartalmazták (Felföldy, 1972, 1981, 1985; Németh, 1997; Grigorszky et al., 1999; Schmidt és Fehér, 1998, 1999, 2001). Ezt bővítettük a fenti irodalmak megjelenését követően publikált adatokkal (florisztikai tanulmányok, szürke irodalmak), illetve a Vízügyi Főigazgatóság által koordinált felszíni vizek monitorozásából származó adatokkal. A monitor adatokhoz biomassza abundancia értékek is rendelkezésre álltak. Az így létrejött adatmátrix kizárólag fitoplankton fajokat tartalmaz, a bentikus kovaalgák nem képezik az adatbázis részét.

A fajok dokumentált előfordulási helyeit a következő típusleíró változók mentén csoportosítottuk: víztest kategória (felszíni vizek, felszín alatti vizek; állóvizek, folyóvizek), tengerszint feletti magasság (síkvidéki, dombvidéki), kémiai összetétel (meszes, szikes, szerves), eredet (természetes, mesterséges), vízborítás (állandó, időszakos), méret (> 10 km^2), mélység (sekély: <4m; mély: átlagos mélység >4 m). Összesen 24 habitat típust különítettünk el (1. táblázat).

1. táblázat: Összefoglaló táblázat. Az élőhelytípusok osztályozása.

Habitat típus kódja	Habitat típusok	Víztest kategória	Tengerszint feletti magasság	Kémiai összetétel	Eredet	Vízborítás	Mélység	Méret
1	**Barlang vizek**	felszín alatti vizek	síkvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély	
2	**Források (termál forrás, forrás, kútvíz)**	felszíni vizek, folyóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély	

3	**Patakok (patakok, mellékfolyók)**	felszíni vizek, folyóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély
4	**Erek (erek, kisebb vízfolyások)**	felszíni vizek, folyóvizek	síkvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély
5	**Folyók (folyók, esetenként mellékágaik)**	felszíni vizek, folyóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	állandó	mély
6	**Csatornák**	felszíni vizek, folyóvizek	síkvidéki	meszes	mesterséges	állandó	sekély
7	**Holtmedrek**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély
8	**Tározók (tározók, tározó tavak)**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	mesterséges	állandó	sekély
9	**Szikes tavak**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	szikes	természetes	időszakos	sekély
10	**Talajminták**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély
11	**Láptavak (lápok, alacsony pH-jú vizek)**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	szerves	természetes	állandó	sekély
12	**Tavacskák (<1 ha)**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély
13	**Időszakos kisvizek (kisvizek, kis ártéri vizek, víztócsák)**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély
14	**Telmák**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély

15	**Medencék**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	mesterséges	időszakos	sekély	
16	**Halastavak**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	mesterséges	állandó	sekély	
17	**Kubikgödrök**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély	
18	**Balaton**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély	>10km^2
19	**Rízsföldek**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	meszes	mesterséges	időszakos	sekély	
20	**Kriobiotópok (hó, jégfelületek)**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	időszakos	sekély	
21	**Mocsarak**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	szerves	természetes	időszakos	sekély	
22	**Bányatavak**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	mesterséges	állandó	mély	
23	**Nagy szikes tavak (Fertő-tó, Velencei-tó)**	felszíni vizek, állóvizek	síkvidéki	szikes	természetes	állandó	sekély	>10km^2
24	**Állóvizek**	felszíni vizek, állóvizek	dombvidéki	meszes	természetes	állandó	sekély	

4.2. A fajok osztályozása

A fajok osztályozása során mind funkcionális jelleg alapú, mind pedig funkcionális csoport alapú megközelítést alkalmaztunk.

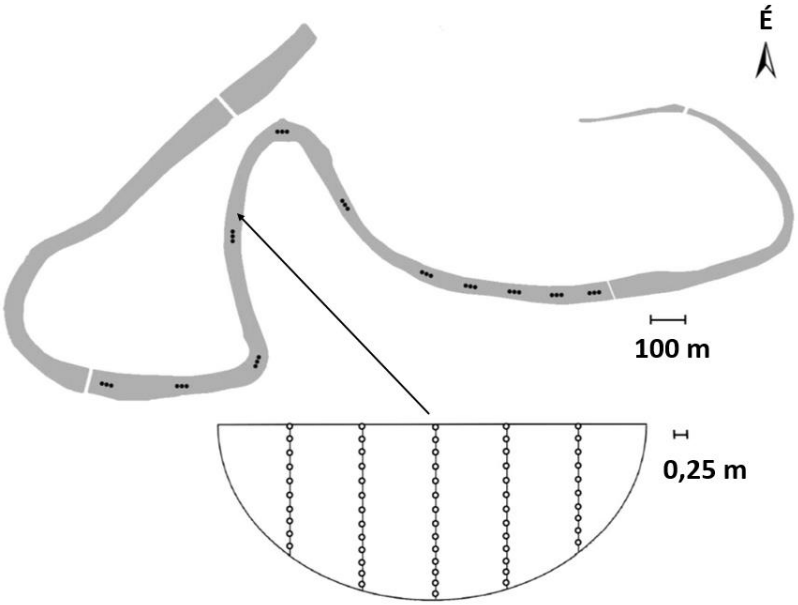
Funkcionális jelleg alapú besorolás (továbbiakban FJ): A funkcionális jellegek az algák egyed szintjén mérhető morfológiai, fiziológiai vagy

fenológiai tulajdonságai. A fitoplankton fajokat 12 FJ-be soroltuk Litchman és Klausmeier (2008) kritériumai alapján (Függelék: 1. táblázat). Mindezeket bináris tulajdonságként határoztuk meg (0 = hiányzik; 1 = rendelkezik a tulajdonsággal).

Funkcionális csoport alapú besorolás (a továbbiakban FCS): A funkcionális csoportok olyan taxonok csoportjai, amelyek hasonló reakciókat mutatnak a környezet korlátaival szemben (habitat template). A fitoplankton fajokat 31 FCS-ba soroltuk Reynolds és munkatársai (2002) valamint Padisák és munkatársai (2009) kritériumai alapján (Függelék: 2. táblázat) úgy, hogy minden faj csak egy FCS-ba kerülhetett. Minden csoportot betűkóddal láttunk el.

4.3. A fajok lokális eloszlásának vizsgálatához alkalmazott mintavétel és mintafeldolgozás

Azon kérdés megválaszolására, hogy milyen mintázatot mutat a ritka és gyakori fajok egyetlen víztéren belüli eloszlása, a Tiszadobi Malom-Tisza 2007-évi nagy térbeli felbontású vizsgálata során nyert adatokat (1. ábra), valamint a 2004-2010 közötti időszak vegetációperiódusában gyűjtött mintegy 25 minta feldolgozásából származó adatokat használtuk (Görgényi et al., 2019). A minták feldolgozása a fitoplankton vizsgálatok során megszokott módon fordított rendszerű mikroszkóppal, 400× nagyítás mellett történt (Borics et al., 2011).



1. ábra: A Tiszadobi Malom-Tisza vázlatos képe a tó tengelye mentén kijelölt 33 mintavételi ponttal, valamint a keresztszelvényében gyűjtött 69 minta pontos helyzetével. A nyíl a keresztszelvényben gyűjtött minták helyét mutatja.

4.4. Adatfeldolgozási, statisztikai módszerek

4.4.1. A mikroalga közösség eloszlásának vizsgálata regionális skálán

A core- és satellite fajok (Hanski, 1982) habitat típusonkénti és lokalitásonkénti azonosításához kétféle görbét alkalmaztunk. Vizsgáltuk a fajok eloszlási gyakorisági görbéjének (OFD) és rangsorolt előfordulási (RSOC) görbéjének alakját. Mindkét megközelítés alkalmas nagyszámú élőhely közösségi mintázatának felmérésére, regionális skálán.

4.4.2. Ritkaság-testméret összefüggés vizsgálata

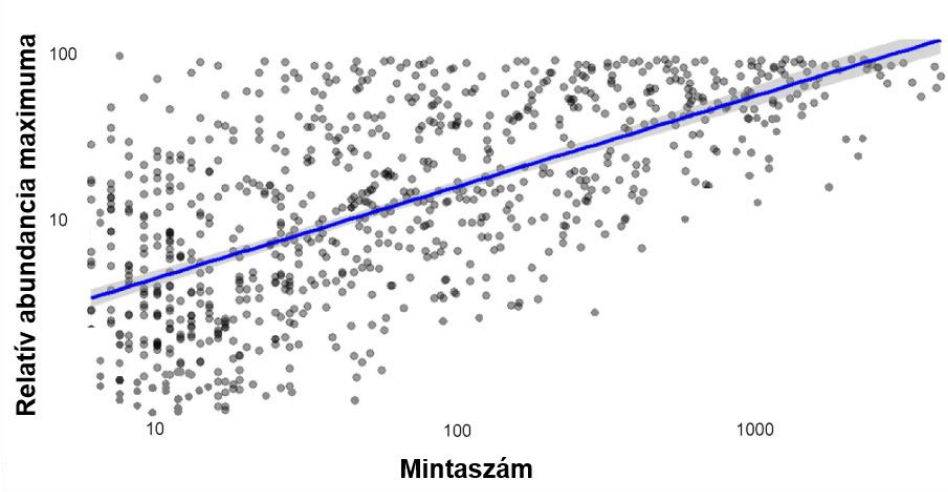
A mikroalga fajok testméretének (sejt, -kolónia, -fonáltérfogat) kiszámítása a fajok átlagos testmérete (szélesség, hossz, kovaalgák esetén

esetenként mélység) alapján történt, a következő program segítségével: http://freshwater-ecology.com:3838/3D_Algae/ (Borics et al., 2021). Kvantilis regressziót alkalmaztunk az algafajok testmérete és az elfoglalt lokalitások (és habitat típusok) száma közötti összefüggések tesztelésére. Ezt a megközelítést azért alkalmaztuk, mert jelentős különbségeket feltételeztünk a meredekségi értékekben az eloszlási értékek (itt az elfoglalt lokalitások és víztípusok száma) alsó- és felső határa mentén. Az elemzéseket az 50%-os, 75%-os, 90%-os és 95%-os kvantilisekre végeztük el. A nagyon kicsi (<20 μm^3) és nagyon nagy (>500 000 μm^3) testméretű algákat kizártuk az elemzésből, mivel ezekben a mérettartományokban nem állt rendelkezésre elegendő adat a paraméterek becsléséhez. A kvantilis regressziókat R (3.5.1 verzió) (R Core Team, 2018) statisztikai programmal végeztük, a „quantreg" programcsomag segítségével (Koenker, 2017).

4.4.3. A fajok gyakorisági– és ritkasági értékeinek meghatározása

A fajok ritkaságának jellemzésére létrehoztunk egy gyakorisági– és egy ritkasági mérőszámot, amelyek egyaránt reprezentálják a fajok élőhely-specificitását, valamint a populáció denzitását. Az adatmátrix prezencia/abszencia adatai alapján az élőhely-specificitás számszerűsíthető és jól jellemezhető az elfoglalt habitat típusok számával. Azonban a populáció denzitás számszerűsítése nem valósítható meg egyértelműen az adatbázis alapján, csupán a habitat típusokon belül elfoglalt lokalitások számával kalkulálhatunk, mint a denzitás helyettesítője. Erre azért van lehetőség, mert pozitív kapcsolat feltételezhető a populáció denzitás és az elfoglalt lokalitások száma között. Brown (1984) szerint azok a fajok, amelyek egy adott élőhelyen esetenként nagy abundanciát érnek el, nagyobb valószínűséggel terjednek és az adott élőhely több lokalitásán fordulnak elő. Míg Rabinowitz és munkatársai (1986) függetlennek találták ezeket a változókat, addig más

tanulmányok eredményei (Kattan, 1992) pozitív összefüggésre utalnak a populáció denzitása és elterjedése között. Ennek az összefüggésnek a tesztelésére azokat a fitoplankton monitor adatokat használtuk, amelyekhez pontos abundancia értékek és habitat típusonként pontos lokalitásszámok is rendelkezésre álltak. A pozitív kapcsolat igazolására 8835 (880 fajt tartalmazó) fitoplankton mintát elemeztünk (2. ábra).



2. ábra: Összefüggés a fajok mintán belüli relatív abundanciája és az előfordulásuk gyakorisága között ($p < 0.001$; $r^2=0.49$; Cl95% [0.44, 0.54];)
Az ábra 880 fitoplankton faj maximális relatív abundanciáját mutatja azon minták számának függvényében, melyekben a faj előfordult. Az elemzés a hazai tavak és folyók hivatalos fitoplankton monitorozásának 2000 és 2020 közötti adatain alapul.

Az egyes fajok gyakorisági és ritkasági értékeinek megadásához első lépésként kiszámítottuk az elfoglalt lokalitások arányát minden egyes habitat típusban (ezen arány maximuma habitat típusonként eltérő lehet). Mivel valamennyi elszigetelt élőhely kolonizálása nem valósítható meg, ez az arány még a leggyakoribb fajok esetében is egynél alacsonyabb lesz. Ezeket az arányokat elosztottuk az adott habitat típusban megfigyelhető maximális lokalitások számával. Ezt követően ezeket az előfordulási értékeket

összeadtuk és elosztottuk az összhabitat típusok számával, azaz 24-el. Az így kapott értékek 0 és 1 közé estek, és a fajok standardizált gyakorisági értékének tekinthetők (1. egyenlet).

1. egyenlet: A fajok gyakorisági értéke

$$F_i = \sum_{j=1}^{N} \frac{N_{OLij}/N_{Lj}}{maxN_{OLj}} \Big/ N$$

F_i: az i faj gyakorisági értéke

N_{OLij}: az i faj adott habitat típuson belül elfoglalt lokalitásainak száma

N_{Lj}: a lokalitások száma az adott habitat típusban

$maxN_{OLj}$: adott habitat típuson belül, a legtöbb lokalitáson előforduló faj által elfoglalt lokalitások száma

N: habitat típusok száma (itt 24)

A ritkasági érték kiszámítása során, a fenti egyenlet alapján kapott értékeket kivontuk 1-ből (2. egyenlet).

2. egyenlet: A fajok ritkasági értéke

$$R_i = \mathbf{1} - \sum_{j=1}^{N} \frac{N_{OLij}/N_{Lj}}{maxN_{OLj}} \Big/ N$$

R_i: az i faj ritkasági értéke

N_{OLij}: az i faj adott habitat típuson belül elfoglalt lokalitásainak száma

N_{Lj}: a lokalitások száma az adott habitat típusban

$maxN_{OLj}$: adott habitat típuson belül, a legtöbb lokalitáson előforduló faj által elfoglalt lokalitások száma

N: habitat típusok száma (itt 24)

4.4.4. A mikroalgák eloszlási mintázatának vizsgálata a módosított Rabinowitz keretrendszerben

Globális léptékben alkalmazva a Rabinowitz-modellt (1981), nyolc lehetséges kimenetel létezik, hét ritka és egy gyakori kategóriával. Mivel esetünkben a vizsgálatok egy földrajzi régión belül történtek, egy négy kvadránsból álló modellt kapnánk, három ritka és egy gyakori kategóriával. A Rabinowitz-modell diszkrét kategóriákat alkalmaz a ritka és gyakori fajok feltárására. Ezzel ellentétben mi folytonos skálán értékeltük az élőhely-specificitást és a populáció denzitását, mely során a fajok gyakorisági értékeit (populáció denzitás) (1. egyenlet) ábrázoltuk a fajok által elfoglalt habitat típusok számával (élőhely-specificitás) szemben. A gyakorisági értékek potenciális tartományának meghatározásához kiszámítottuk minden egyes elfoglalt habitat típus számhoz tartozó elméleti minimum és maximum értéket. Az elméleti minimum értékek megadása során feltételeztük, hogy egy faj csak egy lokalitáson fordult elő minden habitat típusban (N_{OLij}=1 az 1. egyenletben). Az elméleti maximum értékeket pedig úgy számítottuk, ki, hogy azt feltételeztük, egy adott faj, egy adott habitat típus minden egyes lokalitásán előfordult (N_{OLij} = maxN_{OLij} az 1. egyenletben).

4.4.5. A ritkaság filogenetikai hátterének vizsgálata

A filogenetikai rokonság és a fajok élőhely-specificitása közötti kapcsolat értékelésére filogenetikai fát készítettünk. Első lépésben elvégeztük a fajok taxonómiai besorolását (Algaebase): Birodalom/Ország/Törzs/Altörzs/Osztály/Rend/Család/Nemzetség/Faj felbontásban, és minden fajhoz hozzárendeltük a 2. egyenlet alapján kapott ritkasági értékét. A következő lépésben, az „as.phylo” függvény segítségével („ape” csomag) (Paradis & Schliep, 2019) filogenetikai fát építettünk. A filogenetikai jel értékeléséhez először kiszámoltuk az ághosszakat, majd az R

csomagban (4.3.1. verzió) (R Core Team, 2021) elérhető „phylosig" függvényt alkalmaztuk az adatokban mérhető filogenetikai függőség fokának kiszámításához. Az így kiszámított Pagel-féle λ értéke (Pagel, 1999) 0 és 1 közé esik (0=nincs, 1= nagyon erős a filogenetikai kapcsolat).

4.4.6. A ritkasági értékek habitat típusonkénti eloszlásának vizsgálata

A 24 habitat típus ritkasági értékeinek (2. egyenlet) összehasonlításához Kruskal-Wallis tesztet használtunk, majd többszörös összehasonlítást végeztünk a Wilcoxon-féle előjeles rangteszttel is ($P< 0.05$ szignifikancia szinten). A páronkénti összehasonlításokhoz Holm-Bonferroni ($P<2.2e-16$ szignifikancia szinten) korrekciót végeztünk (Holm, 1979). Az elemzések az R statisztikai programmal (4.2.2. verzió) készültek (R Core Team, 2022). Küszöbértékként az egyes habitat típusok mediánját vettük figyelembe.

4.4.7. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok meghatározása

A különböző habitat típusok FJ és FCS szinten történő összehasonlítására kvalitatív mátrixokat készítettünk, amelyben 1-gyel jelöltük, ha a FJ/FCS előfordult és 0-val jelöltük, ha a FJ/FCS hiányzott az adott habitat típusból. Annak meghatározására, hogy a különböző FJ/FCS milyen gyakorisággal fordul elő a különböző habitat típusokban, kvantitatív mátrixot készítettünk, melyben megadtuk minden egyes FJ/FCS gyakorisági értékét, az összes habitat típusra vonatkozóan. A FJ/FCS gyakorisági értékének kiszámításához az adott habitat típus összlokalitásainak számát elosztottuk az adott habitat típusban előforduló FJ/FCS-k lokalitásainak számával (3. egyenlet). Az így kapott értékek 0 és 1 közé estek.

3. egyenlet: A különböző FJ/FCS-k habitat típusonkénti gyakorisági értéke

$$F_{ij} = \frac{NL_{ij}}{TN_{Lj}}$$

F_{ij}: Az i-edik FJ/FCS gyakorisági értéke a j-edik habitat típusban

NL_{ij}: azon lokalitások száma, ahol az i-edik FJ/FCS előfordult a j-edik habitat típusban

TN_{Lj}: a j-edik habitat típus összlokalitásainak száma

4.4.8. A habitat típusok és a mikroflóra közötti hasonlóság tanulmányozása

A habitat típusok és a mikroflóra közötti hasonlóságok tanulmányozására agglomeratív hierarchikus klaszterezési módszereket alkalmaztunk. Mind a kvalitatív, mind a kvantitatív adatokon ezzel a módszerrel végeztük az adatelemzést. A kvantitatív adatokhoz a Jaccard hasonlósági indexet (4. egyenlet) (Jaccard, 1901), míg a kvantitatív adatokhoz a Bray-Curtis disszimilaritást (5. egyenlet) (Bray és Curtis, 1957) használtuk a hasonlóságok megállapítására. A hierarchikus klaszterezés a Ward's algoritmuson alapult.

Jaccard hasonlósági index:

$$J\,(FJ/FCS, Hj) = \frac{|\ FJ/FCS\ \cap Hj\ |}{|\ FJ/FCS\ \cup\ Hj\ |}$$

J (FJ/FCS, Hj): Jaccard hasonlósági index

FJ/FCS ∩ Hj: a közös FJ/FCS száma a j-dik habitat típusban

FJ/FCS ∪ Hj: az unikális FJ/FCS száma a j-dik habitat típusban

Bray-Curtis disszimilaritás:

$$BC_{ij} = 1 - \frac{2C_{ij}}{S_i + S_j}$$

BC_{ij}: Bray-Curtis disszimilaritás

C_{ij}: Az i és j lokalitásokon előforduló minimális FJ/FCS-k száma

S_i: az i lokalitáson előforduló maximális FJ/FCS-k száma

S_j: a j lokalitáson előforduló maximális FJ/FCS-k száma

5. Eredmények

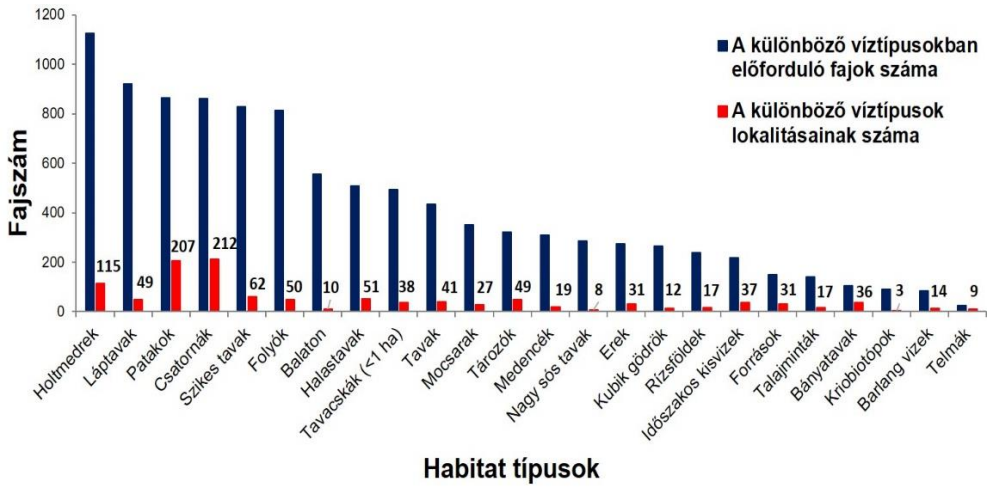
5.1. Adatbázis leírása

A rendelkezésre álló irodalmi adatok alapján összesen 2489 faj és 1145 lokalitás került be az adatbázisba. A fajmátrix prezencia/abszencia adatokat tartalmazott. A víztestek mérete a kicsi patakoktól a nagy folyókig (Duna) valamint a telmáktól a tavakig (Fertő-tó, Balaton) terjedő mérettartományt ölelt föl. Az adatbázisban a magyarországi édesvizekre jellemző valamennyi nagyobb fitoplankton csoport képviselője szerepelt: Euglenozoa, Cyanobacteria, Miozoa, Bigyra, Charophyta, Chlorophyta, Cryptophyta, Haptophyta, Ochrophyta és planktonikus kovaalga fajok. Az adatbázisban szereplő algák 12 törzsbe (2. táblázat), 31 osztályba, 81 rendbe, 205 családba és 528 nemzetségbe sorolhatók.

A 24 habitat típus fajgazdagsága és lokalitásszáma jelentős eltéréseket mutatott. A legtöbb fajt a holtmedrek (1124 faj), a láptavak (921 faj) és a patakok (865 faj) tartalmazták, míg a bányatavak (106 faj), a kriobiotóp élőhelyek (89 faj), a barlangvizek (83 faj) és a telmák (25 faj) bizonyultak a legfajszegényebb habitatoknak (3. ábra).

2. táblázat: Az adatbázisban szereplő algák taxonómiai eloszlása.

Taxonómiai besorolás (Phylum)	**Fajszám**	**Százalékos arány (%)**
Euglenozoa	426	17,12%
Bacillariophyta	74	2,97%
Bigyra	5	0,20%
Charophyta	428	17,20%
Chlorophyta	745	29,93%
Cryptophyta	15	0,60%
Cyanobacteria	460	18,48%
Haptophyta	1	0,04%
Miozoa	70	2,81%
Ochrophyta	262	10,53%
Cryptista	2	0,08%
Rhodophyta	1	0,04%



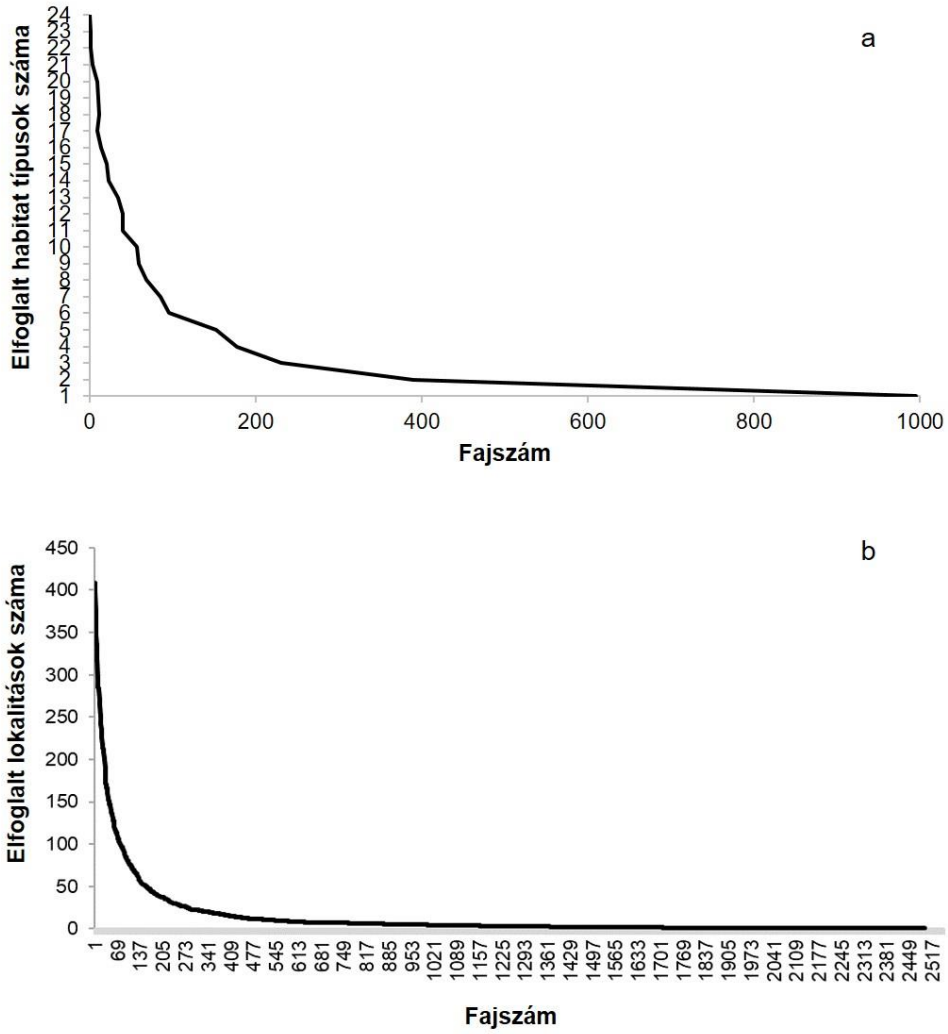
3. ábra: A különböző habitat típusokban előforduló fajok és lokalitások száma.

5.2. A mikroalga fajok eloszlásának eredményei regionális és lokális skálán

5.2.1. A mikroalgák eloszlása RSOC és OFD görbék alapján

A rangsorolt fajok előfordulási görbéjének (RSOC) mintázata unimodális eloszlást követett mind a habitat típusok, mind a lokalitások szintjén végzett elemzések során (4a, b ábra), mégpedig a ritka, azaz a „satellite" fajok dominanciájával. A fajok nagy része kevés lokalitáson és kevés habitat típusban fordult elő. A fajok jelentős része (927) kizárólag egy habitat típusból, 787 faj pedig kizárólag egy lokalitásról került elő. Ezek a taxonok mind „satellite", azaz ritka fajoknak tekinthetők. A kizárólag egy habitat típusban előforduló „satellite" fajok 10 törzsbe, többnyire a Chlorophyta, Charophyta és Ochrophyta törzsbe tartoztak (3. táblázat). A görbe alapján csupán néhány taxon tekinthető „core", azaz gyakori fajnak. A gyakori fajok többsége a Chlorophyta és Bacillariophyta divízióba tartozik (4. táblázat). Lokalitások szintjén a fajok 1-409 lokalitáson fordultak elő. A legtöbb lokalitáson (409 lokalitás) a *Monoraphidium contortum* (Cs. in Bréb.) Komárk.-Legn. volt megfigyelhető, így lokalitások szintjén ez a faj tekinthető „core", azaz gyakori fajnak. Habitat típusok szintjén egyetlen olyan fajt sem tartalmazott az adatbázis, amely mind a 24 habitat típusban előfordult volna. Egyetlen faj, az *Actinastrum hantzschii* Lagerheim (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) fordult elő a legtöbb habitat típusban (23 víztípusban a 24-ből), így habitat típusok szintjén ez a faj tekinthető „core" fajnak.

A fajok eloszlási gyakorisági görbéjének (OFD) alakja szintén unimodális, satellite (ritka faj) típusú eloszlást mutatott (5a,b ábra).



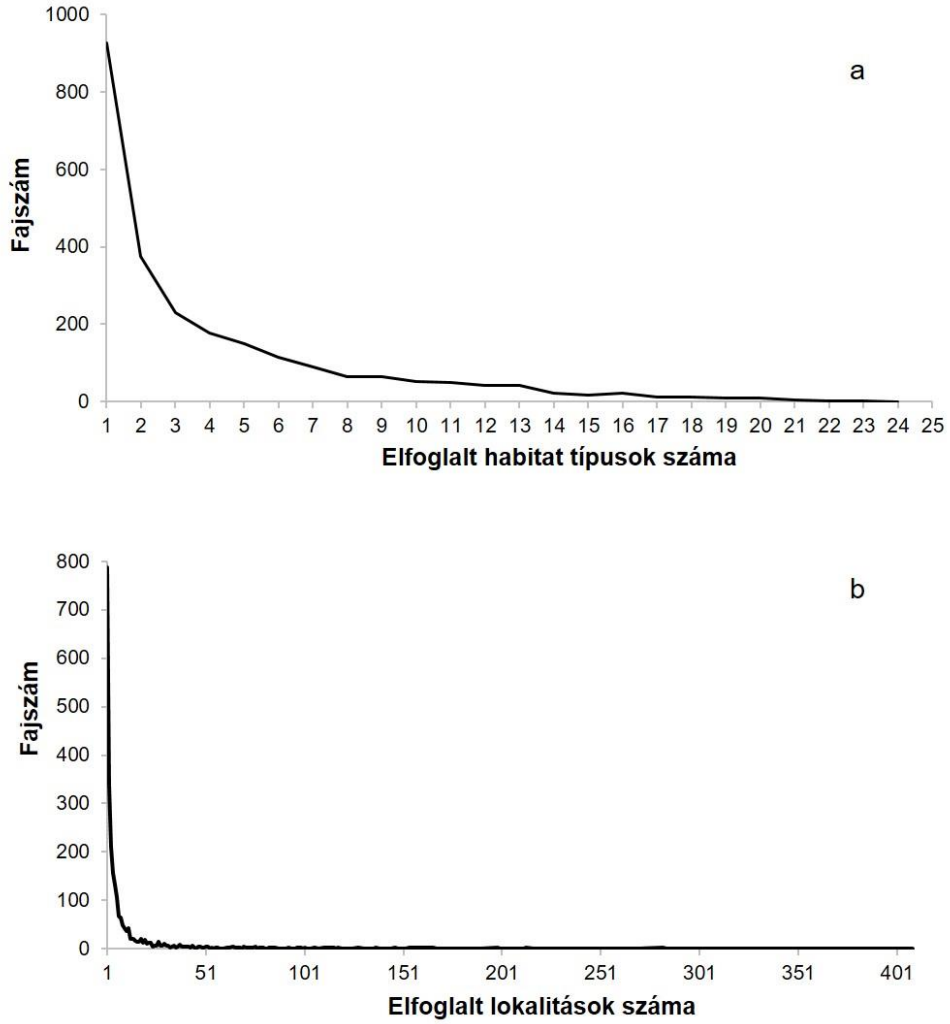
4. ábra: A fajok rangsorolt előfordulási görbéje (RSOC) (a) habitat típusok és (b) lokalitások szintjén.

3. táblázat: Ritka (satellite) fajok taxonómiai eloszlása (kizárólag 1 habitat típusban fordult elő).

Taxonómiai besorolás (Phylum)	**Ritka fajok száma**
Bacillariophyta	15
Bigyra	3
Charophyta	213
Chlorophyta	268
Cryptista	1
Cryptophyta	3
Cyanobacteria	108
Euglenozoa	145
Haptophyta	0
Miozoa	24
Ochrophyta	147
Rhodophyta	0

4. táblázat: A gyakori (több mint 300 lokalitáson előfordult) fajok listája az általuk elfoglalt lokalitások számával.

Fajok	**Elfoglalt lokalitások száma**
Monoraphidium contortum Komárková-Legnerová	409
Nitzschia acicularis (Kützing) W.Smith	397
Monoraphidium griffithii (Berkeley) Komárková-Legnerová	373
Stephanocyclus meneghinianus (Kützing) Kulikovskiy, Genkal & Kociolek	353
Lemmermannia tetrapedia (Kirchner) Lemmermann	346
Melosira varians C.Agardh	334
Lepocinclis acus (O.F.Müller) B.Marin & Melkonian	318

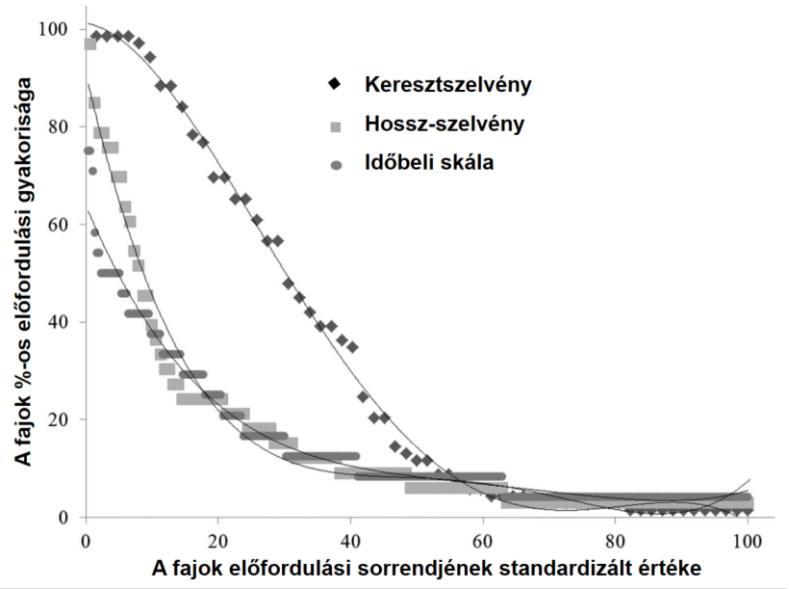


5. ábra: A fajok eloszlási gyakorisági görbéje (OFD) (a) habitat típusok és (b) lokalitások szintjén.

5.2.2. A mikroalga fajok eloszlásának eredményei lokális skálán

A mikroalgák gyakorisági eloszlásának vizsgálatát a Tiszadobi Malom-Tiszában gyűjtött minták alapján vizsgáltuk. A három mintavételi elrendezés eredményei alapján megállapítható, hogy a gyakori fajok százalékos előfordulásában voltak különbségek, a ritka fajok tekintetében jóval nagyobb volt a hasonlóság mértéke, amit a göbék lefutása egyértelműen

jelzett (6. ábra). Mindhárom elrendezésre igaz, hogy a fajok hozzávetőleg 40%-a, a mintáknak kevesebb, mint 5%-ában volt jelen.



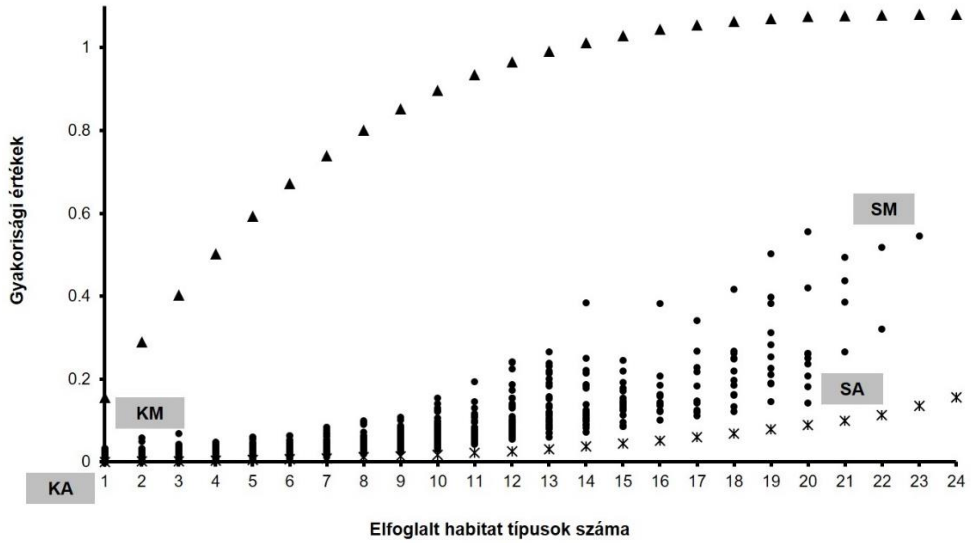
6. ábra: A fajok eloszlási gyakorisági görbéje a keresztszelvényben (n=69), a hosszelvényben (n=33) és a 2004-2010 között gyűjtött pontminták mintákban. Az eloszlási gyakoriság és az előfordulási értékeket százalékos formában kerültek megadásra.

5.2.3. A mikroalgák eloszlása a módosított Rabinowitz-keretrendszerben

A módosított Rabinowitz-keretrendszert alkalmazva az adatmátrixra, négy ritkasági kategóriát tudtunk elkülöníteni (7. ábra): sok habitat típusban előforduló, magas frekvencia értékkel rendelkező fajok (SM); sok habitat típusban előforduló, alacsony frekvencia értékkel rendelkező fajok (SA); kevés habitat típusban előforduló, magas frekvencia értékkel rendelkező fajok (KM); kevés habitat típusban előforduló, alacsony frekvencia értékkel rendelkező fajok (KA). Ezek a kategóriák a modell különböző régióit foglalták el.

Több, a KA kategóriába tartozó faj (többnyire azok, amelyek 1-4 habitat típusban fordulnak elő) minimum gyakorisági értéke megegyezik az

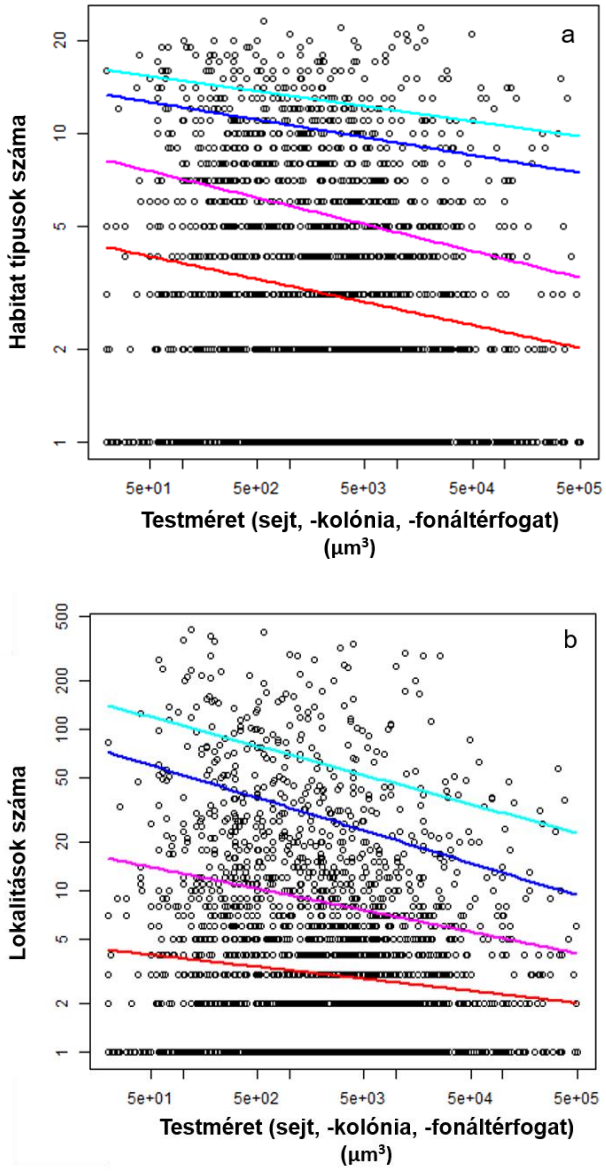
adott habitat típus számhoz tartozó elméleti minimum értékkel, jelezve, hogy ezek a fajok valóban ritkának tekinthetők (Függelék: 3. táblázat). Az SA csoportba tartozó fajok gyakorisági értékei az előfordulások számának növekedésével egyre távolodtak az elméleti minimum értékektől. Az SM és KM csoportok fajainak maximális gyakorisági értékei lényegesen alacsonyabbak voltak az elméleti maximumoknál (7. ábra).



7. ábra: A fajok eloszlása a módosított Rabinowitz-modellben. A fajok gyakorisági értékeit fekete pontok jelzik a grafikonon. A frekvenciaértékek elméleti minimumait csillagokkal, az elméleti maximumokat háromszögekkel jelöltük. A ritkaság kategóriák a modell különböző régióit foglalják el. Ezeket a kategóriákat különböző címkékkel jelöltük a grafikonon: SM = sok habitat típusban előforduló, magas frekvencia értékkel rendelkező fajok; SA = sok habitat típusban előforduló, alacsony frekvencia értékkel rendelkező fajok; KM = kevés habitat típusban előforduló, magas frekvencia értékkel rendelkező fajok; KA = kevés habitat típusban előforduló, alacsony frekvencia értékkel rendelkező fajok.

5.3. A testméret és az elfoglalt lokalitások/ habitat típusok száma közötti összefüggés

Az elfoglalt habitat típusok és lokalitások száma nem mutatott lineáris kapcsolatot a mikroalgák testméretével. Az összefüggés heteroszkedaszticitással és alacsony R^2 értékkel (R^2=0.0077) volt jellemezhető. A kvantilis regresszió eredményei azonban szignifikáns csökkenő tendenciát mutattak az elfoglalt habitat típusok és lokalitások száma, valamint a mikroalgák testmérete (sejt, -kolónia, -fonáltérfogat) között, minden kvantilis esetében (50% - 95% kvantilis) (8a,b ábra). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy a kis méretű mikroalgák a terület méretétől függetlenül szinte bárhol megtalálhatóak, míg a nagyobb méretű taxonok kevesebb habitat típust, illetve lokalitást képesek elfoglalni. A kvantilis regresszió eredményeit táblázatban, függelékben ábrázoltam (Függelék: 4. táblázat)

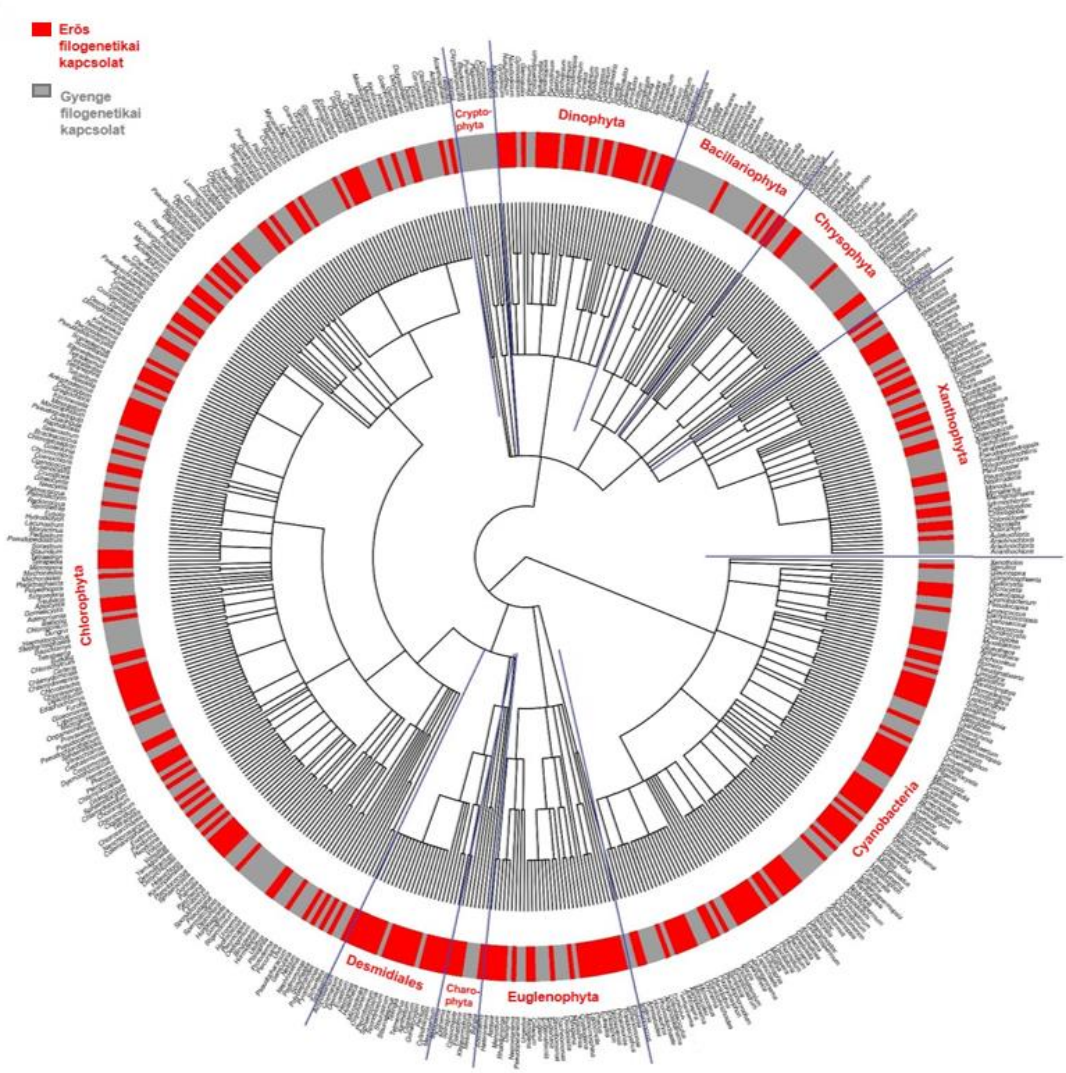


8. ábra: A ritkaság és a testméret kapcsolata az elfoglalt habitat típusok (a) és lokalitások (b) számában az 50% (piros), 75% (bíbor), 90% (kék) és 95% (cián) kvantilisekben.

5.4. Filogenetikai kapcsolatok

A „phylosig" teszt erős filogenetikai jelet eredményezett (9. ábra), amely szignifikánsan különbözött a nullától ($\lambda = 0{,}207583$; $\log L(\lambda) = 4266{,}56$; $LR(\lambda=0) = 19{,}7843$; $p < 0{,}00001$). Ez egyértelműen jelzi, hogy a vizsgált fajok

ritkasági értékeiben erős a filogenetikai jel, vagyis minél közelebbi rokonságban van két faj, annál közelebbi a ritkasági értéke.



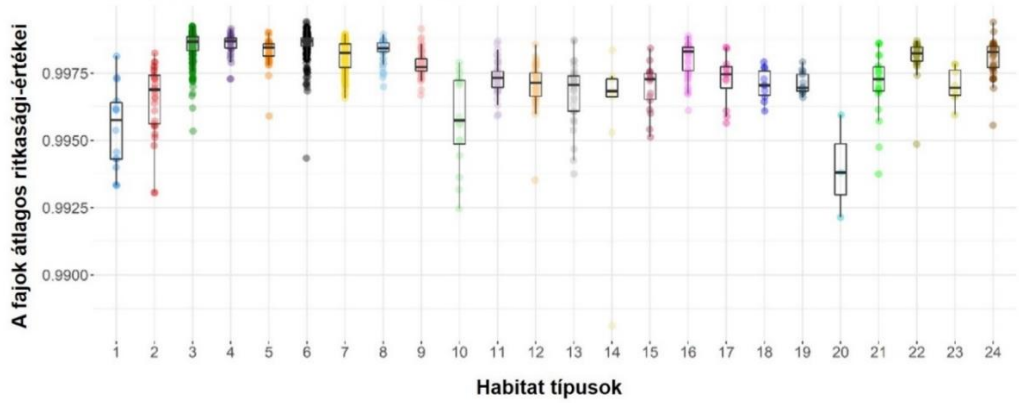
9. ábra: A filogenetikai rokonság és a fajok élőhely-specificitása közötti kapcsolat (genus szintjén). A „phylosig" teszt erős filogenetikai jelet eredményezett. A piros árnyalatok kicsi, míg a szürke árnyalatok nagy ritkasági értékeket jeleznek.

5.5. A gyakorisági értékek habitat típusonkénti eloszlása

Szignifikáns különbségeket figyeltünk meg a ritkasági értékek eloszlásában a habitat típusok között (10. ábra). Magas ritkasági értékekkel voltak jellemezhetők (>0,9975) a következő habitat típusok: patakok, erek, folyók, csatornák, holtmedrek, tározók, szikes tavak, halastavak, bányatavak és állóvizek. Alacsony ritkasági értékeket (<0,9950) kizárólag a kriobiotópok esetében találtunk. A többi habitat típusra vonatkozó ritkasági értékek 0,9950 és 0,9975 között változtak.

A Wilcoxon-féle előjeles rangteszt statisztikailag szignifikáns különbségeket ($p<0,00001$) mutatott több habitattípus között is. A szignifikáns különbségekre utaló értékeket pirossal jelöltük (Függelék: 5. táblázat).

A ritka taxonok száma jelentősen eltért az egyes habitat típusok között. A láptavak (11), a holtmedrek (7) és a szikes tavak (9) tartalmazták a legtöbb ritka fajt (5. táblázat).



10. ábra: A ritkasági értékek eloszlása a 24 habitat típusban ($p=4.01e-107$; $Cl_{95\%}[0.50, 1,00]$; $n_{obs}=1,100$).

A boxplotok a különböző habitat típusok átlagos ritkasági értékeit tartalmazzák (a dobozok középvonala a mediánt, alsó és felső határai pedig az alsó és felső kvartiliseket jelzik, a

boxploton kívül megjelenő pontok kiugró értékeket jelölnek). A habitat típus tengelyen szereplő értékek az 1. táblázatában meghatározott habitat típusok kódjai.

5. táblázat: A ritka (kizárólag 1 habitat típusban előforduló) fajok eloszlása habitat típusonként.

Habitat típus kódok	**Habitat típusok**	**Ritka fajok száma**
1	Barlang vizek	5
2	Források	4
3	Patakok	95
4	Erek	7
5	Folyók	55
6	Csatornák	47
7	Holtmedrek	138
8	Tározók	16
9	Szikes tavak	111
10	Talajminták	3
11	Láptavak	244
12	Tavacskák (<1 ha)	37
13	Időszakos kisvizek	15
14	Telmák	2
15	Medencék	5
16	Halastavak	36
17	Kubik gödrök	13
18	Balaton	33
19	Rízsföldek	19
20	Kriobiotópok	2
21	Mocsarak	11
22	Bányatavak	2
23	Nagy szikes tavak	11
24	Állóvizek	16

5.6. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok

Különböző gyakorisággal ugyan, de minden FJ (ostoros, egysejtű algák, >40 µm algák, koloniális algák, mixotróf módon táplálkozó algák) minden habitat típusban jelen volt, kivéve a nagyon kicsi, speciális élőhelyeket (pl. kubik gödrök, telmák), mely habitat típusokban kevés FJ fordult elő (6. táblázat). Emellett a kriobiotópokon -mint nagyon speciális élőhelyeken – a

többi habitat típustól eltérő FJ-ek domináltak. FJ-ek alapján a habitat típusok közti különbségek inkább egy adott jelleg hiányában, vagy alacsony előfordulási gyakoriságában, mintsem dominanciájában jelentkeztek.

6. táblázat: Az egyes funkcionális jellegek százalékos eloszlása a különböző habitat típusokban.

Százalékos eloszlások: < 5%, 5-10%, 11-20%, > 20%. A százalékok a habitat típusokon belüli elfoglalt lokalitások arányára vonatkoznak.

Funkcionális jellegek: 1-Ostoros algák; 2-Fonalas algák; 3-Egysejtű algák; 4-Koloniális algák; 5-Nagy ostoros algák; 6-40 µm-nél nagyobb méretű algák; 7-Nitrogénkötő algák; 8-Mixotróf módon táplálkozó algák; 9-Heterotróf módon táplálkozó algák; 10-Vakuolizált algák; 11-Kovavázas algák; 12-Pennales rendbe tartozó kovaalgák.

Habitat típusok	< 5%	5-10%	11-20%	> 20%
Barlang vizek			10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8
Források	12			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10
Patakok		9	11	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Erek	9			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Folyók			9	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11
Csatornák	9			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Holtmedrek	9			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Tározók				1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Szikes tavak			7, 10, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 11
Talajminták		10	2, 7	1, 3, 4, 5, 6, 8
Láptavak			12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11
Tavacskák (<1 ha)		11,12	7, 10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
Időszakos kisvizek		11,12	7, 10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
Telmák			2	1, 3, 4, 5, 6, 8
Medencék		11,12	7, 10	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
Halastavak				1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Kubik gödrök		11,12	2, 7, 10	1, 3, 4, 5, 6, 8
Balaton			7, 10, 11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
Rízsföldek			11, 12	1, 2, 3, 4, 5, 6, 8
Kriobiotópok				2, 3, 4, 6, 7, 10
Mocsár	9			1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Bányatavak		7, 10, 12	4, 5	1, 2, 3, 6, 8, 11
Nagy szikes tavak				1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12
Állóvizek			5, 7, 10,12	1, 2, 3, 4, 6, 8, 11

FCS-k tekintetében a habitat típusok azonban jól elkülönültek egymástól (7. táblázat). Bár voltak olyan csoportok (különösen F, J) melyek csaknem minden habitat típusban nagy gyakorisággal (>20%) fordultak elő, ennek ellenére a különböző habitat típusok eltérő gyakoriságban tartalmazták a legtöbb FCS fajait. A legsajátosabb algaközösségel a kis méretű, speciális élőhelyek rendelkeztek, melyekben több FCS (pl. A, B, H2, M, S1, S2, Y_{Ph},

Z) csak nagyon alacsony gyakorisággal fordult elő, vagy teljes mértékben hiányzott. A kriobiotópok és a telmák mindössze 10 FCS-ot tartalmaztak.

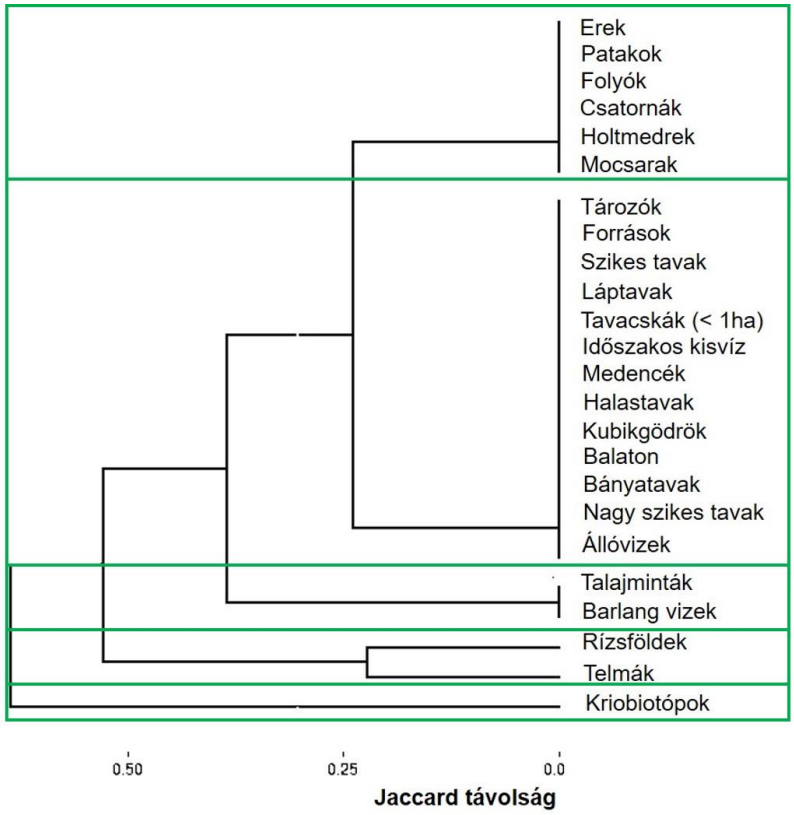
7. táblázat: A FCS-ok százalékos eloszlása a különböző habitat típusokban. Százalékos eloszlások: < 5%, 5-10%, 11-20%, > 20%.

Habitat típusok	< 5%	5-10%	11-20%	> 20%
Barlang vizek	-	L_o, S2, W2, Y_{Ph}	G, N, P	F, J, K, T, TIC, W1, X1, X2
Források	B, C, H1, H2, S2, Z	D, M	G, K, L_o, T, W1, W2	F, J, N, P, TIC, X1, X2
Patakok	A, H2, K, Q, Z	M, S2, S_N, T, W2	B, G, N, TIC, Y_{Ph}	C, D, E, F, H1, J, L_o, P, S1, W1, X1, X2, X3, Y
Erek	B, M, T, Z	K, L_M, S2, W2	G, S_N	C, D, E, F, H1, J, L_o, P, S1, TIC, W1, X1, X2, X3, Y, Y_{Ph}
Folyók	H2, W_S	S2, T, Z	A, L_M, W2	B, C, D, E, F, G, H1, J, K, L_o, M, N, P, S1, S_N, TIC, W1, X1, X2, X3, Y, Y_{Ph}
Csatornák	A, T, W_S	L_M, M, N, W2	B, K, S2, S_N, Z	C, D, E, F, G, H1, J, L_o, P, S1, TIC, W1, X1, X2, X3, Y, Y_{Ph}
Holtágak	A, H2, L_M,	M, S2, Z	G, K, S1, S_N, T, W2, Y_{Ph}	B, C, D, E, F, H1, J, L_o, N, P, TIC, W1, X1, X2, X3, Y
Tározók	K, L_M, M, S2, Z	A, E, W2,	G, N, S1, S_N, TIC, Y_{Ph}	B, C, D, F, H1, J, L_o, P, W1, X1, X2, X3, Y
Szikes tavak	A, E, M, Y_{Ph}, Z	B, K, S1, S2, S_N, T,	G, H1, L_o, TIC, X3, Y	C, D, F, J, N, P, W1, W2, X1, X2
Talajminták	-	G, H1, S1, S2, Z	Lo, TIC, W2, X2	F, J, K, W1, X1, X3
Láptavak	B, M, Q, S1, S2, S_N, W_S, Y_{Ph}	C, K	D, E, H1, X3	F, G, J, L_o, N, P, T, TIC, W1, W2, X1, X2, Y
Tavacskák (<1 ha)	C, S1, S_N	D, K, M, S2, T, Y	G, H1, L_o, TIC, W2, X3	F, J, N, P, W1, X1, X2
Időszakos kisvizek	C, S1	H1, M, S2, X3, Z	G, K, N, P, T, TIC, W2	F, J, L_o, W1, X1, X2
Telmák	-	-	N, T, W2, X1, X3	F, J, P, W1, X2
Medencék	-	D, H1, H2, T, Z	G, L_o, M, N, S1, W2, X1, X3,	F, J, K, P, S2, TIC, W1, X1
Halastavak	E, K, W2	A, G, S2, T, X3, Y_{Ph}	M, N, S1, S_N, TIC, X2, Y	B, C, D, F, H1, J, L_o, P, W1, X1
Kubik gödrök	-	H1, H2, K, L_o, S1, S2, X3	M, TIC	F, G, J, N, P, W1, W2, X1, X2, Y_{Ph}
Balaton	-	A, B, C, D, K, M, N, Q, S_N, W2, Y_{Ph}, Z	G, H1, L_o, P, S2, TIC, X3, Y	F, J, S1, T, W1, X1, X2
Rízsföldek	-	X3, Y_{Ph}	D, G, L_o, T, TIC,	F, J, N, P, W1, W2, X1, X2
Kriobiotópok	-	-	-	H1, J, K, L_o, M, S2, T, TIC, X1, Z
Mocsár	B, G, H2, L_M, S1, S2	K, S_N, T, W2, Y_{Ph}, Z	D, E, M, N, X3, Y	C, F, H1, J, L_o, P, TIC, W1, X1, X2
Bányatavak	W2, X3, Y_{Ph}, Z	E, F, G, H1, J, K, L_o, TIC, X1, X2, Y	P, W1	A, B, C, D
Nagy szikes tavak	-	-	B, H2, T, W2, X3, Z	C, D, F, G, H1, J, K, L_o, M, N, P, S1, S2, S_N, TIC, W1, X1, X2, Y
Állóvizek	E, S1, T, Y_{Ph}	G, K, S2, S_N, W2, X3, Y, Z	A, H1, L_o, N, TIC, W1, X2	B, C, D, F, J, P, X1

5.7. A habitat típusok és a mikroflóra közötti hasonlóságok tanulmányozásának eredményei

5.7.1. A habitat típusok FJ és FCS alapú osztályozása, kvalitatív adatok felhasználásával

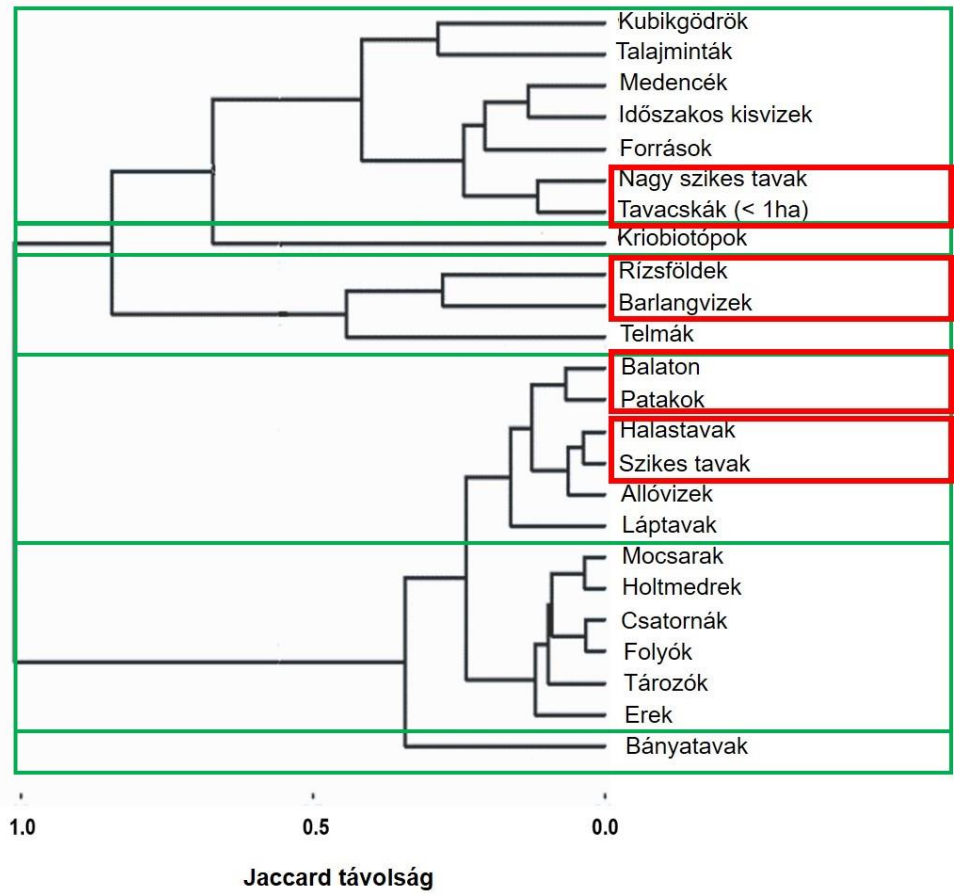
Kvalitatív (bináris) adatok alapján, a FJ alapú osztályozás 5 élőhelyklasztert különített el (11. ábra). Ezek közül 3 élőhelyklaszter: a talajminták és barlangvizek; rizsföldek és telmák; valamint a kriobiotópok jól elkülönültek a többi élőhelyklasztertől, és különálló ágakat alkottak a dendogramban. Az ezekbe az élőhelyklaszterekbe tartozó habitat típusok a többi habitat típussal összevetve kevés közös FJ-el rendelkeztek. A további, kevésbé unikális habitatok esetében a bináris adatok két nagy élőhelyklasztert alkottak, a hidromorfológiailag és limnológiailag eltérő habitatok önkényesnek tűnő csoportosításával.



11. ábra: A habitat típusok FJ-alapú osztályozása kvalitatív adatok felhasználásával (Jaccard index).

Kvalitatív (bináris) adatok alapján, a FCS alapú klaszterezés a habitat típusok kifinomultabb csoportosítását adta, mely során a habitat típusok két nagy, elkülönülő klaszterágat alkottak. Azok a kis méretű habitatok adták a klaszter egyik ágát, amelyek csak néhány közös FCS-n osztoztak a többi habitattal. Az ebbe a klaszterbe tartozó habitat típusok mindegyike időszakos jellegű vízfolyásnak tekinthető, kivéve a kis méretű tavakat (<1ha) és a nagy szikes tavakat. A klaszter másik ága pedig az állandó (perenniális) vizeket foglalja magába. Összesen 6 élőhelyklasztert tudtunk így elkülöníteni (12. ábra). A dendogram nagy élőhelyklaszterein belül, az ágvégeken, több olyan jól elkülöníthető csoport látható, amelyek limnológiai/hidromorfológiai

jellemzőikben közeli hasonlóságot mutatnak. Azonban az élőhelyklasztereken belül, az ágvégeken több olyan csoport is megfigyelhető volt (ezeket a 12. ábrán piros négyzetekkel jelöltük) amelyek limnológiai/hidromorfológiai tulajdonságaikban nagyon eltérőek voltak, mint például a Balaton és a patakok csoportja.

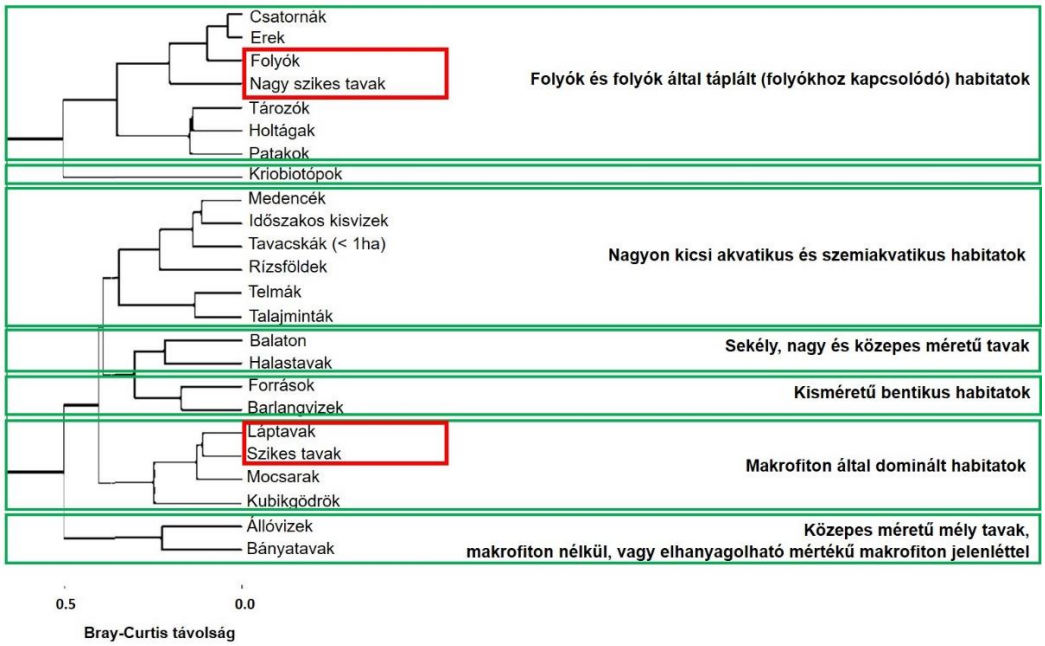


12. ábra: A habitat típusok FCS-alapú osztályozása kvalitatív adatok felhasználásával (Jaccard index).

A funkcionális sajátságok alapján hasonlónak tekinthető élőhelyeket zöld négyzetekkel jelöltük, ezek némelyike limnológiai/hidromorfológiai jellemzőiben is hasonlónak mutatkozott. A zöld négyzeteken belül, az ágvégeken azonban voltak olyan csoportok, melyek a fentiek tekintetében nagyon eltérőnek mutatkoztak, ezeket piros négyzettel jelöltük.

5.7.2. A habitat típusok FJ és FCS alapú osztályozása kvantitatív adatok felhasználásával

A kvantitatív adatokat használó FJ-alapú tipológia részletesebb élőhelyklaszterezést adott, mint a kvalitatív megközelítés. A FJ-k habitat típusonkénti gyakorisági értékekeit alkalmazva több olyan élőhelyklaszter is keletkezett a dendogramon, amelyek limnológiailag és hidromorfológiailag is nagyon hasonló habitat típusokat tartalmaztak (ezeket a 13. ábrán zöld négyzetekkel jelöltük). A klaszterek a következők voltak: (1) folyók és folyókhoz kapcsolódó habitatok; (2) nagyon kicsi akvatikus és szemiakvatikus habitatok; (3) sekély, nagy és közepes méretű tavak; (4) kis méretű bentikus habitatok; (5) makrofiton által dominált habitatok; (6) közepes méretű mély tavak, amelyekben makrofita fajok egyáltalán nem, vagy csak elhanyagolható mértékben vannak jelen. Ez a megközelítés azonban még mindig generált néhány olyan csoportot az élőhelyklasztereken belül az ágvágeken, (a 13. ábrán piros négyzetekkel jelöltük), amelyek limnológiai/hidromorfológiai sajátságaikban jelentősen eltérőek, mint például a láptavak és a szikes tavak csoportja, ugyanis e két víztípus pH-értékében és ionösszetételében is jelentős különbségek vannak. Kizárólag a kriobiotópok alkottak külön élőhelyklasztert a dendrogramban.

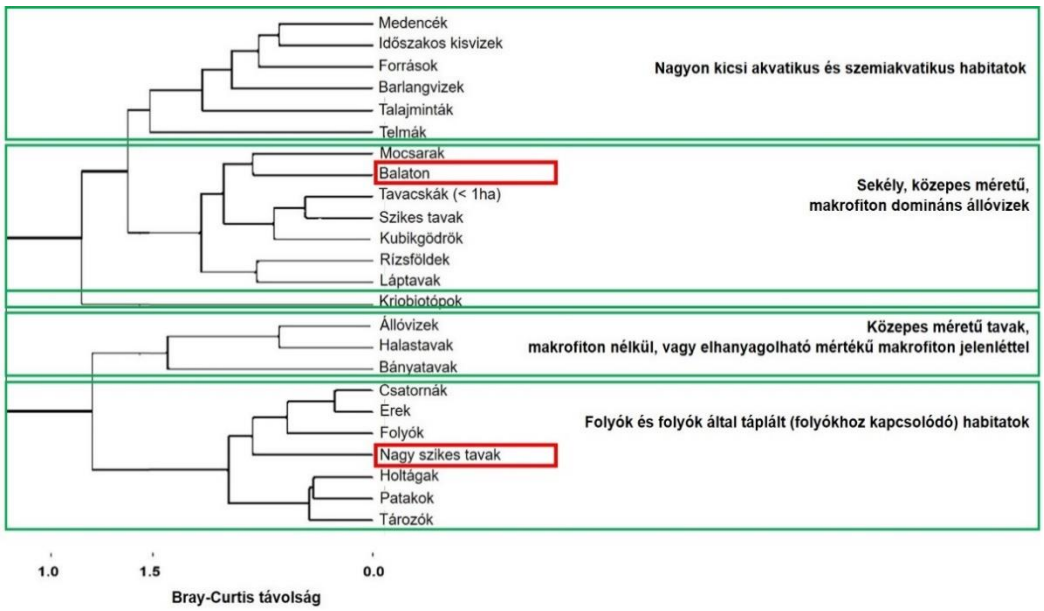


13. ábra: A habitat típusok FJ-alapú osztályozása kvantitatív adatok felhasználásával (Bray-Curtis távolság).

A funkcionális sajátságok alapján hasonlónak tekinthető élőhelyeket zöld négyzetekkel jelöltük, ezek némelyike limnológiai/hidromorfológiai jellemzőiben is hasonlónak mutatkozott. A zöld négyzeteken belül azonban voltak olyan csoportok az ágvágeken, melyek a fentiek tekintetében nagyon eltérőnek mutatkoztak. A csoportok mellett feltüntettük az azonos csoportba tartozó habitat típusok közös tulajdonságait.

A FCS-k habitat típusonkénti gyakorisági értékein alapuló FCS szintű elemzés azonban már számos jól magyarázható élőhelyklasztert eredményezett (14. ábra). A habitatok két nagy klaszterágat alkottak. Az első klaszterágnál három jól elkülönülő élőhelycsoport figyelhető meg. A kriobiotópok – amelyek az egyik legszélsőségesebb élőhelyeknek tekinthetők – alkotják az egyik csoportot a dendogram ezen ágán. Emellett további két nagy élőhelycsoport különíthető el: (1) a nagyon kicsi akvatikus és szemiakvatikus habitatok, valamint (2) a sekély, közepes méretű, makrofiton domináns állóvizek csoportja. Ebben a klaszterágban csupán a Balaton

tekinthető kivételnek/nem odaillőnek, hiszen limnológiai/hidromorfológiai tulajdonságaiban jelentősen eltér a klaszter többi élőhelyétől. A dendrogram másik ágában azok a (1) közepes méretű tavak, amelyekben egyáltalán nem, vagy csak elhanyagolható mértékű a makrofiton jelenléte, továbbá (2) a folyók és a folyók által táplált élőhelyek alkották a másik két nagy élőhelycsoportot. Ez utóbbi csoportban a nagy szikes tavak az a csoport mely „idegennek" tűnik, hiszen limnológiai/hidromorfológiai tulajdonságaiban jelentősen eltér a klaszter többi tagjától. A dendogram nagy élőhelyklaszterein belül, az ágvégeken, több olyan jól elkülöníthető csoport látható, amelyek limnológiai/hidromorfológiai jellemzőikben közeli hasonlóságot mutatnak, így: (a) medencék és a kis átmeneti vizes élőhelyek; (b) tavak (< 1 ha) és szikes tavak; (c) rizsföldek és láptavak; (d) ér és csatornák; (e) holtmedrek, patakok és tározók.



14. ábra: A habitat típusok FCS-alapú osztályozása kvantitatív adatok felhasználásával (Bray-Curtis távolság).

A funkcionális sajátságok alapján hasonlónak tekinthető élőhelyeket zöld négyzetekkel jelöltük, ezek némelyike limnológiai/hidromorfológiai jellemzőiben is hasonlónak mutatkozott. A zöld négyzeteken belül azonban voltak olyan habitat típusok az ágvágeken, melyek a fentiek tekintetében nagyon eltérőnek mutatkoztak. A csoportok mellett feltüntettük az azonos csoportba tartozó habitat típusok közös tulajdonságait.

A fent bemutatott eredmények alapján megállapítható, hogy a kvalitatív adatok alapján végzett klaszterezés a habitat típusok durva csoportosítását adta. Jóllehet a FCS alapú csoportképzés jól elkülönítette a kis méretű, időszakos jellegű kisvízfolyásokat, valamint a nagyobb méretű, perreniális habitat típusokat, számos olyan alcsoportot is eredményezett, amelyek limnológiai/hidromorfológiai tulajdonságaikban nagyon eltérőek voltak. A kvantitatív adatok alapján végzett klaszterezés már jóval kifinomultabb habitat csoportosítást adott. Ebben az esetben is a FCS-alapú megközelítés eredményezte a legjobb csoportosítást, mely során öt olyan kategóriát, biológiai alapú csoportot tudtunk elkülöníteni, amelyeken belül számos élőhely hasonló limnológiai/hidromorfológiai sajátságokkal bír. A kriobiotópok egyediségét jól mutatja, hogy e habitat típus jól elkülönülő klaszterágat alkotott a dendogramokban FJ és FCS szinten is mind a kvalitatív, mind a kvantitatív megközelítést alkalmazva.

6. Diszkusszió

A tanulmányhoz összeállított fajleltár 2489 algafajt és 1145 lelőhelyet tartalmazott. Ez a taxonszám nagyon közel áll azokhoz a taxonszámokhoz, melyeket más országokban vagy hasonló méretű régiókban tettek közzé (Ukrajna: 3708 taxon, Tsarenko et al., 1999; Irak: 2013 taxon, Maulood et al., 1993; Thaiföld: 1001 taxon, Ariyadej et al., 2004). A REBECCA adatbázis (Moe et al., 2008), amelyben tizenhárom ország (1450 tó) fitoplankton monitorozási adatait gyűjtötték össze, hozzávetőleg 2300 fajt tartalmaz. Ezek

az értékek azonban csak durva becsléseknek tekinthetők a régiók valós fajgazdagságát illetően, hiszen jelentős különbségek lehetnek a mintavételi erőfeszítésekben (mind időbeli, mind térbeli léptékben), a lefedett habitat típusokban, az adatszolgáltatók taxonómiai szakértelmében és a különböző fajleltárak taxonómiai lefedettségében is. Ebből adódóan a fajleltárak közötti közvetlen összehasonlítást óvatosan kell kezelni, használhatósága igen korlátozott. Ahhoz, hogy megismerjük a nagyobb léptékű ökológiai folyamatokat, több információra lenne szükség a fajok elterjedtségéről, azonban igen alacsony a rendelkezésre álló fajleltárak száma, nagyobb területekre vonatkozóan.

6.1. A mikroalga közösség regionális és lokális eloszlása

Az ökológia egyik legrégibb paradigmája szerint a fajgazdagság a terület növekedésével arányosan növekszik (Arrhenius, 1921; Gleason, 1922; MacArthur és Wilson, 1967), azaz a kis víztestek szignifikánsan kisebb fajszámmal bírnak, mint a nagyobb víztestek (Smith et al., 2005). Fitoplankton esetén azonban a legújabb kutatások azt mutatták, hogy fajgazdagságuk nem a terület méretével arányosan növekszik. A 10^5-10^6 m^2-es mérettartományban a tavak kiterjedt litorális zónájuk és nagy habitat-diverzitásuk miatt esetenként nagyobb mikroalga-diverzitást mutatnak, mint a nagy tavak (Várbíró et al., 2017). Bár a Balatont, vagy a nagy szikes tavakat, mint a Fertőt és a Velencei-tavat már évtizedek óta monitorozzák, fitoplankton diverzitásuk lényegesen kisebb, mint a holtmedrek, vagy a láptavak kumulatív fajgazdagsága. Ez összhangban van a Bolgovics és munkatársai által közölt eredményekkel (2019), akik azt találták, hogy a kis, izolált víztestek összesített fajkészlete meghaladja a kis vizek összesített területével megegyező méretű, de egyetlen nagy víztest fajkészletének nagyságát.

A fajok rangsorolt előfordulási görbéje (RSOC) és a fajok eloszlási gyakorisági görbéje (OFD) arra utal, hogy regionális léptékben a fitoplankton közösség rendkívül sok ritka és csupán néhány gyakori fajból áll. Összhangban a Raunkiaer (1918) által javasolt ritka – gyakori fajkategóriákkal, valamint a Hanski (1982) által javasolt core-satellite hipotézissel, amelyek bimodális gyakorisági eloszlást prediktálnak, hasonló mintázatra számítottunk, de ez a mintázat nem volt jellemző a fitoplankton adatsorunkra. Esetünkben unimodális eloszlási mintázatot mutattak a görbék. Nagyon sok tanulmány számol be jobbra ferde, unimodális OFD-kről (Malmqvist et al., 1999; Soininen és Heino, 2005; Heino és Virtanen 2006). A bimodalitás előfordulása vagy mintavételi műtermék (Papp és Izsák, 1997), vagy a metaközösségeken belüli jó konnektivitásra és kolonizációs dinamikára (Hanski, 1982) vezethető vissza, esetleg a térbeli léptéknek a fajok elterjedtségére gyakorolt hatásának eredménye (Collins és Glenn, 1997; Hui és McGeoch, 2007). Az egyik magyarázat a bimodális OFD-k hiányára az, hogy Hanski core-satellite modellje a fajok eloszlását egymással összeköttetésben lévő, hasonló habitat típusokhoz tartozó élőhelyek között vizsgálta. Ezeken az élőhelyeken ugyan a környezeti feltételek előre nem látható tér -és időbeli ingadozása előfordulhat, de alapvető környezeti jellemzőik azonosak. Vizsgálatunkban azonban a legtöbb általunk javasolt habitat típus és lokalitás jelentősen eltérő környezeti tulajdonságokkal bír, és sok habitat típus/lokalitás nem biztosít megfelelő életfeltételeket a beérkező algák számára. A másik magyarázat, hogy vizsgálatunk során a térbeli skála növekedésével párhuzamosan a habitatok konnektivitása csökkent, ami még a nagy diszperziós képeséggel rendelkező mikroorganizmusok esetében is a gyakori fajok számának csökkenéséhez vezetett.

A Tiszadobi Malom-Tisza holtmeder keresztmetszetében (kis léptékben) és hossz-metszetében (nagy léptékben) végzett fitoplankton-

összetétel vizsgálatok, valamint az időbeli minták vizsgálata során kapott eredmények csonka lognormális RSOC-görbét mutattak (Görgényi et al., 2019). A két térbeli mintavétel között némi különbséget tapasztaltunk, mert a keresztszelvény mintáiban volt négy olyan faj, amely a keresztszelvény mintáinak jelentős részében jelen volt, így ezt a négy fajt tekinthetjük core fajnak. A holtmeder hossztengelye mentén azonban a különbségek olyan nagyok voltak, hogy core fajokat nem lehetett azonosítani. Ez utóbbi még inkább igaz volt az időbeli mintasorra, ahol a szezonális szukcesszió miatt a leggyakoribb fajok is csupán a minták 60%-ában voltak jelen. Az eredményeink igazolták azon hipotézisünket, miszerint a ritka és gyakori fajok regionális, és egyetlen víztéren belüli lokális eloszlásmintázata hasonlóságot mutat. A fajlisták döntő részében meghatározóak a ritka fajok, amelyek a lokalitások szintjén mind regionálisan, mind egyetlen víztér esetén a flóra meghatározó részét képezik. Ugyan ez igaz az időbeli mintákra is. Ez az eredmény arra enged következtetni, hogy akár egy lokalitáson belül is lehetnek olyan stabil térbeli izolációk (vertikális (T-Kraszanai et al., 2023, vagy horizontális (Borics et al., 2011), amelyek lehetővé teszik eltérő fizikai, kémiai és biológiai környezet kialakulását, és ennek megfelelően a mikroflóra eltéréseit is.

Míg az RSOC és OFD görbék a ritkaság egydimenziós reprezentációjának tekinthetők, Rabinowitz háromdimenziós modellt alkalmazott a ritka fajok feltárására a Brit-szigetek flóraelemzése során (Rabinowitz, 1981) a következő jellemzők figyelembevételével: földrajzi eloszlás, élőhely-specificitás és lokális populációméret. A magyarországi (a Pannon ökorégió nagy részét lefedő) mikroalga fajleltár elemzése során a fajritkaság kétdimenziós modellel volt jellemezhető: az élőhely-specificitással és a populáció denzitással. Az általunk módosított Rabinowitz modellben a fajokat folytonos skálán pozícionáltuk és nem állítottunk fel határokat a

ritkasági kategóriák elkülönítésére. A módosított Rabinowitz modellben a fajok eloszlása egyértelműen jelezte, hogy a magyarországi mikroalga fajok többsége a magas élőhely-specificitású, alacsony abundanciájú csoportba tartozik. A szakirodalomban is jól bizonyított, hogy a makroszkopikus fajok többsége a ritka kategóriák egyikébe tartozik. Több kutatás igazolja ezt a tényt például madarak (Kattan, 1992), esőerdő- (Caiafa és Martins, 2010) és szavannafák (Maciel és Martins, 2021), illetve mélytengeri kagylók (McClain, 2021) esetében is. Meglepő volt azonban, hogy nagy számban voltak jelen a modellben olyan ritka mikroalga fajok, amelyek kizárólag egy lokalitáson fordultak elő, különösen annak fényében, hogy a múlt században, Magyarországon, nagyszámú fitoplankton minta került feldolgozásra. A 19. század végétől neves algológusok (Cholnoky Jenő, Entz Géza, Kol Erzsébet, Uherkovich Gábor, Hortobágyi Tibor és még sokan mások) tárták fel a régió mikroflóráját, a hatvanas évek végétől pedig több száz víztesten végeztek rendszeres fitoplankton monitorozást. Ezáltal a vizsgált minták becsült száma jóval meghaladja a százezret.

6.2. A ritkaság-testméret kapcsolata

A testméret a fajok egyik kulcsfontosságú tulajdonsága, amely negatívan korrelál a populáció denzitással és pozitívan az élőhely méretével (Yu és Dobson, 2000). Több kutatás is igazolta, hogy a kis méretű fajok általában abundánsabbak és kevésbé fenyegeti őket a kihalás veszélye, mint a nagyméretű fajokat (McKinney, 1997; Oindo et al. 2001), amelyek kevésbé elterjedtek, és kevés habitatot részesítenek előnyben. Ez az összefüggés egyértelműen és széles körben bizonyított természetes állatközösségekben, például madarak (Blackburn és Gaston, 1994, 1996; Owens és Bennett, 2000) és emlősök (Blackburn és Gaston, 1998, Cardillo et al., 2005) esetében is, azonban az elméletet még nem tesztelték mikroalgákra. Kutatásaim során az

összefüggés tesztelésére kiszámítottuk 2489 algafaj átlagos testtérfogatát. Érdekes módon, az általunk kapott mintázat nagyon hasonló ahhoz, melyet makroszkopikus méretű organizmusoknál írtak le. A testméret-elterjedés kapcsolat ékszerű eloszlása azt jelenti, hogy a fajok elérhető elterjedtsége csökken a test méretének növekedésével. Ennek egyik oka, hogy míg a kis méretű mikroalgák között nagyszámú élőhely-specialista és számos szubkozmopolita taxon is megtalálható, addig a nagyméretű taxonok között lényegesen kisebb a toleráns, szubkozmopolita fajok aránya. Makroszkópikus élőlények esetén ez a mintázat a fajok elterjedési képességében és toleranciaspektrumában mutatkozó különbségekre vezethető vissza. Míg makroszkopikus élőlények esetében a legvalószínűbb limitáló tényező a terjedés korlátozottsága, e faktornak azonban nincs jelentősége a mikroalgák mérettartományában. Ugyanis a nagy sejtű taxonok, mint például a dinoflagellaták, illetve számos Desmidiales-rendbe tartozó faj vastag falú hipnozigótákkal, vagy nyugvó cisztákkal rendelkezik, amelynek köszönhetően túlélik a hosszú aszályos időszakokat, a táplálékhiányt és más fenyegető tényezőket (Schaap és Schilde, 2018), így ezen képletek hatékonyan tudják segíteni őket a terjedésben. Mikroalgák esetén a kapott mintázat leginkább a különböző életmenet-stratégiákkal állhat összefüggésben. A nagyméretű mikroalga taxonok többsége K-stratégista (Sommer, 1981; Reynolds, 2006), ezáltal jó kompetítor, ebből adódóan pedig képes uralni a fitoplankton közösséget még a késői szukcessziós fázisokban is. A kis méretű vizes élőhelyek azonban gyakran vannak zavarásoknak kitéve (Borics et al., 2013), amelyben már leginkább a kis méretű, r-stratégista fajok vannak versenyelőnyben; ennek ellenére kis méretű, K-stratégista fajok is előfordulhatnak ezekben a kisebb víztestekben. A szilícium-dioxid pikkelyes Chrysophyceae fajok többségét például a kicsi, védett víztestekből írták le Magyarországon (Péterfi et al., 1998a, 1998b; Padisák et al., 2000). További

magyarázata az általunk kapott mintázatnak, hogy a makroszkópikus élőlényekhez hasonlóan a mikroalgák is rendelkeznek élőhelyméret-preferenciával (Borics et al., 2016). E korábbi tanulmányunkban mutattunk rá, hogy a kis élőhelyek ($<10^2$ m^2) limnológiai jellemzői egyáltalán nem kedveznek az aktív mozgásra képtelen, gyorsan ülepedő, nagysejtű taxonoknak (pl. nagysejtű kovaalgák).

6.3. Filogenetikai ritkaság

A vizsgált mikroalgák ritkasági mutatóiban talált erős filogenetikai jel arra utal, hogy bizonyos algák előfordulási gyakoriságát lényegesen befolyásolja a faj evolúciós története.

A ritka taxonok túlnyomó többsége Desmidiales rend-beli faj. Ennek a csoportnak a képviselői valamikor az Ordovicium időszakában fejlődtek ki, továbbá ők voltak az első algák, akik meghódították az édesvizeket (Becker és Marin, 2009). Ezek a taxonok nagy élőhely-specificitással rendelkeznek, gyakran előfordulnak a part menti tavak metafitonjában és a kis láptavakban is, holott a láptavak kis szigeteknek tekinthetők a szárazföldi rendszerekben és kolonizálásuk nem könnyű feladat csekély méretük és a Pannon ökorégióban való alacsony számuk miatt. A Desmidiales-rendbe azonban hatékonyan tudják benépesíteni ezeket az élőhelyeket, mivel spórájuk olyan erős, pigmentált sejtfallal rendelkezik, amely rezisztens polimerből, a sporopolleninből áll (Delwiche et al., 1989). Ezek a spórák rendkívül ellenállóak a kémiai és mechanikai hatásokkal, valamint a mutagén UV-sugárzással szemben, ami mind elősegíti sikeres terjedésüket.

Számos ritka taxon található a Miozoa törzsben is. Bár ennek a csoportnak néhány képviselője széles körben elterjedt a vizekben (Grigorszky et al., 2003), a fajok többsége magas élőhely-specificitással rendelkezik és csak néhány víztestben fordul elő a régióban (Grigorszky et al., 1999). A

Desmidiales-rendbe tartozó taxonokhoz hasonlóan, a dinoflagellátáknak is erős, vastag falú „hipnozigótáik" vannak, amelyek segítik őket az új élőhelyek kolonizálásában (Matsuoka és Fukuyo, 2003).

A centrikus kovaalgák, mint pl. *Cyclotella gamma* Sovereign, *Cyclotella polymorpha* Meyer et Håkansson, *Stephanodiscus agassizensis* Håkansson et Kling, *Stephanodiscus binderanus* (Kützing) Krieger ritkasága és unikális mivolta a Pannon ökorégióban nem feltétlenül vezethető vissza a kolonizációs nehézségekre, vagy a magas habitat-specificikusságra. A centrikus kovaalgák ritkasága leginkább a nagy felbontású, pásztázó elektromikroszkópok megjelenésével magyarázható, hiszen ezen új technika alkalmazása új fajokat és nagy rejtett diverzitást tárt fel a régióban (Ács et al., 2016, 2017a, 2017b). Ezek a vizsgálatok azonban jelenleg még csak néhány víztestre korlátozódtak, így a centrikus kovaalgák unikalitása feltehetően a különböző víztestekben élő taxonok azonosításához alkalmazott, eltérő felbontású mikroszkópok használatából ered.

6.4. A különböző víztípusok természetvédelmi értékei

A habitat típusok között tapasztalt jelentős fajgazdagságbeli eltérések különböző módszertani és ökológiai okokra vezethetők vissza. A fajgazdagságnak korrelálnia kell a habitat típusokon belüli lokalitások számával, a mintavételi gyakorisággal, a habitat méretével, élőhelyi diverzitásával, vagy a lokalitások összekapcsoltságával. Ezen okok elemzése azonban jóval túlmutat az értekezés keretein, és nehezen megvalósítható, mivel az eredeti adatforrások többsége nem ad információt sem a mintavétel módjáról, sem pedig annak gyakoriságáról. Számos okot azonban érdemes megvitatni. A patakok és csatornák nagy fajgazdagsága csak részben magyarázható az e habitat típusokon belüli nagy lokalitásszámmal. A kis vízfolyások úgynevezett sink habitatként szolgálnak a makroszkopikus

(Roberts és Rahel, 2008) és mikroszkopikus élőlényeknek egyaránt (Bolgovics et al., 2017a; Borics et al., 2021). Vízgyűjtő területük számos más vízi élőhelyhez kapcsolódik és kis méretük miatt a beáramló vizek mikroflórája jelentősen növeli diverzitásukat (Borics et al., 2015). A nagy folyók diverzitását a beáramló vizek sokkal kevésbé befolyásolják. A folyók vizét a vízügyi hatóságok rendszeresen ellenőrzik, így intenzív monitorozásuk magyarázhatja e habitat típus nagy fajgazdagságát (Kiss et al., 1998). Meglepő azonban a kis méretű víztestek (holtmedrek, láptavak) nagy fajgazdagsága. Ezek a víztípusok kiterjedt litorális zónájuk és nagy habitat-diverzitásuk miatt esetenként nagyobb mikroalga-diverzitást mutatnak, mint a nagy tavak (Várbíró et al., 2017), ezért a kis víztestek is jelentős természetvédelmi értékkel bírnak.

Kimutattuk, hogy a különböző élőhelytípusok eltérő számú ritka algataxont tartalmaznak. Érdekes eredménye kutatásainknak, hogy a nagyméretű víztestek, nagy fajgazdagságuk ellenére csekély számú ritka algataxont tartalmaznak. A legtöbb ritka fajnak a kis– és közepes méretű víztestek, mint a láptavak, holtmedrek és a szikes tavak adnak otthont. Ezek az eredmények szintén fölhívják a figyelmet a kis víztestek megőrzésének fontosságára a mikrobiális sokféleség megőrzésében, valamint a ritka, mikroszkopikus algapopulációk fenntartásában. Ezeket a kis habitatokat azonban figyelmen kívül hagyja a vizek jó ökológiai állapotának elérését célzó Európai Uniós Jogszabály, a Víz keretirányelv (VKI). Bár e területek közül több is része a Natura 2000 hálózatnak, ez a státusz inkább a makroszkopikus taxonoknak tulajdonítható, mikroflórájuk megfigyelése a hivatalos szervek számára továbbra sem kötelező annak ellenére, hogy jelentős konzervációbiológiai értékekkel bírnak, és rendkívüli veszélynek vannak kitéve kicsiny térfogatuk, sérülékenységük és időszakos mivoltuk okán. A kis vízi ökoszisztémákat (lápokat és mocsarakat) egyre inkább fenyegetik az

antropogén terhelések és az éghajlatváltozás nemkívánatos következményei. A holtmedrek, a mocsarak, a láptavak és a szikes tavak ezen felül talajvízzel összefüggő ökoszisztémák. A talajvíz kimerülése mára globális problémává vált, amely világszerte veszélyezteti a felszín alatti víztől függő ökoszisztémák stabilitását és biológiai sokféleségét (Famiglietti, 2014; Devitt et al., 2019). A térség talajvízszintjének jelentős csökkenése miatt (Mezősi, 2017) ezek a rendszerek eltűnhetnek, különösen a mocsarak és a láptavak, amelyek létezéséhez stabil, eusztatikus vízforgalom szükséges. Ezeknek a rendszereknek a kiszáradása mesterséges vízellátás nélkül nem állítható meg, és végső megoldásként, bár etikai aggályokat vet fel (Minteer és Collins, 2010), mérlegelni kell a fajok áttelepítését.

6.5. A különböző élőhelytípusok funkcionális jellemzői. Egyedi mikroflórával rendelkező élőhelyek

Ugyan több FJ és FCS nagy gyakorisággal volt jelen számos habitat típusban, mégis néhány kis méretű, speciális környezeti paraméterekkel bíró élőhely, mint a telmák, kriobiotópok, vagy a barlangvizek, egészen sajátos FJ-el és FCS-al voltak jellemezhetők. Telmák esetében az extremitás a nagyon kis méretükre, kriobiotópok esetén az alacsony hőmérsékletre, míg barlangvizek esetén a fényhiányra vezethető vissza.

A telmák olyan különálló vízi mikroélőhelyek, amelyeket kis méret (10^{-2} m^2) és időszakosság jellemez. Rejtett édesvízi élőhelyeknek tekinthetők, amelyek kis térfogatuk és az időjárás szélsőséges változékonyságának való kitettségük miatt egyedülálló mikroflórának és mikrofaunának adhatnak otthont (Mogi, 2004). A szakirodalmat tekintve, nem meglepő módon, csak nagyon keveset tudunk a telmák algadiverzitásáról és mikroalga közösségének összetételéről. A legtöbb tanulmány a trópusi bromélia növényfajok fitotelmáiban felgyülemlett vízben található algaközösségekre összpontosít.

Ezek a taxonómiai vizsgálatok kimutatták, hogy a bromélia fitotelmáiból jelentett fő mikroalgacsoportok többnyire az egysejtű (X1) és koloniális (F, J) zöldalgák (Ramos et al., 2018a), a zignematofiták (N) (Sophia, 1999; Ramos et al., 2017a, 2018b), a kovaalgák (bentikus formák, TIB) (Lyra, 1971), a cianobaktériumok (TIC) (Ramos et al., 2018b, 2019), a dinoflagelláták (Lo) (Ramos et al., 2016) és az euglenofita csoportba tartozó algák (W1) (Ramos et al., 2017b) voltak. Ezeken kívül azonban nincs, vagy csak nagyon kevés olyan konkrét vizsgálat létezik, amelyek más típusú telmák (dendro-, malako- és litotelma) mikroflórájának feltárására irányulnának. Ezzel ellentétben az általunk összeállított adatbázis a fitotelmák mellett antropogén eredetű telmák és litotelmák adatait is tartalmazza. A szakirodalmi adatokhoz képest, a Pannon ökorégióban feltárt telmák mikroalga közössége jóval nagyobb diverzitást mutatott. Az adatbázisunkban szereplő telmák a FCS-ok szélesebb halmazának biztosítottak habitatot, mint például a F, J, P, N, T W1, W2, X1, X2, X3 funkcionális csoportoknak.

A kriobiotópokat, azaz a hó- és jégfelületeket, rendkívül alacsony hőmérséklet és nagy fényintenzitás jellemzi. Kol (1968) egy teljes könyvet szentelt ezen élőhelyek egyedi mikroflórájának bemutatására, aki a bentikus formákon kívül számos ostoros (X2) és kolóniális (F) zöldalgát, dinoflagellátát (Lo), desmidialest (N, P), euglenofitont (W1), krizofitát (E) és cianobaktériumot (TIC, K, Lo) írt le ezekről a biotópokról. Későbbi tanulmányok eredményei (Vincent & Vincent, 1982; Izaguirre et al., 2021) is megerősítették, hogy a cianobaktériumok mellett a krizofiták és a zöldalgák ostoros fajai jellemzőek ezekre a biotópokra. Az adatbázisunkban szereplő kriobiotópokon mind az ostoros zöldalgák (*Carteria*, *Chlamydomonas* spp. - X2), mind a koloniális (*Chroococcus* spp. - L_o, *Aphanocapsa* spp. - K) és fonalas (*Oscillatoria*, *Phormidium* spp. -TIC) cianobaktériumok nagy gyakorisággal voltak jelen.

A barlangvizek is különleges élőhelyeknek tekinthetők. Bár a barlangvizekre a fény hiánya jellemző, mégis ezeken az élőhelyeken esetenként több mikroalga csoport is előfordulhat. A legtriviálisabbak azok a cianobaktériumok és zöldalgák, amelyek vékony bevonatot képeznek a kőzetfelületeken (Scott, 1909; Palik, 1960a, b; Hajdu, 1966; Popkova és Mazina, 2019). Ezen taxonok többsége a barlangok azon helyein fordul elő, ahol az antropogén megvilágítás lehetővé teszi számukra a fotoszintézist (Pasic és Mulaomerovic, 2014). Ugyanakkor, fotoszintézis hiányában, olyan mikroalgák is előfordulhatnak a barlangvizekben, melyek alternatív táplálkozásra (szerves anyagok felhasználása) képesek (Hajdu, 1966). A vizsgált magyarországi barlangvizek hasonló algaflórát tartalmaznak, mint a korábban említett irodalmi adatokban fellelhető barlangvizek, köztük a *Chroococcus* spp. -L_o, *Chlamydomonas* spp. -X2, *Volvox, Pandorina* spp. -G és *Chlorella* spp. -X1 fajokat. Itt azonban meg kell jegyezzük, hogy Magyarországon a barlangokban található mészkő szerkezete lehetővé teszi a felszíni vizek beszivárgását, így ezáltal obligált autotróf elemek is előfordulhatnak a hazai barlangvizekben.

6.6. A különböző habitat típusokra jellemző funkcionális jellegek és funkcionális csoportok

6.6.1. A különböző habitat típusok bottom-up típusú csoportosítása

Funkcionális alapú megközelítéseket a Víz Keretirányelv bevezetésétől kezdve alkalmaznak Magyarországon. A VKI bevezetése során ugyanis a hidromorfológiai álló és folyóvíz típusokat biológiailag validálni kellett (Borics et al., 2014b; Bolgovics et al., 2017b). Alapvető különbség van a víztípusok általunk történt csoportosítása és a VKI-nek megfelelő tipológia között. A VKI által létrehozott víztípusoknál kötelező az állóvizeket és a

folyóvizeket elkülöníteni, külön kell e két víztípust kezelni és osztályozni. Ugyanakkor az általunk végzett vizsgálatban a régióból feltárt összes vizes élőhely algaegyüttesének összetételében mutatkozó hasonlóságokat elemeztük, függetlenül a víztestek méretétől, hidrológiájától, vagy kémiai jellegétől. Ez a tipológia a vizek jóval nagyobb skáláját fedi le, illetve az algaközösségek összetételében és funkcionális tulajdonságaiban mutatkozó hasonlóságot tükrözi, limnológiailag akár jelntősen eltérő környezeti feltételekkel rendelkező víztípusok között is.

Reynolds és munkatársai (1994) hívták fel elsőként a figyelmet arra, hogy a folyók és sekély tavak hasonló fitoplankton közösséggel rendelkeznek, ezen felül feltárták ennek a mintázatnak a hátterét is. Vizsgálatunk során azonban kimutattunk néhány meglepő hasonlóságot olyan látszólag eltérő vízi rendszerek között is, mint például a barlangvizek/források, mely víztípusok a funkcionális jelleg alapú besorolás során ugyanabban a klaszterágban helyezkedtek el (13. ábra), vagy a Balaton/mocsarak csoportja, mely víztípusok a funkcionális csoport alapú klaszterezésnél alkottak egy csoportot (14. ábra). Ezek az eredmények azt sugallják, hogy több, limnológiailag és hidromorfológiailag eltérő élőhelynek is lehetnek olyan közös - de kevésbé releváns - jellemzői, melyek lehetővé teszik funkcionálisan hasonló algaegyüttesek kialakulását. Vizsgálatunk során az élőhelyek bottom-up típusú csoportosítása különböző eredménnyel járt az alkalmazott statisztikai módszerek és funkcionális megközelítések eltérései miatt is. Ezeket a következőekben részletezem.

6.6.2. A habitatok csoportosításának tapasztalatai, kvantitatív adatok felhasználásával

Kvalitatív adatok felhasználásával csak néhány olyan FJ- és FCS-alapú élőhelyklasztert találtunk, amelyek limnológiai/hidromorfológiai

jellemzőiben közeli hasonlóságot mutattak. Ennek oka pedig az alkalmazott statisztikai módszerben rejlik. A Jaccard index az adatminták közötti hasonlóság egyszerű és intuitív mérésén alapszik (Verma és Aggarwa, 2020). Mivel kvalitatív adatokat használ, az élőhelyek csoportosítását csupán a közös FJ-ek és FCS-ok száma alapján végzi. Ismert, hogy a fitoplankton fajok nagyon jó diszperzióval bíró szervezetek (Padisák et al., 2016), ezáltal a vizes élőhelyek folyamatos propagulum-nyomás alatt állnak. Ez azt jelenti, hogy olyan fajok, amelyeknek egyébként csekély az esélyük a túlélésre és stabil populációk kialakítására egy adott élőhelyen, kis számban mégis szinte folyamatosan jelen lehetnek egy adott habitaton. Ebből adódóan a nagyon kicsi habitatokban, a nagy mintatérfogat/habitattérfogat arány miatt, a fajok észlelésének aránya (detektabilitása) igen magas (Buckland et al., 2011; Bolgovics et al., 2019), így ezekben a víztestekben a véletlenül előforduló, alacsony egyedszámú fajok is jól kimutathatók. Ez lehet az oka annak, hogy a csoportosítás során prezencia/abszencia alapú megközelítést alkalmazva, hidromorfológiailag erősen eltérő víztípusokat tartalmaztak a különböző klaszterágak.

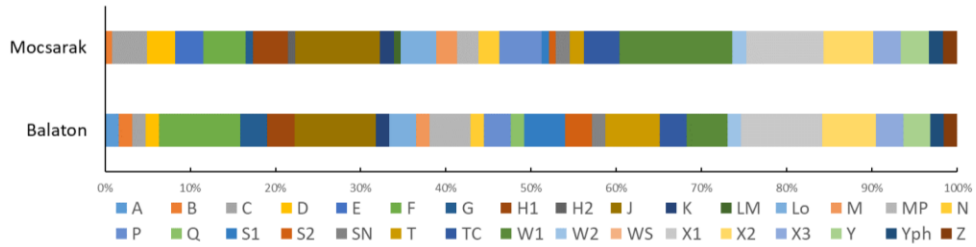
6.6.3. A habitatok klaszterezésének tapasztalatai kvantitatív adatok felhasználásával

A kvantitatív adatokhoz Bray-Curtis disszimilaritási indexet alkalmaztunk. Ezzel a megközelítéssel a biológiai alapú csoportok könnyen megfeleltethetőek voltak a hidromorfológiai, limnológiai tulajdonságokon alapuló csoportokkal. Az így kapott csoportok többsége jól magyarázható volt, különösen azok, amelyek a FCS-on alapultak. A folyóhoz kapcsolódó habitatok, illetve azok az élőhelyek, melyek a planktonikus kovaalgák és a bentikus algák számára biztosítanak élőhelyet, FJ és FCS szinten is jól elkülöníthető klaszterekbe csoportosultak (13. és 14. ábra). Ezek az élőhelyek,

számos limnológiai és hidromorfológiai jellemzőjükben nagy hasonlóságot mutatnak. A nagyon kicsi akvatikus és szemiakvatikus habitatokra a bentikus elemek gazdagsága, míg a kiterjedt makrofita állományokkal rendelkező élőhelyekre a metafitikus elemek, mint pl. a Desmidiales-rendbe tartozó fajok, vagy az euglenofitonok dominanciája volt jellemző (Görgényi et al., 2019). Külön csoportot alkottak az igen kicsiny bentikus habitatok. Ezen élőhelyek közös jellemzője, hogy jól megvilágított, szilárd szubsztrátumot biztosítanak a bentikus algák számára.

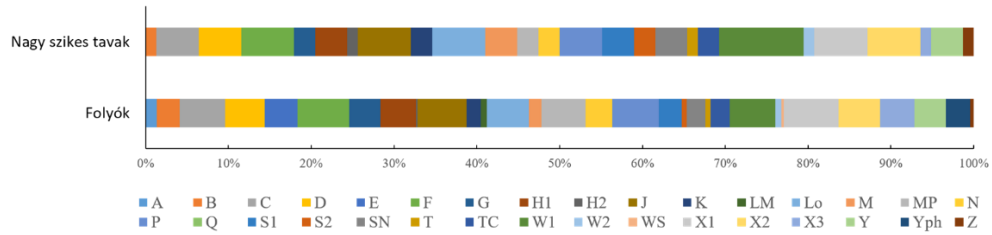
Mind az FJ-, mind a FCS-alapú megközelítést alkalmazva, kizárólag a kriobiotópok nem mutattak hasonlóságot más élőhelytípussal, és alkottak külön klaszterágat a dendogrammon belül. Ez a típusú habitat ugyanis az algák csupán nagyon szűk halmazának biztosít megfelelő életfeltételeket.

A FCS-alapú megközelítés tűnt a legalkalmasabbnak a megbízható élőhelycsoportok létrehozásában. Ezzel a megközelítéssel csak egyetlen olyan csoportot kaptunk a klaszteren belül, az ágvégen, amely csoport tagjai limnológiai/hidromorfológiai tulajdonságaikban jelentősen eltértek egymástól, mégpedig a mocsarak/Balaton csoportját. Igazán meglepő szoros kapcsolatuk, hiszen óriási méretbeli és limnológiai különbségek vannak e két víztípus között. Ugyanakkor ismert, hogy a Balatont tápláló Zala egy hatalmas mocsaras területen (Kis-Balaton) halad át, mielőtt vize a tóba kerül. Vélhetően ez a fajta kapcsolat számos mocsárlakó fajjal gazdagítja a Balaton flóráját.
Ennek is köszönhetően számos olyan közös funcionális csoporttal rendelkeznek, amely lehetővé tette e két, limnológiailag és hidromorfológiailag eltérő habitat típus ugyanazon klaszterbe kerülését (15. ábra). Az Y_{Ph}, Z, Y, X3, X2, X1, W2, TC, SN, N, L_o, K, J és H1 funkcionális csoportok közel azonos gyakorisággal fordultak elő mindkét habitat típusban.



15. ábra: A mocsarakban és a Baltonban előforduló funkcionális csoportok gyakorisági eloszlása, kvantitatív adatok alapján.

A csoportképzés során meglepő volt még a nagy szikes tavak megjelenése a folyók és folyókhoz kapcsolódó élőhelyek klaszterében. Ennek magyarázata a szikes tavak mikroflórájában is megjelenő bentikus és meroplanktonikus algák nagy relatív abundanciája (Padisák és Dokulil, 1994). Az e klaszterbe tartozó vizek mikroflórájának ugyanis fontos részét képezi számos bentikus, eurihalin kovaalga (*Navicula salinarum* Grunow, *Nitzschia liebethruthii* Rabenh. vagy *Halamphora* spp.), amelyek tág sótűrő képességgel rendelkeznek (Van Dam et al., 1994). Emellett a folyók és a nagy szikes tavak számos közös funcionális csoporttal rendelkeznek, mely révén e két, limnológiailag és hidromorfológiailag eltérő habitat típus ugyanazon klaszterbe került (16. ábra). Az Y, X1, W2, TC, SN, S1, P, N, L_o, J, H1, G, F, D, C funkcionális csoportok közel azonos gyakorisággal fordultak elő mindkét habitat típusban,



16. ábra: A folyókban és a nagy szikes tavakban előforduló funkcionális csoportok gyakorisági eloszlása, kvantitatív adatok alapján.

6.6.4. Elméleti különbségek a FJ-alapú és a FCS-alapú megközelítések között

Ahogy fentebb is látható volt, a FJ-alapú és FCS-alapú megközelítéssel végzett élőhelycsoportosítás eredményei némi eltérést mutattak, amelyek a két megközelítés eltérő szervezeti szintjei (egyed, ill. közösség) és inherens összetevői (morfológiai jelleg, ill. válasz csoport) közötti különbségekre vezethető vissza (Violle et al., 2007). A FJ-k az egyedek szintjén hatnak, az élőlények olyan mérhető morfológiai, fiziológiai, vagy fenológiai tulajdonságaként határozhatók meg, amelyek közvetlenül befolyásolják az egyedek növekedését, szaporodását és túlélését. Ezzel szemben a FCS-k a közösségek szintjén jelennek meg és azokat a fajokat foglalják magukba, amelyek jól meghatározott környezeti feltételek mellett, hasonló élőhelyeken fordulnak elő (Gitay és Noble, 1997). A Reynolds-féle FCS-k nagy hasonlóságot mutatnak Braun-Blanquet makrofita asszociációival (Braun-Blanquet, 1932), mivel az így kialakított fitoplankton csoportok is jól körülhatárolható niche-el, vagy habitat-templáttal rendelkeznek. Az alkalmazott funkcionális megközelítések ezen eltérései eredményezték az élőhelytípusok csoportosításában kialakult különbségeket. A Reynolds-féle FCS-alapú megközelítést eredetileg azért fejlesztették ki, hogy segítse a tavi fitoplankton közösségek felépítésének és működésének megértését (Reynolds et al., 2002). Bár kiterjesztették és alkalmazták ezt a fajta megközelítést folyókra is (Borics et al., 2007; Várbíró et al., 2007), sőt néhány új kodon is bevezetésre került a meglévők mellett (Padisák et al., 2009b), mégis meglepő, hogy a vizsgálatunkban szereplő extrém élőhelyek, mint például a kriobiotópok, a barlangvizek, a makrofita által uralt láptavak, a kis medencék, vagy a telmák esetében is jól alkalmazható a FCS alapú megközelítés. Ugyanakkor a funkcionális megközelítéseknek vannak hiányosságai. A fajok egyetlen FCS-ba történő csoportosítása a fajszegény nemzetségek (*Synura, Ceratium, Lepocynclis* stb.) esetén jól alkalmazható. Azonban olyan taxonok

esetén, mint pl. a *Chlamydomonas*-ok, melyeknek mintegy 500 fajuk ismert világszerte, emellett többféle vizes élőhelyen is előfordulhatnak (ugyanúgy megtalálhatóak a néhány négyzetméteres tavacskákban, mint a nagyobb tavakban, folyókban), csupán egyetlen kodonba, az X2-be kerültek besorolásra. Ezen kívül a centrikus kovaalgáknál is hasonló a helyzet, hiszen ezek a fajok is széles körben elterjedtek, mégis csupán három kodonhoz (A, B és C) rendelték őket. Ebből adódóan ez a fajta megközelítés sok taxon esetében kétségtelenül a valóság durva leegyszerűsítését jelenti.

7. Összefoglalás

Tanulmányunk középpontjában a Pannon ökorégió ritka és gyakori fitoplankton fajainak és azok előfordulási helyeinek feltárása állt. Létrehoztunk egy olyan átfogó adatbázist, amely tartalmazza a hazai mikroalga fajokat és azok lelőhelyeit. Különböző modelleket alkalmaztunk a ritkaság vizsgálatára.

A core-satellite hipotézist használtuk a mikroalga közösség regionális eloszlási mintázatának vizsgálatára. Feltételeztük, hogy a mikroalgák, összhangban a core-satellite hipotézissel, bimodális élőhelypreferenciát mutatnak a Pannon ökorégióban. Hipotézisünkkel ellentétben, eredményeink unimodáslis eloszlást mutattak, mégpedig a ritka (satellite) fajok dominanciájával, jelezve, hogy regionális léptékben a fitoplankton közösség kevés gyakori és rendkívül sok ritka fajból áll. A fajok jelentős része (927) kizárólag egy habitat típusban, 787 faj pedig kizárólag egyetlen lokalitáson fordult elő. Habitat típusok szintjén az *Actinastrum hantzschii* Lagerheim (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) (23 habitat típusban fordult elő), míg lokalitások szintjén a *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová (Chlorophyta, Chlorophyceae) (409 lokalitáson fordult elő) tekinthető a leggyakoribb fajnak a régióban. A core-satellite modellt többnyire

olyan összefüggő élőhelyeken tesztelték, amelyek környezeti jellemzőikben azonosak voltak. Ezzel szemben a legtöbb általunk vizsgált habitat jelentősen eltérő környezeti tulajdonságokkal bírt, emellett a vizsgált térbeli skála növekedésével, a víztestek konnektivitása is csökkent. A konnektivitás hiánya pedig jelentősen redukálhatja a gyakori fajok számát még a nagy diszperziós képességgel rendelkező algák esetében is.

Vizsgáltuk továbbá a mikroalga közösségek egy víztesten belüli, lokális eloszlási mintázatát is. Feltételezzük, hogy a ritka és gyakori fajok regionális, és egyetlen víztéren belüli lokális eloszlásmintázata hasonlóságot mutat. Eredményeink igazolták hipotézisünket. A ritka fajok a fajlisták döntő részében mind regionálisan, mind lokálisan (egy víztér esetében) a flóra meghatározó részét képezték. Ez az eredmény arra enged következtetni, hogy akár egy lokalitáson belül is lehetnek olyan stabil térbeli izolációk (vertikális (T-Kraszanai et al., 2023, vagy horizontális (Borics et al., 2011), amelyek lehetővé teszik eltérő fizikai, kémiai és biológiai környezet kialakulását, és ennek megfelelően a mikroflóra eltéréseit is.

A másik modell, melyet szintén a mikroalga közösség regionális eloszlási mintázatának tanulmányozására használtunk, a Rabinowitz-féle (1981) „a ritkaság hét formája” modell, melynek térbeli szűkítését követően (globális helyett, csak a Pannon ökorégió) a hazai fitoplankton fajokat négy ritkasági kategóriába tudtuk besorolni (3 ritka és 1 gyakori kategória). Megállapítottuk, hogy a hazai mikroalga fajok többsége a magas élőhely-specificitású, alacsony abundanciájú ritkasági csoportba tartozik. A core-satellite hipotézishez hasonlóan, a Rabinowitz modell is alátámasztotta, ill., szemléltette a régió ritka algafajainak dominanciáját.

Makroszkopikus élőlények esetén bizonyított, hogy a test mérete és az elfoglalt élőhelyek száma között negatív kapcsolat áll fönn. Adatbázisunkat elemezve megvizsgáltuk, hogy ez az összefüggés mikroalgák esetén is

érvényes-e. Feltételeztük, hogy a kis méretű algák gyakoriak, számos habitat típusban/lokalitáson előfordulhatnak, míg a nagyobb méretű fajok ritkábbak, kevesebb habitat típusban/lokalitáson fordulnak elő. Eredményeink teljes mértékben alátámasztották ezt a hipotézisünket. Az, hogy a kis méretű algák gyakoribbak, annak köszönhető, hogy ez a csoport nagyszámú, élőhelyspecialista faj mellett, számos szubkozmopolita, r-stratégista fajt is tartalmaz. Ezzel szemben a nagyméretű mikroalgáknál a toleráns, szubkozmopolita fajok aránya lényegesen kisebb, és többnyire K-stratégista, élőhely-preferenciával rendelkező fajok alkotják e csoportot.

Mivel egy faj ritkaságát filogenetikai rokonsága is befolyásolhatja, megvizsgáltuk, hogy a mikroalgák ritkaságára milyen hatással van csoportjuk evolúciós története. Feltételeztük, hogy bizonyos fajok előfordulási gyakorisága nem csupán ökológiai folyamatokra vezethető vissza, hanem bizonyos csoportok ritkaságát egyértelműen meghatározza filogenetikai hátterük. Eredményeink igazolták ezt a feltevést is. A ritka fajok többsége a Desmidiales és a Miozoa törzsbe tartozik. E két csoport nagyszámú élőhely-specialista fajt tartalmaz, ill. taxonjai erős, vastagfalú kitartóképlettel rendelkeznek, melyek segítik őket a diszperziójuk során, s így olyan új és speciális élőhely kolonizálására is képesek lehetnek, amelyek a többi csoport taxonjai számára nehezen elérhetőek.

Mivel a különböző habitat típusok között jelentős fajgazdagságbeli különbségek voltak, feltételeztük, hogy azok eltérő számú ritka algataxont tartalmaznak, és különböző természetvédelmi értékekkel bírnak. Kimutattuk, hogy az egyes habitat típusok a ritka algataxonok száma tekintetében jelentős különbségeket mutatnak. Eredményeink így ezt a hipotézisünket is alátámasztották, rávilágítva arra, hogy a kis- és közepes méretű élőhelyek (láptavak, patakok, holtmedrek) adnak otthont a legtöbb ritka fajnak. Ezek az

eredmények fölhívják a figyelmet a kis élőhelyek megőrzésének fontosságára, a mikrobiális sokféleség megőrzésében.

Az adatbázisunkhoz kapcsolódóan, egy másik vizsgálat keretein belül, feltártuk a különböző fitoplankton FJ/FCS-k habitat preferenciáját. A mikroalgák funkcionális sajátságai alapján létrehoztunk egy ún. „bottom-up" tipológiát, melyet összehasonlítottunk a különböző habitat típusok hidromorfológiai, limnológiai jellemzőivel, azaz a „top-down" tipológiával.

Ismert, hogy a különböző habitat típusok különböző funkcionális csoportokkal rendelkeznek. Feltételeztük, hogy a mikroalgák, reflektálva az élőhelyek limnológiai sajátságaira, funkcionálisan eltérő klasztereket képeznek majd. Alátámasztva hipotézisünket, a különböző habitat típusok eltérő FJ-el és FCS-al voltak jellemezhetők. Főként a kicsi, speciális környezeti paraméterekkel jellemezhető habitat típusok rendelkeztek kevés, de igen sajátos FJ és FCS összetétellel, hiszen ezek az algák nagyon szűk halmaza számára biztosítanak megfelelő életfeltételeket.

Ismert, hogy a hidromorfológiai/limnológiai szempontból hasonló víztípusok többnyire hasonló mikroflórával rendelkeznek, ezért feltételeztük, hogy a mikroalgák által létrehozott biológiai víztípusok („bottom-up" tipológia) megfeleltethetők lesznek a mechanikusan képzett hidromorfológiai víztípusoknak („top-down" tipológia). Eredményeink csak részben támasztották alá hipotézisünket. A FJ és FCS alapú élőhelyosztályozás ugyanis olyan, a hidromorfológiai típusok kialakítása során figyelembe nem vett, de a fitoplankton számára fontos élőhely jellemzőt is megjelenített, mint a makrofiton dominanciája egy adott típusban, vagy a térbeliség és konnektivitás, ami a folyóvizek által érintett habitatokra (folyók-holtmedrek) volt jellemző. Bár a funkcionális csoport alapú megközelítést tavakra és folyókra fejlesztették ki, úgy tűnik jól alkalmazható kis méretű, extrém élőhelyek, mint pl. kriobiotópok, barlangvizek, láptavak vagy telmák esetében

is. Néhány olyan csoportot is eredményezett a klaszterezés, amelyek hidromorfológiailag/limnológiailag teljesen eltérnek a klaszter többi élőhelyétől, ezzel is jelezve, hogy a fentiek tekintetében eltérő élőhelynek is lehetnek olyan közös, de nem ismert jellemzői, melyek lehetővé teszik funkcionálisan hasonló algaegyüttesek kialakulását.

A vízminőség-értékelési vizsgálatok és a tanulmányok többsége is a nagyméretű (>50 ha) víztestekre irányul, és figyelmen kívül hagyja a kis méretű, speciális élőhelyeket, mint a lápokat, mocsarakat, vagy a holtmedrek többségét. Kutatásunk eredményei rávilágítottak ezen élőhelyek fontosságára, hiszen ezek a habitatok figyelemre méltó funkcionális gazdagsággal rendelkeznek és számos ritka algapopuláció számára biztosítanak életteret. Ezek az élőhelyek kicsiny területük, időszakos jellegük és sérülékenységük miatt ki vannak téve az éghajlatváltozás és az antropogén terhelések nemkívánatos hatásainak, ezáltal a bennük élő ritka mikroalga fajok is veszélyeztetettnek tekinthetők. Ahhoz, hogy ezeket az unikális algafajokat megőrizzük, szükségszerű lenne ezen kis méretű, extrém élőhelyek folyamatos monitorozása és nagyobb gondot kellene fordítani megóvásukra, megakadályozva kiszáradásukat, szennyezésüket és zavarásukat (pl. lecsapolás).

7.1. Új tudományos eredmények ismertetése

7.1.1. A mikroalgák élőhelypreferenciája, a Pannon ökorégióban

Kimutattuk, hogy a mikroalgák gyakorisági eloszlása unimodális mintázatot követ a Pannon ökorégióban, nagyszámú satellite, azaz ritka algataxon dominanciájával. Ez azt jelenti, hogy regionális léptékben a fitoplankton közösség rendkívül sok ritka és csupán néhány gyakori fajból áll. A fajok jelentős része nem csupán egyetlen habitat típusból, de kizárólag

egyetlen lokalitásról került elő. A leggyakoribb algafajoknak az *Actinastrum hantzschii* Lagerheim (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) és a *Monoraphidium contortum* (Thuret) Komárková-Legnerová (Chlorophyta, Chlorophyceae) tekinthetők a Pannon ökorégióban. A ritka és gyakori fajok egyetlen víztéren (Malom-Tisza holtmeder) belüli lokális eloszlási mintázata is hasonló lefutást mutatott. A minták döntő részében a „satellite", azaz a ritka fajok domináltak. „Core", azaz gyakori fajokat csupán a kersztmetszet mintáiban sikerült kimutatnunk (összesen 4 faj), a hosszmetszetben és az időbeli mintasor mintáiban viszont egyáltalán nem találtunk gyakori fajokat. A Rabinowitz-féle modellt alkalmazva, a makroszkópikus méretű fajokhoz hasonlóan, az adatbázisunkban szereplő mikroalga fajok eloszlása is egyértelműen mutatta, hogy a magyarországi taxonok többsége kevés habitaton és alacsony abundanciával fordul elő.

7.1.2. Ritkaság-testméret összefüggés

Eredményeink rávilágítottak arra, hogy a testméret és az elfoglalt élőhelyek/habitat típusok száma közti jól ismert negatív összefüggés mikroalgákra is érvényes. A kis méretű mikroalgák a terület méretétől függetlenül szinte bárhol megtalálhatóak, míg a nagyobb méretű taxonok kevesebb habitat típust, illetve lokalitást képesek elfoglalni. A kis méretű mikroalgák között bár nagyszámú élőhelyspecialista faj él, mégis számos szubkozmopolita, r-stratégista taxont is tartalmaznak, mely tulajdonságok elősegítik e fajok kolonizációját, bármilyen típusú élőhelyen. Ezzel szemben a nagyméretű algáknál lényegesen kisebb a toleráns, szubkozmopolita taxonok aránya és nagyrészt jelentős élőhelypreferenciával rendelkező, K-stratégista taxonokat tartalmaznak, ami megnehezíti számukra az új élőhelyek kolonizálását.

7.1.3. A ritkaság filogenetikai háttere

Szoros összefüggést mutattunk ki a mikroalgák ritkasága és filogenetikai rokonsága között. Több taxon ritkaság-értékeiben kimutatható volt a filogenetikai kapcsolat, ami arra utal, hogy ritkaság tekintetében a közeli rokon fajok, különösen a Desmidiales-rendbe tartozó fajok, illetve a Dinophyta és Euglenofita csoportokba tartozó taxonok, jelentős hasonlóságot mutatnak. A filogenetikailag rokon szervezetek hasonló ökológiai sajátságokkal bírnak. A filogenetikailag egymáshoz közel álló fajok hasonló jellegekkel rendelkeznek, így azon ökológiai okok, melyek pl. a jellegeken keresztül meghatározzák a faj abundanciáját, előfordulását, is hasonlóan hatnak.

7.1.4. A különböző víztípusok természetvédelmi értékei

Kimutattuk, hogy a különböző habitat típusok, eltérő számú ritka algataxont tartalmaznak. Eredményeink rávilágítottak arra is, hogy a magyarországi nagyobb folyók és tavak fajdiverzitása még rendszeres monitorozásuk mellett is jóval kisebb, mint a kis- és közepes méretű, izolált víztesteké, mint pl. a holtmedrek, vagy a lápok. Ezek az élőhelyek számos ritka fajnak is otthont adnak. Eredményeink fölhívják a figyelmet a kis méretű élőhelyek megőrzésének fontosságára a mikrobiális sokféleség és a ritka algafajok megőrzésében.

7.1.5. A különböző élőhelytípusok funkcionális jellemzői

Eredményeink egyértelműen rávilágítottak arra, hogy bizonyos habitat típusok eltérő FJ-el és eltérő FCS-al rendelkeznek. Ugyan a FJ/FCS-k többsége a legtöbb habitat típusban nagy gyakorisággal fordult elő, mégis voltak olyan habitat típusok, melyek teljesen eltérő FJ és FCS összetétellel rendelkeztek. Kimutattuk, hogy a kis méretű, speciális környezeti

paraméterekkel jellemezhető élőhelyek egyedi flórával rendelkeznek. Ezek az élőhelyek, speciális környezeti paramétereikből adódóan az algák csupán szűk halmaza számára biztosítanak megfelelő életfeltételeket, ezáltal jelentős unikális fajnak adnak otthont.

7.1.6. A Pannon ökorégióban előforduló vizes élőhelyek mikroalga-flórájának funkcionális tulajdonságaiban mutatkozó hasonlóságok

Kimutattuk, hogy a hasonló hidromorfológiai/limnológiai jellemzőkkel bíró habitatok többsége funkcionálisan hasonló mikroflórával rendelkezik. Mind a FJ alapú, mind a FCS alapú élőhelyosztályozás eltért a hidromorfológiai alapú tipológiától. Ugyanakkor mindkét funkcionális megközelítés során számos, jól elkülönülő élőhelyklasztert találtunk, melyek hasonló limnológiai és hidromorfológiai jellemzőkkel rendelkeztek. A FCS-alapú megközelítés tűnt a legmegbízhatóbbnak, mely alapján 5 klasztert tudtunk elkülöníteni: (1) kis méretű akvatikus és szemiakvatikus élőhelyek, (2) sekély, közepes méretű, makrofiton dominálta állóvizek, (3) közepes méretű tavak, amelyekben nem, vagy csak elhanyagolható a makrofiton jelenléte, (4) folyók és a folyók által táplált (folyókhoz kapcsolódó) élőhelyek, valamint (5) kriobiotópok. Az így kapott biológiai alapú csoportok ugyan nem feleltethetőek meg egyértelműen a hidromorfológiai tulajdonságokon alapuló csoportoknak, de közülök jónéhány hasonló hidromorfológiai, limnológiai sajátságokkal bír.

Kimutattuk továbbá, hogy a FCS alapú megközelítés nem csupán tavakra és folyókra, de kicsi, extrém élőhelyekre is jól alkalmazható, mint ahogyan az megállapítható volt pl. kriobiotópok, barlangvizek, láptavak vagy telmák esetében is.

8. Summary

The focus of our studies was the exploration of rare and common elements of the microalgal flora in Hungary (Pannonian ecoregion). In the first step, I created a comprehensive database containing the microalgae species of the Pannon ecoregion and their locations. I applied different models to examine the rarity.

I used the core-satellite hypothesis to examine the regional distribution patterns of the microalgae. I hypothesized, that in accordance with the core-satellite hypothesis, microalgae concerning the number of occupied habitats display bimodal habitat preference in the Pannonian ecoregion. Contrary to our hypothesis, my results showed unimodal distribution with the dominance of the rare (satellite) species, indicating, that the microalgae flora consists of a few common and an extraordinarily large number of rare species at regional scale. Remarkable number of taxa (927 species) occurred only in one habitat type and also high number of taxa (787 species) occurred exclusively in one locality. They are all considered "satellite", i.e. rare species. At the level of habitat types, the *Actinastrum hantzschii* Lagerheim (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) occurred in the most habitat types (occupied 23 habitat types), while at the level of localities *Monoraphidium contortum* Komárková-Legnerová (Chlorophyta, Chlorophyceae) occurred in the most locality (occupied 409 localities). These species can be considered as “core”, i.e. common species in the region. The core – satellite model investigates the distribution of species among interconnecting habitats that are identical in their environmental characteristics (Hanski 1982). In contrast, most of the examined habitats of my database have significantly different environmental properties, moreover the increasing spatial scale of investigations coincides with a reduction in connectedness. The lack of connectivity can significantly

reduce the number of common species even in the case of algae with high dispersal capabilities.

We also assumed that the local distribution patterns of rare (satellite) and common (core) species within a single water body (Malom-Tisza oxbow) were similar to the pattern received at regional scale. This assumption was supported by my results. The majority of the species are dominated by rare species both at spatial (cross-section, longitudinal-section) and temporal scale (2004-2010). Common species were only detected in the cross-section samples. This result suggests that within a single water body there may be stable spatial isolations (vertical (T-Kraszanai et al., 2023, or horizontal (Borics et al., 2011) which allow for different physical, chemical and biological environments and, accordingly, different microflora.

Another approach, used to investigate the regional distribution pattern of the microalgae community is the Rabinowitz's (1981) "Seven forms of rarity" model. After a spatial narrowing of this model (only the Pannonian ecoregion instead of Global distribution), I was able to assigne the phytoplankton species into 4 categories (3 rarity and 1 commonness category). I found that most of the microalgae species belonged to one rarity category, i.e., into the high habitat specificity but low abundance group. Similarly to the core-satellite hypothesis, the Rabinowitz model also supported, that the highest proportion of microalgae species are rare in the Pannon ecoregion.

The rarity of species depends on several factors. Body size is a key trait, which is often positively associated with habitat size and positively correlated with the rarity and susceptibility to extinction. I assumed, that - similarly to the macroscopic organisms- small sized microalgae are common and and able to populate more habitat types/localities, while large sized microalgae are rarer and occur in fewer habitat types/localities. In general, the minimum habitat size requirement of species is increasing with body size

(Brown et al. 1984). My results confirmed this hypothesis. The reason is that the group of small-sized microalgae contains a high amount of habitat specialist species, together with several subcosmopolitan and r-selected taxa. In contrast, for large sized taxa, the ratio of tolerant, subcosmopolitan species is considerably smaller. Most of these taxa are K-selected organisms that have habitat size preferences.

In addition to the well-known degradation of habitats, the rarity of certain species can be accounted for by not only ecological processes; but also it may be influenced by their phylogenetic background. I hypothesized, that the commonness of certain species is significantly influenced by the evolutionary history of the species. This assumption was supported by my results. The vast majority of rare taxa belongs to the Desmidiales and Miozoa phyla. These taxa have high habitat specificity and strong, thickwalled resting forms that help them during the dispersion and this may allow them to colonise specialised habitats which are difficult to reach for taxa of other groups (Matsuoka & Fukuyo 2003).

We assumed, that there are significant differences in species richness between the various water types and these contain different number of rare taxa, thereby have different conservation value. My hypothesis has been supported. The high species richness of watercourses is evident as they receive all the waters of their catchment, but the high species richness of small sized water bodies (oxbows, marshlands) is surprising. Because of the extended littoral zone and the large habitat diversity of these water types occasionally show more microalgal diversity than the large ones (Várbíró et al. 2017). In addition, small sized water bodies maintain several rare species. These results highlight the conservation importance of small habitats in preserving microbial diversity.

In connection with our database, I explored the habitat preferences of the different phytoplankton functional traits and functional groups. I hypothesized, that different habitat types were characterized by different functional traits and functional groups. My results supported this hypothesis. The small habitats with specific environmental parameters were the least diverse functionally. However, these small, extreme habitats had a very specific functional trait and functional group composition, as these habitat types provide suitable conditions only for a narrow set of species (Kol, 1968). The hydromorphological properties of freshwaters have pronounced influence on the formation of habitat types at a given area and on the composition of the occurring assemblages, therefore, it is expected, that waters with similar physical properties are also similar in their biological characteristics (Kofoid, 1903). This similarity appeared to be relevant in the functional characteristics of the communities. I assumed, that biological water types ("bottom-up" typology) differ from the mechanically formed hydromorphological water types ("top-down" typology). The results supported my hypothesis. The bottom-up typology visualised those characteristics of the habitats, that are important for the phytoplankton. These were the dominance of macrophytes, spatiality or connectivity (rivers-oxbows), but these were ignored at the forming of the top-down typology. Although the functional group-based approach was developed for lakes and rivers, this approach seems to be well applicable for extreme habitats like cryobiotopes, cave waters, macrophyte dominated bog lakes, small pools and telmatas, too.

The majority of the water quality assessment studies and scientific studies focus on large water bodies (>50 ha) and neglect the small, specialized habitats such as marshlands, bog lakes or most of the oxbows. This study revealed the importance of these small waterbodies, as they have remarkable species richness and maintain the population of many rare algae species. These

habitats are increasingly threatened by undesirable consequences of anthropogenic loads and the climate change due to their small area, temporary character and vulnerability, therefore rare microalgae taxa living in them can be considered possibly endangered. To preserve these unique algae species, a continuous monitoring of small, extreme habitats (like bog lakes, oxbows, cave waters, marshlands) is required and more care should be taken to protect these habitats, preventing their desiccation, pollution and disturbance (e.g. draining).

9. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Tóthmérész Bélának és Borics Gábornak, a munkám során nyújtott tanácsaikat, segítségüket, útmutatásukat és szakmai támogatásukat.

Köszönettel tartozom a Debreceni Egyetem Ökológia Tanszékének, hogy befogadták és támogatták a kutatási témámat, továbbá köszönettel tartozom az ÖK-VÖI Tisza-kutató Osztályának, hogy a doktori képzés ideje alatt biztosította számomra az intézményi és szakmai hátteret.

Köszönet illeti a dolgozat alapjául szolgáló publikációk társszerzőit – Török-Krasznai Enikő, Várbíró Gábor, Bácsiné Béres Viktória, Nemes-Kókai Zsuzsanna, Lukács Áron, Végvári Zsolt, Ács Éva, Kiss Keve Tihamér, Botta-Dukát Zoltán – munkájukért és tanácsaikért.

Továbbá jelentős segítséget köszönhetek a dolgozatban bemutatott eredmények megszületésében a következő pályázatoknak: NKFIH KDP-2020, NKFIH OTKA K-132150.

10. Irodalomjegyzék

Abell, R., Thieme, M., Ricketts, T.H., Olwero, N., Ng, R., Petry, P., Dinerstein, E., Revenga, C. & Hoekstra, J. 2011. Concordance of

freshwater and terrestrial biodiversity. Conservation Letters 4(2): 127–136.

Abonyi, A., Leitao, M., Lançon, A.M. & Padisák, J. 2012. Phytoplankton functional groups as indicators of human impacts along the River Loire (France). In: Salmaso, N., Naselli-Flores, L., Cerasino, L., Flaim, G., Tolotti, M. & Padisák, J. (eds.), Phytoplankton responses to human impacts at different scales. Springer, Dordrecht: 233–249.

Abonyi, A., Leitao, M., Stanković, I., Borics, G., Várbíró, G. & Padisák, J. 2014. A large river (River Loire, France) survey to compare phytoplankton functional approaches: do they display river zones in similar ways? Ecological Indicators 46: 11–22.

Abonyi, A., Ács, É., Hidas, A., Grigorszky, I., Várbíró, G., Borics, G. & Kiss, K.T. 2018. Functional diversity of phytoplankton highlights long-term gradual regime shift in the middle section of the Danube River due to global warming, human impacts and oligotrophication. Freshwater Biology 63: 456–472.

Ács, É., Wetzel, C.E., Hlubiková, D., Grigorszky, I. & Trábert, Z. 2016. Morphology and distribution of Brevilinea kevei sp. nov. (Bacillariophyceae), a new diatom from Europe. Phytotaxa 284(1): 24–30.

Ács, E., Földi, A., Wetzel, C.E., Vad, C.F., Kiss, K.T., Dobosy, P., Trabert, Z., Grigorszky, I. & Engloner, A. 2017a. Nitzschia austriaca Hustedt: a characteristic diatom of Hungarian inland saline waters including a morphological comparison with the type material. Phytotaxa 308(1): 54–65.

Ács, É., Wetzel, C.E., Buczkó, K., Kiss, K.T., Nagy, K., Trábert, Z. & Földi, A. 2017b. Biogeography and morphology of a poorly known Sellaphora species. Fottea 17(1): 57–64.

Agawin, N.S.R., Duarte, C.M. & Agustí, S. 2000. Nutrient and temperature control of picoplankton to phytoplankton biomass and production. Limnology and Oceanography 45: 591–600.

Ahel, M., Schaffner, C. & Giger, W. 1996. Behaviour of alkylphenol polyethoxylate surfactants in the aquatic environment—III. Occurrence and elimination of their persistent metabolites during infiltration of river water to groundwater. Water Research 30: 37–46.

Ariyadej, C., Tansakul, R., Tansakul, P. & Angsupanich, S. 2004. Phytoplankton diversity and its relationships to the physico-chemical environment in the Banglang Reservoir, Yala Province. Songklanakarin Journal of Science and Technology 26(5): 595–607.

Arrhenius, O. 1921. Species and area. Journal of Ecology 9: 95–99.

Balian, E.V., Segers, H., Martens, K. & Lévéque, C. 2008. The freshwater animal diversity assessment: an overview of the results. Hydrobiologia 595(1): 627–637.

Batten, S.D., Abu-Alhaija, R., Chiba,S., Edwards, M., Graham, G., Jyothibabu, R., Kitchene, J.A., Koubbi, P., McQuattersGollop, A., Muxagata, E., Ostle, C., Richardson, A.J., Robinson, K.V., Takahashi, K.T., Verheye, H.M. & Wilson, W. 2019. A global plankton diversity monitoring program. Frontiers in Marine Science 6: 321.

Becker, B. & Marin, B. 2009. Streptophyte algae and the origin of embryophytes. Annals of Botany 103(7): 999–1004.

Becker, V., Cardoso, L.S. & Huszar, V.L.M. 2009. Diel variation of phytoplankton functional groups in a subtropical reservoir in southern Brazil, during an autumnal stratification period. Aquatic Ecology 43: 285–293.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 1994. The distribution of body sizes of the world's bird species. Oikos 70: 127–130.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 1996. Abundance-body size relationships: the area you census tells you more. Oikos 75: 303–309.

Blackburn, T.M. & Gaston, K.J. 1998. The distribution of mammal body masses. Diversity and Distributions 4(3): 121–133.

Bolgovics, Á., Várbíró, G., Ács, É., Trábert, Z., Kiss, K.T., Pozderka, V., Görgényi, J., Boda, P., Lukács, B.A., Nagy-László, Z., et al. 2017a. Phytoplankton of rhithral rivers: its origin, diversity and possible use for quality-assessment. Ecological Indicators 81: 587–596.

Bolgovics, Á., Ács, É., Várbíró, G., Görgényi, J., Kiss, K.T., Földi, A., Nagy-László, Z., Trábert, Z. & Borics, G. 2017b. Benthic diatom-based lake types in Hungary. Fundamental and Applied Limnology 189(2): 105–116.

Bolgovics, Á., Viktória, B., Várbíró, G., Krasznai-K, E. Á., Ács, É., Kiss, K. T. & Borics, G. 2019. Groups of small lakes maintain larger microalgal diversity than large ones. Science of the Total Environment 678: 162–172.

Borics, G., Abonyi, A., Krasznai, E., Várbíró, G., Grigorszky, I., Szabó, S., Deák, Cs. & Tóthmérész, B. 2011. Small-scale patchiness of the phytoplankton in a lentic oxbow. Journal of Plankton Research, 33(6): 973–981.

Borics, G., Várbiró, G., Grigorszky, I., Krasznai, E., Szabó, S. & Kiss, K.T. 2007. A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers. Large Rivers: 466–486.

Borics, G., Tóthmérész, B., Lukács, B.A. & Várbíró, G. 2012. Functional groups of phytoplankton shaping diversity of shallow lake ecosystems. Hydrobiologia 698: 251–262.

Borics, G., Várbíró, G. & Padisák, J. 2013. Disturbance and stress: different meanings in ecological dynamics? Hydrobiologia 711(1): 1–7.

Borics, G., Görgényi, J., Grigorszky, I., László-Nagy, Z., Tóthmérész, B., Krasznai, E. & Várbíró, G. 2014a. The role of phytoplankton diversity metrics in shallow lake and river quality assessment. Ecological indicators 45: 28–36.

Borics, G., Lukács, B.A., Grigorszky, I., László-Nagy, Z., G-Tóth, L., Bolgovics, Á., Szabó, S., Görgényi, J. & Várbiró, G. 2014b. Phytoplankton-based shallow lake types in the Carpathian basin: steps towards a bottom-up typology. Fundamental and Applied Limnology 184(1): 23–34.

Borics, G., Abonyi, A., Várbíró, G., Padisák, J. & T-Krasznai, E. 2015. Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. Inland Waters 5(2): 173–186.

Borics, G., Tóthmérész, B., Várbíró, G., Grigorszky, I., Czébely, A. & Görgényi, J. 2016. Functional phytoplankton distribution in hypertrophic systems across water body size. Hydrobiologia 764(1): 81–90.

Borics, G., Abonyi, A., Salmaso, N. & Ptacnik, R. 2021. Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties. Hydrobiologia 848: 53–75.

Borics, G., Lerf, V., Enikő, T., Stanković, I., Pickó, L., Béres, V. & Várbíró, G. 2021. Biovolume and surface area calculations for microalgae, using realistic 3D models. Science of the Total Environment 773: 145538.

Braun-Blanquet, J. 1932. Plant sociology. The study of plant communities. McGraw-Hill book company, New York and London.

Bray, J. R. & Curtis, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecological monographs 27(4): 326–349.

Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. American Naturalist 124(2): 255–279.

Buckland S.T., Studeny, A.C., Magurran, A.E. & Newson, S.E. 2011. Biodiversity monitoring: the relevance of detectability. In: Magurran, A. & B. McGill (eds), Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment. Oxford University Press, Oxford, 25–36.

Caiafa, A.N. & Martins, F.R. 2010. Forms of rarity of tree species in the southern Brazilian Atlantic rainforest. Biodiversity and Conservation 19(9): 2597–2618.

Cardillo, M., Mace, G.M., Jones, K.E., Bielbi, J., Bininda-Emonds, O.R.P., Sechrest, W., Orme, C.D.L. & Purvis, A. 2005. Multiple causes of high extinction risk in large mammal species. Science 309(5738): 1239–1241.

Carpenter, S.R. & Kitchell, J.F. 1996. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, Cambridge, Massachusetts.

Carrizo, S.F., Lengyel, S., Kapusi, F., Szabolcs, M., Kasperidus, H.D., Scholz, M., Markovic, D., Freyhof, J., Cid, N., Cardoso, A.C. & Darwall, W. 2017. Critical catchments for freshwater biodiversity conservation in Europe: identification, prioritisation and gap analysis. Journal of Applied Ecology 54(4): 1209–1218.

Collen, B., Whitton, F., Dyer, E.E., Baillie, J.E., Cumberlidge, N., Darwall, W.R., Pollock, C., Richman, N.I., Soulsby, A-M. & Böhm, M. 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. Global Ecology and Biogeography 23(1): 40–51.

Collins, S.L. & Glenn, S.M. 1997. Effects of organismal and distance scaling on analysis of species distribution and abundance. Ecology and Applications 7(2): 543–551.

Davy-Bowker, J., Clarke, R.T., Johnson, R.K., Kokes, J., Murphy, J.. & Zahradkova, S. 2006. A comparison of the European Water Framework Directive physical typology and RIVPACS-type models as alternative

methods of establishing reference conditions for benthic macroinvertebrates. Hydrobiologia 566: 91–105.

Dévai, G. 1976. Javaslat a szárazföldi (kontinentális) vizek csoportosítására. Acta biologica debrecina 13: 147–161.

Devitt, T.J., Wright, A.M., Cannatella, D.C. & Hillis, D.M. 2019. Species delimitation in endangered groundwater salamanders: Implications for aquifer management and biodiversity conservation. Proceedings of the National Academy of Sciences 116(7): 2624–2633.

Dokulil, M.T. 1991. Contribution of green algae to the phytoplankton assemblage in a mesotrophic lake, Mondsee, Austria. Archiv für Protistenkunde 139: 213–223.

Domis, L.N.D.S., Mooij, W.M. & Huisman, J. 2007. Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. Hydrobiologia 584: 403–413.

EEA, Copenhagen, 2004. Ecoregions for rivers and lakes. Available at: http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/ecoregions- for-rivers-and-lakes. (accessed 21 March 2017).

Falkowski, P.G., Dubinsky, Z. & Santostefano, G. 1985. Light-enhanced dark respiration in phytoplankton. Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 22: 2830–2833.

Famiglietti, J.S. 2014. The global groundwater crisis. Nature Climate Change 4(11): 945–948.

Felföldy, L. 1972. A kékalgák (Cyanophyta) kishatározója. VIZDOK, Budapest.

Felföldy, L. 1981. A zöldalgák Desmidiales rendjének kishatározója. VGI, Budapest.

Felföldy, L. 1985. A zöldalgák Phytomonadina csoportjának kishatározója. VIZDOK, Budapest.

Gaston, K.J. 1994. Rarity. Chapman & Hall, London.

GD, 2004. Governmental Decree No 31/2004 (XII. 30.) of Ministry of Environmental and Water Management (KvVM) on defining certain rules on the surface water monitoring and state assessment, https://net.jogtar.hu/jr/gen/hjegy_doc.cgi?docid=a0400031.kvv.

GD, 2010. Governmental Decree No 10/2010. (VIII. 18.) of Ministry of Rural Development (VM) on defining the rules for establishment and use of water pollution limits of surface water, https://net.jogtar.hu/jr/gen/hjegy_doc.cgi?docid=a1000010.vm.

Gitay, H.T. & Noble, I.R. 1997. What are functional types and how should we seek them. Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change 1: 3–19.

Gleason, H.A. 1922. On the relation between species and area. Ecology 3(2): 158–162.

Görgényi, J,. Tóthmérész, B., Várbíró, G., Abonyi, A., T-Krasznai, E., B-Béres, V. & Borics, G. 2019. Contribution of phytoplankton functional groups to the diversity of a eutrophic oxbow lake. Hydrobiologia 830(1): 287–301.

Görgényi, J., Krasznai, E., Ács, É., Kiss, K.T., Botta-Dukát, Z., Végvári, Z., Lukács, Á., Várbíró, G., B-Béres, V., Kókai, Zs., Tóthmérész, B. & Borics, G. 2022. Rarity of microalgae in macro-, meso-and microhabitats. Inland Waters (just-accepted): 1–39.

Graco-Roza, C., Segura, A.M., Kruk, C., Domingos, P., Soininen, J. &Marinho, M.M. 2021. Clumpy coexistence in phytoplankton: The role of functional similarity in community assembly. Oikos 130: 1583–1597.

Grenyer, R., Orme, C.D.L., Jackson, S.F., Thomas, G.H., Davies, R.G., Davies, T.J., Jones, K.E., Olson, V.A., Ridgely, R.S., Rasmussen, P.C. et al. 2006. Global distribution and conservation of rare and threatened vertebrates. Nature 444(7115): 93–96.

Grigorszky, I., Borics, G., Padisák, J., Tótmérész, B., Vasas, G., Nagy, S. & Borbély, G. 2003. Factors controlling the occurrence of Dinophyta species in Hungary. Hydrobiologia 506(1): 203–207.

Grigorszky, I., Vasas, F. & Borics, G. 1999. A páncélos-ostoros algák (Dinophyta) kishatározója. KGI, Budapest.

Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250: 26–31.

Hajdu, L. 1966. Algological studies in the cave of Matyas Mount, Budapest, Hungary. International Journal of Speleology 2(1): 12.

Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. Oikos 38: 210–221.

Heino, J. & Virtanen, R. 2006. Relationships between distribution and abundance vary with spatial scale and ecological group in stream bryophytes. Freshwater Biology 51(10): 1879–1889.

Holm, S. 1979. A simple sequentially rejective multiple test procedure. Scandinavian Journal Statistics 6: 65–70.

Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. Science 277: 1302–1305.

Hubbell, J.H. 2006. Review and history of photon cross section calculations. Physics in Medicine & Biology 51: 245.

Hui, C. & McGeoch, M.A. 2007. Modeling species distributions by breaking the assumption of self-similarity. Oikos 116(12): 2097–2107.

Huisman, J. & Weissing, F.J. 1999. Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos. Nature 402(6760): 407–410.

Huitfeldt-Kaas, H. 1906. Planktonundersøkelser i Norske Vande. Nationaltrykkeriet (Christiania).

Huston, M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. Oecologia 110: 449–460.

Hutchinson, G.E. 1957. A Treatise on Limnology. Vol. 2. In: Hutchinson, G.E. (ed.), Introduction to lake biology and the limnoplankton. Wiley-Interscience Publisher, New York: 1015.

Hutchinson, G.E. 1961. The paradox of the plankton. The American Naturalist 95: 137–145.

Illies, J. 1978. Limnofauna Europaea: Eine Zusammenstellung alle die europaischen Binnengewasser bewohnenden mehrzelligen Tierarten mit Angaben über ihre Verbreitung und Ökologie (Zweite, überarbeitete und erganzte Auflage). Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, DE.

IPBES, 2019. Global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. Bonn, Germany. 1148 pages.

Izaguirre, I., Unrein, F., Schiaffino, M.R., Lara, E., Singer, D., Balagué, V., Gasol, J.M. & Massana, R. 2021. Phylogenetic diversity and dominant ecological traits of freshwater Antarctic Chrysophyceae. Polar Biology 44: 941–957.

Jaccard, P 1901. Distribution de la flore alpine dans le bassin des Dranses et dans quelques régions voisines. Bulletin de la Société vaudoise des sciences naturelles 37: 241–272.

Järnefelt, H. 1952. Plankton als Indikator der Trophie gruppen der Seen. Annales Academiæ Scientiarum Fennicæ 18: 1–29.

Jenkins, C.N., Van Houtan, K.S., Pimm, S.L. & Sexton, J.O. 2015. US protected lands mismatch biodiversity priorities. Proceedings of the National Academy of Sciences 112(16): 5081–5086.

Kattan, G.H. 1992. Rarity and vulnerability: the birds of the Cordillera Central of Colombia. Conservation Biology 6(1): 64–70.

Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönisch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Bodegom, P. M. V., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., … & Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. Global Change Biology 17(9): 2905–2935.

Kiss, K.T. & Schmidt, A. 1998. Changes of the Chlorophyta species in the phytoplankton of the Hungarian Section of the Danube river during the last decades (1961-1997). Biologia Bratislava 53(4): 509–518.

Koenker, R. 2017. Quantile regression: 40 years on. Annual Review of Economics 9: 155–176.

Kofoid, C.A. 1903. The plankton of the Illinois River, 1894–1899, with introductory notes upon the hydrography of the Illinois River and its basin. Bulletin of the Illinois State Laboratory of Natural History 6: 95–629.

Kol, E. 1968. Kryobiologie. Biologie und limnologie des Schnees und Eises. I. Kryovegetation. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, DE.

Kruk, C., Huszar, V.L.M., Peeters, E.T.H.M., Bonilla, S., Costa, L., Lu¨rling, M., Reynolds, C.S. & Scheffer, M. 2010. Amorphological classification capturing functional variationin phytoplankton. Freshwater Biology 55: 614–627.

Kuczyńska-Kippen, N. 2020. Biodiversity of zooplankton in polish small water bodies. Polish River Basins and Lakes–Part II: Biological Status and Water Management: 55–76.

Litchman, E. & Klausmeier, C.A. 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. Annual review of ecology, evolution, and systematics 39: 615–639.

Longton, R.E. 1992. Reproduction and rarity in British mosses. Biological Conservation 59: 89–98.

Lydeard, C. & Mayden, R.L. 1995. A diverse and endangered aquatic ecosystem of the southeast United States. Conservation Biology 9(4): 800–805.

Lyra, L.T. 1971. Algumas diatomáceas encontradas em Bromeliáceas, Brasil. Memórias do Instituto Oswaldo Cruz 69: 129–139.

MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton, NY.

Maciel, E.A. & Martins, F.R. 2021. Rarity patterns and the conservation status of tree species in South American savannas. Flora 285: 151942.

Malmqvist, B., Zhang, Y. & Adler, P. 1999. Diversity, distribution, and larval habitats of North Swedish blackflies (Diptera: Simuliidae). Freshwater Biology 42(2): 301–314.

Margalef, R. 1958. Temporal succession and spatial heterogeneity in natural phytoplankton. In: Buzzati-Traverso, A.A. (ed.), Perspectives in marine biology. University of California Press, Los Angeles: 323–349.

Margalef, R. 1968. Perspectives in ecological theory. University of Chicago Press, Chicago.

Margalef, R. 1978. Life Forms of Phytoplankton as Survival Alternatives in an Unstable Environment. Oceanology Acta 1: 493–509.

Margalef, R. 1979. The organization of space. Oikos: 152–159.

Matsuoka, K. & Fukuyo, Y. 2003. Taxonomy of cysts. Manual on Harmful Marine Microalgae. UNESCO, Paris, pp.563–592.

Maulood, B.K., Hadi, R.A.M., Saadalla, H.A.A., Kassim, T.I. & Al-Lami, A.A. 1993. Checklist of algae in Iraq. Marina Mesopotamica, Supplementum 1:1–128.

McClain, C.R. 2021. The commonness of rarity in a deep-sea taxon. Oikos 130(6): 863–878.

McKinney, M.L. 1997. Extinction vulnerability and selectivity: combining ecological and paleontological views. Annual Review of Ecology and Systematics 28: 495–516.

Mezősi, G. 2017. Physical Geography of Hungary. Springer, London.

Minteer, B.A. & Collins, J.P. 2010. Move it or lose it? The ecological ethics of relocating species under climate change. Ecological Applications 20: 1801–1804.

Moe, S.J., Dudley, B. & Ptacnik, R. 2008. REBECCA databases: experiences from compilation and analyses of monitoring data from 5,000 lakes in 20 European countries. Aquatic Ecology 42(2): 183–201.

Mogi, M. 2004. Phytotelmata: hidden freshwater habitats supporting unique faunas. Freshwater invertebrates of the Malaysian region. Academy of Sciences, Malaysia: 13–22.

Muhl, R.M., Roelke, D.L., Zohary, T., Moustaka-Gouni, M., Sommer, U., Borics, G. et al. 2018. Resisting annihilation: relationships between functional trait dissimilarity, assemblage competitive power and allelopathy. Ecology Letters 21: 1390–1400.

Murray, J. & Pullar, L. 1904. Bathymetrical survey of the fresh-water lochs of Scotland. Scottish Geographical Magazine 20(1): 1–47.

Naselli-Flores, L. & Rossetti, G. 2010. Santa Rosalia, the icon of biodiversity. In: Naselli-Flores, L. & Rossetti, G. (eds.), Fifty years after the

‘‘Homage to Santa Rosalia’’: Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems. Springer, Dordrecht: 235–243.

Naselli-Flores, L. & Padisák J. 2022. Ecosystem services provided by marine and freshwater phytoplankton. Hydrobiologia: 1–16.

Németh, J. 1997. Az ostoros algák kishatározója 1. (Euglenophyta). KGI, Budapest.

Németh, J. 2005. Red list of algae in Hungary. Acta Botanica Hungarica 47 (3-4): 379–417.

Niraula, M.P., Casareto, B.E., Smith, S.L., Hanai, T. & Suzuki, Y. 2007. Examining the effects of nutrients on the composition and size of phytoplankton using unaltered deep-sea waters. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 348: 23–32.

Nygaard, G. 1949. Hydrobiological studies of some Danish ponds and lakes II.[K. Danske Vidensk. Selsk.]. Biologiske Skrifter 7: 1–293.

Oindo, B.O., Skidmore, A.K. & Prins, H.H. 2001. Body size and abundance relationship: an index of diversity for herbivores. Biodiversity & Conservation 10(11): 1923–1931.

Owens, I.P.F. & Bennett, P.M. 2000. Ecological basis of extinction risk in birds: habitat loss versus human persecution and introduced predators. Proceedings of the National Academy of Sciences 97(22): 12144–12148.

Padisák, J. 1985. Population dynamics of the dinoflagellate Ceratium hirundinella in the largest shallow lake of Central Europe, Lake Balaton, Hungary. Freshwater Biology 15: 43–52.

Padisák, J. 1992. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary)-A dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. Journal of ecology: 217–230.

Padisák, J. & Dokulil, M. 1994. Meroplankton dynamics in a saline, turbulent, turbid shallow lake (Neusiedlersee, Austria and Hungary). Hydrobiologia 289: 23–42.

Padisák, J., Péterfi, L.S. & Momeu, L. 2000. Silica-scaled chrysophytes from Hungary. Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen 27(1): 131–134.

Padisák, J., Borics, G., Fehér, G., Grigorszky, I., Oldal, I., Schmidt, A. & Zámbóné-Doma, Z.S. 2003. Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes. Hydrobiologia 502: 157–168.

Padisák, J., Hajnal, É., Koschel, R. & Krienitz, L. 2009a. The importance of winter phytoplankton composition in contrasting lakes: a deep stratifying and a shallow polymictic. Verhandlungen der internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie 30: 757–760.

Padisák, J., Crossetti, L.O. & Naselli-Flores, L. 2009b. Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. Hydrobiologia 621: 1–19.

Padisák, J., Hajnal, E., Krienitz, L., Lakner, J. & Üveges, V. 2010a. Rarity, ecological memory, rate of floral change in phytoplankton—and the mystery of the Red Cock. Fifty years after the ‘‘Homage to Santa Rosalia’’: Old and new paradigms on biodiversity in aquatic ecosystems, 45-64.

Padisák, J., Hajnal, É., Naselli-Flores, L., Dokulil, M.T., Noges, P. & Zohary, T. 2010b. Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. Hydrobiologia 639: 205–220.

Padisák, J., Vasas, G. & Borics, G. 2016. Phycogeography of freshwater phytoplankton: traditional knowledge and new molecular tools. Hydrobiologia 764: 3–27.

Pagel, M. 1999. Inferring the historical patterns of biological evolution. Nature 401(6756): 877–884.

Palik, P. 1960a. Study of the Algal Flora of Caves. Hidrológiai Közlöny 5: 417–422.

Palik, P. 1960b A new blue-green alga from the cave Baradla near Aggtelek. Annales Universitatis Scientiarum Budapestinensis de Rolando Eötvös Nominatae. Sectio Biologica 3: 275–285.

Panknin, W. 1947. Zur Entwicklungsgeschichte der Algensoziologie und zum Problem der "echten" und zugehorigen Algengesellschaften. Archiv für Hydrobiologie 41: 92–111.

Papp, L. & Izsák, J. 1997. Bimodality in occurrence classes: a direct consequence of lognormal or logarithmic series distribution of abundances – a numerical experimentation. Oikos 79(1): 191–194.

Parker, M.S., Mock, T. & Armbrust, E.V. 2008. Genomic insights into marine microalgae. Annual Review of Genetics 42: 619–645.

Paradis, E. & Schliep, K. 2019. ape 5.0: an environment for modern phylogenetics and evolutionary analyses in R. Bioinformatics 35: 526–528.

Pasic, L. & Mulaomerovic, J. 2014. Microorganisms and the natural heritage of Dinaric karst—a review: The Conservation of Subterranean Cultural Heritage. CRC Press, Florida, UK.

Passy, S.I. 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. Aquatic Botany 86(2): 171–178.

Pearsall, W.H. 1921. The development of vegetation in the English Lakes, considered in relation to the general evolution of glacial lakes and rock basins. Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Containing Papers of a Biological Character 92: 259–284.

Péterfi, L.S., Momeu, L., Padisák, J. & Varga, V. 1998a. Silica-scaled chrysophytes from permanent and temporary waters of Hortobágy, eastern Hungary. Hydrobiologia 369: 339–351.

Péterfi, L.S., Padisák, J., Momeu, L. & Borics, G. 1998b. Silica-scaled chrysophytes from the bog-lake Baláta-tó, SW Hungary. Nordic Journal of Botany 18(6): 727–733.

Popkova, A. & Mazina, S. 2019. Microbiota of Otap Head Cave. Environmental Research, Engineering and Management 75(3): 71–82.

R Core Team 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

R Core Team 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

R Core Team 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabinowitz, D. 1981. Seven forms of rarity. In: Synge, H. (ed.), The Biological Aspects of Rare Plant Conservation. John Wiley and Sons, Chichester: 205–217.

Rabinowitz, D. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles. Sinauer Associates, Massachusetts, USA.

Ramos, G.J.P., Bicudo, C.E.M. & Moura, C.W.N. 2016. First record of Parvodinium umbonatum (Stein) Carty (Peridiniaceae, Dinophyta) for northeast Brazil. Check List 12: 1–6.

Ramos, G.J.P., Bicudo, C.E.M. & Moura, C.W.N. 2017a. Taxonomic notes on Spirotaenia (Mesotaeniaceae, Zygnematophyceae) from a Brazilian

phytotelm habitat: new species and new records. Phytotaxa 309: 265–270.

Ramos, G.J.P., Alves-da-Silva, S.M., de Mattos Bicudo, C. E. & do Nascimento Moura, C.W. 2017b. Euglenophyceae from bromeliad phytotelmata: new records for Bahia state and Brazil. Check List 13: 447–454.

Ramos, G.J.P., de Mattos Bicudo, C. E. & do Nascimento Moura, C.W. 2018a. Diversity of green algae (Chlorophyta) from bromeliad phytotelmata in areas of rocky outcrops and" restinga", Bahia state, Brazil. Rodriguésia 69: 1973–1985.

Ramos, G.J.P., Santana, L.M., Medina, A.M., de Mattos Bicudo, C. E., Branco, L.H.Z. & do Nascimento Moura, C.W. 2018b. Unraveling algae and cyanobacteria biodiversity in bromeliad phytotelmata in different vegetation formations in Bahia State, Northeastern Brazil. Acta Botanica Brasilica 32: 567–577.

Ramos, G.J.P., Branco, L.H.Z. & do Nascimento Moura, C.W. 2019. Cyanobacteria from bromeliad phytotelmata: new records, morphological diversity, and ecological aspects from northeastern Brazil. Nova Hedwigia 108(2): 51–72.

Raunkiaer, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations vegetales. Biologiske Meddelelser 1: 1–80.

Reid, A.J., Carlson, A.K., Creed, I.F., Eliason, E.J., Gell, P.A., Johnson, P.T.J., Kidd, K.A., MacCormack, T.J., Olden, J.D., Ormerod, S.J. et al. 2019. Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. Biological Reviews 94(3): 849–873.

Reveal, J.L. 1981. The concepts of rarity and the population threats in plant communities. In: Morse, L.E. & Henefin, M.S. (eds.), Rare Plant Conservation. The New York Botanical Garden, Bronx: 41–46.

Reynolds, C.S. 1980. Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems. Ecography 3: 141–159.

Reynolds, C.S. 1984. Phytoplankton periodicity: The interactions of form, function and environmental variability. Freshwater Biology 14: 111–142.

Reynolds, J.D. 1988. Crayfish extinctions and crayfish plague in central Ireland. Biological conservation 45: 279–285.

Reynolds, C.S. 1991. Functional morphology and adaptative strategies of freshwater phytoplankton. In: Sandgcen, C. (ed.), Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton, Volume 1. Cambridge University Press, Cambridge: 388–433.

Reynolds, C.S., Descy, J.P. & Padisák, J. 1994. Are phytoplankton dynamics in rivers so different from those in shallow lakes? In: Descy, J.P., Reynolds, C.S. & Padisák, J. (eds), Phytoplankton in Turbid Environments: Rivers and Shallow Lakes. Springer, Dordrecht: 1–7.

Reynolds, C.S., Huszar,V., Kruk, C., Naselli-Flores, L. & Melo, S. 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. Journal of plankton research 24(5): 417–428.

Reynolds, C.S. 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Roberts, J.J. & Rahel, F.J. 2008. Irrigation canals as sink habitat for trout and other fishes in a Wyoming drainage. Transactions of the American Fisheries Society 137(4): 951–961.

Rochelle A.L.C. & Martins, F.R. 2009. Space and time in Brazilian savannas: 14 years of spatio-temporal dynamics. Ecologia de Campo IV, Mexico.

Roelke, D.L. & Eldridge, P.M. 2008. Mixing of supersaturated assemblages and the precipitous loss of species. The American Naturalist 171: 162–175.

Roelke, D.L., Cagle, S.E., Muhl, R.M., Sakavara, A. & Tsirtsis, G. 2019. Resource fluctuation patterns influence emergent properties of phytoplankton assemblages and their resistance to harmful algal blooms. Marine and Freshwater Research 71: 56–67.

Roy, S. & Chattopadhyay, J. 2007. Towards a resolution of 'the paradox of the plankton': A brief overview of the proposed mechanisms. Ecological complexity 4: 26–33.

Sakavara, A., Tsirtsis, G., Roelke, D.L., Mancy, R. & Spatharis, S. 2018. Lumpy species coexistence arises robustly in fluctuating resource environments. Proceedings of the National Academy of Sciences 115: 738–743.

Sala, O.E., Chapin, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A. et al. 2000. Global biodiversity scenarios for the year 2100. Science 287(5459): 1770–1774.

Salmaso, N. & Padisák, J. 2007. Morpho-functional groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). Hydrobiologia 578: 97–112.

Schaap, P. & Schilde, C. 2018. Encystation: the most prevalent and underinvestigated differentiation pathway of eukaryotes. Microbiology 164(5): 727–739.

Scheffer, M. & van Nes, E.H. 2006. Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species. Proceedings of the National Academy of Sciences 103: 6230–6235.

Schmidt, A. & Fehér, G. 1998. A zöldalgák Chlorococcales rendjének kishatározója 1. KGI, Budapest.

Schmidt, A. & Fehér, G. 1999. A zöldalgák Chlorococcales rendjének kishatározója 2. KGI, Budapest.

Schmidt, A. & Fehér, G. 2001. A sárgászöld algák (Xanthophyceae) kishatározója. KGI, Budapest.

Scott, W. 1909. An Ecological Study of the Plankton of Shawnee Cave: With Notes on the Cave Environment. The Biological Bulletin 17(6): 386–407.

Sebestyén, O. 1963. Bevezetés a limnológiába. Akadémiai Kiadó, Budapest.

Skácelová, O. & Lepš, J. 2014. The relationship of diversity and biomass in phytoplankton communities weakens when accounting for species proportions. Hydrobiologia 724: 67–77.

Smith, V.H., Foster, B.L., Grover, J.P., Holt, R.D., Leibold, M.A. & deNoyelles, F. 2005. Phytoplankton species richness scales consistently from laboratory microcosms to the world's oceans. Proceedings of the National Academy of Sciences 102(12): 4393–4396.

Soininen, J. & Heino, J. 2005. Relationships between local population persistence, local abundance and regional occupancy of species: distribution patterns of diatoms in boreal streams. Journal of Biogeography 32(11): 1971–1978.

Sommer, U. 1981. The role of r-and K-selection in the succession of phytoplankton in Lake Constance. Acta Oecologica, Oecologia generalis 2: 327–342.

Sommer, U. 1991. Phytoplankton: directional succession and forced cycles. In: Remmert, H. (ed.), The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems. Springer-Verlag, Berlin: 132–146.

Sophia, M.G. 1999. Desmídias de ambientes fitotélmicos bromelícolas. Revista Brasileira de Biologia 59: 141–150.

Stanković, I., Vlahović, T., Gligora Udovič, M., Várbíró, G. & Borics, G. 2012. Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers. In: Salmaso, N., Naselli-Flores, L., Cerasino, L.,

Flaim, G., Tolotti, M. & Padisák, J. (eds.), Phytoplankton responses to human impacts at different scales. Springer, Dordrecht: 217–231.

Stomp, M., Huisman, J., Mittelbach, G.G., Litchman, E. & Klausmeier, C.A. 2011. Large-scale biodiversity patterns in freshwater phytoplankton. Ecology 92(11): 2096–2107.

Strayer, D.L. & Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. Journal of the North American Benthological Society 29(1): 344–358.

Sumaiya, K. & Singh, N. 2017. Phytoplankton Dynamics of Fresh Water Lake Varhala in Thane District, Maharashtra. Global Journal of Science Frontier Research l17: 12–18.

Tanács, E. & Kisné Fodor, L. 2021. A hazai ökoszisztémák állapota − Az általános ökoszisztémaállapot-indikátorok országos térképezésének módszertana és eredményei – Agrárminisztérium, Budapest, 120 pp.

Thomas, C.D. 1979. The birds of a ranch in the Venezuelan Ilanos. In: Eisenberg, J.F. (ed.), Vertebrate Ecology in the Northern Neotropics. Smithsonian Institution, Washington: 213–232.

Thunmark, S. 1945. Zur Soziologie des Süsswasserplanktons: eine methodologisch-ökologische Studie. Folia limnologica Scandinavica 3: 1–66.

Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. Science 277: 1300–1302.

T-Krasznai, E., B-Béres, V. 2021. Rarely mentioned species in Hungary: Can we step into the same lake? Biologia 76(6):1661–1673.

T-Krasznai, E., B-Béres, V., Lerf, V., Várbíró, G., Abonyi, A., Török, P. & Borics, G. 2023 Linear water column stratification and euphotic depth

determine the number of phytoplankton taxa that create biomass peaks in a hypertrophic oxbow lake. Hydrobiologia: 1–17.

Tóthmérész, B. 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. Journal of vegetation Science 6(2): 283–290.

Török, P., T-Krasznai, E., B-Béres, V., Bácsi, I., Borics, G. & Tóthmérész, B. 2016. Functional diversity supports the biomass-diversity humped-back relationship in phytoplankton assemblages. Functional Ecology 30: 1593–1602.

Tsarenko, P.M., Palamar-Mordvintseva, G.M. & Wasser, S.P. 1999. Diversity of algae in Ukraine. International Journal on Algae 1 (2): 1–17.

Usher, M.B. 1986. Wildlife conservation evaluation: attributes, criteria and values. In: Usher, M.B. (ed.), Wildlife Conservation Evaluation. Chapman & Hall, London.

Van Dam, H., Mertens, A. & Sinkeldam, J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. Netherland Journal of Aquatic Ecology 28: 117–133.

Várbíró, G., Ács, É., Borics, G., Érces, K., Fehér, G., Grigorszky, I., Japport, T., Kocsis, G., Krasznai, E., Nagy, K., Nagy-László, Z., Pilinszky, Z. & Kiss, K.T. 2007. Use of Self-Organizing Maps (SOM) for characterization of riverine phytoplankton associations in Hungary. Large rivers: 383–394.

Várbíró, G., Görgényi, J., Tóthmérész, B., Padisák, J., Hajnal, É. & Borics, G. 2017. Functional redundancy modifies species–area relationship for freshwater phytoplankton. Ecology and Evolution 7(23): 9905–9913.

Vári, A., Podschun, S.A., Erős, T., Hein, T., Pataki, B., Iojă, I.C., Adamescu, C.M., Gerhardt, A., Gruber, T., Dedić, A. et al. 2022. Freshwater systems and ecosystem services: Challenges and chances for cross-fertilization of disciplines. Ambio 51(1): 135–151.

Verma, V. & Aggarwal, R.K. 2020. A comparative analysis of similarity measures akin to the Jaccard index in collaborative recommendations: empirical and theoretical perspective. Social Network Analysis and Mining 10(1): 1–16

Vincent, W.F. & Vincent, C.L. 1982. Response to nutrient enrichment by the plankton of antarctic coastal lakes and the inshore Ross Sea. Polar Biology 1: 159–165.

Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! Oikos 116: 882–892.

Wake, D.B. & Vredenburg, V.T. 2008. Are we in the midst of the sixth mass extinction? A view from the world of amphibians. Proceedings of the National Academy of Sciences 105: 11466–11473.

Wang, L., Cai, Q., Xu, Y., Kong, L., Tan, L. & Zhang, M. 2011. Weekly dynamics of phytoplankton functional groups under high water level fluctuations in a subtropical reservoir-bay. Aquatic Ecology 45: 197–212.

Wang, C., Béres, V., Stenger-Kovács, C., Li, X. & Abonyi, A. 2018. Enhanced ecological indication based on combined planktic and benthic functional approaches in large river phytoplankton ecology. Hydrobiologia 818: 163–175.

Wardle, D.A. 1999. Is 'sampling effect' a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships. Oikos 87: 403–407.

WFD, 2000. European Communities Official Journal L327, 2000/60/EC: 1–72.

Weithoff, G. 2003. The concepts of ‘plant functional types’ and ‘functional diversity’in lake phytoplankton–a new understanding of phytoplankton ecology? Freshwater biology 48: 1669–1675.

Weithoff, G. & Beisner, B.E. 2019. Measures and approaches in trait-based phytoplankton community ecology–from freshwater to marine ecosystems. Frontiers in Marine Science 6: 40.

Wetzel, R.G., 2001. Limnology: lake and river ecosystems. Gulf professional publishing, Houston.

Wyatt, T.D. 2014. Pheromones and animal behavior: chemical signals and signatures. Cambridge University Press, Cambridge.

Yu, J. & Dobson, F.S. 2000. Seven forms of rarity in mammals. Journal of Biogeography 27(1): 131–139.

Zawal, A., Klosowska, M., Pitsch, Karlowski, T.U. & Bankowska, A. 2013. Water mites (Hydrachnidia) of kettle holes in Rostock surroundings (Northern Germany). Acta Biologica 20: 83–103.

Zenker, A. & Baier, B. 2009. Relevance of abiotic criteria used in German lake typology for macroinvertebrate fauna. Hydrobiologia 636: 379–392.

11. Függelék

Függelék 1. táblázat A fitoplankton fajok funkcionális jelleg (FJ) alapú besorolása (Litchman és Klausmeier 2008)

	Funkcionális jellegek (FJ)
1	Ostoros algák
2	Fonalas algák
3	Egysejtű algák
4	Koloniális algák
5	Nagy ostoros algák
6	40 μm-nél nagyobb méretű algák
7	Nitrogénkötő algák
8	Mixotróf módon táplálkozó algák
9	Heterotróf módon táplálkozó algák
10	Vakuolizált algák
11	Kovavázas algák
12	Pennales rendbe tartozó kovaalgák

Függelék 2. táblázat A fitoplankton fajok funkcionális csoport (FCS) alapú besorolása (Reynolds és munkatársai 2002; Padisák és munkatársai 2009). A funkcionális csoportok néhány jellemző tulajdonsága.

FCS	**Habitat**	**Jellemző fajok/képviselők**	**Tolerancia**	**Érzékenység**
A	Tiszta, gyakran átkevert, alacsony alkalitású tavak	*Urosolenia (Rhizosolenia), Cyclotella comensis*	N- és P-deficiencia	pH növekedés, C-deficiencia
B	Átkevert, kis-közepes méretű, mezotróf tavak	*Aulacoseira subarctica, A. islandica*	Fényhiány, zooplankton-szűrés	pH növekedés
C	Átkevert, kis-közepes méretű, eutróf tavak	*Asterionella formosa, Aulacoseira ambigua, Stephanodiscus rotula*	Fényhiány, C-deficiencia	Si-források kimerülése, rétegzettség beállása

D	Sekély, tápanyaggazdag, zavaros vizek, folyóvizek is	*Synedra acus, Nitzschia* spp., *Stephanodiscus hanztschii*	Fényhiány, C-deficiencia	Si-források kimerülése, rétegzettség beállása
N	Mezotróf epilimnion	*Tabellaria, Cosmarium, Staurodesmus*	Tápanyag-deficiencia	Rétegzettség, pH növekedés
P	Eutróf epilimnion	*Fragilaria crotonensis, Aulacoseira granulata, Staurastrum pingue*	Enyhe árnyék- és C- deficiencia, zooplankton szűrés	Rétegzettség, Si-kimerülés
T	Mély, jól kevert epilimnion	*Geminella, Mougeotia, Tribonema, Planctonema, Closterium aciculare*	Mérsékelt fényhiány, zooplankton szűrés	Tápanyaghiány
TIC	Álló és lassú folyású vizek parti régiója, makrofita dominancia, bentikus habitatok jelenléte	Epiphytikus cianobacteriumok, *Oscillatoria, Phormidium, Lyngbya*	Fizikai bolygatás	Nem értelmezhető
S1	Zavaros, felkevert vizek	*Planktothrix agardhii, Limnothrix redekei*	Erős fénylimitáltság, N-deficiencia, zooplankton szűrés	Nagy átmosódási ráta (kis retencióidő), N-deficiencia
S2	Zavaros, felkevert, trópusi vizek	*Spirulina, Arthrospira, Raphidiopsis*	Erős fénylimitáltság, N-deficiencia, zooplankton szűrés	Nagy átmosódási ráta (kis retencióidő), N-deficiencia
S_N	Meleg, felkevert vizek	*Cylindrospermopsis, Anabaena minutissima*	Erős fénylimitáltság, zooplankton szűrés	Nagy átmosódási ráta (kis retencióidő)
Z	Tisztavizű epilimnion	*Synechococcus,* prokaryota egysejtű pikoplankton	Rétegződés	Zooplankton szűrése
X3	Sekély, tiszta vizű, felkevert tavak	*Koliella, Chrysococcus, eukarióta pikoplankton*	Alacsony alkalitás	Zooplankton szűrése
X2	Sekély, mezotróf, felkevert tavak	*Plagioselmis (Rhodomonas), Chrysochromulima*	Rétegződés	Zooplankton szűrése

X1	Sekély, eutróf, tápanyaggazdag, felkevert tavak	*Ankyra, Monoraphidium*	Rétegződés	Zooplankton szűrése, tápanyag-limitáltság
Y	Változatos, de ált. apró, tápanyaggazdag tavak	Nagyobb méretű mikroflagellaták, *pl. Cryptomonas*	Alacsony fény	Fagotróf predátorok
Y_{Ph}	Apró, Ca-és tápanyaggazdag tavak, nem savas pH	*Phacotus*	Magas fény	Szűrés
E	Kis, oligotróf, bázisszegény tavak vagy tiszta, oldott szerves anyagban viszonylag gazdag tavak	*Dinobryon, Mallomonas, Synura*	Alacsony tápanyagszint (feltéve, hogy alternatív mixotrófia lehetséges)	CO_2-deficiencia
F	Átvilágított epilimnion	Kolóniás Chlorococcales *(Botryococcus, Pseudosphaerocystis, Coenpchlorys, Oocystis)*	Alacsony tápanyagszint	Tápanyagtrehelés, fényhiány
G	Sekély, tápanyaggazdag, nyugodt vizek	*Volvox, Eudorina*	Erős megvilágítás	Tápanyaghiány
J	Sekély, tápanyaggazdag tavak, folyók	*Scenedesmus, Golenkinia, Tetrastrum, Crucigenia, Actinastrum, stb.*	Fényhiány	Kiülepedés
K	Sekély, tápanyaggazdag vizek	*Aphanothece, Aphanocapsa*	Rétegződés	Mély átkeveredés
H1	Eutróf vizek	*Anabaena flos-aquae, Aphanizomenon flos-aquae*	Alacsony N- és C-ellátottság	Erős keveredés, fénylimitáltság, foszforlimitáltság
H2	Nagy, mezotróf vizek	*Anabaena lemmermannii, Gloeotrichia echinulata*	Alacsony N-ellátottság	Erős keveredés, fénylimitáltság
L_O	Mezotróf nyári epilimnion	*Peridinium, Woronichinia, Merismopedia*	Szegregált tápanyagbázis	Átkeveredés
L_M	Eutróf nyári epilimnion	*Ceratium, Microcystis*	Igen alacsony CO_2 hozzáférhetőség	Keveredés, fényhiány
M	Kis, eutróf, gyakran keveredő tavak	*Microcystis, Sphaerocavum*	Nagy besugárzás	Átmosódás, alacsony fény

W1	Kis, szervesanyag gazdag tavak	*Euglena, Phacus, Lepocinclis, Gonium,* apró *Peridinium, Glenodinium, Gymnodinium*	Magas BOI	Szűrés
W2	Sekély, mezotróf tavak	*Trachelomonas,* egyéb metafitikus szervezet	Magas BOI	Szűrés
W_S	Sekély, mezotróf tavak, neutrális pH	*Synura*	Huminanyag	pH növekedés
Q	Kis, huminanyaggal terhelt tavak	*Gonyostomum*	Magas huminanyag	Keveredés

Függelék 3. táblázat A különböző számú élőhelytípusban előforduló, legalacsonyabb gyakorisági értékkel rendelkező taxonok listája (az elfoglalt habitat típus számhoz tartozó elméleti minimum gyakorisági értékek az utolsó oszlopban találhatóak).

Elfoglalt habitat típusok száma	**Fajok**	**Fajok gyakorisági értéke**	**Elméleti minimum gyakorisági értékek**
1	*Acanthochloris hungarica* Palik	0 .0003	0 .0003
	Anabaena constricta f. minima Palik	0 .0003	0 .0003
	Ankylonoton pyreniger Pascher	0 .0003	0 .0003
	Aphanizomenon klebahnii (Elenkin) Pechar & Kalina	0 .0003	0 .0003
	Botrydiopsis intercedens Pascher	0 .0003	0 .0003
	Bumilleria sicula Borzì	0 .0003	0 .0003
	Bumilleriopsis simplex Pascher	0 .0003	0 .0003
	Chlamydomonas falsipertusa Nakada	0 .0003	0 .0003
	Chlorochytrium lemnae Cohn	0 .0003	0 .0003
	Chrysococcus heverlensis Conrad	0 .0003	0 .0003
	Closterium pritchardianum var. oligopunctatum Y.V.Roll	0 .0003	0 .0003
	Coronastrum ellipsoideum Fott	0 .0003	0 .0003
	Cyanodictyon reticulatum (Lemmermann) Geitler	0 .0003	0 .0003
	Dactylococcopsis hungarica (Kol) Hindák	0 .0003	0 .0003
	Dictyochlorella reniformis (Korshikov) P.C.Silva	0 .0003	0 .0003
	Dinobryon attenuatum (Hilliard) Hilliard	0 .0003	0 .0003
	Dinobryon eurystoma (A.Stokes) Lemmermann	0 .0003	0 .0003
	Dinobryon saccatum Prescott	0 .0003	0 .0003

	Dinobryon suecicum Lemmermann	0 .0003	0 .0003
	Dolichospermum smithii (Komárek) Wacklin, L.Hoffmann & Komárek	0 .0003	0 .0003
	Epipyxis utriculus (Ehrenberg) Ehrenberg	0 .0003	0 .0003
	Granulocystopsis elegans (Fott) Hindák	0 .0003	0 .0003
	Gymnodinium paradoxum A.J.Schilling	0 .0003	0 .0003
	Kephyrion globosum (Czosnowski) Bourrelly	0 .0003	0 .0003
	Kephyrion petasatum Conrad	0 .0003	0 .0003
	Klebsormidium rivulare (Kützing) M.O.Morison & Sheath	0 .0003	0 .0003
	Microcystis natans Lemmermann ex Skuja	0 .0003	0 .0003
	Mischococcus confervicola Nägeli	0 .0003	0 .0003
	Monoraphidium nanum (Ettl) Hindák	0 .0003	0 .0003
	Monoraphidium obtusum (Korshikov) Komárková-Legnerová	0 .0003	0 .0003
	Neocystis brevis (Vischer) Kostikov & Hoffmann	0 .0003	0 .0003
	Phormidium retzii var. nigroviolaceum (Wille) V.Poljanskij	0 .0003	0 .0003
	Protoperidinium bulla (Meunier) Balech	0 .0003	0 .0003
	Pseudokephyrion conicum Schiller	0 .0003	0 .0003
	Pseudokephyrion poculum W.Conrad	0 .0003	0 .0003
	Spirogyra inflate (Vaucher) Dumortier	0 .0003	0 .0003
	Strombomonas gibberosa (Playfair) Deflandre	0 .0003	0 .0003
	Strombomonas helix (Deflandre) R.A.Townsend & Huisman	0 .0003	0 .0003
	Strombomonas praeliaris (T.C.Palmer) Deflandre	0 .0003	0 .0003
	Synura globose (Schiller) Starmach	0 .0003	0 .0003
	Trachelomonas asiatica (Skvortzov) Deflandre	0 .0003	0 .0003
	Trachelomonas volzii Lemmermann	0 .0003	0 .0003
	Volvox carteri f. weismannia (J.H.Powers) M.O.P.Iyengar	0 .0003	0 .0003
2	*Carteria turfosa* Fott	0 .0006	0 .0006
	Desmatractum delicatissimum Korshikov	0 .0006	0 .0006
	Jaaginema profundum (Schröter & Kirchner) Anagnostidis & Komárek	0 .0006	0 .0006
	Oscillatoria angusta Koppe	0 .0006	0 .0006
	Pediastrum biradiatum var. emarginatum (Ehrenberg) Lagerheim	0 .0006	0 .0006
	Pediastrum duplex var. cohaerens (Bohlin) Ergashev	0 .0006	0 .0006
	Phacus lismorensis f. minor Hortobágyi	0 .0006	0 .0006
	Strombomonas ovalis (Playfair) Deflandre	0 .0006	0 .0006
	Trachelomonas obtusa var. papillata Drezepolski	0 .0006	0 .0006

3	*Oscillatoria rupicola* (Hansgirg) Hansgirg ex Forti	0 .0015	0 .0015
	Pormidium lutescens (Hansgirg) Anagnostidis & Komárek	0 .0015	0 .0015
	Trachelomonas lemmermannii Wołoszyńska	0 .0015	0 .0015
4	*Pediastrum duplex var. lividum* Raciborski	0 .0026	0 .0026
5	*Eremosphaera gigas* (W.Archer) Fott & Kalina	0 .0063	0 .0043
6	*Cartusia fontana* (Hansgirg) Mai, J.R.Johansen & Pietrasiak	0 .0075	0 .0062
7	*Elakatothrix gelatinosa* Wille	0 .0129	0 .0081
8	*Conticribra guillardii* (Hasle) Stachura-Suchoples & D.M.Williams	0 .0210	0 .0122
9	*Volvox globator* Linnaeus	0 .0221	0 .0132
10	*Lagerheimia balatonica* (Scherffel) Hindák	0 .0338	0 .0164
11	*Chlamydomonas pertusa* Chodat	0 .0413	0 .0196
12	*Desmodesmus denticulatus var. Linearis* (Hansgirg) Hegewald	0 .0491	0 .0231
13	*Phacus longicauda f. tortuosus* (Skvortzov) Rai & Uherkovich	0 .0542	0 .0283
14	*Closterium aciculare* T.West	0 .0763	0 .0352
15	*Didymogenes palatina* Schmidle	0 .0695	0 .0422
16	*Trachelomonas hispida* (Perty) F.Stein	0 .0971	0 .0491
17	*Lyngbya martensiana* Meneghini ex Gomont	0 .1238	0 .0575
18	*Trachelomonas scabra* Playfair	0 .1302	0 .0658
19	*Oocystis borgei* J.W.Snow	0 .1542	0 .0741
20	*Gonium pectorale* O.F.Müller	0 .1365	0 .0825
21	*Euglenaformis proxima* (P.A.Dangeard) M.S.Bennett & Triemer	0 .3900	0 .0929
22	*Pandorina morum* (O.F.Müller) Bory	0 .3339	0 .1033
23	*Actinastrum hantzschii* Lagerheim	0 .5169	0 .1241

Függelék 4. táblázat A kvantilis regresszió paraméterei (50%, 75%, 90%, 95%-os kvantilisekre)

Lokalitások	0.5		0.75		0.9		0.95	
szintjén	Intercept	slope	Intercept	slope	Intercept	slope	Intercept	slope
estimate	1.57565	-0.05958	3.10605	-0.12416	4.79858	-0.19460	5.66276	-0.21391
std.error	0.28453	0.03572	0.17064	0.01978	0.27697	0.03602	0.29129	0.04033
p-érték	0.00000	0.09542	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000	0.00000

Habitat típusok	0.5		0.75		0.9		0.95	
szintjén	Intercept	slope	Intercept	slope	Intercept	slope	Intercept	slope
estimate	1.47932	-0.08267	2.46719	-0.10071	2.79782	-0.06435	3.01726	-0.05861
std.error	0.17493	0.01925	0.12374	0.01597	0.10900	0.01441	0.12169	0.01676
p-érték	0.00000	0.00002	0.00000	0.00000	0.00000	0.00001	0.00000	0.00048

Függelék 5. táblázat Szignifikancia értékek a különböző habitat típusok között (az egyes kódokhoz tartozó habitat típusokat az 1. táblázat tartalmazza). A statisztikailag szignifikáns értékeket pirossal jelöltük (p < 2.2e-16).

Habitat típus kódok	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
2	0.056016																						
3	< 0.0001	< 0.0001																					
4	< 0.0001	< 0.000	0.949																				
5	< 0.0001	< 0.000	5E-04	0.003																			
6	< 0.0001	< 0.000	0.403	0.695	< 0.0001																		
7	< 0.0001	< 0.000	< 0.000	< 0.000	0.0731	< 0.0001																	
8	< 0.0001	< 0.000	0.001	0.004	0.587	< 0.0001	0.02452																
9	< 0.0001	< 0.000	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	0.00054	< 0.0001															
10	0.71357	0.238	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001														
11	0.0001	0.016	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.00224													
12	0.0011	0.194	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.02661	0.16915												
13	0.0198	0.672	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.1058	0.02928	0.41303											
14	0.1417	0.956	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	0.00023	< 0.0001	0.00075	0.45027	0.09609	0.50256	0.80273										
15	0.0093	0.447	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.04515	0.29202	0.85904	0.52648	0.55289									
16	< 0.0001	< 0.000	< 0.000	< 0.000	0.0165	< 0.0001	0.38617	0.00288	0.0211	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.0015	< 0.0001								
17	0.0116	0.096	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	0.00166	0.00014	0.04112	0.0112	0.69711	0.45963	0.1421	0.18566	0.37614	0.01435							
18	0.0239	0.454	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.00169	0.11581	0.30819	0.90063	0.67238	0.70381	1	0.00094	0.5339						
19	0.0026	0.356	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.14316	0.12304	0.94909	0.67238	0.5113	0.92739	< 0.0001	0.32042	0.95197					
20	0.1983	0.053	0.005	0.008	0.0004	0.0052	0.00547	0.00693	0.00639	0.26292	0.0004	0.00159	0.0238	0.12613	0.02055	0.00021	0.02527	0.01103	0.00352				
21	0.003	0.109	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.00251	0.02452	0.84964	0.46854	0.23886	0.23764	0.46116	0.00125	0.86489	0.62084	0.409	0.02225			
22	< 0.0001	< 0.000	< 0.000	< 0.000	0.0692	< 0.0001	1	0.01211	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.00047	< 0.0001	0.67217	0.00054	< 0.0001	< 0.0001	0.00106	< 0.0001		
23	0.0278	0.471	< 0.000	< 0.000	< 0.0001	< 0.0001	0.00053	< 0.0001	0.00635	0.17518	0.34605	0.92332	0.75146	0.71357	0.98497	0.00116	0.58705	0.92352	0.91409	0.01828	0.59237	< 0.0001	
24	< 0.0001	< 0.000	< 0.000	< 0.000	0.0256	< 0.0001	0.61799	0.00921	0.01122	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	< 0.0001	0.00058	< 0.0001	0.76664	0.00762	0.00047	< 0.0001	0.00837	0.00047	0.67238	0.00198