



1949

**A KÖRNYEZETI SZÉLSŐSÉGEK, A TERMÉSZETVÉDELMI
OLTALOM ÉS A TERÜLETHASZNOSÍTÁS SZEREPE A KOVAALGA
JELLEGEK KÖZÖSSÉGSZINTŰ VÁLTOZÁSÁBAN**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Szerző: Kókai Zsuzsanna

Témavezetők:

Dr. Török Péter
egyetemi tanár

Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória
tudományos munkatárs

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi és Informatikai Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2021

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

Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2021

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Kókai Zsuzsanna** doktorjelölt **2017-2021** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Teresztris Ökológia** doktori programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2021

.....
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Kókai Zsuzsanna** doktorjelölt **2017-2021** között a fent megnevezett Doktori Iskola **Kvantitatív és Teresztris Ökológia** doktori programjának keretében irányításommal végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Nyilatkozom továbbá arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Az értekezés elfogadását javasolom.

Debrecen, 2021

.....
a témavezető aláírása

**A KÖRNYEZETI SZÉLSŐSÉGEK, A TERMÉSZETVÉDELMI OLTALOM ÉS A
TERÜLETHASZNOSÍTÁS SZEREPE A KOVAALGA JELLEGEK
KÖZÖSSÉGSZINTŰ VÁLTOZÁSÁBAN**

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

Írta: Kókai Zsuzsanna okleveles hidrobiológus

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

Témavezetők:
Dr. Török Péter
Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória

Az értekezés bírálói:

.....
.....

A bírálóbizottság:

elnök:

tagok:

.....
.....
.....

Az értekezés védésének időpontja: 2021.

Tartalomjegyzék

1. BEVEZETÉS	1
1.1. VIZSGÁLATAINK ÉS HIPOTÉZISEK	3
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS	5
2.1. ÖKOLÓGIAI SZEMPONTBÓL RELEVÁNS KOVAALGA JELLEGEK	5
2.1.1. <i>Életformatípusok</i>	6
2.1.2. <i>Sejtméret/Sejttérfogat</i>	7
2.1.3. <i>Hossz-szélesség arány (L/W)</i>	9
2.1.4. <i>Ökológiai guildek</i>	11
2.1.5. <i>Életstratégiák</i>	12
2.1.6. <i>Halofil jelleg</i>	13
2.2. A TÖBB-TRAIT-ES VIZSGÁLATOKBAN ÉS CSOPORTOSÍTÁSI RENDSZEREKBE REJLŐ LEHETŐSÉGEK	13
2.2.1. <i>Az öko-morfológiai csoportosítási rendszer</i>	14
2.2.2. <i>Trait-alapú kovaalga indexek fejlesztésére irányuló vizsgálatok</i>	14
2.2.3. <i>Aszály indukált vízszintcsökkenés hatása a bentikus kovaalga közösségekre a Kárpát-medencében</i>	15
2.2.4. <i>Vízhasználat és védelem hatása a bentikus kovaalga közösségekre</i>	15
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	17
3.1. A MINTAVÉTELI HELYEK RÖVID BEMUTATÁSA	17
3.1.1. <i>Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam</i>	17
3.1.2. <i>Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály</i>	19
3.1.3. <i>Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása</i>	21
3.1.4. <i>Kovaalga traitek – vízhasznosítás</i>	23
3.2. KÖRNYEZETI HÁTTÉRVÁLTOZÓK	24
3.3. A FITOBENTON MINTÁK GYŰJTÉSE ÉS FELDOLGOZÁSA	25
3.4. KOVAALGA JELLEGEK ÉS CSOPORTOSÍTÁSI RENDSZEREK	26
3.4.1. <i>Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam</i>	27
3.4.2. <i>Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály</i>	27
3.4.3. <i>Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása</i>	27
3.4.4. <i>Kovaalga traitek – vízhasznosítás</i>	28
3.5. STATISZTIKAI ELEMZÉSEK	29
3.5.1. <i>Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam</i>	29
3.5.2. <i>Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály</i>	29
3.5.3. <i>Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása</i>	29
3.5.4. <i>Kovaalga traitek – vízhasznosítás</i>	29
3.6. ÖKOLÓGIAI ÁLLAPOTÉRTÉKELÉS, ALKALMAZOTT INDEXEK	30
4. EREDMÉNYEK	32
4.1. KOVAALGA GUILD – SZÉLSŐSÉGES VÍZHOZAM	32
4.1.1. <i>Környezeti paraméterek</i>	32
4.1.2. <i>Havi szintű változások – közösség szerkezet és kovaalga index</i>	34
4.1.3. <i>Folyóvízi és állóvízi szegmensek – közösség szerkezet és kovaalga index</i>	39
4.2. SEJTTÉRFOGAT ÉS SÓTŰRÉS – NYÁRI ASZÁLY	42
4.2.1. <i>A környezeti faktorok változása</i>	42
4.2.2. <i>A közösség szerkezet szezonális változása – halofil taxonok, sejttérfogat kategóriák</i>	42
4.2.3. <i>Az egyenletesség és az IPSITI kovaalga index értékének szezonális változása</i>	46
4.3. KOMBINÁLT ÖKO-MORFOLÓGIAI CSOPORTOSÍTÁSI RENDSZER VALIDÁLÁSA	48
4.3.1. <i>A CEMFG-O csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata</i>	49
4.3.2. <i>A CEMFG-P csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata</i>	50
4.3.3. <i>A CEMFG-RB csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata</i>	51

4.4. KOVAALGA TRAITÉK – VÍZHASZNOSÍTÁS	52
4.4.1. Környezeti háttér	52
4.4.2. A tározó heterogenitásának taxonómiai és funkcionális alapú vizsgálata	54
4.4.3. A taxonómiai és funkcionális diverzitás változása	57
4.4.4. A medencék kovaalga alapú ökológiai állapota	58
5. EREDMÉNYEK ÉRTÉKELÉSE	60
5.1. KOVAALGA GUILD – SZÉLSŐSÉGES VÍZHOZAM	60
5.1.1. Környezeti paraméterek.....	60
5.1.2. Havi szintű változások – közösség szerkezet és kovaalga index	60
5.1.3. Folyóvízi és állóvízi szegmensek – közösség szerkezet és kovaalga index.....	65
5.2. SEJTTÉRFOGAT ÉS SÓTŰRÉS – NYÁRI ASZÁLY	66
5.2.1. A környezeti faktorok változása	66
5.2.2. A közösség szerkezet szezonális változása - halofil taxonok, sejttér fogat kategóriák.....	67
5.2.3. Az egyenletesség és az IPSITI kovaalga index értékének szezonális változása	69
5.3. KOMBINÁLT ÖKO-MORFOLÓGIAI CSOPORTOSÍTÁSI RENDSZER VALIDÁLÁSA	69
5.3.1. A CEMFG-O csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata	69
5.3.2. A CEMFG-P csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata.....	70
5.3.3. A CEMFG-RB csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata	71
5.4. KOVAALGA TRAITÉK – VÍZHASZNOSÍTÁS	73
5.4.1. Környezeti háttér	73
5.4.2. A tározó heterogenitásának taxonómiai és funkcionális alapú vizsgálata	74
5.4.3. A taxonómiai és funkcionális diverzitás változása	76
5.4.4. A medencék kovaalga alapú ökológiai állapota	78
6. ÖSSZEFOGLALÁS	79
6.1. AZ ÚJ TUDOMÁNYOS EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA	81
7. SUMMARY	83
8. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	85
9. IRODALOMJEGYZÉK	86
10. MELLÉKLETEK	97

1. Bevezetés

„Kevés gyönyörűbb dolog van a kovamoszatok parányi kovahéjainál – vajon azért teremtették volna ezeket is, hogy a mikroszkóp erős nagyításában megvizsgáljuk és csodáljuk őket?” - teszi fel a kérdést Charles Darwin (1859), amikor *A fajok eredete* c. művében a szépség hasznáról elmélkedik. Ezek a mikroszervezetek valóban lenyűgöző morfológiai változatossággal bíró algacsoportot alkotnak, és a kovavázak különleges, egyedi felszíni mintázatának tanulmányozása segít minket hozzá a fajok pontos azonosításához. Alaki sokféleségük emellett kiterjed a vázak formavilágára és a méretbeli változatosságra egyaránt. A legapróbbaktól (*Minidiscus comicus* 1,9 μm ; Jewson et al. 2016) az egészen nagyméretű taxonokig (*Ethmodiscus rex* 0,69-1,9 mm; Rivera et al. 1989) benépesítik a kontinentális vizeket és a Világóceánt egyaránt.

Míg a tengerekben döntően a lebegő életmódot folytató, planktonikus képviselőikkel találkozhatunk, addig az édesvizekben mind planktonikus, mind bentikus fajok nagy számban vannak jelen az adott víztérben való elhelyezkedésüktől függően. Ezen két csoport tagjainak eltérő környezeti körülményekhez kell alkalmazkodniuk, így polaritásukat tekintve is alapvetően eltérnek egymástól. A lebegő életmódot folytató planktonikus fajok többnyire radiális szimmetriájú (radial centric) vagy multipoláris kovavázzal rendelkeznek (multipolar centric), a bevonatalkotók pedig jellemzően a bipoláris vázzal bírók csoportjában (pennate) foglalnak helyet (Medlin & Kaczmarska 2004). Adott körülmények között a két csoport tagjai egymás életterében is előfordulhatnak: a bentikus fajok például domináns csoport a vízfolyások felső szakaszának fitoplanktonjában (Bolgovics et al. 2017), a planktonikus fajok pedig kiüledés után megjelenhetnek a bevonatban (B-Béres et al. 2017). Bizonyos kovaalga jellegek, azaz az adott taxont jellemző alaki illetve életmódbeli sajátosságok, a rögzült életmódhoz elengedhetetlenek (pl. az aljzathoz való tapadást segítő nyél), mások a nyílt víztérben való lebegést (felületnövelő képletek) segítik. Az alapvető életforma típusok azonban, mint például az egy- vagy többsejtűség, a fonalas felépítés, vagy a láncképzés mindkét nagy csoportban megjelenik, csak eltérő arányban (Rimet & Bouchez 2012). A bentikus taxonokat mindezek mellett további életformabeli sokszínűség jellemzi, amely az aljzathoz való tapadás erősségét, valamint a biofilmben betöltött helyét jelöli ki a fajoknak. A kovaváz egy speciális strukturális eleméhez, a raféhoz kötött mozgékonyaság pedig a mikrohabitat kiválasztásában játszik szerepet (Johnson et al. 1997).

A különböző morfológiai sajátosságokkal rendelkező taxonok különböző niche-t töltenek be az adott ökoszisztémában. Ennek azért van kiemelt jelentősége, mert minél változatosabb

egy közösség trait-összetétele, annál nagyobb funkcionális diverzitással jellemezhető. Ez a trait-szintű változatosság pedig alapvető fontosságú az ökoszisztéma funkciók megfelelő működése, így például a produktivitás szempontjából, valamint az inváziókkal szembeni ellenállóképesség tekintetében egyaránt (Mason et al. 2005).

Az adott élőhelyre jellemző zavarás intenzitása és gyakorisága jelentősen befolyásolja a közösségek diverzitását. Kismértékű zavarás mellett a diverzitás alacsony, mert csak a legjobb kompetitorok maradnak fenn. A nagyon intenzív vagy gyakori zavarás ugyancsak néhány faj fennmaradásának kedvez, vagy azok a taxonok kerülnek előnybe, melyek képesek az adott élőhely újbóli kolonizációjára minden zavarás után. A zavarás közepes intenzitása vagy gyakorisága mellett a kompetitív kizárás és a zavarás okozta dominancia egyensúlyba kerül, kedvező feltételeket teremtve a kompetitív és a zavarástűrő fajok együttélésének. Így a közösségek legnagyobb diverzitása a közepes intenzitású és gyakoriságú zavarás esetén várható (Connell 1978 in: Mackey & Currie 2001).

Napjainkban a negatív környezeti hatások közül az egyik legnagyobb fenyegetést a klímaváltozás jelenti, melynek frekvenciája az utóbbi években erősödött fel igazán a Kárpát-medencében, különösen a vizeinket érintő szélsőséges vízhozam változások kapcsán. A nemcsak kisméretű vízfolyásokon, hanem a nagy folyóinkon is mind gyakrabban tapasztalható villámáradás mellett az egyre forróbb és szárazabb nyarak hatására régióinkban is megfigyelhető a vízfolyások vízhozamának drasztikus csökkenése, szélsőséges esetben a víztestek kiszáradása. Így hosszú távon azzal a veszéllyel kell számolnunk, hogy vizeink tipológiája megváltozik, és a száraz, mediterrán területekhez hasonlóan az időszakos vízfolyások jelenléte hazánkban is természetessé válik (B-Béres et al. 2019). Ennek következményeként pedig várhatóan a mi közösségeink is a mediterrán régiókat jellemző közösségek mintájára fognak átalakulni, a pionír, és/vagy kiszáradást indikáló fajok dominanciájával (B-Béres et al. 2019, Várbíró et al. 2020).

A fitobenton taxonómiai és funkcionális összetételét jelentősen befolyásoló, ill. átalakító klimatikus jelenségek (éghajlati zónák eltolódása, éves átlaghőmérséklet növekedése, csapadékeloszlás jelentős változása) additív hatása révén pedig a bevonatalkotó közösségben lejátszódó folyamatok a teljes ökoszisztémára hosszútávú hatást gyakorolhatnak (Vörösmarty et al. 2010).

1.1. Vizsgálataink és hipotézisek

Munkánk során azt vizsgáltuk, hogy a különböző jellegek illetve jellegkombinációk milyen környezeti feltételekkel mutatnak összefüggést, vagyis hogy milyen lesz a közösségen belül a trait-eloszlás különböző, akár szélsőséges körülmények között.

1. A Passy által 2007-ben létrehozott kovaalga guildek és a szélsőséges vízhozam-változás kapcsolatát a Sebes-Körösön vizsgáltuk (B-Béres et al. 2014).

2. A Berthon és munkatársai által 2011-ben létrehozott kovaalga méretkategóriák, valamint a halofil taxonok közösségen belüli eloszlása és a szélsőséges időjárási körülmények (nyári aszály) közötti kapcsolatot alföldi vízfolyásokon vizsgáltuk (Kókai et al. 2015).

3. A Passy (2007) guild felosztását átdolgozó Rimet & Bouchez (2012) –rendszer és az imént említett méretkategóriákat ötvözve kutatócsoportunk kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszert dolgozott ki (B-Béres et al. 2016), melynek környezeti függését validáltuk 85 vízfolyásból gyűjtött, összesen 865 mintát tartalmazó adatbázison (B-Béres et al. 2017).

4. Ezt követően pedig azt vizsgáltuk, hogy milyen trait-eloszlás jellemzi a Tisza-tó különböző szintű védettséggel és hasznosítással bíró medencéinek bentikus kovaalga közösségét (Kókai et al. 2019).

Az alábbi konkrét hipotéziseket fogalmaztuk meg az egyes vizsgálatok kapcsán:

1. A kovaalga guildek és a szélsőséges vízhozam közötti összefüggésekkel kapcsolatban a következőket feltételeztük:

(i) A kovaalga guildek közösségen belüli eloszlását a vízhozam jelentősen befolyásolni fogja; az alacsony profilú guild tagjai az áradással kapcsolatos környezeti tényezőkkel, míg a magas profilú guild tagjai az alacsony vízállással kapcsolatos tényezőkkel mutatnak majd szoros összefüggést;

(ii) A szárazság miatt a mederben képződött, jól elkülöníthető állóvízi szegmensek (medencék) kovaalga közösségének guild összetétele jelentősen el fog térni a vízfolyás áramló szakaszának közösségétől. Míg az állóvízi szegmenseket a magas profilú, kismértékű áramlást preferáló guild fogja jellemezni, addig az áramló szakaszt az alacsony profilú és mozgékony guild.

2. A fitobenton közösségek összetételének és diverzitásának jelentős mértékű változását feltételeztük a vízszint jelentős csökkenésének, ill. a tápanyag és/vagy vezetőképesség növekedésének hatására:

(i) a sejtméret szerinti összetétel a szélsőséges jellegek (kicsi, ill. nagy sejtméret) irányába fog változni, a diverzitás pedig csökkenni fog;

(ii) a halofil fajok aránya és taxonszáma növekedni fog.

3. A szakirodalomban hivatkozott háromféle guild felosztást alapul véve, a kombinált ökomorfológiai csoportosítási rendszer validálása során azt vártuk, hogy

(i) a gyakori és/vagy nagy arányban előforduló planktonikus fajok jelentősen befolyásolják majd a kombinált kategóriák és a környezeti háttérváltozók közti kapcsolatot;

(ii) az ökológiai szempontból megalapozott módosítások (átsorolások) az egyes kategóriák és a környezeti változók közti korrelációt befolyásolni fogják, az átsorolt taxonok közösségen belüli gyakoriságától függően.

4. Feltételeztük, hogy a Tisza-tó medencéinek különböző szintű védettsége és egymástól eltérő jellegű, ill. intenzitású hasznosítása jelentős hatással van a perifiton közösségek mind faji, mind jelleg alapú összetételére. Ez alapján azt vártuk, hogy

(i) a medencék kovaalga közösségének taxonómiai és trait-összetétele különbözik egymástól;

(ii) a legkisebb taxonómiai és funkcionális diverzitást a legzavartabb Abádszalóki-öbölben fogjuk tapasztalni, a legdiverzebb közösségeket pedig a közepes intenzitású hasznosítással jellemezhető medencékben találjuk majd.

2. Irodalmi áttekintés

A szilícium-dioxid vázas kovaalgák (Bacillariophyta) megjelenése a Földön körülbelül 250 millió évvel ezelőttre, a földtörténeti középidő (mezozoikum) korai szakaszára tehető (Medlin et al. 1997), és bár több mint húszezer faj leírásáról tudunk, pontos fajszerkezetüket illetően csak becslésekre hagyatkozhatunk (Buczko 2016). Elsődleges termelőként jelen vannak a tengerek és édesvizek planktonikus és bentikus életterében egyaránt, a primer termelésből való részesedésük azonban víztér-típusonként változó. A vízi táplálékhálózatban betöltött szerepük jelentőségét mindenesetre jól példázza az a tény, hogy az óceánokban megkötött szén (50 Pg/év) közel harmadát (min. 15 Pg) a kovaalgáknak köszönhetjük (Raven 2003), valamint, hogy számos élőlénycsoport táplálékául szolgálnak (pl. zooplankton, vízi rovarok, halak; web 1). Emellett hozzájuk kötődik a légköri oxigén 50%-ának kibocsátása (web 1). A különféle környezeti változóval (pl. áramlási viszonyok, tápanyag- és sótartalom, antropogén zavarás) szemben mutatott érzékenységüknek köszönhetően (Ács et al. 2003, Berthon et al. 2011, Smucker & Vis 2011, Rusanov et al. 2012) pedig fontos indikátorszervezetek a vizek ökológiai állapotértékelése során (Kelly & Ector 2012).

2.1. Ökológiai szempontból releváns kovaalga jellegek

Jellegnek (trait) tekinthető az egyes egyedek bármely jól mérhető morfológiai, fiziológiai vagy fenológiai sajátossága (Violle et al. 2007). Másrészt a „trait” az élőlény olyan lényegi tulajdonsága, ami lehetővé teszi az élő szervezetek funkcionális és ökológiai csoportosítását (Tapolczai et al. 2016).

A különböző funkcionális és morfológiai jellegeken, valamint az ökológiai stratégiákon alapuló megközelítések lehetőséget biztosíthatnak arra, hogy (i) jelentős mértékben különböző fajösszetétellel bíró habitátokat hasonlítsunk össze; (ii) az élőlényközösségek klímaváltozás, vagy természetes zavarások okozta dinamikus változásairól vonhassunk le általános érvényű összefüggéseket; (iii) egyszerűbbé váljon a nagy taxonszámú közösségek vizsgálata; illetve (iv) jelentős mértékben megkönnyítheti a taxonómiai problémás fajcsoportokból adódó bizonytalanságok kezelését (B-Béres et al. 2014, Salmaso et al. 2015, Tapolczai et al. 2016, Török et al. 2016). Emellett képet alkothatunk arról is, hogy az adott jelleggel bíró fajok együttesen milyen funkciót látnak el a közösségben, vagyis milyen módon és milyen mértékben járulnak hozzá annak működéséhez (Abonyi et al. 2018).

Az algák szempontjából a kategorizálás alapja lehet többek között a sejtméret (S) ill. sejttérfogat (V), valamint ezek aránya (S/V), az ostor megléte, a szerveződés szintje (egysejtű,

fonalas, cönóbium), esetlegesen mixotrófia, N-kötés képessége, toxicitás, stb. (Lange et al. 2016). Morfológiai, élettani és/vagy elterjedésbeli sajátásaik miatt azonban a bentikus kovaalgák esetében néhány itt felsorolt trait nem értelmezhető:

(i) A kovaalgáknak csak az ivarsejtjei, közülük is csak a centrikus fajok „hímivarsejtjei”, azaz a mikrogaméták rendelkeznek ostorral (Kooistra et al. 2007), a vizsgálati objektumok, azaz a vegetatív sejtek nem;

(ii) Jellemzően képesek mixotróf módon táplálkozni (Villanova et al. 2017);

(iii) A toxicitás csak a tengeri/brakk vízi fajokra jellemző (pl. Bates et al. 1989, Parry et al. 1989).

Az ökológiai szempontból releváns kovaalga traitekkel kapcsolatos legfontosabb ismereteket az alábbiakban foglaltuk össze.

2.1.1. Életformatípusok

Az aljzathoz való rögzülés (1. táblázat) ill. a sejtszerveződés (2. táblázat) szerint felállított kovaalga életformatípusok olyan morfológiai tulajdonságok, melyek alapján könnyen tudunk csoportokat képezni, s azokat koherens rendszerbe foglalni. Ezek az alaki jellegek egyben adaptációra vonatkozó jelentést is hordoznak, így könnyen megállapítható, mely fajok preferálják ugyanazon élőhelyeket illetve erőforrásokat (Hudon & Bourget 1981).

1. táblázat A rögzülés módja alapján felállított életformatípusok (Round et al. 1990, Berthon et al. 2011, Rimet & Bouchez 2012 nyomán).

	Teljes felülettel tapadók (adnate)	Nyéllel rögzülők (pedunculate)	
		Rövid nyéllel rögzülők (pad)	Hosszú nyéllel rögzülők (stalk)
Elhelyezkedés	biofilm alsó rétegében	biofilm felsőbb rétegeiben	biofilm felsőbb rétegeiben, kiv. pl. <i>Achnanthydium</i> spp.
Fényigény	alacsony (árnyéktűrés) vagy magas (fénystressz)	magas, de nem fénystressz	magas, de nem fénystressz
Tápanyagigény	aljzathoz kötött tápanyagok szerepe jelentős	vízben oldott tápanyagok	vízben oldott tápanyagok
Fizikai zavarástűrés	magas – pl. gyors vízáramlás, predáció	alacsonyabb	alacsonyabb
Megjelenés a bevonatban	kolonizáció kezdetén	kolonizáció későbbi szakaszában	kolonizáció későbbi szakaszában

Sejtszerveződés szempontjából az egyes fajok lehetnek egysejtűek, melyek nem képeznek kolóniát, illetve lehetnek kolóniaképzők. Az utóbbinak négy típusát különítjük el: fonalas, szalag, fáska, nyálkás cső. Az egyes típusok jellemzőit a 2. táblázatban foglaltuk össze.

2. táblázat Sejtszerveződés alapján felállított életformatípusok (Round et al. 1990, Berthon et al. 2011, Rimet & Bouchez 2012 nyomán).

	Fonalas (filament)	Szalag (ribbon)	Fáska (arbuscular)	Nyálkás cső (mucous tube)	Egysejtű (unicellular)
Elhelyezkedés	felsőbb rétegekben	felsőbb rétegekben	felsőbb rétegekben	felsőbb rétegekben	változó
Terjedés	gyenge	gyenge	gyenge	gyenge	gyors
Áramlási körülmények	stabil	stabil	stabil	stabil	változó
Ülepedés	gyors	gyors	gyors	változó (jellemzően gyors)	változó
Tápanyag	+	-	+	- szerves szennyezőkre érzékeny	változó
Fény			+	+	
Predációra való érzékenység	+	+	+	+	változó
Mobilitás	nem mobilis	lehet nem mobilis, lassú és gyors mozgású	lehet nem mobilis, lassú és gyors mozgású	gyors mozgású	lehet nem mobilis, lassú és gyors mozgású

2.1.2. Sejtméret/Sejttérfogat

A bentikus kovaalga közösség sejtméret alapján történő vizsgálatok a sejttérfogat értékeket (biovolume; μm^3) vesszük figyelembe, és ez alapján öt kategóriát különítünk el, melynek jelölése a következő: S1-S5 (Berthon et al. 2011; 3. táblázat). A lineáris sejtméretetek, azaz a hosszúság és szélesség alapján mért nagyság, nem minden esetben egyenesen arányos a sejttérfogat értékével, azaz egy nagyméretű kovavázzal rendelkező faj nem feltétlenül bír

nagy biomasszával. Például egy hosszú és vékony taxon jellemzően kisebb, míg egy kerekdedebb és vastag faj nagyobb biomasszát ad (Rimet & Bouchez 2012).

3. táblázat Kovaalga sejtméret-kategóriák.

Kategóriák	Mérettartomány
S1	5-99 μm^3
S2	100-299 μm^3
S3	300-599 μm^3
S4	600-1499 μm^3
S5	>1500 μm^3

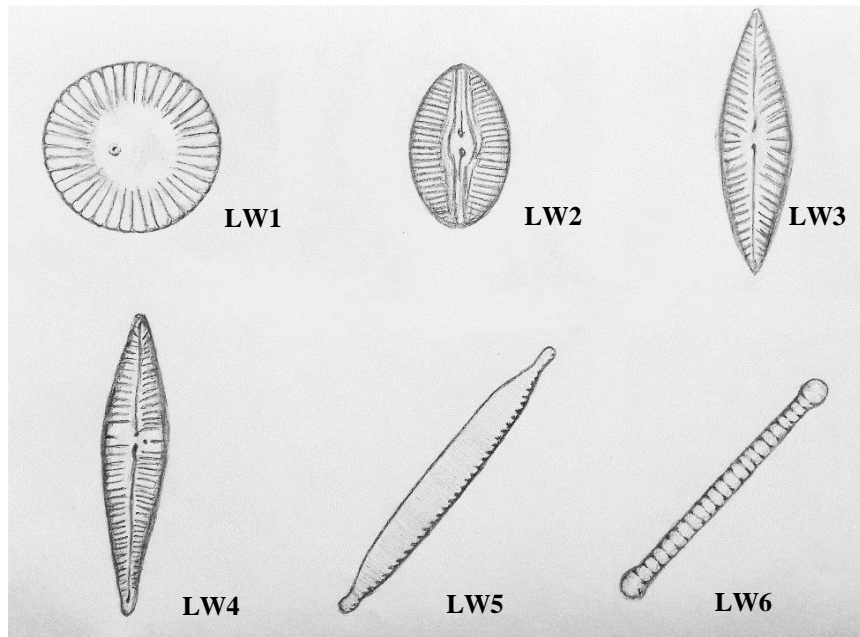
A fitobenton sejtméret szerinti összetétele fontos információval bír nemcsak az adott közösség struktúrájára vonatkozóan, hanem a víz fizikai-kémiai tulajdonságait érintően is, ezáltal a víztest esetleges szennyezettségének mértékéről is tájékoztat, akár természetes, akár mesterséges okokra visszavezethető környezeti változásoknak a hatását vizsgáljuk (Berthon et al. 2011).

A legkisebb méretű fajok (S1) kis felülettel és apró pórusokkal rendelkeznek (Rimet & Bouchez 2012). Tápanyag és vezetőképesség szempontjából szélsőséges körülmények között is megtalálhatóak (B-Béres et al. 2019, Kókai et al. 2015), és gyorsan terjednek (Passy 2012). Az S2–S3 kategóriákba viszonylag sok és jellemzően motilis faj tartozik, melyek preferenciája a közösség összetételétől függően az adott élőhely körülményeihez igazodik (Berthon et al. 2011, Kókai et al. 2015, Stenger-Kovács et al. 2020). Az S4 kategóriába nem szélsőségesen, de nagyméretű fajok tartoznak. Az általuk preferált vezetőképesség tartomány jellemzően alacsony, a pH-val viszont pozitív korrelációt mutatnak (Stenger-Kovács et al. 2018). Az S5, azaz a legnagyobb mérettartományba tartozó fajok a tápanyag és a vezetőképesség szempontjából jól tűrik a szélsőségeket, többek között a szárazságot is (B-Béres et al. 2019, Kókai et al. 2015), így a szikes tavakban is megtalálhatóak (Stenger-Kovács et al. 2018).

Az eddigi eredmények alapján elmondható, hogy a kicsi és a nagy méretkategóriák jó indikátorai a tápanyag és/vagy vezetőképesség növekedésének, ezáltal szélsőséges esetben a kiszáradásnak is (B-Béres et al. 2016, 2019, Kókai et al. 2015, Lukács et al. 2018).

2.1.3. Hossz-szélesség arány (L/W)

A hossz-szélesség arány a kovaváz alakjával kapcsolatban szolgál egyértelmű, gyors információval. Az LW1 kategóriába tartoznak a gömbölyded planktonikus centrikus és a bentikus *Cocconeis* fajok. Az LW2 kategóriába még kerekded, de már hosszúkasabb formákat, a további kategóriákba pedig az egyre vékonyabb, hosszabb vázzal rendelkező fajokat soroljuk (1. kép; 4. táblázat).



1. kép Sematikus kép a hossz-szélesség arányon alapuló kategóriákról. (A szerző saját rajza)

4. táblázat Kovaalga vázak hosszának (L) és szélességének (W) aránya alapján felállított L/W kategóriák (Stenger-Kovács et al. 2018).

LW kategóriák
$LW1 < 2$
$2 \leq LW2 < 4$
$4 \leq LW3 < 6$
$6 \leq LW4 < 12$
$12 \leq LW5 < 20$
$LW6 \geq 20$

Bár az L/W arány egy könnyen mérhető trait, máig viszonylag kevés adat áll rendelkezésre az egyes kategóriák környezeti tényezőkkel való összefüggésével kapcsolatban. Az eddigi vizsgálatok tapasztalatait az 5. táblázatban foglaltuk össze.

5. táblázat Az egyes L/W kategóriák környezeti háttérváltozókkal mutatott összefüggése.

	Háttérváltozók	Összefüggés	Élőhely	Vizsgálat célja	Hivatkozás
LW1	tápanyag-tartalom	+	trópusi vízfolyások (Mayotte)	állapotértékelő index fejlesztése	Tapolczai et al. 2017, mint kis LW rátájú taxonok
	klorid, tápanyag- tartalom	+	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019
	nitrogénformák, vezetőképesség	-	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
LW2	hőmérséklet, ammónium-ion	+	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
	hőmérséklet	+	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019
LW3	nitrogénformák, vezetőképesség	+	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
	klorid, tápanyag- tartalom	-	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019
LW4	nitrogénformák, vezetőképesség	-	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
	vezetőképesség, tápanyag-tartalom	csoportszinten +	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019
LW5	TP, vezetőképesség	+	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
	klorid, tápanyag- tartalom	-	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019
LW6	TP, vezetőképesség	+	szikes tavak	index-fejlesztés	Stenger-Kovács et al. 2018
	klorid, tápanyag- tartalom	-	alföldi kisvízfolyások	szárazság hatásainak elemzése	B-Béres et al. 2019

2.1.4. Ökológiai guildék

Az egyik legelterjedtebb csoportosítási rendszer a kovaalga taxonokat alapvetően azok zavarástűrése és a forráshasznosítás, azaz tápanyag-affinitása alapján rendezi három ökológiai guildbe (alacsony profilú - L, magas profilú - H, motilis - M; Passy 2007; 6. táblázat). Ez a felosztás idővel egy negyedik, planktonikus guilddel (P) is kiegészült (Rimet & Bouchez 2012), ami értelemszerűen a lebegő életmódot folytató, zömében centrikus kovaalga taxonokat foglalja magában. Ugyanakkor az egyes guildeket önálló trait-ként is kezelhetjük, mivel egyértelmű információval szolgál az egyes taxonoknak a bevonatban elfoglalt helyéről, rögzült életmódjáról, ill. mozgékonyaságáról (2. kép).

6. táblázat Az ökológiai guildék fizikai zavarással és terheléssel szembeni érzékenysége.

	Fizikai zavarás	Terhelés
Alacsony profilú	+	-
Magas profilú	-	+
Motilis	-	+

Az alacsony profilú (low profile) guild tagjai (teljes felülettel tapadó, rövid nyéllel rögzülő fajok) a bevonat alsó rétegében helyezkednek el, a valva teljes felületével erősen tapadva az aljzathoz.

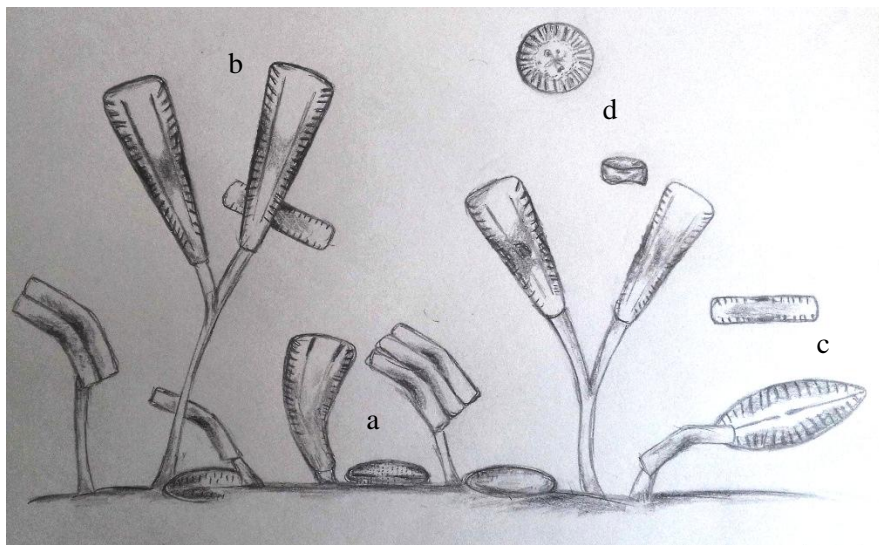
Gyors terjedéssel jellemezhető, R-stratégista pionír fajok. Jól tolerálják a fizikai zavarást (áramlás, fény), és ellenállóak a predációval szemben (Passy 2007).

A magas profilú (high profile) guild tagjai (nyéllel rögzülők, fonalások, kolóniaképzők) a biofilm felsőbb rétegeit alkotják (Passy 2007). Nagy méretük miatt korlátozott a terjedésük, jellemzően ugyanis a bevonatról való leszakadás után helyben kiülednek (Ács et al. 2000, B-Béres et al. 2016). A stabil (nem fluktuáló) áramlási- és fényviszonyokkal jellemezhető környezetet kedvelik. Érzékenyek a predációval szemben. A nyálkás csövet képező taxonok kedvezőtlen körülmények között jelentős enzimkibocsátásra is képesek (Tapolczai et al. 2016).

A motilis (motile) guildbe tartoznak a birafid (naviculoid, nitzschoid, surirelloid, epithemoid), aktív, gyors mozgásra képes fajok (Passy 2007). A fény, ill. tápanyag okozta diszturbanciára érzékenyek (Passy 2007), azonban aktív helyváltoztató mozgásuk révén megválaszthatják a számukra legkedvezőbb mikrohabitatot a tápanyagokhoz való optimális

hozzáférés és a zavarás elkerülésének érdekében (Lengyel et al. 2015). Aktív enzimbocsátás jellemzi őket (Pringle 1990).

A planktonikus (planktic) guildbe a lebegő életmódhoz adaptálódott centrikus fajok (és néhány „pennate” faj) tartoznak (Rimet & Bouchez 2012). A bevonatban nagyobb gyakorisággal általában áradás során, a tározók feltöltésének korai szakaszában (pl. Tisza-tó) jelenhetnek meg, valamint vízfolyások tározó alatti szakaszán, kiülepedés révén (B-Béres et al. 2014, Kókai et al. 2019, Szabó et al. 2004). Jellemzően a szukcesszió kései stádiumában jelennek meg a bevonatban (Stevenson et al. 1996).



2. kép Sematikus kép az egyes guildok bevonatban való elhelyezkedéséről: (a) alacsony profilú; (b) magas profilú; (c) motilis; (d) planktonikus guild. (A szerző saját rajza)

2.1.5. Életstratégiák

A C -, S -, R-stratégia azon alapszik, hogy az adott taxon milyen hatékonyan, ill. milyen gyorsan tudja a környezetében rendelkezésre álló erőforrásokat kiaknázni, milyen a stressztoleranciája, és adott feltételek mellett milyen gyorsan tud szaporodni (Law et al. 2014).

A C-stratégisták jó kompetitorok, ezáltal a tápanyagban gazdag környezetben kompetíciós előnyt élveznek. A stabil, „zavartalan” környezetet kedvelik (pl. fáska kolóniát képező fajok). Az R-stratégisták ruderálisak, gyorsan szaporodnak, az első kolonizálók közülük kerülnek ki, jól tűrik a zavarást. Ezek a fajok lehetnek teljes felülettel tapadók vagy szárral rögzülők, illetve fonalas vagy szalag felépítésűek, de pl. a *Navicula lanceolata* (birafid - naviculoid) is ide tartozik.

A rendszer gyengeségei közé tartozik, hogy nagyon kevés S-stratégiát követő kovaalgát tudunk megkülönböztetni, és a birafid fajok jelentős része sem sorolható be egyik kategóriába sem.

2.1.6. Halofil jelleg

A víz halobitásának, azaz a sótartalomnak és az ionösszetételnek az emelkedése (Felföldy 1987), például vízhozam változás vagy terhelés hatására, a bevonat kovaalga közösségének összetételében mennyiségi és minőségi változásokat indukál. Ezek a körülmények pedig a halofil kovaalga fajok számára teremtenek kedvező életfeltételeket.

Az egyes kovaalga taxonokat van Dam et al. (1994) munkája nyomán csoportosítjuk halofil ill. nem-halofil kategóriákba. Alapvetően az 500-1000 mg L⁻¹ közötti Cl⁻ tartalommal jellemezhető vizeket preferáló fajokat tekintjük halofilnak. Az 500 mg L⁻¹-nél kisebb Cl⁻ koncentrációt kedvelő taxonokat pedig a nem-halofil kategóriába soroljuk.

2.2. A több-trait-es vizsgálatokban és csoportosítási rendszerekben rejlő lehetőségek

A fitobenton kutatásokban csupán az elmúlt évtizedben kerültek előtérbe az olyan ökológiai stratégiákon alapuló elemzések, melyek különböző kritériumoknak megfelelő morfológiai és/vagy funkcionális jellegek együttes vizsgálatán alapulnak (Tapolczai et al. 2016).

Azonos ökológiai csoportba soroljuk azokat a szervezeteket, melyek életstratégiájukból kifolyólag hasonló niche-t töltenek be. A szakirodalomban az ökológiai csoport szinonimájaként jelenik meg a funkcionális csoport elnevezés, és mivel a fitoplankton ökológiában már hosszú ideje ezt használják, a fitobenton esetében is célszerű ezt a terminológiát követni (Tapolczai et al. 2016). Ennek nyomán munkánk során mi is a „funkcionális csoport”-ot használjuk.

A kovaalga funkcionális csoportok használata olyan ökológiailag releváns összefüggések vizsgálatát és kimutatását teszi lehetővé, melyre a faj alapú megközelítések, jellegükből adódóan nem, vagy csak kis hatékonysággal képesek. Ugyanis amíg azt szinte lehetetlen előre jelezni, hogy az egyes fajok mikor jelennek meg, vagy tűnnek el a közösségből, addig a trait-alapú kategóriák arányainak változásai adott abiotikus tényezők ismeretében többé-kevésbé előre jelezhetők (Berthon et al. 2011, Stenger-Kovács et al. 2013, B-Béres et al. 2014, 2016, Kókai et al. 2015, Lange et al. 2016). Ez az állítás fordítva is

igaznak bizonyulhat, azaz a trait-alapú kategóriák gyakoriságának ismeretében következtetni lehet a vizsgált vízteret érintő jelentősebb hatásokra.

A több-trait-es kovaalga vizsgálatok valamint a különböző kombinált csoportosítási rendszerek több esetben erős kapcsolatot mutattak a környezeti háttérváltozókkal. Emellett a fent bemutatott kovaalga jellegek többsége a teljes bentikus algaközösség tanulmányozása során is eredményesen alkalmazható (Law et al. 2014, Lange et al. 2016, Lukács et al. 2018, 2021). Az alábbiakban a kifejezetten kovaalga közösségek vizsgálatára irányuló megközelítések kerülnek bemutatásra.

2.2.1. Az öko-morfológiai csoportosítási rendszer

A kombinált öko-morfológiai funkcionális csoportokat (combined eco-morphological functional groups = CEMFGs) az egyes guildek (L, H, M, P) és sejtméret kategóriák (S1, S2, S3, S4, S5) ötvözésével alakítottuk ki, ezáltal húsz kategóriát képeztünk (LS1-LS5, HS1-HS5, MS1-MS5, PS1-PS5; B-Béres et al. 2016). Az ezt a csoportosítási rendszert elsőként alkalmazó vizsgálat eredményei szerint az ökológiai guildek robusztusságát növeli a sejtmérettel való párosítás, és ezáltal szoros korrelációt mutat a környezeti tényezőkkel kolonizációs vizsgálat során (B-Béres et al. 2016). További tanulmányok szerzői is alkalmasnak találták ezeket a kombinált kategóriákat, más jellegekkel kiegészítve, mind az alpesi vízfolyások kiszáradásának (Falasco et al. 2018), mind a tavak bentikus kovaalga alapú niche-karakterisztikájának vizsgálatához (Lengyel et al. 2020).

2.2.2. Trait-alapú kovaalga indexek fejlesztésére irányuló vizsgálatok

Tapolczai és munkatársai (2017) Mayotte sziget (Franciaország) vízfolyásainak az ökológiai állapotértékeléséhez a hagyományos, EU VKI keretén belül alkalmazott taxon-alapú index mellett trait-alapú metrikát is képeztek három morfológiai trait (sejtméret, felület-térfogat arány, hossz-szélesség arány), egy funkcionális trait (ökológiai guildek), valamint egy fiziológiai trait (N-fixációs képesség) bevonásával. Eredményeik szerint mindkét megközelítés alkalmas lehet az általuk vizsgált vizek minőségének megadására. Emellett arra is felhívják a figyelmet, hogy a trait-alapú vizsgálatok a fajok pontos identifikációja során felmerülő bizonytalanságok elkerülésének révén akár sokkal érzékenyebb és megbízhatóbb eredménnyel szolgálhatnak az állapotértékelések során.

Stenger-Kovács és munkatársai (2018) funkcionális (guildek) és morfológiai trait-eket (sejttérfogat, hossz-szélesség arány) vontak vizsgálatba, és ennek segítségével olyan trait-

alapú metrikát dolgoztak ki (TBI), amely a fajalapú index (DISP) mellett egyaránt hatékonyak bizonyult hazai szikesek ökológiai állapotértékelése során.

2.2.3. Aszály indukált vízszintcsökkenés hatása a bentikus kovaalga közösségekre a Kárpát-medencében

A klímaváltozás következményeként az utóbbi évtizedekben a Kárpát-medence éghajlata melegebbé vált, az év legszárazabb időszaka pedig a korábban megszokott január-februárról fokozatosan július-augusztusra tolódott (Bartholy et al. 2014). Ennek következtében mind gyakrabban tapasztalunk szélsőséges vízhozam változásokat alföldi vízfolyásainkon (B-Béres et al. 2014, 2016, Kókai et al. 2015, Lukács et al. 2018), melyek szélsőséges esetben ki is száradhatnak, s az aszályal gyakran sújtott területeken a kiszáradó, időszakos vizek jelenléte egyre természetesebbé válik (B-Béres et al. 2019).

B-Béres és munkatársai (2019) a tiszántúli régió állandó, valamint kiszáradó vízfolyásainak tanulmányozása illetve összehasonlítása során az ökológiai guildeket, a sejtméretet, a hossz-szélesség arányt, a mobilitást, emellett a kovaalgák esetleges halofil, pionír és aerofil jellegét vették figyelembe. A vizsgálat eredményei rávilágítottak az eltérő típusú víztestek kovaalga közösségének trait-alapú összetételében mutatkozó alapvető különbségekre, valamint sikerült azonosítani a kiszáradást indikáló kovaalga jelleg-csoportot (kisméretű, aerofil és/vagy alacsony profilú, pionír taxonok). Emellett megállapítást nyert, hogy az időszakos, azaz kiszáradó vízfolyásokat jellemző funkcionális gazdagság szignifikánsan alacsonyabb, mint az állandó vizekben.

Várbíró és munkatársai (2020) kovaalga traiteken (guildek, sejtméret, életforma típusok, mobilitás, pionír jelleg) alapuló elemzéssel bizonyították, hogy magyarországi kiszáradó kisvízfolyások kovaalga közösségének alakításában a fajok közti interakciós kapcsolatoknak jelentős közösségformáló szerepe van. Vagyis a kiszáradás, mint környezeti szűrő, hamar kiszelektálja azokat a taxonokat, melyek nem képesek azt elviselni. A megmaradó fajok között pedig, mivel azok nagyon hasonló forráskihasználással jellemezhetők, erős versengés zajlik. Ezzel szemben a mediterrán területeken (Portugáliában) a környezeti és a biotikus hatás egyformán hangsúlyosnak bizonyult.

2.2.4. Vízhasználat és védelem hatása a bentikus kovaalga közösségekre

Az édesvízi ökoszisztémák optimális kezelése, ill. hasznosítása során az azok jó ökológiai állapotának/potenciáljának fenntartását célzó intézkedések mellett (EU Víz Keretirányelv; 2000/60/EK), a fenntartható használat/hasznosítás társadalmi és gazdasági

szempontjait figyelembe véve (Daily et al. 1997) a helyi és nemzetközi természetvédelmi törekvéseket is szem előtt kell tartanunk. Ezen szempontok összehangolása rendkívüli nehézségekbe ütközik, amennyiben az érintett víztestek egyes területei (pl. vízgyűjtő területek egységei, vagy állóvizek medencéi) eltérő védettséggel, illetve hasznosítási igényekkel jellemezhetők (Adams et al. 2015). A védelmi intézkedések azonban kizárólag a makroszkopikus élőlénycsoportok védelmére, azok élőhelyeinek fenntartására irányulnak, a mikroszkopikus szervezetek, köztük a bentikus kovaalgák védelméről pedig nem tesznek említést (Miniszteri rendelet 2001). Az alábbiakban említett vizsgálatok eredményei igyekeznek felhívni a figyelmet a különböző hasznosítással és védelemmel érintett víztestek bentikus kovaalga közösségeinek taxonómiai és funkcionális összetételét, valamint diverzitását befolyásoló tényezőkre.

Stenger-Kovács és munkatársai (2020) vízfolyások nagyobb adatbázisán végzett vizsgálatuk során taxonómiai elemzés mellett a fentebb említett vizsgálatukban is alkalmazott trait-ekből (guild, sejtterfogát, hossz-szélesség arány) képzett kombinált öko-morfológiai kategóriákat is nagy hatékonysággal alkalmazták a különböző vízhasználatok vízfolyásokat érintő hatásainak azonosítására.

B-Béres és munkatársai (2021) ugyanezen trait-ek bevonásával vizsgálta, hogy milyen hatást gyakorol a védelem és a hasznosítás alföldi állóvizek kovaalga közösségének összetételére és diverzitására, valamint a vizek kovaalga alapú ökológiai állapotára. Az eredmények rámutattak arra, hogy míg a védelem nem töltött be kiemelt szerepet sem a diverzitás, sem az ökológiai állapot alakításában, addig a hasznosításra irányuló tevékenységek növekvő intenzitása szignifikánsan csökkentette a funkcionális gazdagságot.

A dolgozatban bemutatott negyedik vizsgálatunk ugyancsak a védelemből, valamint a hasznosításból eredő változások nyomon követésére fókuszál a Tisza-tó fitobenton közösségének taxonómiai ill. trait-alapú elemzése során.

3. Anyag és módszer

A négy vizsgálat során végzett mintavételekre, a minták feldolgozására és az eredmények értékelésére vonatkozó legfontosabb adatokat az 1. mellékletben foglaltuk össze. A táblázat tartalmazza a mintázott víztestek jellegét, a mintavételek idejét, a mintavételi pontok számát, az összes mintaszámot, az aljzat típusát, a terepen, ill. a laboratóriumban mért környezeti háttérváltozókat, a vizsgált kovaalga jellegeket, ill. funkcionális csoportokat, valamint az alkalmazott statisztikai módszereket és a számolt kovaalga indexeket.

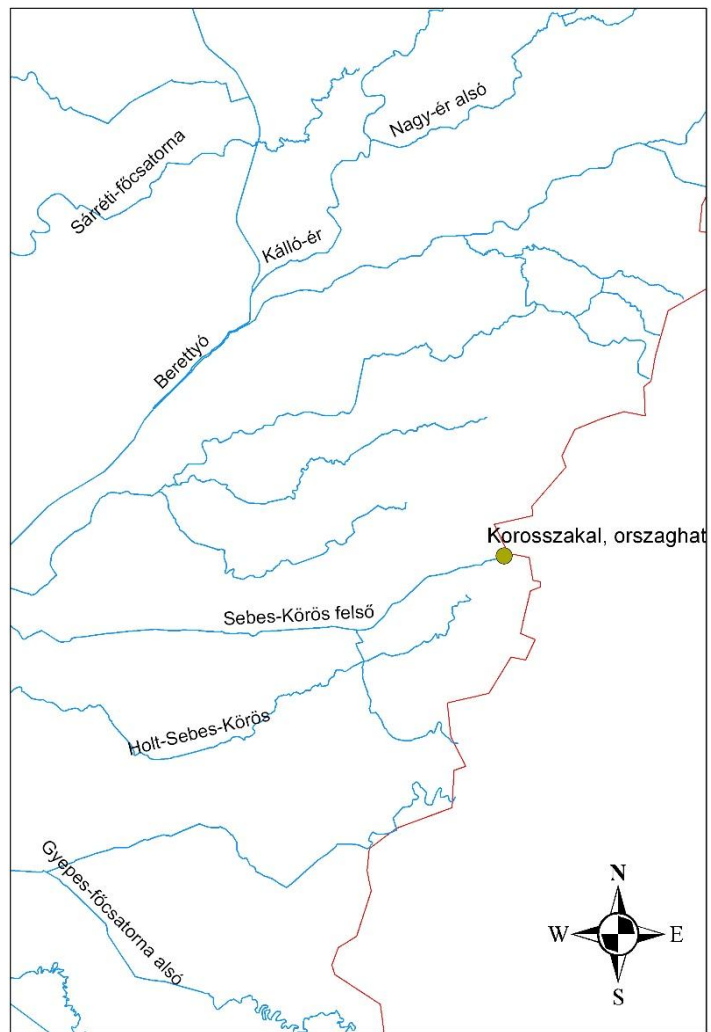
A szerző a társszerzős tanulmányok alapját képező vizsgálatok során (1. és 3. vizsgálat) a minták feldolgozását, az adatbázis szerkesztését és az adatok értékelését végezte el.

3.1. A mintavételi helyek rövid bemutatása

3.1.1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

Ebben a vizsgálatban a bevonat- és vízmintákat a Sebes-Körösből gyűjtöttük Körösszakálnál (47°00'41,95"N, 21°36'25,68"E) 2012. április-november között havi gyakorisággal (1. ábra). A Sebes-Körös a 2015-ös Vízyűjtő-gazdálkodási Terv alapján a 7L víztértípusba tartozik, azaz síkvidéki, kis esésű, meszes, közepes-finom mederanyagú, nagy vízgyűjtőjű folyó (web 2). 2012-ben a nyár és az ősz extrém száraz volt hazánkban (web 3), ezért számos alföldi vízfolyásunk, köztük a Sebes-Körös vízhozama is drasztikusan lecsökkent (3. kép). A 2012-es csapadékmennyiség (427 mm) 25%-kal volt kevesebb a száz éves átlagnál (569 mm) és nagyon egyenlőtlen volt az eloszlása: a vegetációs periódus második felére az éves csapadékmennyiségnek kevesebb, mint 36%-a jutott. A vízhozam adatokat az Országos Vízügyi Főigazgatóság, a csapadék adatokat az Országos Meteorológiai Szolgálat bocsátotta a rendelkezésünkre.

A nagyon alacsony vízhozam következtében különböző áramlási viszonyokkal jellemezhető szegmensek alakultak ki ősszel (szeptember - november) a folyómederben. A még folyamatos „vízszál” (áramló szegmens) és a part közötti területen rendkívül lassú folyású, kvázi állóvízi szegmensek alakultak ki, melyek egymással összeköttetésben álltak (3. kép). Az őszi időszakban ezekből az állóvízi szegmensekből is gyűjtöttünk bevonatmintákat.



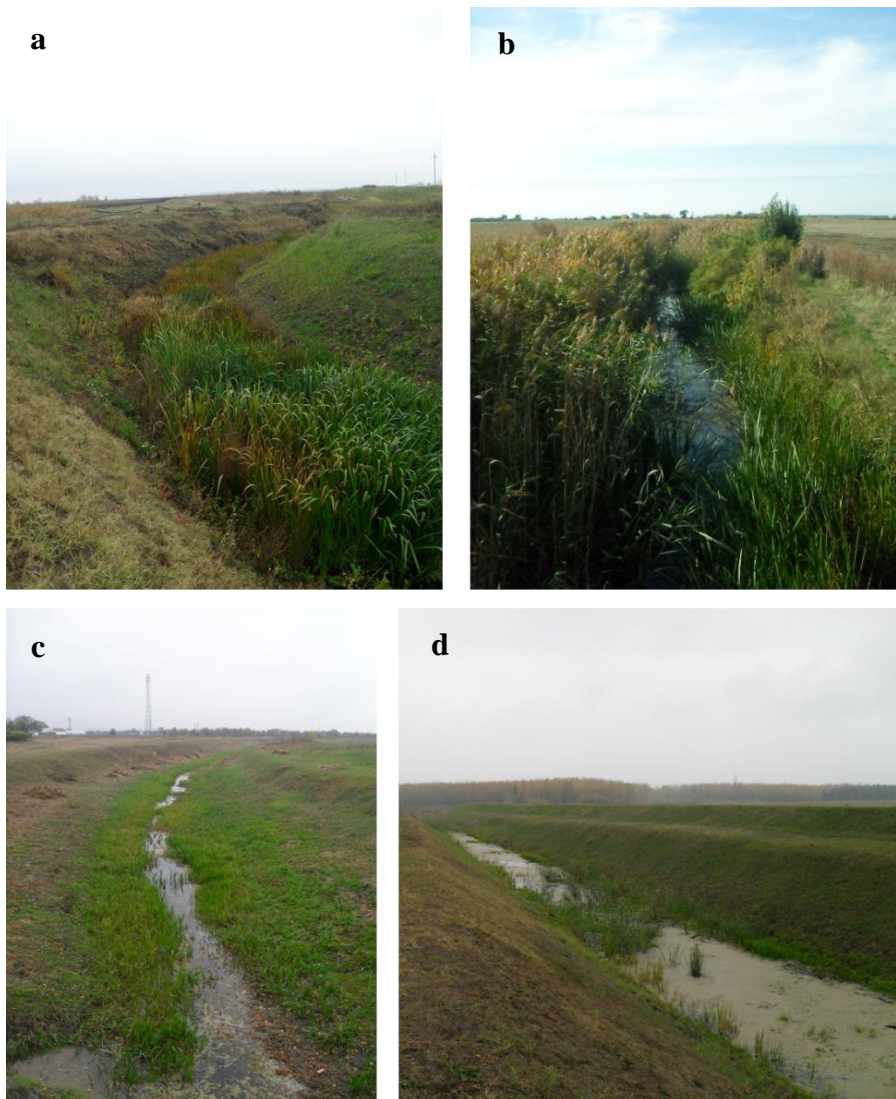
1. ábra A körösszakáli mintavételi pont a Sebes-Körös folyón.



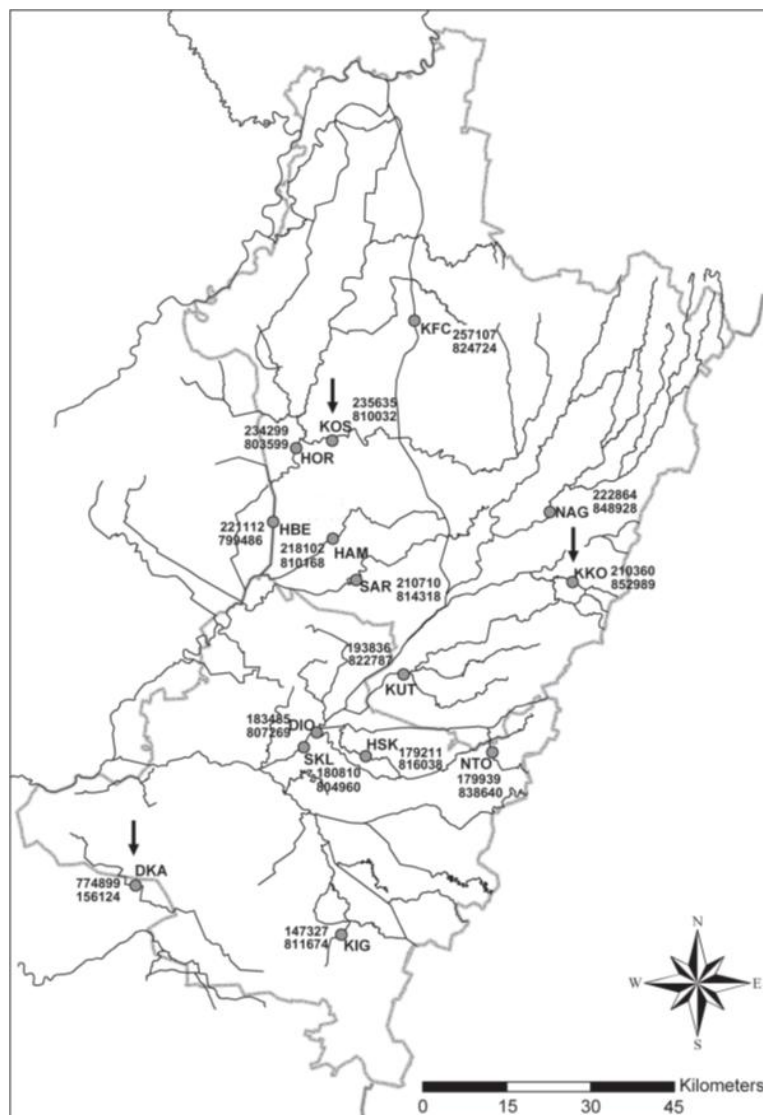
3. kép A Sebes-Körös (Körösszakál) rendkívül alacsony vízhozammal. (fotó: Deák Csaba)

3.1.2. Sejtterfogat és sótűrés – nyári aszály

A 2012-es év nyári-őszi csapadékhiányos időszakában jellemző drasztikus vízhozam csökkenés más alföldi vízfolyások esetében is megfigyelhető volt (4. kép). Ezen vizsgálatunk során 15 különböző méretű (6S, 6M, 7L) síkvidéki, kis esésű, meszes, közepes-finom mederanyagú víztestből gyűjtöttünk bevonat- és vízmintát tavasszal és ősszel (2. ábra; 2. melléklet). A vizsgált víztestek típusát és azok leírását a 2. melléklet tartalmazza.



4. kép Négy vízfolyás az őszi mintavételi időszakban. a) Kis-Körös-főcsatorna – KKO; b) Sárréti-csatorna – SAR; c) Nagy-ér – NAG; d) Kutas-főcsatorna – KUT. (fotók: Deák Csaba)



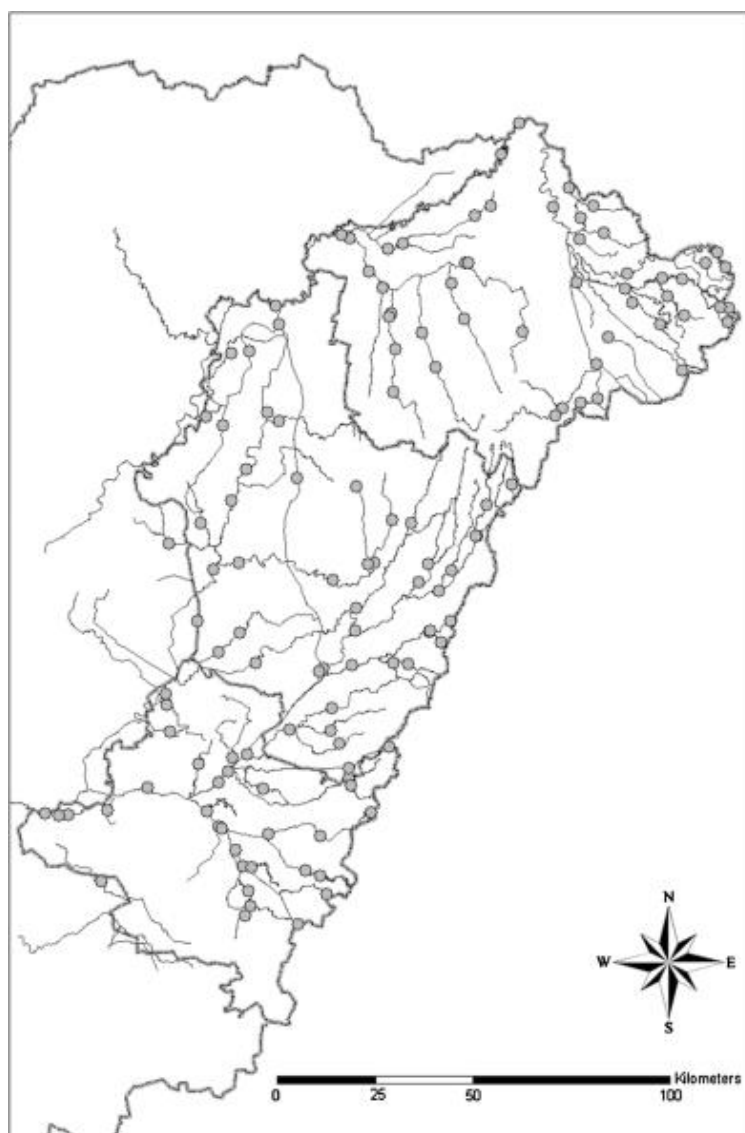
2. ábra A tiszántúli mintavételi terület. Az ábrán a mintavételi pontok EOV koordinátái kerültek feltüntetésre. A mintavételi helyek rövidítését a 2. melléklet tartalmazza.

3.1.3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

Harmadik vizsgálatunkhoz 85 síkvidéki vízfolyásból összesen 865 kovaalga és vízmintát gyűjtöttünk összesen 137 mintavételi helyen 2007-2015 között, áprilistól október végéig, minimum kétszer egy évben (tavasszal és ősszel) (3. ábra; 7. táblázat). A mintázott vízfolyások teljes listáját, azok típusát és az egyes mintavételi helyekről származó minták számát a 4. melléklet tartalmazza.

7. táblázat A vizsgált víztestek típusa, valamint az egyes típusokba tartozó mintavételi pontok ill. minták száma.

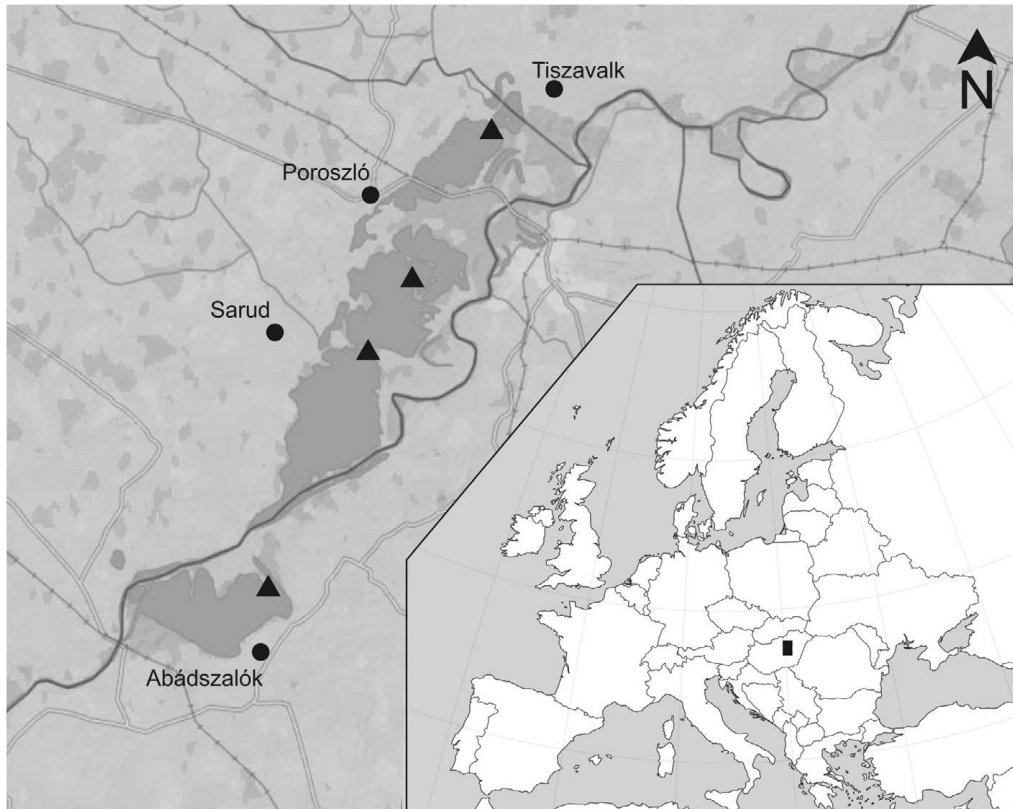
Típus	Mintavételi pontok száma	Minták száma
4L	1	16
5M	1	4
6S	21	93
6M	77	325
7L	26	304
8N	11	123



3. ábra Mintavételi terület és mintavételi pontok.

3.1.4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás

Negyedik vizsgálatunk helyszíne a különösen gazdag élővilágnak otthont adó Tisza-tó (Kiskörei-tározó) volt, amely hazánk, és egyben a Kárpát-medence második legnagyobb állóvize (4. ábra).



4. ábra A Tisza-tavi mintavételi pontok (fekete háromszöggel jelölve). Koordinátái: Tiszavalki-medence – $47^{\circ}40'14.7''\text{N}$, $20^{\circ}42'56.4''\text{E}$; Poroszlói-medence – $47^{\circ}36'39.2''\text{N}$, $20^{\circ}40'27.8''\text{E}$; Sarudi-medence – $47^{\circ}35'00.7''\text{N}$, $20^{\circ}39'11.5''\text{E}$; Abádszalóki-öböl – $47^{\circ}29'53.1''\text{N}$, $20^{\circ}35'44.3''\text{E}$.

Az 1973-ban, a Tisza folyó duzzasztásával létesített tározó vízszintje mesterségesen szabályozott (ICPDR 2008, Vasvári & Erdős 2015). Természetvédelmi értéke mellett a tározót fontos rekreációs központként tartják számon, lehetőséget biztosítva számos vízhasználati tevékenységhez (ICPDR 2008, Vasvári & Erdős 2015). A Tisza-tó a Közép-Tisza régióban helyezkedik el az Alföldön. 27 km hosszú, felszíni területe $127,34 \text{ km}^2$, teljes térfogata 253000000 m^3 . Átlagos mélysége 1,3 m, legnagyobb mélysége 17 m (K-Szilágyi et al. 2013). Az élőhelyek mozaikossága nagyon jellemző a tározóra (kiterjedt makrofita borítás, nyíltvizes területek, szigetek). Négy, különböző módon hasznosított medence alkotja: a nagymértékben védett Tiszavalki-medence, a közepesen védett Poroszlói- és Sarudi-medence, és az alacsony védelmi szinttel, ill. nagy rekreációs aktivitással jellemezhető Abádszalóki-

öböl. Az egyes medencékre jellemző rekreációs tevékenységek típusát és azok intenzitását, valamint a védelem szintjét a 8. táblázat tartalmazza. A hasznosításra vonatkozó adatokat a Közép-Tisza-vidéki Vízügyi Igazgatóság bocsátotta rendelkezésünkre.

A mintavételek tervezésénél két kiemelten fontos tényezőt kellett figyelembe venni. (i) A tározó vízszintje mesterségesen szabályozott. Ez azt jelenti, hogy a tározó feltöltése általában márciusban kezdődik és áprilisban ér véget. További vízszint módosítás történik október-november folyamán a téli vízszint eléréséhez. (ii) Az érett biofilm kialakulásának folyamata időigényes: legalább 4-6 hét szükséges a kellő denzitású bentikus közösség kialakulásához (Tapolczai et al. 2016). Így epifitikus kovaalga mintát kétszer gyűjtöttünk egy évben, júniusban és augusztusban, négy éves periódusban (2014-2017), a tározó mind a négy medencéjéből (4. ábra).

8. táblázat A Tisza-tó medencéinek vízkezelési stratégiája. A számok a rekreációs tevékenységek intenzitását és a védelem mértékét jelölik: 0 – nem jellemző; 1 – 1-24%; 2 – 25-49%; 3 – 50-74%; 4 – 75-100%.

	Tiszavalki -medence	Poroszlói -medence	Sarudi- medence	Abádszalóki- öböl
Rekreációs tevékenységek típusa	Rekreációs tevékenységek intenzitása			
Horgászat	3	3	2	2
Csónak használat – belső égésű motorral	2	3	2	3
Csónak használat – elektromos motorral	1	1	0	0
Úszás	0	1	1	1
Vízi sportok	0	0	2	3
	Védelem szintje			
	4	2	2	1

3.2. Környezeti háttérváltozók

A mintavételek helyszínén, mind a négy vizsgálat során mértünk víz hőmérsékletet, oldott oxigént, pH-t és vezetőképességet hordozható mérőműszer segítségével (Multi 350i-WTW, Germany). A további környezeti háttérváltozók meghatározásához gyűjtött vízmintákat hűtőtáskában (4°C-on) szállítottuk laboratóriumba. A vizsgált paraméterek teljes listája a 9. táblázatban került feltüntetésre.

9. táblázat A laboratóriumban vizsgált környezeti háttérváltozók, mérési módszerek és a vonatkozó hazai ill. nemzetközi szabványok. Vizsgálatok: 1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam; 2. Sejtterfogát és sótűrés – nyári aszály; 3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása; 4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás.

Környezeti háttérváltozó	Vizsgálat	Módszer	Szabvány	
Ammónium	NH ₄ ⁺	1., 2.	manuális spektrofotometria	MSZ ISO 7150-1:1992
Ammónium-nitrogén	NH ₄ ⁺ - N	3.	spektrofotometria	ISO 15923-1:2013
Biológiai oxigénigény	BOI ₅	3., 4.	hígításos-oltásos	MSZ EN 1899-1:2000
Foszfát	PO ₄ ³⁻	2.	spektrofotometria	MSZ EN ISO 6878:2004
Foszfát-foszfor	PO ₄ ³⁻ - P	3.	spektrofotometria	ISO 15923-1:2013
Hidrogén-karbonát	HCO ₃ ⁻	2.	titrimetria	MSZ 448-11:1986
Kémiai oxigénigény	KOI _{Cr}	4.	kromatometria	MSZ 12750-21:1971
Klorid	Cl ⁻	2., 3., 4.	argentometria (2., 4.) spektrofotometria (3.)	MSZ 1484-15:2009 (2., 4.) ISO 15923-1:2013 (3.)
Nitrát	NO ₃ ⁻	1., 2.	spektrofotometria	MSZ 1484-13:2009
Nitrát-nitrogén	NO ₃ ⁻ - N	3.	spektrofotometria	ISO 15923-1:2013
Nitrit	NO ₂ ⁻	1., 2.	spektrofotometria	MSZ 1484-13:2009
Nitrit-nitrogén	NO ₂ ⁻ - N	3.	spektrofotometria	ISO 15923-1:2013
Összes foszfor	TP	1., 4.	ammónium-molibdenátos spektrometria (1.), spektrofotometria (4.)	MSZ EN ISO 6878:2004 (1.), MSZ 260-20:1980 (4.)
Összes lebegő anyag	TSS	3., 4.	gravimetria	MSZ 260-3:1973 (3.), MSZ 12750-6:1971 (4.)
Összes nitrogén	TN	1.,4.	különböző nitrogén formák összegzése	MSZ 260-12:1987

3.3. A fitobenton minták gyűjtése és feldolgozása

A fitobenton minták gyűjtése és tartósítása az MSZ EN 13946:2003 szabványnak megfelelően történt. Mintavételenként 5 db aljzatot (10. táblázat) távolítottunk el a vízből, és a rajtuk lévő bevonatot belemostuk a mintatartó edényekbe.

10. táblázat A fitobenton minták gyűjtéséhez használt aljzatok.

	Aljzat
Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam	kő
Sejtterfogát és sótűrés – nyári aszály	makrofita
Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása	kő, makrofita

A bevonatmintákat a mintavétel helyszínén nátrium-acetát mentes Lugol-oldattal tartósítottuk. A kovaalgák pontos fénymikroszkópos azonosításához a sejtek szervesanyag tartalmát forró hidrogén-peroxidos módszerrel elroncsoltuk (Ács & Kiss 2004), majd a tisztított mintákat megfelelő koncentrációra hígítva (10-15 valva/látómező 1000×-es nagyításon), és Naphrax gyantába ágyazva tartós preparátumokat készítettünk belőlük. A minták határozása Leica DMRB kutatómikroszkóppal, Leica PL Fluotar objektívvel történt 1000-1600×-os nagyításon, legalább 400 valva azonosításáig (MSZ EN 14407:2004). A határozás során felhasznált irodalom a következő volt: Krammer & Lange-Bertalot (1997a, b; 2004a, b), Potapova & Hamilton (2007), Bey & Ector (2013), Stenger-Kovács & Lengyel (2015).

3.4. Kovaalga jellegek és csoportosítási rendszerek

Az egyes vizsgálatokban használt jelleget, ill. csoportosítási rendszereket a 11. táblázatban foglaltuk össze. Az egyes rendszerek részletes bemutatását a 2.1. ill. 2.2. fejezetek tartalmazzák, ezért itt csak röviden utalunk az egyes csoportosítási rendszerekre, illetve az adott vizsgálathoz kapcsolódó specifikus ismeretekre.

11. táblázat A vizsgálatainkban alkalmazott trait-ek ill. csoportosítási rendszerek.

	Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam	Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály	Kombinált öko- morfológiai csoportosítási rendszer validálása	Kovaalga traitek – vízhasznosítás
Guild	X			X
Halofil jelleg		X		
Sejttérfogat		X		X
CEMFGs			X	
Hossz/szélesség arány				X

Mobilitás	X
Pionír jelleg	X
Sejtszerveződés	X
Tapadás	X

3.4.1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

A kovaalga fajok guildekbe történő besorolása Passy (2007) alapján történt, kiegészítve ezt a hármas felosztást a planktonikus kategóriával. Vagyis a taxonokat összesen négy kategóriába (alacsony profilú, magas profilú, motilis és planktonikus) soroltuk (ld. bővebben 2.1.4.).

3.4.2. Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály

A taxonokat sejttérfogat szerint különítettük el, és öt kategóriába soroltuk be őket (Berthon et al. 2011; ld. bővebben 2.1.2. fejezet). Az egyes taxonok sejttérfogat értékeinek megadásához Rimet & Bouchez (2012) munkáját használtuk. A taxonokat van Dam et al. (1994) alapján soroltuk halofil és nem-halofil kategóriákba (ld. bővebben 2.1.6. fejezet).

3.4.3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

A harmadik vizsgálatban a kombinált öko-morfológiai funkcionális csoportokkal dolgoztunk (combined eco-morphological functional groups = CEMFGs) (ld. bővebben 2.2.1. fejezet). Ahogy a 2.2.1. fejezetben olvasható, a kombinált csoportosítási rendszer alapja, hogy a kovaalga guild kategóriákhoz sejttérfogat kategóriákat rendelünk (B-Béres et al. 2016).

A szakirodalomban három féle guild-felosztással találkozhatunk:

(i) Az eredeti Passy-féle (2007) felosztás: ez a felosztás a taxonokat három kategóriába rendezi (ld. 2.1.4. fejezet);

(ii) Passy rendszere különálló planktonikus guilddel kiegészítve (pl. B-Béres et al. 2014): ez a felosztás a bentikus kovaalgák guildekbe sorolásánál Passy (2007) rendszerét veszi alapul, ugyanakkor a planktonikus fajokat külön kategóriába sorolja;

(iii) Rimet & Bouchez (2012) módosított felosztása, szintén planktonikus guilddel kiegészítve. Ez a felosztás már nemcsak a planktonikus fajokat helyezi át különálló

kategóriába, hanem egyes fajok esetében, azok tulajdonságait és ökológiai igényeit figyelembe véve, eltér az eredeti Passy-féle (2007) besorolástól, azokat más kategóriákba helyezi át.

Figyelembe véve mindhárom csoportosítási rendszert, mindegyikre elvégeztük a kombinált öko-morfológiai csoportosítást (12. táblázat):

(i) CEMFG-O: eredeti Passy-féle (2007) guild kategóriák kombinálva a sejtméret kategóriákkal; CEMFG kategóriák száma 15;

(ii) CEMFG-P: Passy (2007) felosztása önálló planktonikus guilddel kiegészítve, és a sejtméret kategóriákkal ötvözve; kategóriák száma 20;

(iii) CEMFG-RB: Rimet & Bouchez (2012) planktonikus guildet ugyancsak tartalmazó finomított felosztásának és az egyes méretkategóriáknak a kombinált rendszere; kategóriák száma 20.

12. táblázat A három féle csoportosítási rendszert alkotó kombinált kategóriák felépítése és száma. CEMFG-O: Passy (2007) eredeti felosztása; CEMFG-P: Passy (2007) rendszere planktonikus guilddel kiegészítve; CEMFG-RB: Rimet & Bouchez (2012) finomított felosztása; L: alacsony profilú guild; H: magas profilú guild; M: motilis guild; P: planktonikus guild; S1-S5: sejtméret kategóriák.

	CEMFG-O	CEMFG-P	CEMFG-RB
Guildek	L, H, M	L, H, M, P	L, H, M, P
Sejtméret kategóriák	S1, S2, S3, S4, S5	S1, S2, S3, S4, S5	S1, S2, S3, S4, S5
Kombinált kategóriák	LS1-LS5	LS1-LS5	LS1-LS5
	HS1-HS5	HS1-HS5	HS1-HS5
	MS1-MS5	MS1-MS5	MS1-MS5
		PS1-PS5	PS1-PS5
Kategóriák száma	15	20	20

3.4.4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás

A negyedik vizsgálatban hét jellemző kovaalga trait-et vontunk be az elemzésbe, melyek a következők voltak: a valva hossz/szélesség aránya (L/W; Stenger-Kovács et al. 2018), a sejtterfogat (S1-S2; Berthon et al. 2011), a mozgás (nem mozgó, lassan mozgó, gyorsan mozgó; Rimet & Bouchez 2012), a pionír jelleg (Rimet & Bouchez 2012); a tapadás erőssége (gyengén, közepesen vagy erősen tapadó; Rimet & Bouchez 2012), a sejtszerveződés

(egysejtű, fonalas, kolóniális; Rimet & Bouchez 2012), és a guildek (alacsony profilú, magas profilú, motilis, planktonikus; Passy 2007, Rimet & Bouchez 2012; ld. 2.1. fejezet).

3.5. Statisztikai elemzések

3.5.1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

Ezen vizsgálat során a környezeti háttérváltozók és a bentikus közösség fajösszetétele közötti összefüggések tanulmányozásához főkomponens analízist (PCA), kanonikus korrespondencia analízist (CCA) illetve részleges kanonikus korrespondencia analízist (DCA) végeztünk (ter Braak & Šmilauer 2002).

3.5.2. Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály

Ebben a vizsgálatban a környezeti háttérváltozók validációjához PCA, a kovaalga közösség összetétele és a validált környezeti faktorok közötti összefüggések tanulmányozásához DCA analízist végeztünk (Lepš & Šmilauer 2003). A teljes fajlistára vonatkozó prezencia-abszencia adatok bevonásával nem metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) futtattunk le (Canoco 5.0; ter Braak & Šmilauer 2002). A közösségek egyenletességét Past 2.11 programmal (Hammer et al. 2001) számoltuk ki.

3.5.3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

Ebben a vizsgálatban a környezeti faktorok és a 3 féle csoportrendszer közötti korrelációt CCA-val vizsgáltuk (Canoco 5.0; ter Braak & Šmilauer 2002). Emellett Monte-Carlo permutációs tesztet végeztünk annak meghatározására, hogy a kapott mintázat szignifikánsan eltér-e a randomtól.

3.5.4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás

Ezen vizsgálat során Monte-Carlo permutációs tesztet végeztünk azért, hogy eldöntsük, milyen környezeti paraméterek befolyásolták szignifikánsan a kovaalga közösség taxonómiai összetételét. A közösség összetétel (taxonok relatív gyakorisága) és a környezeti paraméterek (a víz fizikai és kémiai paraméterei, rekreációs tevékenységek intenzitása, védelmi szint) közti kapcsolat tanulmányozásához redundancia analízist (RDA) végeztünk (Canoco 5.0; ter Braak & Šmilauer 2002). Monte-Carlo permutációs tesztet végeztünk annak eldöntésére, hogy a kapott mintázat szignifikánsan eltér-e a randomtól. A vizsgált kovaalga traitek szezonális és térbeli eloszlását főkomponens analízis (PCA) segítségével vizsgáltuk.

A diverzitás tér-és időbeli karakterisztikájának illetve a medencék ökológiai állapotának összehasonlításához egyutas ANOVA-t használtunk (ter Braak & Šmilauer 2002). A függő változók a Berger-Parker index, a Rao-index és a MIL kovaalga index (bővebben ld. 3.6. fejezet) voltak, az állandó paraméterek pedig maga a négy medence júniusban és augusztusban. Továbbá egyutas ANOVA segítségével teszteltük a kora és késő nyári medencék fizikai és kémiai paramétereinek közti szignifikáns különbségeket. A leggyakoribb taxonok arányának kifejezéséhez Berger-Parker diverzitást számoltunk (Past 2.11; Hammer et al. 2001). A Berger-Parker diverzitás index egy egyszerű metrika a dominancia mérésére (Berger & Parker 1970, May 1975): a növekvő Berger-Parker index-érték növekvő dominanciát takar, ezáltal a diverzitás csökkenését fejezi ki. A medencék funkcionális diverzitását Rao-indexszel (Rao 1982) fejeztük ki (Canoco 5.0; ter Braak & Šmilauer 2002).

3.6. Ökológiai állapotértékelés, alkalmazott indexek

Az EU VKI előírásainak megfelelően (2000/60/EK), a Vízyűjtő-gazdálkodási Tervben (2015) megfogalmazott módon és metrikák segítségével adtuk meg vizeink ökológiai állapotát (web 2). Ennek értelmében a vizsgálatba vont vízfolyások esetében IPSITI kovaalga indexet, a Tisza-tó esetében MIL kovaalga indexet számoltunk az Európai Bizottság JRC technikai jelentésében (2014) foglaltaknak megfelelően.

Az IPSITI (Várbíró et al. 2012) index számolásához az alábbi képletet használtuk:

$$\text{IPSITI} = 1/3 \times (\text{IPS} + \text{SI} + \text{TI})$$

ahol IPS: Specific Pollution Sensitivity Index (Coste in CEMAGREF 1982);

SI: Austrian Saprobic Index (Rott et al. 1997);

TI: Austrian Trophic Index (Rott et al. 1999).

A MIL (Multimetric Index for Lakes; Kelly et al. 2014) index számolásához az alábbi képletet használtuk:

$$\text{MIL} = 1/3 \times (\text{IBD} + \text{EPI-D} + \text{TDIL}_{1-20})$$

ahol IBD: Indice Biologique Diatomées (Prygiel & Coste 1999);

EPI-D: Eutrophication/Pollution Index - Diatom based (Dell'Uomo 1996);

TDIL₁₋₂₀: Trophic Diatom Index for Lakes (Stenger-Kovács et al. 2007).

Az IPS, SI, TI, IBD, EPI-D és TDIL₁₋₂₀ indexek számolásához Zelinka & Marvan (1961) Coste (1982) által módosított egyenletét használtuk.

A számoláshoz szükséges adatokat az OMNIDIA 5.5 (Lecointe et al. 2003) és a DILSTORE (Hajnal et al. 2009) szoftverek tartalmazzák.

Mivel a Tisza-tó nem természetes állóvíz, így esetében az ökológiai állapot megadásával ökológiai potenciált fejezünk ki. A kovaalga indexek víztípusonkénti határértékeit a 13. táblázatban foglaltuk össze (web 2).

13. táblázat Az IPSITI és MIL kovaalga indexek típus-függő határértékei az öt minőségi osztály esetében.

Index	Típus	Kiváló	Jó	Mérsékelt	Gyenge	Rossz
	5M	≥11,9	11,1 – 11,89	7,4 – 11,09	3,7 – 7,39	< 3,7
	6S	≥12,0	10,4 – 11,99	6,9 – 10,39	3,5 – 6,89	< 3,5
IPSITI	6M	≥12,0	10,4 – 11,99	6,9 – 10,39	3,5 – 6,89	< 3,5
	7L	≥12,3	8,0 – 12,29	5,3 – 7,99	2,7 – 5,29	< 2,7
	8N	≥12,3	8,0 – 12,29	5,3 – 7,99	2,7 – 5,29	< 2,7
MIL	5	≥ 13,9	12,3 – 13,89	8,2 – 12,29	4,1 – 8,19	< 4,1

4. Eredmények

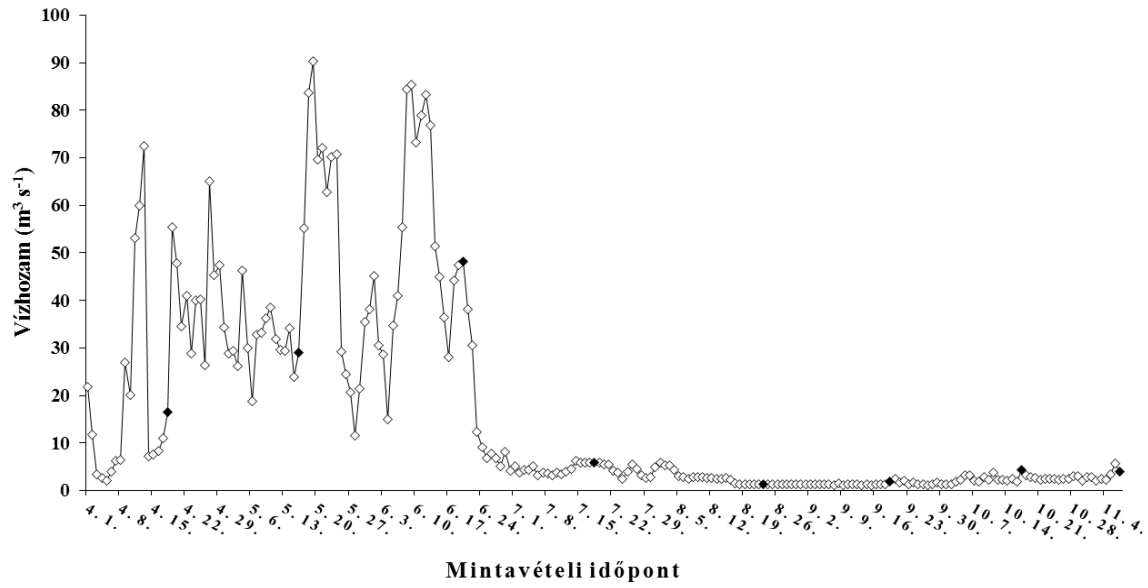
4.1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

Első vizsgálatunk célja a drasztikusan változó vízhozam fitobenton közösségre gyakorolt hatásának tanulmányozása volt az egyes kovaalga guildok arányainak változásán keresztül. Ezzel szerettük volna tesztelni a szakirodalomban hivatkozott eredeti guild felosztás (Passy 2007) planktonikus guilddel kiegészített csoportosítási rendszerét jelentős fizikai zavarással jellemezhető környezetben.

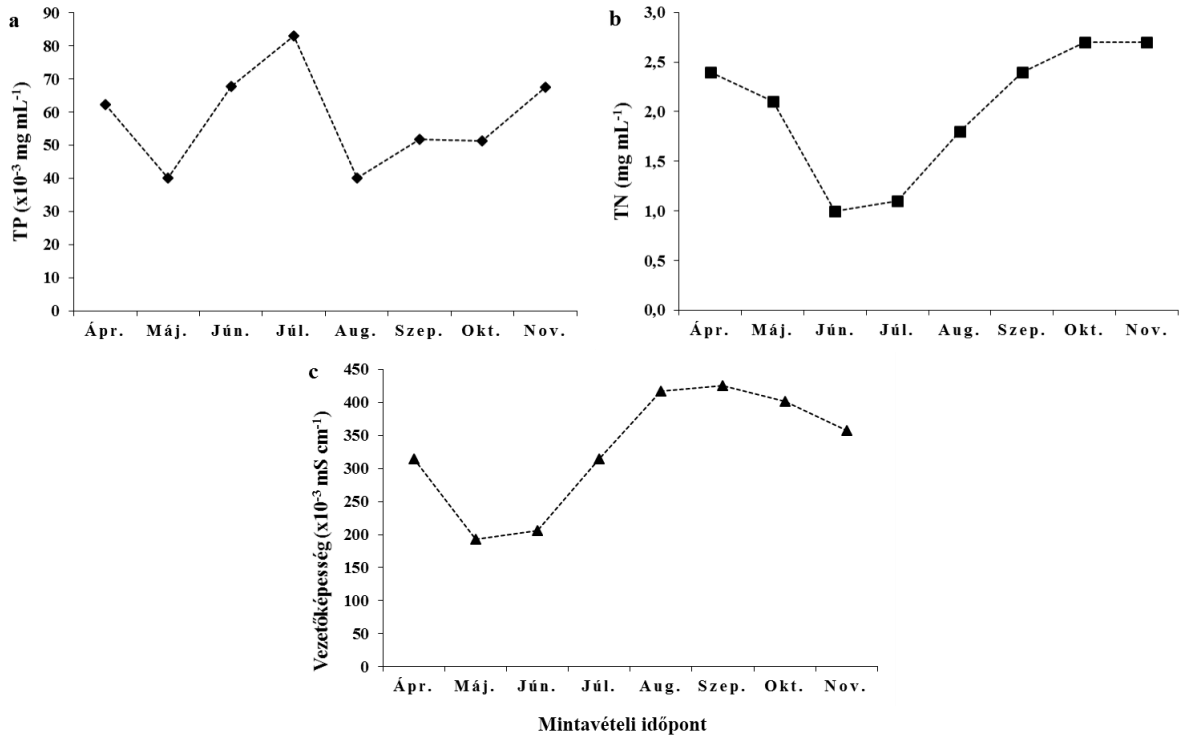
4.1.1. Környezeti paraméterek

A főkomponens analízisbe (PCA) 6 környezeti háttérváltozót, az összes nitrogént (TN), az összes foszfort (TP), a vízhozamot, a vezetőképességet, a hőmérsékletet és oldott oxigént, valamint az idő tényezőt vontuk be. Az első három tengely a varianciának 85%-át magyarázta. A legmagasabb korrelációt mutató paraméterek az első tengellyel az idő (0,6432) és a TN (0,5954), a második tengellyel a vízhozam (-0,5774), a harmadik tengellyel pedig a TP (-0,6136) és a vezetőképesség (0,5921) voltak.

A vízhozam áprilistól júniusig növekvő, június-júliusban azonban drasztikusan csökkenő tendenciát mutatott (5. ábra). A TP-koncentráció ingadozott a vizsgálati időszak során: április-májusban csökkent, májustól júliusig növekedett, majd a július-augusztusi jelentős csökkenést követően augusztustól novemberig ismét növekedett az értéke (6a. ábra). A TN-tartalom ellentétes tendenciát mutatott a vízhozammal: áprilistól júniusig csökkent, majd a júniusi minimum közel háromszorosára növekedett a júliustól novemberig tartó kis vízhozamos időszakban (6b. ábra). A csökkenő vízhozammal szoros összefüggésben a vezetőképesség értéke májustól szeptemberig megduplázódott (6c. ábra).



5. ábra A Sebes-Körös vízhozamának napi szintű változása Körösszakánál. A fekete rombuszok a mintavétel napjait jelölik.

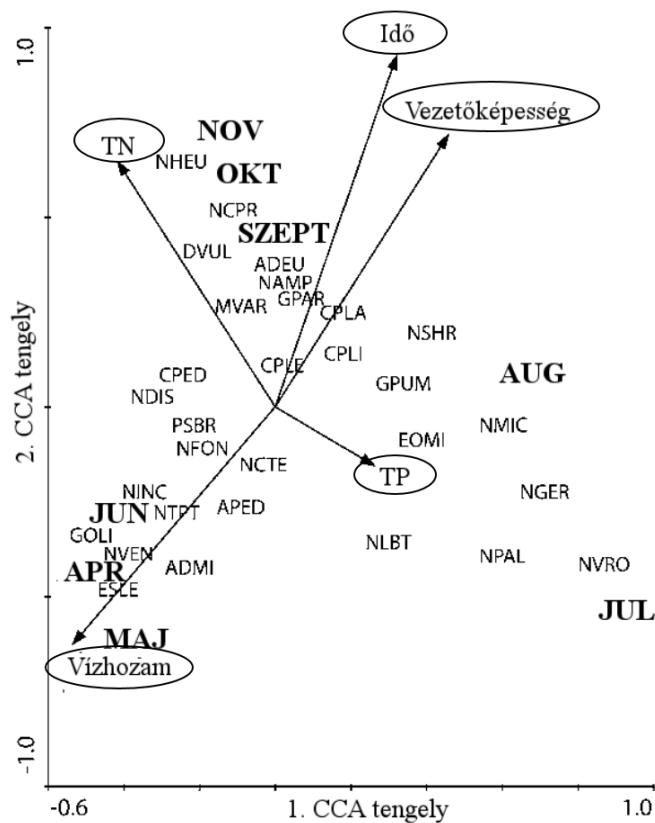


6. ábra A TP (a), a TN (b) és a vezetőképesség (c) értékeinek havi szintű változása.

4.1.2. Havi szintű változások – közösségszerkezet és kovaalga index

A kovaalga közösség taxonómiai- és guild-összetétele, valamint a diverzitás is jelentős mértékben változott a vizsgálat ideje alatt. A kanonikus korrespondencia analízisbe (CCA) azt az öt változót vontuk be, amelyek a PCA első 3 tengelyével a legnagyobb korrelációt mutatták, azaz az időt, a TN-t, a vízhozamot, a TP-t és a vezetőképességet (7. ábra). A CCA tengelyek sajátértékei rendre 0,488 és 0,453 voltak. A Monte-Carlo permutációs teszt igazolta, hogy a kapott mintázat szignifikánsan eltér a randomtól (N=99; $p=0,01$ az első és $p=0,04$ az összes kanonikus tengelyre).

A közösség taxonómiai összetételével kapcsolatban elmondható, hogy az *Achnanthydium minutissimum* és az *Amphora pediculus* karakterisztikus fajok voltak a nagy vízhozamú időszakban, és érzékenyen reagáltak a június-júliusi drasztikus vízhozam-csökkenésre. Ezzel szemben más, jellemzően *Navicula* és *Nitzschia* fajok, melyek júliusban jelentek meg és váltak gyakorivá, pozitívan korreláltak a TP változásával. A TN-nel pozitív korrelációt mutató taxonok (*Achnanthydium eutrophilum*, *Diatoma vulgare*, *Melosira varians*) a legalacsonyabb vízhozam mellett voltak a legnagyobb számban jelen. A *Cocconeis placentula* fajok relatív gyakorisága pozitívan korrelált a vezetőképességgel, és a legnagyobb egyedszámot szeptemberben érték el.



7. ábra A kovaalga közösség fajösszetétele és a környezeti háttérváltozók közötti kapcsolat. Az ábrán a 30 leggyakoribb taxon OMNIDIA kódja került feltüntetésre. TN: összes nitrogén, TP: összes foszfor.

Az említett környezeti háttérváltozók nemcsak a közösség fajösszetételét, hanem az egyes guild kategóriák arányainak változását is alapvetően befolyásolták (14. táblázat).

14. táblázat Az egyes guildok arányának változása, mindig az előző hónaphoz viszonyítva, a vizsgálati időszak folyamán (8. ábra nyomán); ↑: növekedett, ↓: csökkent, ~: számottevően nem változott.

	Április	Május	Június	Július	Augusztus	Szeptember	Október	November
Planktonikus	~	~	↑	↓	~	~	↓	↑
Alacsony profilú	~	↑	↓	↓	↑	↑	↓	~
Magas profilú	~	~	~	↓	~	↑	↓	↑
Motilis	~	↓	↑	↑	~	↓	↑	↓

Áprilisról májusra az **alacsony profilú guild** taxonszáma 75%-kal növekedett (8b. ábra). Ezt követően stagnált a guild aránya a közösségen belül, igen magas, 50% körüli értéken, elsősorban az *Achnantheidium minutissimum* (ADMI) és az *Amphora pediculus* (APED) fajoknak köszönhetően, melyek erős pozitív kapcsolatot mutattak a vízhozammal (7. és 8a. ábra). Majd a vízhozam drasztikus csökkenése miatt májustól júliusig a guild aránya

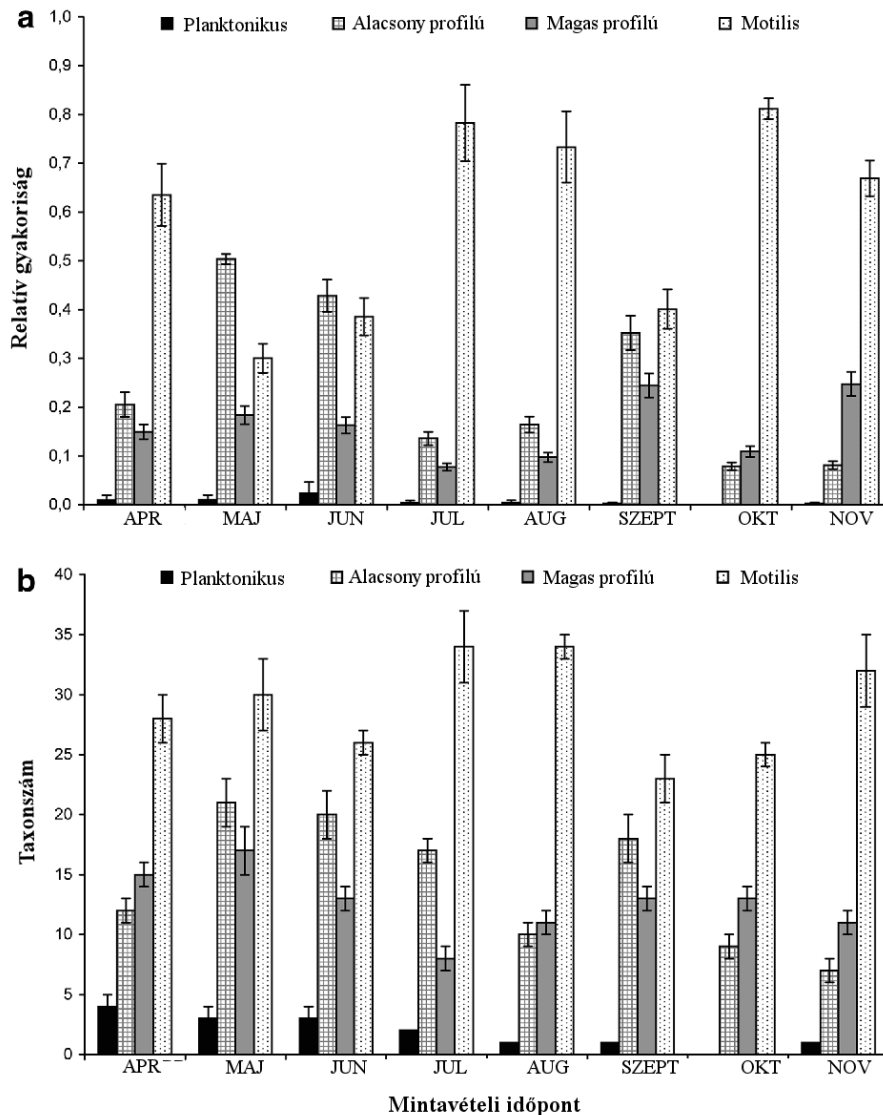
közel negyedére esett vissza és a taxonszám is jelentősen csökkent (8ab. ábra). Azonban míg a taxonszám csökkenése augusztusban is folytatódott (8b. ábra), addig egyes, a guildbe tartozó taxonok aránya ekkorra többszörösére növekedett ($2,6 \times$ *Achnanthydium eutrophilum* ill. $2,5 \times$ *Cocconeis placentula* spp.). Ezek a fajok, amellet, hogy negatívan korreláltak a vízhozammal, szoros pozitív összefüggést mutattak a víz TN-tartalmával (*Achnanthydium eutrophilum* – ADEU) és vezetőképességével (*Cocconeis placentula* spp. – CPLA, CPLI, CPLE) (7. ábra). Kora őszre a guild össz-relatív gyakorisága mellett a taxonszám is megemelkedett, köszönhetően olyan fajok megjelenésének, ill. visszatérésének, mint például az *Amphora ovalis*, *Cocconeis pediculus*, *Encyonopsis microcephala*, *Halamphora veneta*. Késő őszre azonban a *Cocconeis placentula* fajok gyakorisága drasztikusan csökkent, maga után vonva a guildet magát, melynek nemcsak a közösségen belüli aránya esett vissza, hanem a taxonszáma is (8ab. ábra).

A tavaszi és nyári hónapokban a **magas profilú guild** kis arányban volt jelen: áprilistól júniusig 20% alatti gyakorisággal, július-augusztusban még a 10%-ot sem érte el (8a. ábra). Emellet a taxonszám is csökkenő tendenciát mutatott májustól júliusig (8b. ábra). A vízhozam csökkenésével (július-szeptember) mérséklődő fizikai zavarással és megnövekedett a TN-tartalommal (6b. ábra) egyidejűleg a magas profilú fajok egyedszáma növekedett (8a. ábra). A TN és a TP növekedésével jellemezhető őszi időszakban pedig néhány magas profilú taxon dominánssá is vált a közösségen belül: a *Gomphonema parvulum* és *G. pumilum* szeptemberben, a *Diatoma vulgare* és *Melosira varians* pedig novemberben.

A **motilis guild** taxonszáma, illetve gyakorisága igen változó volt a vizsgálat idején, és a kettő nem függött össze (8ab. ábra). Ezt támasztja alá az, hogy a motilis fajok aránya és taxonszáma magas volt áprilisban a mintavétel idején relatíve alacsony vízhozam és magas TN-tartalom mellett (8ab. ábra). Ezután a guild aránya ugyan lecsökkent a vízhozam emelkedésével (14. táblázat, 8a. ábra), de a taxonszám nem változott jelentősen (8b. ábra). A motilis guild aránya és egyben taxonszáma csupán szeptemberre csökkent egy kicsit, amikor is a másik két guildé nőtt meg (ld. feljebb). A késő őszi közösségszerkezeti átalakulás leginkább ennek a guildnek kedvezett, relatív gyakoriságuk 70-80% között mozgott ebben az időszakban (8a. ábra). Ez egyrészt a motilis fajok számának emelkedése, másrészt a *Navicula capitatoradiata* növekvő gyakorisága miatt történt.

Jelen vizsgálatban a **planktonikus guildbe** tartozó kovaalgák végig kis gyakorisággal és taxonszámmal voltak jelen (8ab. ábra). Ugyanakkor megfigyelhető, hogy magas vízhozammal mutattak szoros összefüggést, elsősorban az *Aulacoseira granulata* és a *Stephanodiscus* fajoknak köszönhetően. A júliustól szeptemberig tartó kis vízhozamnál alig

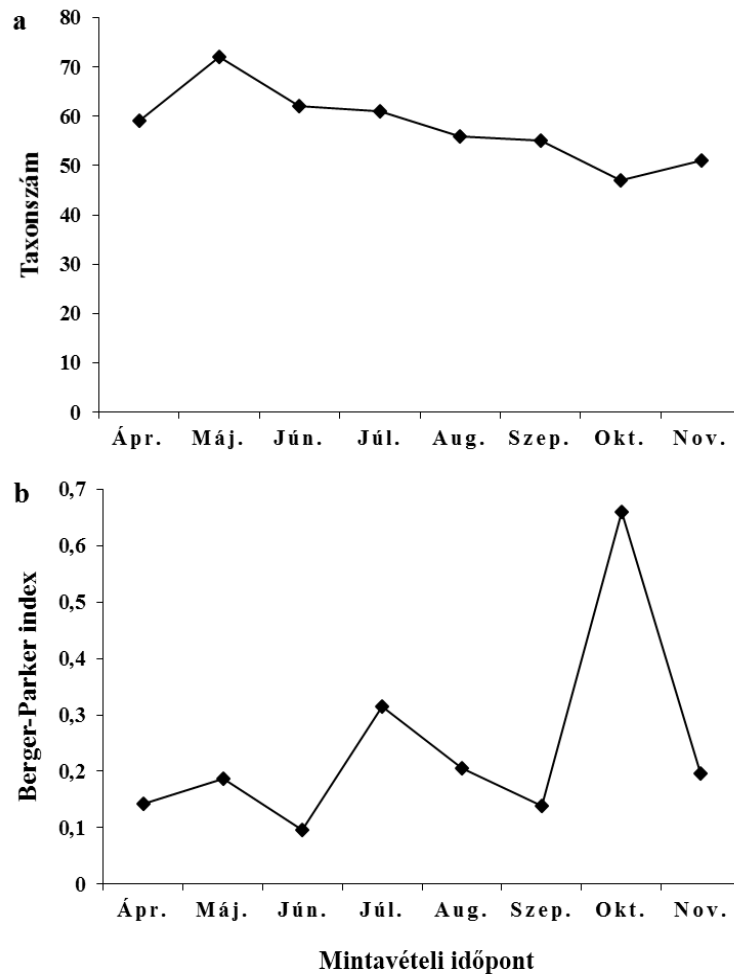
voltak jelen planktonikus fajok (8a. ábra). Majd novemberben a már jelen lévő fajok egyedszám növekedése a guild arányának kismértékű emelkedését eredményezte (8a. ábra), a fajszám viszont nem növekedett (8b. ábra).



8. ábra Az egyes kovaalga guildok relatív gyakoriságának (a) és taxonszámának (b) szórással (SD) kiegészített havi szintű változása.

A vizsgálat ideje alatt összességében jelentősen csökkent a taxonszám (maximum 72 májusban, minimum 47 októberben; 9a. ábra), ami szoros összefüggésben volt a közösségen belüli taxonómiai átrendeződéssel. A Berger-Parker diverzitás májusról júniusra csökkent, azaz a domináns fajok abundanciája visszaesett és a közösségen belüli arányok kiegyensúlyozottabbá váltak. Július-augusztusban jelentősen magasabb B-P index értékeket

tapasztaltunk, elsősorban a *Navicula viridula* var. *rostellata* (32%) és az *Eolimna minima* (10%) dominanciájának köszönhetően. Szeptemberben a B-P diverzitás kis mértékben csökkent, ezt követően októberben azonban kiugróan magas index értéket kaptunk, ekkor a *Navicula capitatoradiata* 66%-os gyakoriságot mutatott. Novemberben a B-P diverzitás visszaesett a szeptemberihez közeli értékre (9b. ábra).



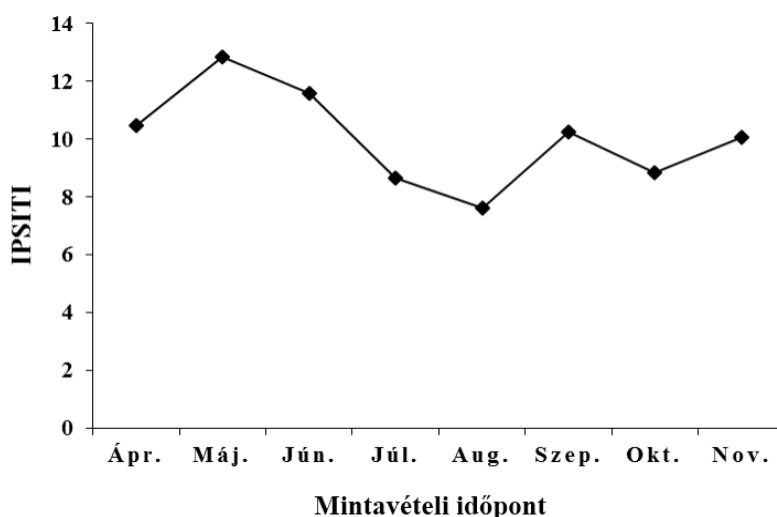
9. ábra A taxonszám (a) és a Berger-Parker index (b) havi szintű változása.

Az IPSITI értéke a tavaszi, kora nyári időszakban volt magas, maximumát májusban érte el (15. táblázat; 10. ábra). Ebben az időszakban alacsony volt a TN koncentráció (6b. ábra) és magas a vízhozam (5. ábra).

Július-augusztusban, az emelkedő TN-tartalommal és a jelentősen csökkenő vízhozammal összefüggésben megváltozott a közösség összetétele, ami az index-értéket is nagymértékben befolyásolta: az IPSITI értéke csökkent (15. táblázat; 10. ábra). Ősszel azonban újra magasabb index értéket tapasztaltunk (15. táblázat; 10. ábra).

15. táblázat Az IPSITI kovaalga index értékei.

Mintavétel ideje	Index érték
Április	10,47
Május	12,8
Június	11,6
Július	8,67
Augusztus	7,60
Szeptember	10,27
Október	8,83
November	10,07

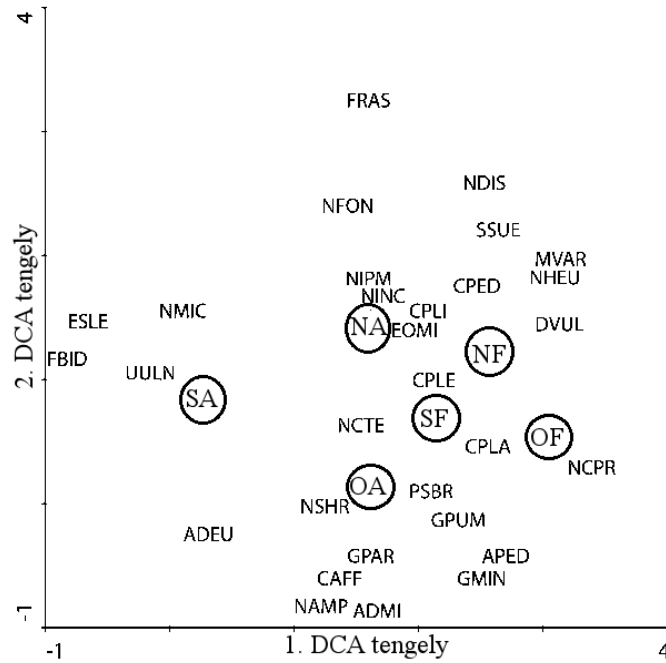


10. ábra Az IPSITI kovaalga index havi szintű változása.

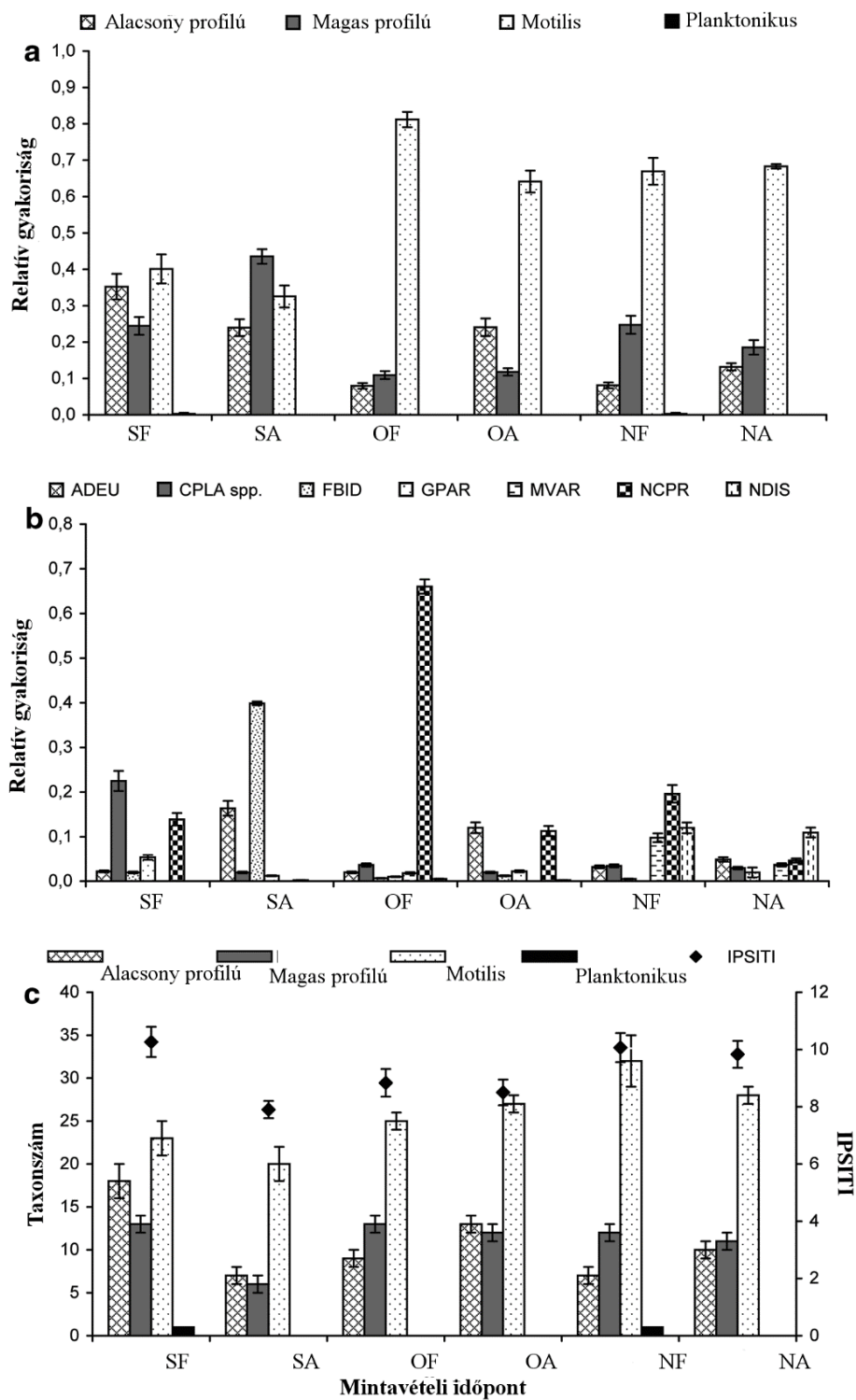
4.1.3. Folyóvízi és állóvízi szegmensek – közösségszerkezet és kovaalga index

Az őszi hónapok folyó- és állóvízi szegmenseinek közösség-összetételét részleges kanonikus korrespondancia analízissel (DCA) vizsgáltuk (11. ábra). Ennek eredményeként megállapítottuk, hogy a szeptemberi állóvízi szegmens fajösszetétele élesen elkülönült a többi hónap mintájától (11. ábra). Ennek a szegmensnek karakterisztikus faja a magas profilú *Fragilaria bidens* volt. Szeptemberben mind a guildek aránya, mind az egyes guildek taxonszáma jelentősen különbözött a többi mintához képest: ebben a hónapban minden guild fajszáma magasabb volt a folyóvízi szegmensben (12ac. ábra). Bár a többi minta

fajösszetétele nem különült el élesen a habitatok alapján, bizonyos fajok, ill. nemzetségek szorosabban kötődtek az egyes élőhelyekhez (11. ábra).



11. ábra A kovaalga közösségek összetétele és az áramlási viszonyok közötti kapcsolat. A 30 leggyakoribb kovaalga faj OMNIDIA kódját tüntettük fel az ábrán. SA: szeptemberi állóvízi, SF: szeptemberi folyóvízi, OA: októberi állóvízi, OF: októberi folyóvízi, NA: novemberi állóvízi, NF: novemberi folyóvízi szegmens.



12. ábra Az egyes kovaalga guildek arányának (a), a domináns fajok gyakoriságának (b), valamint a guildek taxonszámának és IPSITI értékének (c) szórással (SD) kiegészített változása.

A folyó- és állóvízi szegmensek index értékei nem mutattak szignifikáns eltérést ($p=0,13$). Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a folyóvízi szegmensek index értéke minden hónapban magasabb volt, mint az állóvízieké (12c. ábra; 16. táblázat).

16. táblázat Az őszi állóvízi és folyóvízi szegmensek IPSITI kovaalga index értékei.

Mintavétel ideje	Index értéke	
	Állóvízi szegmens	Folyóvízi szegmens
Szeptember	7,9	10,27
Október	8,5	8,83
November	9,83	10,07

4.2. Sejtterefogat és sótürés – nyári aszály

Ahogy azt fentebb már említettük, hazánkban 2012 tavaszán nagy mennyiségű csapadék hullott, a nyár és az ősz viszont szokatlanul száraz volt (web 3). Így az alföldi vízfolyások, csatornák vízhozama és vízszintje a száraz hónapokban jelentősen lecsökkent (4. kép; saját megfigyelés). Ebben a fejezetben a 2012-es év nyarán tapasztalt aszály 15 alföldi kisvízfolyás fitobenton közösségére gyakorolt hatását ismertetjük az egyes kovaalga fajok sejtterefogatán alapuló méretkategóriák és a halofil fajok arányainak változásán keresztül.

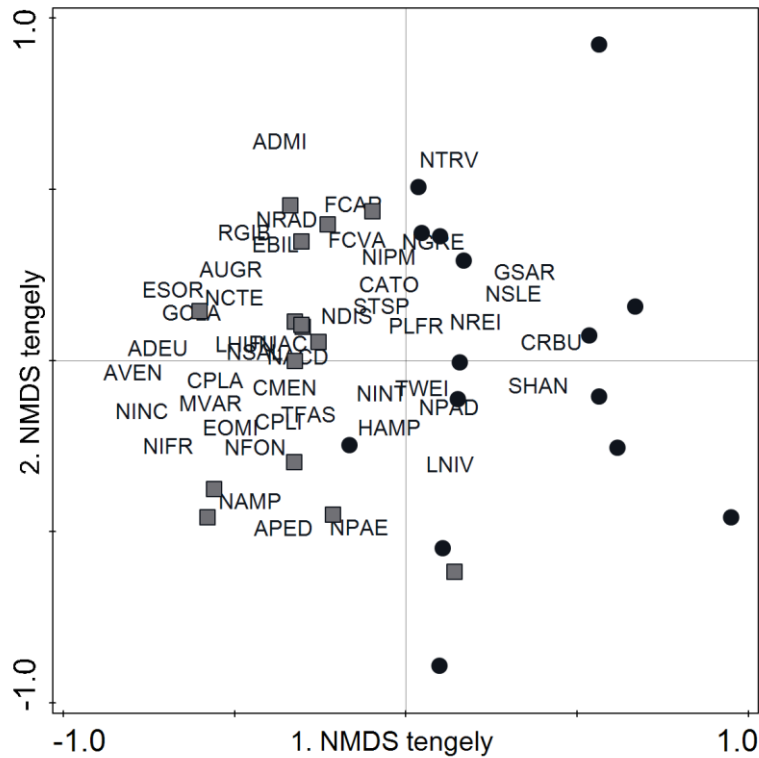
4.2.1. A környezeti faktorok változása

Összesen 10 környezeti háttérváltozót (ld. 1. melléklet) vontunk be a főkomponens elemzésbe (PCA). Az első három tengely a teljes fajvarianciának a 93%-át magyarázta. A legmagasabb korrelációt az első tengellyel a vezetőképesség (0,8627), a HCO_3^- (0,7718), a Cl^- (0,8469) és a PO_4^{3-} (0,9569) mutatta, a második tengellyel az oldott oxigén (0,6450), a harmadikkal pedig a NO_3^- koncentráció (0,5022). A vezetőképesség nagyon magas korrelációt mutatott a HCO_3^- (0,9033), a Cl^- (0,9419) és a PO_4^{3-} (0,9870) koncentrációval, a HCO_3^- és a Cl^- pedig a PO_4^{3-} koncentrációval (0,8036 ill. 0,8744).

4.2.2. A közösség szerkezet szezonális változása – halofil taxonok, sejtterefogat kategóriák

A 30 mintában összesen 235 taxont azonosítottunk (233 taxont faji, kettőt pedig genus szintig). A nem metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) eredményeként kapott ordináció első és második tengelyének sajátértékei rendre 0,3536 és 0,2495 voltak. Az első négy tengely a fajösszetételben tapasztalt varianciát 100%-ban magyarázta. Az elemzés eredményei alapján

elmondható, hogy a tavaszi és őszi minták egyértelmű szezonális elkülönülést mutattak (13. ábra). Az őszi mintákban összesen 31 új taxon jelent meg (17. táblázat). A halofil fajok száma a tavaszihoz képest közel duplájára emelkedett őszi; a mintákban talált 31 halofil fajtól 15 csak az őszi mintákban volt jelen (17. táblázat).



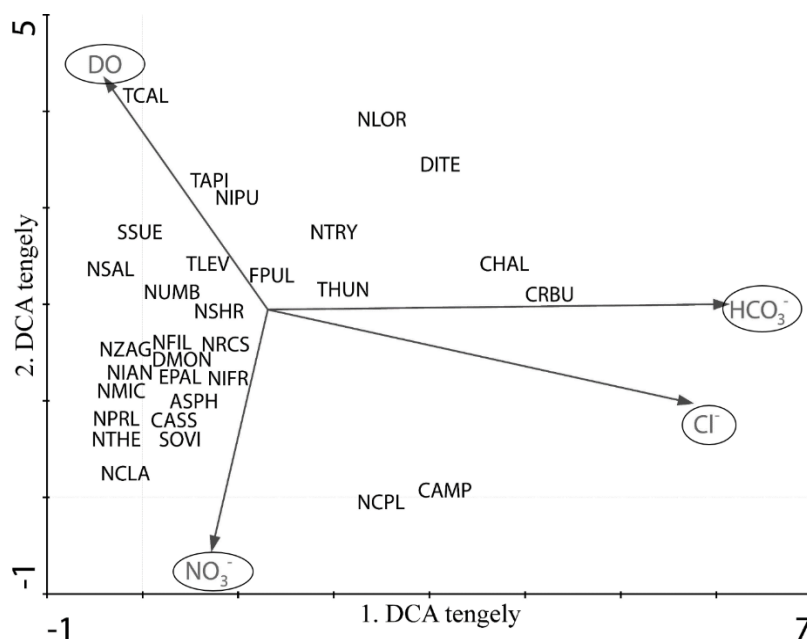
13. ábra A vizsgált víztestek tavaszi és őszi kovaalga közösségének szezonális elkülönülése. Az ábrán az 5% feletti gyakorisággal rendelkező fajok kerültek feltüntetésre, OMNIDIA kóddal. A fekete körök a tavaszi mintákat, a szürke négyzetek az őszi mintákat jelölik.

17. táblázat A száraz őszi periódusban újonnan megjelenő fajok.

Taxon	Sejttérfogat kategória	Halofil
<i>Fistulifera saprophila</i>	S1	nem
<i>Nitzschia microcephala</i>	S1	igen
<i>Sellaphora seminulum</i>	S1	nem
<i>Nitzschia angustatula</i>	S2	igen
<i>Cocconeis neodiminuta</i>	S2	nem
<i>Encyonema minutum</i>	S2	nem
<i>Navicula kotschy</i>	S2	nem
<i>Nitzschia clausii</i>	S2	igen
<i>Denticula tenuis</i>	S3	nem
<i>Diatoma moniliformis</i>	S3	igen
<i>Hippodonta hungarica</i>	S3	nem
<i>Karayevia clevei</i>	S3	nem
<i>Kolbesia ploenensis</i>	S3	nem
<i>Nitzschia thermaloides</i>	S3	igen

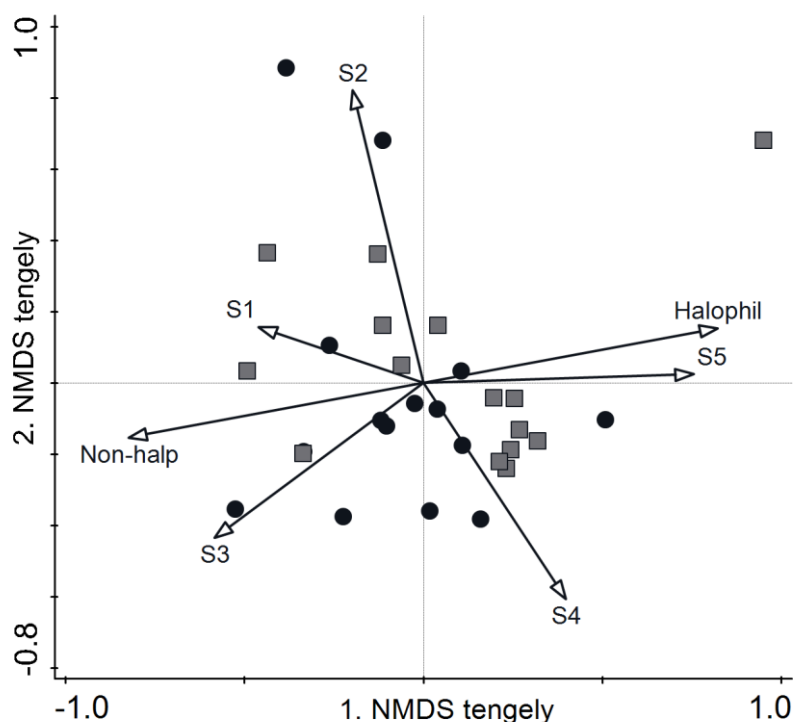
<i>Encyonema caespitosum</i>	S4	nem
<i>Luticola goeppertiana</i>	S4	nem
<i>Nitzschia lorenziana</i>	S4	igen
<i>Nitzschia prolongata</i>	S4	igen
<i>Surirella suecica</i>	S4	igen
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i>	S5	igen
<i>Caloneis amphisbaena</i>	S5	igen
<i>Cymbella lanceolata</i>	S5	nem
<i>Craticula cuspidata</i>	S5	nem
<i>Ctenophora pulchella</i>	S5	igen
<i>Entomoneis paludosa</i>	S5	igen
<i>Eunotia formica</i>	S5	nem
<i>Gomphonema spp.</i>	S5	nem
<i>Gyrosigma scalproides</i>	S5	nem
<i>Nitzschia angustata</i>	S5	igen
<i>Surirella ovalis</i>	S5	igen
<i>Tryblionella calida</i>	S5	igen

A halofil fajok és a fizikai és kémiai változók közti összefüggést részleges kanonikus korrespondancia analízissel vizsgáltuk (DCA). Az analízisbe az előzetes PCA elemzés által igazolt környezeti hatótényezők közül a hidrogén-karbonátot (HCO_3^-), a kloridot (Cl^-), a nitrátot (NO_3^-) és az oldott oxigént (DO) vontuk be. A grádiens hossza az első és második DCA tengelyen 4,186 és 3,026 volt, a fajokra vonatkozó kumulatív százalékos variancia az első tengelyen 21,6, a másodikon pedig 28,9 (14. ábra). Míg bizonyos halofil fajok a klorid és hidrogén-karbonát ionnal mutattak pozitív korrelációt (*Diatoma tenuis*, *Nitzschia lorenziana* - S4; *Craticula buderi*, *Craticula halophila* *Nitzschia tryblionella* - S5), addig más fajok a nitráttal korreláltak pozitívan (*Nitzschia microcephala* - S1; *Nitzschia angustatula*, *Nitzschia clausii*, *Nitzschia frustulum* - S2; *Navicula schroeteri*, *Nitzschia filiformis*, *Nitzschia prolongata*, *Surirella suecica* - S4; *Anomoeoneis sphaerophora*, *Caloneis amphisbaena* f. *subsalina*, *Nitzschia angustata* - S5; 14. ábra).



14. ábra A halofil kovaalga fajok és az oldott oxigén (DO), nitrát, klorid és hidrogén-karbonát közötti kapcsolat. A környezeti háttérváltozók súlyozott átlagát használtuk az elemzés során. A halofil fajokat OMNIDIA kóddal tüntettük fel.

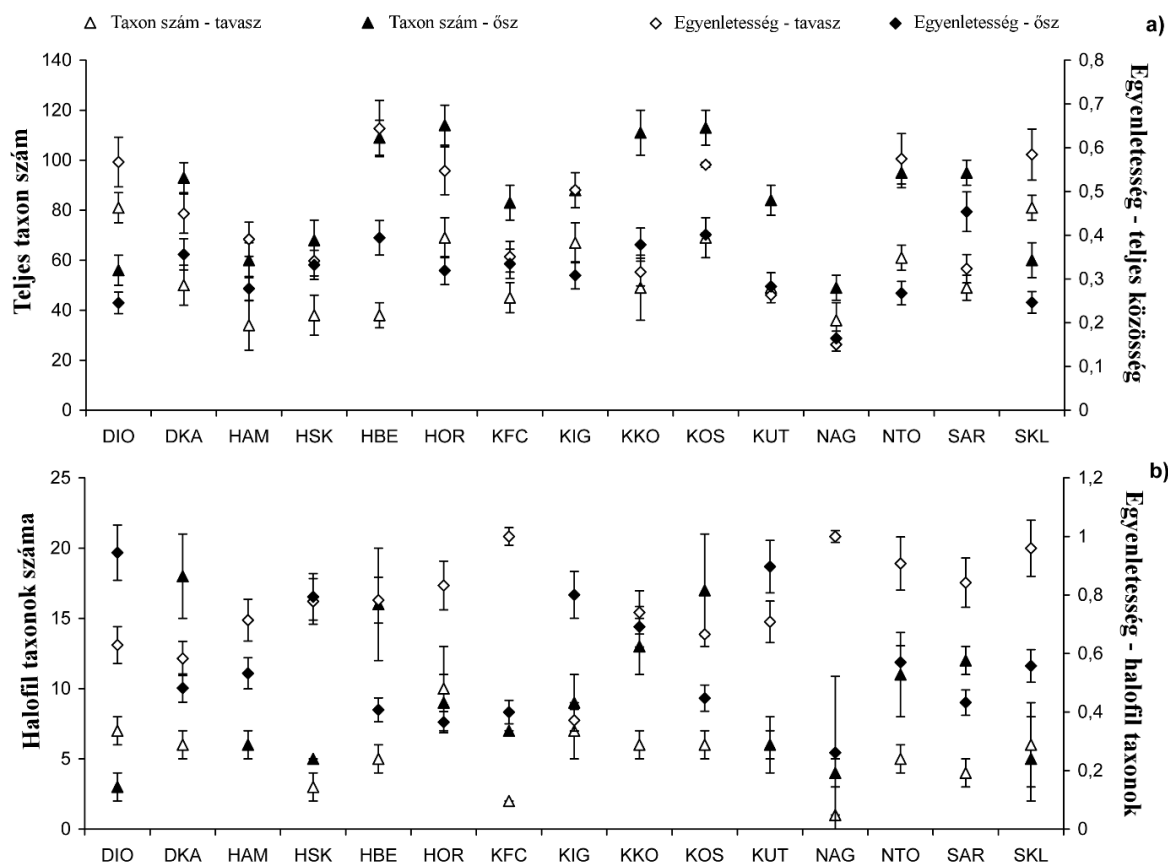
Az egyes méretkategóriák szezonális vizsgálatára irányuló nem metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) eredményeként kapott ordináció első és második tengelyének sajátértékei rendre 0,4592 és 0,2955 voltak. Az első három tengely a varianciát 100%-ban magyarázta. Ez alapján elmondható, hogy a tavaszi mintákban elsősorban az S3-S4 méretkategóriák domináltak, az őszi mintákat pedig a nem halofil-S1 illetve a halofil-S5 kategóriapárok jellemezték (15. ábra).



15. ábra Az egyes sejttérfogat kategóriák, illetve a halofil és nem halofil fajok szezonális eloszlása. A fekete kör szimbólum a tavaszi mintákat, a szürke négyzet az őszi mintákat jelöli.

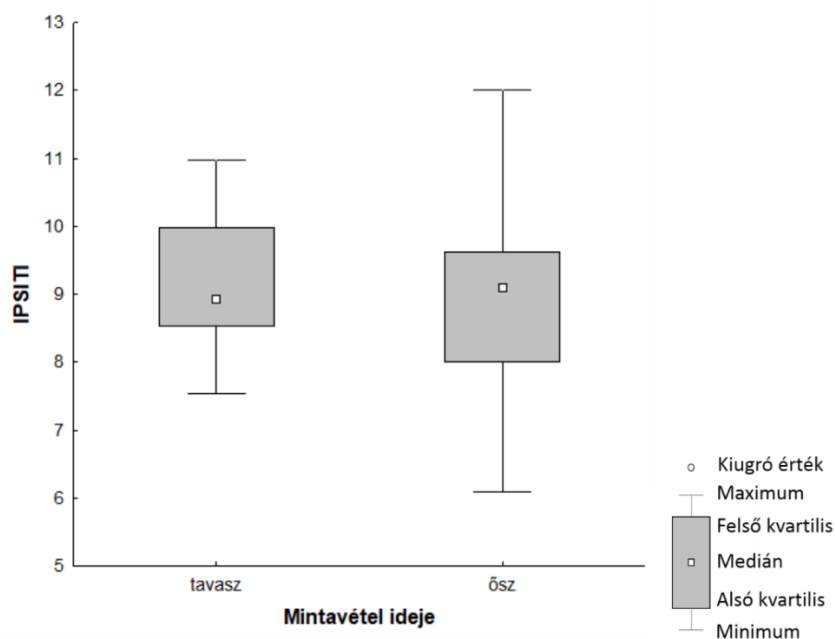
4.2.3. Az egyenletesség és az IPSITI kovaalga index értékének szezonális változása

A közösség szerkezetének változása, valamint az új taxonok megjelenése az őszi időszakban a biodiverzitás változását is eredményezte egyben. A fajszám majdnem minden ponton növekedett, ezzel szemben az egyenletesség csökkent tavasról ősze (16a. ábra). Az 1% alatti gyakorisággal bíró fajok egyedszáma és/vagy gyakorisága is egyértelmű növekedést mutatott ősszel. Az egyenletesség azonban a mintavételi helyek 73,3%-án csökkent tavasról ősze (16b. ábra). Bizonyos fajok, mint például az *Achnanthydium eutrophilum*, az *Amphora pediculus* és a *Melosira varians*, tavasszal még kis egyedszámban voltak jelen a mintákban, ősszel azonban több mintában is dominánsak voltak 15% (*A. eutrophilum*; DIO), 18% (*M. varians*; HOR) illetve 24%-os (*A. pediculus*; KIG) maximum abundanciával. Emellett, ahogy azt fentebb már említettük, a halofil fajok száma is megemelkedett ősze (15. ábra; 17. táblázat). Amíg a tavaszi mintákban összesen 16 halofil faj volt jelen, addig számuk ősze közel a duplájára növekedett, ekkor 31 halofil fajt azonosítottunk a mintákban. Kiemelkedő dominanciája elsősorban a mindkét mintavételi időszakban megtalált halofil fajoknak volt, közülük is elsősorban a *Tryblionella apiculata*, *Craticula buderi*, *Navicula recens* és *Nitzschia filiformis* taxonoknak. A halofil fajok 61%-a azonban sem tavasszal, sem ősszel nem érte el az 1%-os gyakoriságot, egyik mintavételi helyen sem.



16. ábra A taxonszám és az egyenletesség szórással (SD) kiegészített változása a teljes kovaalga közösség esetében (a) valamint a halofil fajok tekintetében (b).

A tizenöt vízfolyás közül kilenc esetben növekedett az IPSITI kovaalga index értéke őszi, hat esetben pedig csökkent (3. melléklet), összességében azonban elmondható, hogy nem volt szignifikáns különbség a tavaszi és az őszi értékek között ($p=0.50$; 17. ábra). Ugyanis mindössze négy mintavételi hely esetében tapasztaltuk, hogy a tavaszihoz képest változott a minőségi osztály őszi: egy esetben pozitív, három esetben negatív irányba.



17. ábra A tavaszi és őszi minták IPSITI kovaalga index értéke.

4.3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

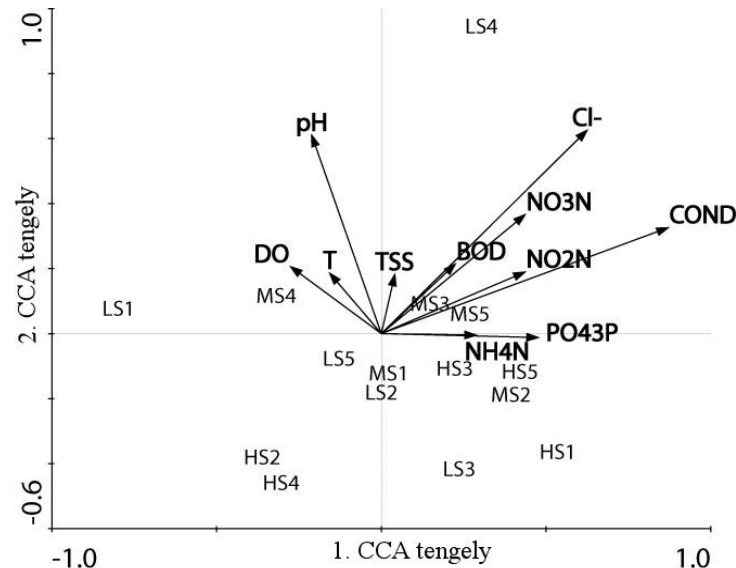
Elsőként bemutatott vizsgálatunk eredményei rámutattak a guildéken alapuló csoportosítási rendszerben rejlő lehetőségekre, ugyanakkor azt is igazoltuk, hogy a négy guildet magában foglaló felosztás nem képes az adott kategóriába tartozó taxonok ökológiai igényeinek minden aspektusát lefedni. Ezt követően megfigyeltük, hogy a sejtméret kategóriák, főleg a kicsi és nagy, jól indikálják a szélsőséges körülményeket. Mindezek után azt feltételeztük, hogy a két trait, azaz a guildék és a sejtméret kategóriák összevonásával kapott kombinált kategóriák nagyon szoros összefüggést mutatnak majd a környezeti háttérváltozókkal. Ennek teszteléséhez egy viszonylag nagy adatbázisra volt szükségünk. Így a vizsgálatokba összesen 865 mintát vontunk be, melyekben összesen 495 kovaalga taxont azonosítottunk minimum faji szinten, emellett 14 taxont genus szintig.

Ahogy a korábbi fejezetekben olvasható volt, a szakirodalomban hivatkozott guild felosztás nem egységes (pl. 3.4.3. fejezet). Ezért ennek a vizsgálatnak a keretében a szakirodalomban hivatkozott három féle guild csoportosítási rendszernek az összehasonlítását is elvégeztük olyan szempontból, hogy a sejtméret kategóriákkal ötvözve melyik mennyire ad megbízható eredményeket ugyanolyan környezeti körülmények között.

4.3.1. A CEMFG-O csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

A 11 környezeti tényező és 15 CEMFG-O kategória közötti kapcsolatot elemző kanonikus korrespondancia analízis (CCA) négy tengelyen a csoport-környezet variancia 83,3%-át magyarázta. A Monte-Carlo permutációs teszt igazolta, hogy a CCA analízis által generált mintázat szignifikánsan eltér a randomtól ($N=499$; $p=0,002$ az első és $p=0,002$ az összes kanonikus tengelyen). A korrespondancia elemzés eredménye értelmében a legmagasabb korrelációt mutató faktorok a vezetőképesség (0,3375), Cl^- (0,2420), $\text{PO}_4^{3-}\text{-P}$ (0,1845), $\text{NO}_2^- \text{-N}$ (0,1690) és $\text{NH}_4^+ \text{-N}$ (0,1115) voltak az első tengelyen; a pH (0,2217) a második tengelyen; az oldott oxigén (DO; 0,1285) és a $\text{NO}_3^- \text{-N}$ (-0,1772) a harmadik tengelyen, valamint a vízhőmérséklet (T; 0,1059) a negyediken.

A legtöbb CEMFG-O kategória negatívan korrelált a környezeti háttérváltozókkal. Azonban pozitív korrelációt tapasztaltunk a közepes és a legnagyobb motilis kategóriák (MS3 és MS5), valamint az alacsony profilú LS4, a tápanyagtartalom és a szalinitás/vezetőképesség között. Továbbá az MS4 és az LS1 pozitívan korrelált a pH, a vízhőmérséklet (T) és az oldott oxigén (DO) faktorokkal (18. ábra).

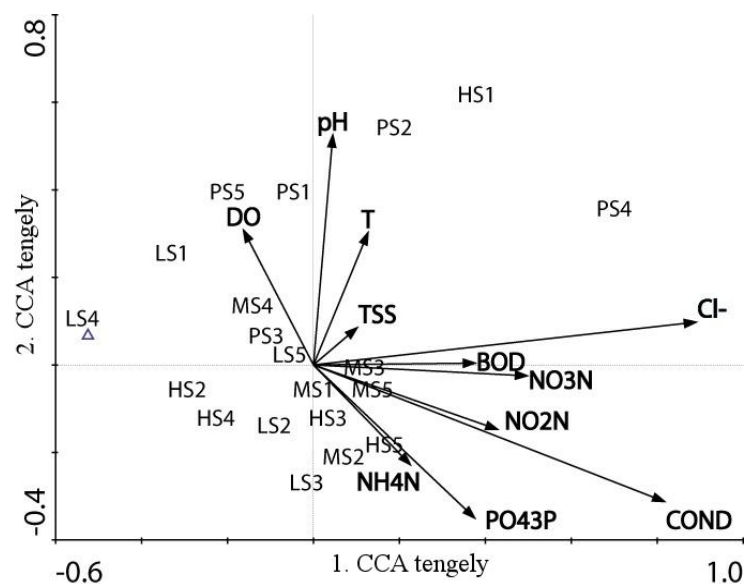


18. ábra A CEMFG-O csoportosítási rendszerben található kategóriák és a környezeti háttérváltozók közötti kapcsolat. Jelölések: DO – oldott oxigén; T – vízhőmérséklet; TSS – összes lebegő anyag; BOD – biológiai oxigénigény; COND – vezetőképesség; L – alacsony profilú, H – magas profilú, M – motilis guild; S1-S5 – méretkategóriák.

4.3.2. A CEMFG-P csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

A CCA analízis eredménye szignifikáns korrelációt mutatott a 11 környezeti változó és a 20 CEMFG-P kategória között. A csoport-környezet korreláció 85,5% volt a négy tengelyen. A Monte-Carlo permutációs teszt eredménye szignifikáns eltérést mutatott a CCA mintázatában a randomhoz képest (N=499; p=0,002 az első, és p=0,002 az összes kanonikus tengelyre). A releváns faktorok a Cl^- (0,3946), vezetőképesség (0,3621), NO_3^- -N (0,2204), NO_2^- -N (0,1899), biológiai oxigén igény (BOD; 0,1667) és PO_4^{3-} -P (0,1663) voltak az első tengelyen; a pH (0,1967) a másodikon; az oldott oxigén (DO; 0,1313) a harmadikon és a hőmérséklet (T; 0,1317) a negyediken.

A PS4 kivételével a többi planktonikus kategória pozitívan korrelált a pH-val, a vízhőmérséklettel és az oldott oxigénnel. A PS4 kategória elsősorban a kloriddal és az összes oldott anyag tartalommal mutatott pozitív kapcsolatot. A kicsi és nagyméretű alacsony profilú kategóriák (LS1, LS4, LS5) negatívan korreláltak a vezetőképességgel és a tápanyagtartalommal. Ezekkel a környezeti faktorokkal azonban a közepes és a legnagyobb méretű magas profilú kategóriák (HS3 és HS5) pozitív korrelációt mutattak. Más magas profilú kategóriák pozitív (HS1), vagy épp ellenkezőleg, negatív (HS3 és HS4) korrelációt mutattak a vízhőmérséklettel (T) és az oldott oxigénnel (DO). Az MS4 kivételével a motilis kategóriák pozitívan korreláltak a tápanyagtartalommal. A planktonikus fajokat külön kategóriákba sorolva látható, hogy azok alapvetően a hőmérséklettel mutattak összefüggést (19. ábra).



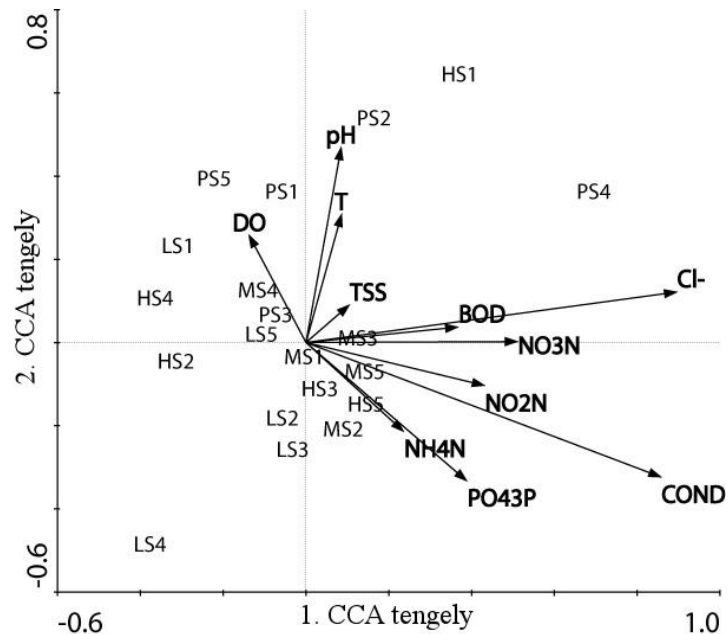
19. ábra A CEMFG-P csoportosítási rendszerben található kategóriák és a környezeti háttérváltozók közötti kapcsolat. Jelölések: DO – oldott oxigén; T – vízhőmérséklet; TSS – összes lebegő anyag;

BOD – biológiai oxigénigény; COND – vezetőképesség; L – alacsony profilú, H – magas profilú, M – motilis guild; S1-S5 – méretkategóriák.

4.3.3. A CEMFG-RB csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

A CCA szignifikáns összefüggést mutatott a 11 környezeti változó és a 20 CEMFG-RB kategória között. A csoport-környezet korreláció 86%-os volt a négy tengelyen. A Monte-Carlo permutációs teszt a CCA mintázatát és a random mintát összehasonlítva szignifikáns különbséget mutatott ($N=499$; $p=0,002$ az első és $p=0,002$ mindegyik kanonikus tengelyre). A legmagasabb korrelációt mutató faktorok a Cl^- (0,3946), vezetőképesség (0,3780), NO_3^- -N (0,2247), NO_2^- -N (0,1896), PO_4^{3-} -P (0,1708), biológiai oxigénigény (BOD; 0,1611) és NH_4^+ -N (0,1034) voltak az első tengellyel. A második tengely legfontosabb paramétere a pH (0,1776) volt. A harmadik illetve negyedik tengellyel pedig az oldott oxigén (DO; 0,1703) és a hőmérséklet (T; 0,1182) mutatta a legnagyobb korrelációt.

Az LS4 és HS4 kivételével a kategóriák eloszlása a környezeti paraméterek mentén a CEMFG-P kategóriáihoz hasonló volt (19-20. ábra). Az említett két kategória esetében a különbség abban mutatkozott meg, hogy a CEMFG-RB csoportosítási rendszerben az LS4 mutatta a legerősebb negatív kapcsolatot a vízhőmérséklettel és a pH-val, továbbá a HS4 gyengébb negatív kapcsolatot mutatott ezzel a két paraméterrel, valamint erősebb negatív összefüggést a tápanyagtartalommal és a vezetőképességgel (19-20. ábra). A planktonikus kategóriáknak a környezeti háttérváltozókkal való kapcsolata a CEMFG-P rendszernél leirtakkal megegyező volt (19-20. ábra), mivel taxonok áthelyezése nem érintette ezeket.



20. ábra A CEMFG-RB csoportosítási rendszerben található kategóriák és a környezeti háttérváltozók közötti kapcsolat. Jelölések: DO – oldott oxigén; T – vízhőmérséklet; TSS – összes lebegő anyag; BOD – biológiai oxigénigény; COND – vezetőképesség; L – alacsony profilú, H – magas profilú, M – motilis guild; S1-S5 – méretkategóriák.

4.4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás

A tavakat érintő bentikus kovaalga kutatásokban kevés figyelem irányul annak tisztázása, hogy a vizsgált víztestnek milyen a hasznosítása, illetve az, hogy áll-e bármilyen oltalom alatt. Különösen izgalmas a kérdés abban az esetben, ha egy tó medencéi egymástól elkülönülő, önálló karakterrel bíró víztesteket képeznek, mint ahogy a Tisza-tó esetében. Ez alkalommal arra voltunk kíváncsiak, hogy a kovaalga közösség taxonómiai- és trait-struktúráját miként befolyásolja az adott medencére irányuló védelem és hasznosítás. Emellett a szezonális közösségszerkezetre gyakorolt hatását is bevontuk az elemzésekbe, ami a Tisza-tó esetében azért kiemelt fontosságú, mert a tározó vízszintje éves feltöltéssel majd leengedéssel mesterségesen szabályozott.

4.4.1. Környezeti háttér

A medencék között térben júniusban csak a TSS, míg augusztusban csak a BOI_5 esetében volt szignifikáns különbség ($p < 0,05$; 18. táblázat). Az összes lebegő anyag értéke az Abádszalóki-öbölben kora nyáron volt a legalacsonyabb, míg az alacsony BOI_5 a Tiszavalki-medencére volt jellemző. Szezonálisan a pH, a BOI_5 és a TSS tartalom a Tiszavalki-medencében szignifikánsan alacsonyabb volt augusztusban, mint júniusban ($p < 0,05$; 19.

táblázat). A Poroszlói-medencében a pH alacsonyabb volt augusztusban, mint júniusban, a vezetőképesség viszont szignifikánsan nőtt az idővel ($p < 0,05$; 19. táblázat). A legkevésbé védett Abádszalóki-öbölben a TN értéke nagyobb volt júniusban, mint augusztusban ($p < 0,05$; 19. táblázat). Együttesen értékelve az időbeli és térbeli hatásokat, a pH, az oldott oxigén és a lebegő anyag mennyisége különbözött szignifikánsan a medencékben (19. táblázat).

18. táblázat Az egyutas ANOVA alapján kapott p értékek. Az elemzésben a fizikai és kémiai paraméterek voltak a függő változók, az állandó faktorok pedig a medencék júniusban és augusztusban. A szignifikáns korrelációk ($p < 0,05$) értékeit kiemeltük. Rövidítések: TV – Tiszavalki-medence; PO – Poroszlói-medence; SA – Sarudi-medence; AB – Abádszalóki-öböl.

	Június	Augusztus
	TV × PO × SA × AB	TV × PO × SA × AB
Biológiai oxigénigény (BOI_5)	0,450	0,047
Vezetőképesség (COND)	0,891	0,482
Klorid (Cl^-)	0,955	0,587
Kémiai oxigénigény (KOI_{Cr})	0,373	0,126
Oldott oxigén (DO)	0,630	0,268
Összes foszfor (TP)	0,141	0,548
Összes lebegőanyag (TSS)	0,044	0,085
Összes nitrogén (TN)	0,754	0,751
pH	0,183	0,052
Víz hőmérséklet (T)	0,998	0,977

19. táblázat Az egyutas ANOVA alapján kapott p értékek. Az elemzésben a fizikai és kémiai paraméterek voltak a függő változók, az állandó faktorok pedig a medencék júniusban és augusztusban. A szignifikáns korrelációk ($p < 0,05$) értékeit kiemeltük. Rövidítések: TV – Tiszavalki-medence; PO – Poroszlói-medence; SA – Sarudi-medence; AB – Abádszalóki-öböl.

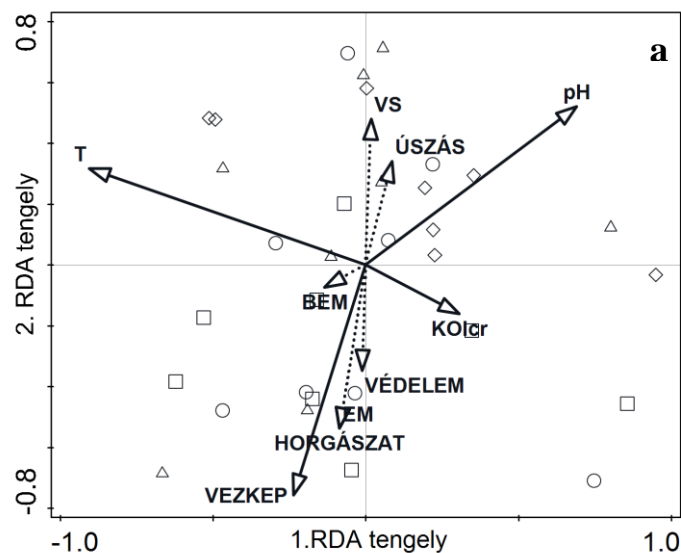
	TV _{Június} × TV _{Augusztus}	PO _{Június} × PO _{Augusztus}	SA _{Június} × SA _{Augusztus}	AB _{Június} × AB _{Augusztus}	időbeliség × térbeliség
BOI_5	0,023	0,069	0,614	0,758	0,096
COND	0,329	0,046	0,157	0,397	0,249
Cl^-	0,172	0,134	0,083	0,081	0,087
KOI_{Cr}	0,869	0,696	0,835	0,345	0,206
DO	0,093	0,185	0,501	0,099	0,048
TP	0,511	0,417	0,190	0,269	0,416
TSS	0,003	0,195	0,298	0,211	0,003
TN	0,229	0,499	0,069	0,033	0,191

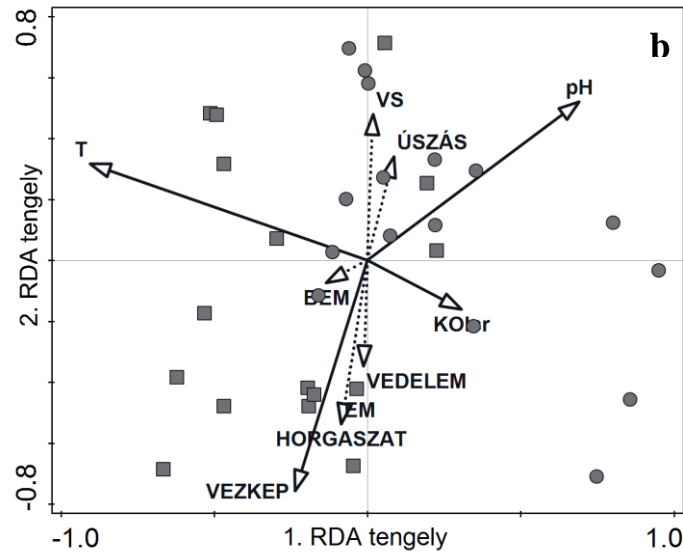
pH	0,015	0,047	0,359	0,229	0,004
T	0,233	0,207	0,199	0,267	0,411

4.4.2. A tározó heterogenitásának taxonómiai és funkcionális alapú vizsgálata

A Monte-Carlo permutációs teszt eredménye alapján a vízhőmérséklet ($p < 0,001$), a pH ($p < 0,001$), a kémiai oxigénigény ($p < 0,05$) és a vezetőképesség ($p < 0,05$) gyakorolt szignifikáns hatást a bentikus kovaalga közösség taxonómiai összetételére. A redundancia analízis (RDA) azt mutatta, hogy a hőmérséklet (-0,82) és a pH (0,62) erősen korrelált az első tengellyel, míg a vezetőképesség (-0,68), a horgászat (-0,48), az elektromos csónak használat (-0,48) és a vízi sportok (0,43) szorosan kötődtek a második tengelyhez. A Monte-Carlo teszt szignifikáns különbséget mutatott a random eloszláshoz képest (permutációk száma=499; $p = 0,002$ minden kanonikus tengelyre).

Az egyes medencék kovaalga közössége nem mutatott térbeli elkülönülést (21a. ábra), de az eltérő módon hasznosított medencék kovaalga összetétele időben különbözött egymástól (21b. ábra). A környezeti paraméterek, a rekreációs tevékenységek intenzitása és a védelem mértéke a kovaalga közösségek taxonómiai összetételében 25,3% varianciát magyarázott a négy kanonikus tengelyen.

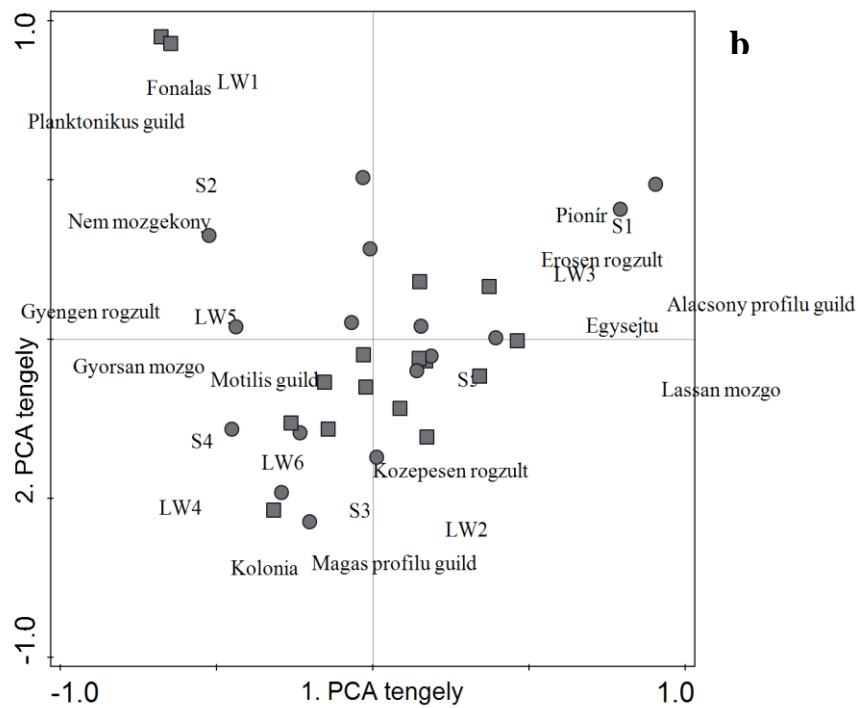
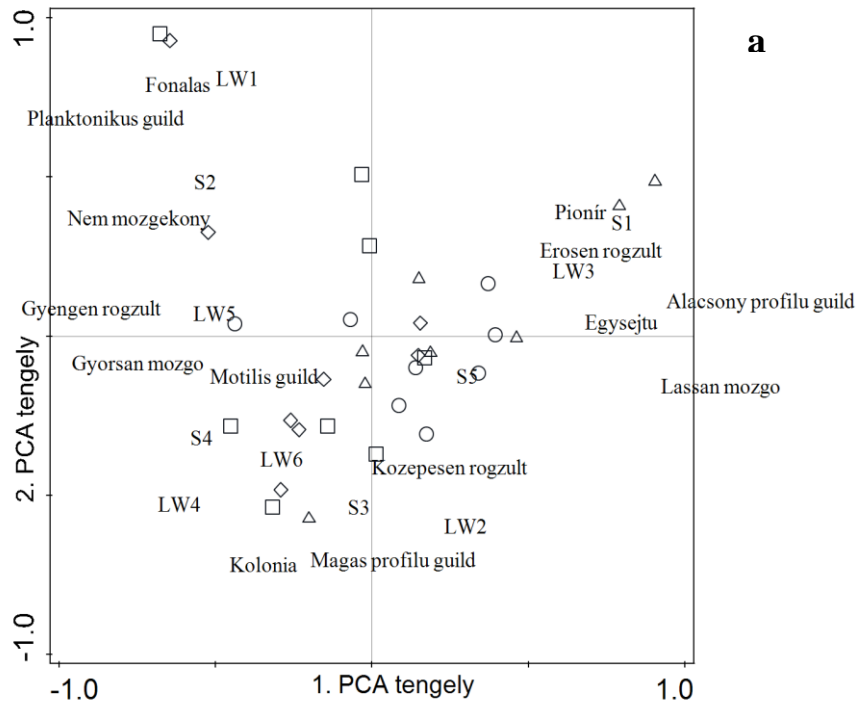




21. ábra A kovaalga közösség taxonómiai összetétele, a környezeti háttérváltozók és a rekreációs tevékenységek közötti kapcsolat, amely magában foglalja a védelem fokát is. (a) A Tisza-tó térbeli heterogenitása; üres körök: a Tiszavalki-medence mintái; üres négyzetek: a Poroszlói-medence mintái; üres rombuszok: a Sarudi-medence mintái; álló háromszögek: az Abádszalóki-öböl mintái. (b) A Tisza-tó szezonális heterogenitása; szürke körök: júniusi minták; szürke négyzetek: augusztusi minták. Rövidítések: VS – vízi sportok, BEM – belsőégésű motor, EM – elektromos motor, VEZKEP – vezetőképesség.

A vizsgált kovaalga trait-ek tér- és időbeli eloszlását főkomponens analízis (PCA) segítségével vizsgáltuk (22. ábra). Az első két tengely sajátértékei rendre 0,3529 és 0,1752 voltak. A négy kanonikus tengely a teljes variáciának a 76,94%-át magyarázta.

Míg a taxonómiai alapú elemzés egyértelműen szezonális elkülönülést mutatott a medencék között (21b. ábra), addig a jelleg alapú vizsgálat feltárta a medencék térbeli sajátosságait (22b. ábra), mely alapján megfigyelhető a Poroszlói- és a Sarudi-medence közötti hasonlóság, az Abádszalóki-öböl ezektől különálló karaktere, valamint hogy a Tiszavalki-medence a kettő közötti átmenettel jellemezhető.

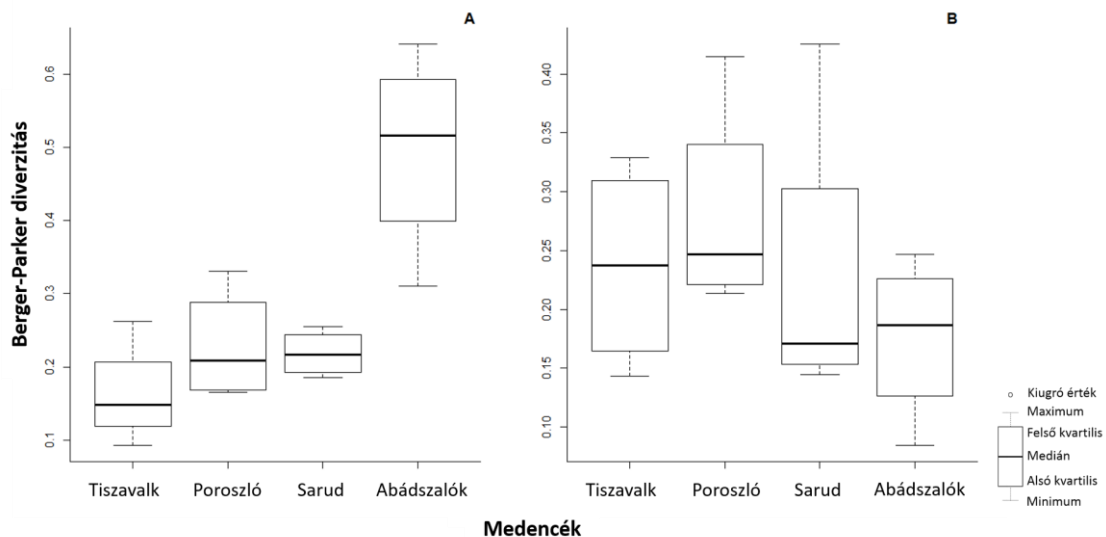


22. ábra (a) A Tisza-tó trait-összetételének térbeli heterogenitása; üres körök: a Tiszavalki-medence mintái; üres négyzetek: a Poroszlói-medence mintái; üres rombuszok: a Sarudi-medence mintái; álló háromszögek: az Abádszalóki-öböl mintái. (b) A Tisza-tó trait-összetételének szezonális heterogenitása; szürke körök: júniusi minták; szürke négyzetek: augusztusi minták. Az S1-S5 jelölések a méretkategóriákat, az LW1-LW6 jelölések a hossz-szélesség arány alapján felállított kategóriákat jelentik.

Tehát míg a tározó kovaalga közösségének taxonómiai összetétele csak szezonálisan tért el, addig a trait-összetétel medencénként. Emellett néhány trait szezonálisan is elkülönült, ill. egyes medencéket kifejezetten jellemzett. Ilyen volt a planktonikus, a fonalas és az erősen tapadó trait, valamint az alacsony profilú-kisméretű-pionír ill. a koloniális-magas profilú jellegcsoport.

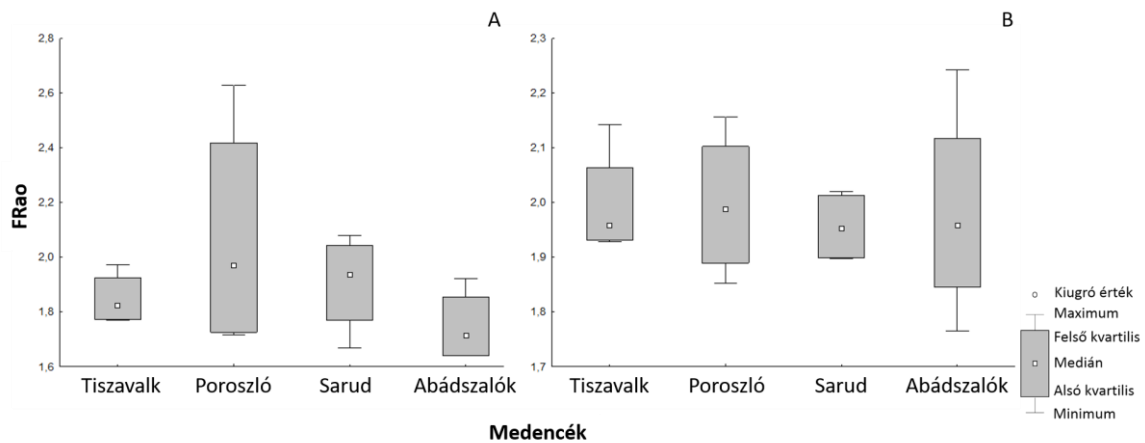
4.4.3. A taxonómiai és funkcionális diverzitás változása

Térbeliség szempontjából, a Berger-Parker index értéke szignifikánsan magasabb volt kora nyáron az Abádszalóki-öbölben, ami a medence alacsony fajdiverzitására utal ($p < 0,005$; 23a. ábra). Ezzel szemben késő nyáron nem volt szignifikáns különbség a medencék taxonómiai diverzitásában ($p > 0,1$; 23b. ábra). Az időbeliséget tekintve, a Berger-Parker index értéke csak kora nyáron volt szignifikánsan magasabb az Abádszalóki-öbölben, késő nyáron viszont nem ($p < 0,05$; 23. ábra).



23. ábra A négy medence Berger-Parker diverzitása (A) júniusban és (B) augusztusban. Az ANOVA teszt eredménye: $F=11,3578$, $p=0,0008$ (június) és $F=0,7635$, $p=0,5360$ (augusztus).

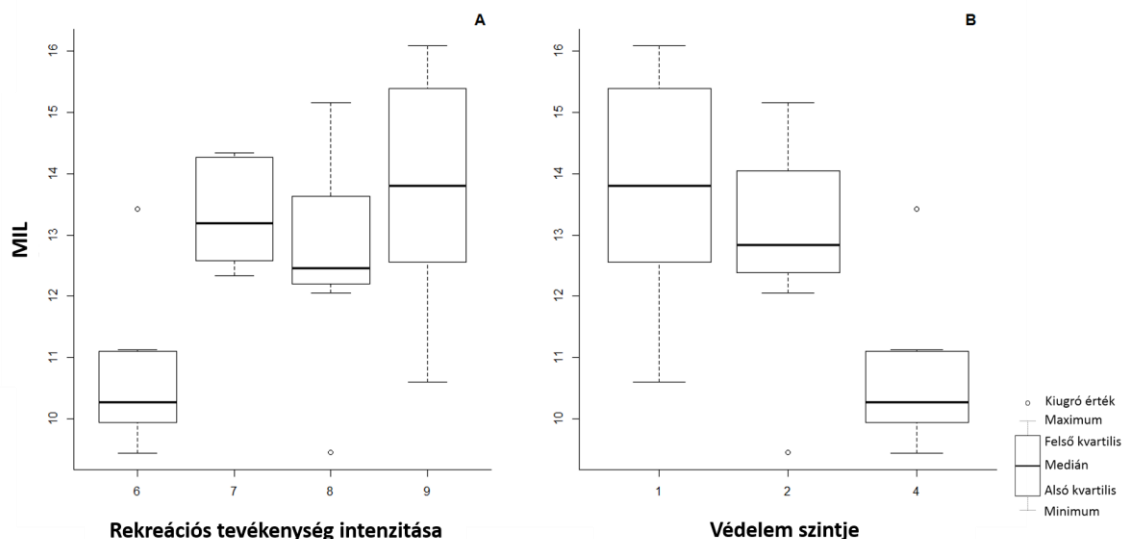
A Rao-funkcionális diverzitás értéke nem mutatott szignifikáns különbséget a medencék között sem kora-, sem késő nyáron ($p > 0,5$ és $p > 0,9$; 24. ábra). A szezonális tekintetében elmondható, hogy kora nyáron a legintenzívebb hasznosításnak kitett és egyben legkevésbé védett Abádszalóki-öbölben volt legalacsonyabb a funkcionális diverzitás értéke. Augusztusban az emberi hatások által legkevésbé érintett, legvédettebb Tiszavalki-medence bizonyult funkcionális szempontból a legdiverzebbnek (24. ábra).



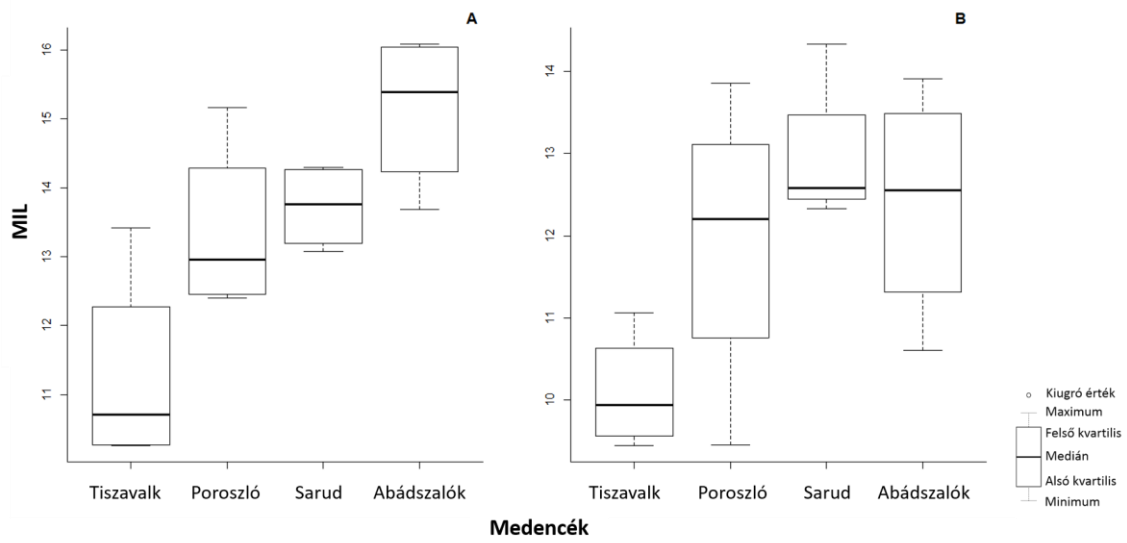
24. ábra A négy medence Rao funkcionális diverzitása (A) júniusban és (B) augusztusban.

4.4.4. A medencék kovaalga alapú ökológiai állapota

Miközben erős pozitív korrelációt találtunk a medencék kovaalga alapú ökológiai állapota és a rájuk jellemző rekreációs tevékenységek intenzitása között ($p=0,002$; 25a. ábra), addig a MIL értékek negatívan korreláltak a védelem fokával ($p<0,0001$; 25b. ábra). Az ökológiai állapot szignifikánsan alacsonyabb volt a kiemelten védett Tiszavalki-medencében mind kora-, mind késő nyáron ($p<0,005$ ill. $p<0,05$; 26. ábra), mint a többi mintavételi helyen. A teljes vizsgálati időszakra vonatkozó index értékeket az 5. melléklet tartalmazza.



25. ábra A MIL kovaalga index és (A) a rekreációs tevékenységek intenzitása; ill. (B) a védelmi szint közötti kapcsolat. Az ANOVA teszt eredménye: $F=6,9671$, $p=0,0012$ (A) és $F=10,0413$, $p=0,0005$ (B).



26. ábra A medencék MIL értéke (A) júniusban és (B) augusztusban. Az ANOVA teszt eredménye: $F=7,3904$, $p=0,0046$ (június) és $F=3,6445$, $p=0,0446$ (augusztus).

5. Eredmények értékelése

5.1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

5.1.1. Környezeti paraméterek

A 2012-es év márciusa és augusztusa az azt megelőző 112 év legszárazabbja volt Magyarországon; ellenben októberben a sokéves átlagot jelentő csapadékmennyiség másfélszerese hullott az ország területén (web 3). A kora tavaszi csapadékhiány pedig drasztikus vízhozam csökkenést eredményezett számos hazai vízfolyás, köztük a Sebes-Körös esetében is.

A vízhozam-változás fizikai és kémiai paraméterekre gyakorolt hatása nagyon összetett, a vízhozam emelkedésével a tápanyagtartalom alapvetően hígul, az ár levonultával a vízhozam csökkenése pedig a tápanyagok koncentrációját vonja maga után (Murdock et al. 2011). Ezzel összhangban a Sebes-Körös összes nitrogén tartalma (TN) valamint vezetőképessége egyértelműen követte a vízhozamváltozás dinamikáját. Az összes foszfor (TP) mennyiségének változása azonban ettől eltérő képet mutatott: értéke mind júniusban, azaz még az áradás idején, mind pedig júliusban, a vízhozam drasztikus csökkenése után nagyon magas volt, majd a TP koncentráció augusztusra jelentősen lecsökkent. Júniusban ez feltehetően a bemosódásnak, majd júliusban a koncentrációnak volt köszönhető. Az augusztusi alacsony TP koncentráció oka pedig valószínűleg a vízben élő fotoszintetizáló szervezetek hatékony P-felvétele volt: a planktonikus algák biomasszája augusztusra növekedett (nem közölt adat), ill. a bentikus algaközösség is jelentősen átalakult (ld. alább).

5.1.2. Havi szintű változások – közösség szerkezet és kovaalga index

A Sebes-Körös vízhozamában bekövetkező szélsőséges változások a közösség szerkezetet alapvetően megváltoztatták a vizsgálat ideje alatt, alátámasztva hipotézisünket. Viszont a változások irányára vonatkozó előfeltevéseinket, vagyis azt, hogy az egyes guildok arányát hogyan fogja befolyásolni a vízhozam-változás, csak részben támasztották alá eredményeink.

Az **alacsony profilú guildbe** tartozó fajok jól tűrik a fizikai zavarást, így többek között az áramlás miatti nyíró hatást is (Passy 2007, Rimet & Bouchez 2012). Így ezzel a kategóriával kapcsolatban azt feltételeztük, hogy az áradás idején lesz magas az aránya a közösségen belül, és a vízhozam-csökkenéssel párhuzamosan a guild aránya is csökkeni fog.

Ezt a feltételezésünket az eredmények csak részben támasztották alá (14. táblázat). Eredményeink ugyanis rávilágítanak arra, hogy az eredeti leírással (Passy 2007) ellentétben az alacsony profilú guildet nem jellemezhetjük egyöntetűen kis tápanyagigénnyel, valamint az sem helytálló, hogy az ide tartozó fajok közös jellemzője elsődlegesen a nyíró erőkből származó direkt fizikai zavarással szemben mutatott tűrőképesség. Ez csak bizonyos fajokra igaz, mint például az *Achnanthydium minutissimum* és az *Amphora pediculus*. Ezek a taxonok valóban a rendkívül jó zavarástűrő és kolonizációs képességük révén lehettek jelen nagy relatív gyakorisággal a közösségben magas vízhozamnál. A növekvő vízhozam ugyanis egyrészt szabadon kolonizálható felületeket biztosít a zavarástűrő alacsony profilú fajok számára, ahogy azt Koshmanesh és munkatársai (1997) is taglalták, másrészt a víz áramlása a terjedést is biztosítja a fajok számára.

Egy további fontos környezeti tényező, ami befolyásolja ezen taxonoknak, ill. magának a guildnek a közösségen belüli megjelenését, az a fény. Alapvetően tartotta magát a nézet, hogy alacsony fényintenzitást preferálják (Liess et al. 2009, Stenger-Kovács et al. 2013, Tapolczai et al. 2016), és a mi vizsgálatunkban is a magas lebegőanyag tartalom miatti alacsony fényintenzitás volt az, ami tavasszal és kora nyáron hozzájárult az alacsony profilú fajok magas abundanciájához. Azonban a hasonló jellegű vizsgálatok során mindenképpen figyelembe kell venni, hogy az elmúlt időszak eredményei rávilágítottak arra, hogy az alacsony profilú fajok valójában a szélsőséges, vagyis a magas és az alacsony fényintenzitáshoz egyaránt adaptálódtak (Leira et al. 2015, Kókai et al. 2019).

A guild és az ide tartozó fajok tápanyag-igényéről is egyre inkább megoszlanak a vélemények (Besse-Lototskaya et al. 2011). Eredményeink is rávilágítottak arra, hogy bár alapvetően az alacsony tápanyag-tartalommal hozzák összefüggésbe a guildet, ez itt nem teljesült, elsősorban az *Achnanthydium minutissimum*-formakörbe tartozó taxonok eltérő környezeti feltételek melletti megjelenésének köszönhetően. Ezt az *Achnanthydium* fajt az egyes kovaalga indexek is eltérő trofikus osztályba sorolják (Besse-Lototskaya et al. 2011), s míg vannak szerzők, akik eutróf, tápanyagdús környezetet kedvelő fajként jellemzik (Peterson & Grimm 1992, Marks & Lowe 1993, Marks & Power 2001), addig mások azt tapasztalták, hogy az *A. minutissimum* jellemzően tápanyagszegény környezetben fordul elő (De Fabricius et al. 2003, Kovács et al. 2006, Gottschalk & Kahlert 2012).

Potapova & Charles (2007) felhívják a figyelmet Stoermer (1980) leírására, miszerint bár az *A. minutissimum* toleránsnak mutatkozik a tápanyag többlettel szemben, meglehetősen gyakori az oligotróf vizekkel jellemezhető régiókban is. Ács és munkatársai (2006) ugyancsak azt találták a Dunán végzett vizsgálatukban, hogy az *A. minutissimum* gyakoribb volt a nagy

vízhozam okozta jelentősebb zavarással és alacsony TN-koncentrációval jellemezhető körülmények között.

Az *A. minutissimum*-on kívül más alacsony profilú taxon tápanyag-preferenciájáról is megoszlanak a vélemények: például Gottschalk & Kahlert (2012) szerint az *Amphora pediculus* tápanyagdús környezetben van jelen, mások (Veraart et al. 2008) inkább tápanyagszegény környezetet kedvelő fajként jellemzik.

Egyéb alacsony profilú taxonok pedig magasabb TN-t indikálnak (pl. *Amphora ovalis* – Veraart et al. 2008, Stenger-Kovács et al. 2013). Eredményeink közül fontos kiemelni, hogy esetünkben az alacsony profilú guildből egyedül az *Achnanthydium eutrophilum* mutatott pozitív kapcsolatot a TN-nel. Ez pedig arra hívja fel a figyelmet, hogy ez a taxon a fizikailag zavart, egyben tápanyagdús környezetben jelentős kompetíciós előnnyel rendelkezik. Ezt a gondolatot fontos kiegészítenünk azzal, hogy az alacsonyabb tápanyagforrás tekintetében viszont az *A. minutissimum* bír relatív előnnyel az *A. eutrophilum*-mal szemben. Korábban már Ács és munkatársai (2006) is felhívták a figyelmet arra, hogy az *A. minutissimum* taxonnak számos, egymástól eltérő ökológiai igényű variánsa van. Később Gottschalk & Kahlert (2012) is megerősítette, hogy bizonyos fajok különböző morfológiai sajátosságokkal (pl. sejtméret) bíró egyedeinek az ökológiai igényei egymástól eltérőek lehetnek. A szerzők 73 svéd tó vizsgálata során megfigyelték, hogy a 2,2-2,8 μm átlagszélességgel rendelkező *A. minutissimum* egyedek relatív gyakorisága magasabb volt az alacsonyabb tápanyagtartalommal rendelkező tavakban. Azonban a 2,8 μm -nél szélesebb *A. minutissimum* egyedek aránya közel azonos volt a tápanyagban szegény és a tápanyagdús tavakban.

A szintén alacsony profilú *Cocconeis placentula* varietások, melyek ugyancsak a késő nyári, kora őszi időszakban voltak jelen nagyon nagy egyedszámban, az aljzathoz szorosan, teljes felülettel tapadnak, és rendkívül ellenállóak a nyár során fokozódó fénystresszel és a predáció okozta biotikus nyomással szemben (Rimet et al. 2015, Kókai et al. 2019). Így ezen taxonok arányának szeptemberre történő megemelkedése valószínűleg ennek volt köszönhető. Mindezek alapján feltételezhetjük, hogy ennek az alacsony profilú fajnak a megjelenése és gyakorisága nem a tápanyagtartalommal áll szoros összefüggésben, hanem leginkább a zavarással. Így a tápanyaggal kapcsolatos gyenge összefüggés számos esetben jellemzően nem magának a tápanyagtartalomnak köszönhető, hanem annak, hogy azok a vizek, amelyekben a fizikai zavarás magas, jellemzően alacsony tápanyagtartalommal bírnak (pl. hegyi patakok – Dong et al. 2016, Jamoneau et al. 2017; áradásos időszakok – Ruwer et al. 2018). A mi eredményeink is ezt látszanak alátámasztani.

A **magas profilú guildbe** tartozó fajokat a fizikai zavarással szembeni érzékenység és magas tápanyagigény jellemzi (Passy 2007, Rimet & Bouchez 2012). Ezzel összhangban mi azt feltételeztük, hogy az erős fizikai zavarást jelentő áradás idején a guild aránya alacsony lesz, a vízhozam csökkenésével és a tápanyagtartalom növekedésével azonban a magas profilú fajok gyakorisága emelkedni fog. Eredményeink igazolták ezt a feltevést (14. táblázat).

A magas profilú, nyéllel rögzülő taxonok (*Gomphonema* spp.) jellemzően előnyben részesítik a vízben oldott tápanyagot az aljzat által kötöttel szemben (Pringle 1990, Berthon et al. 2011). Más szerzők is tápanyagdús vizekben találtak *Gomphonema* fajokat (Kovács et al. 2006, Gottschalk & Kahlert 2012). Ugyanakkor meg kell jegyeznünk, hogy esetünkben a *G. olivaceum* a genus más tagjaitól eltérő sajátosságokat mutatott. Bár ez a taxon alapvetően az eutróf körülményeket részesíti előnyben (Danilov & Ekelund 2001, Kovács et al. 2006), mégsem a tápanyagokkal, hanem a vízhozammal mutatott pozitív összefüggést. Ezért a nagy vízhozammal jellemezhető tavaszi-kora nyári időszakban a vártnál magasabb volt a guild gyakorisága, ami egyértelműen ennek a fajnak volt köszönhető. Annak ellenére, hogy az áradások jellemzően az alacsony profilú fajok terjedésének kedveznek, az intenzív vízmozgás hatására nagyobb méretű magas profilú fajok szakadhatnak le, melyek nagy valószínűséggel az eredeti élőhelyükhöz közel ülepednek ki (Ács & Kiss 1993a, b, Ács et al. 2000, B-Béres et al. 2016). Emellett Ghosh & Gaur (1998) a *G. olivaceum*-ot mérsékelten áramló közeget kedvelő fajként jellemzi. Ez a tulajdonság is nagyban hozzásegítette ezt a fajt a nagyobb egyedszám eléréséhez a magasabb vízhozamú időszakban.

A **motilis guild** tagjai mint kompetítorok, nagy számban vannak jelen a tápanyagdús habitatokban (Fairchild et al. 1985, Van der Grinten et al. 2004), emellett megvan az a képességük, hogy elhagyják a számukra nem megfelelő mikrokörnyezetet (Johnson et al. 1997). Mindezek alapján nem volt előfeltevésünk a guild gyakoriságának változásával kapcsolatban.

A motilis fajok gyakoriságának júliusi növekedése annak tudható be, hogy az ebben a hónapban tapasztalt drasztikus vízhozam csökkenést kísérő jelentős TN-tartalom növekedés olyan körülményeket teremtett, melyek az alacsony profilú taxonok számára már nem voltak kedvezőek (főleg a magasabb tápanyag tartalom miatt), a motilis guild tagjai számára viszont annál inkább. A magas profilú guild számára ez a környezet szintén megfelelő lenne ahhoz, hogy a közösségen belül megnőjön az aránya, ugyanakkor a mozgékony guild sikeresen túlnőtte azt. Ez feltehetően annak tudható be, hogy mind a guild össz-relatív gyakorisága,

mind taxonszáma a korábbiakban is már meghaladta a magas profilú guildét, mely ezt a hátrányt nem tudta behozni adott környezeti feltételek mellett (8ab. ábra).

A **planktonikus guild** arányát, vagyis az alapvetően planktonikus fajok bevonatban való megjelenését elsősorban a vízhozam-változás befolyásolta (14. táblázat) oly módon, hogy a tavaszi áradás során a vízben lebegő kovaalga fajok a vízhozam, s így az áramlás csökkenésével fokozatosan kiülednek a fitobentonban, ahogyan azt mi is tapasztaltuk.

Vizsgálatunk során a szélsőséges vízhozam-változás olyan környezeti szűrőt jelentett, amely csökkentette a diverzitást, hiszen úgy szelektálta a fajokat és a jelleget, hogy a változások irányába mutató adaptációt segítse. Annak ellenére, hogy az extrém körülmények környezeti szűrése regionális léptékben és hosszabb távon növeli a diverzitást, lokálisan mind fajokra, mind jellegekre nézve csökkenő diverzitást tapasztalhatunk extrém zavarásnál (Várbíró et al. 2020). Vizsgálatunkban is ez a jelenség volt megfigyelhető: Az erőteljes környezeti szűrőt jelentő hatások mérséklődésével, tehát a vízhozam extrém növekedését, illetve a későbbiekben az extrém csökkenést követően jelentős mértékben csökkent a diverzitás, majd idővel újra növekedésnek indult a közösség diverzitása. Hozzánk hasonlóan más szerzők is megfigyelték, hogy lokálisan a szélsőséges vízjárás csökkenti a biodiverzitást, úgy alakítva át a közösséget, hogy az a szélsőségekhez minél jobban tudjon alkalmazkodni (Stubbington et al. 2017, B-Béres et al. 2019). Ennek következményeként egy vagy kevés faj relatív abundanciája megnő, mint ahogy azt mi is tapasztaltuk.

A vizek fitobenton alapú ökológiai állapotát kifejező indexek, ahogy az általunk számolt multimetrikus IPSITI is a fajok érzékenységén és toleranciáján alapul, és céljának megfelelően elsődlegesen a vizek tápanyag-tartalmára reflektál. A vízhozammal pozitív korrelációt mutató alacsony profilú taxonok (*Achnanthydium minutissimum*, *Amphora pediculus*) gyakorisága a tavaszi-kora nyári időszakban volt a legnagyobb a bevonatban. Ezen fajok magas tolerancia értékük mellett olyan indikátor értékkel bírnak, ami magasabb minőségi osztályba tartozó vízre utal (De Fabricius et al. 2003, Lecoite et al. 1993).

Az emelkedő TN-tartalommal és jelentősen csökkenő vízhozammal jellemezhető július-augusztusi időszakban növekedett az *Achnanthydium eutrophilum* egyedszáma. Ez a taxon nagyon jó indikátor faj a közepes minőségű, eutróf vizeknek (Lecoite et al. 1993). Emellett a magas profilú *Diademesis confervacea* augusztusi relatív gyakorisága is jelentősen emelkedett, és megközelítette az 5%-ot. Ez a faj ugyancsak a tápanyagban terheltebb vizekben fordul elő nagyobb mennyiségben (Kelly et al. 1995, Strenger-Kovács et al. 2013). Július-augusztusban számos alacsony érzékenységű és kis indikátor értékű taxon (*Nitzschia palea*, *Nitzschia amphibia*, *Nitzschia microcephala*) vált dominánssá, melyek jól tűrik a

magas tápanyagtartalmat, így gyakoriak lehetnek az eutróf vizekben (pl. Kelly et al. 1995, De Fabricius et al. 2003, Kelly & Ector 2012, Strenger-Kovács et al. 2013). Szeptemberre ezen taxonoknak az aránya jelentősen csökkent, valamint dominánssá vált a közepes érzékenyséű *Navicula capitatoradiata* (Lecoïnte et al. 1993).

5.1.3. Folyóvízi és állóvízi szegmensek – közösség szerkezet és kovaalga index

Az egyes fajok, ill. funkcionális csoportok adott víztérben való megjelenését, ill. arányát az áramlási viszonyok nagyban befolyásolják (Ács et al. 2003), ezért jelentős különbséget feltételeztünk a különböző áramlási viszonyokkal jellemezhető szegmensek kovaalga közösségének összetételében, miszerint a zavartabb áramló szegmensekben az alacsony profilú, a zavarás által kevésbé érintett állóvízi plakkokban a magas profilú és motilis fajok lesznek jelen nagyobb arányban. Eredményeink ezt a feltételezést csak részben támasztották alá.

Az alacsony profilú guild tagjai közül a *C. placentula* varietas-ok jellemzően a zavartabb folyóvízi szegmensekben fordultak elő. Ezek a taxonok teljes felülettel tapadnak az aljzathoz, ami áramló közegben nagy előnyt jelent számukra (Robinson & Rushforth 1987, Passy 2007). Az *Achnanthydium minutissimum* jellemzően a folyóvízi szegmensekben volt jelen, ezzel szemben az *Achnanthydium eutrophilum* a kevésbé zavart, állóvízi habitatot részesítette előnyben (12b. ábra). Ez az eredmény is alátámasztja, hogy a morfológiailag nagyon hasonló, közelrokon fajok ökológiai igényei egymástól eltérőek lehetnek (Ács et al. 2006, Gottschalk & Kahlert 2012).

Olyan magas profilú guildbe tartozó fajok, mint a *Gomphonema* spp., *Melosira varians*, *Diatoma vulgare* a sebes áramlású habitatban fordultak elő nagyobb egyedszámban (12b. ábra). Ezzel szemben a *Diademesis confervacea* és a *Fragilaria* spp. taxonok az állóvízi szegmensben voltak dominánsak. Az eredeti magas profilú guild definíció alapján az ide tartozó fajok jellemzően a kevésbé zavart, tápanyagban gazdagabb vizeket részesítik előnyben (Passy 2007). Eredményeink ezek alapján ellentmondásosnak tűnhetnek, ugyanakkor több tényezőt is figyelembe kell venni: egyrészt ebben az időszakban egyenletesen magas volt a víz TN-tartalma, a TP-koncentráció pedig emelkedett (6ab. ábra). Ezzel szemben a vízhozam alacsony volt, és nem mutatott nagy ingadozást szeptember-november között (1. ábra). Az állandóság hiányára rendkívül érzékeny magas profilú fajok között feltehetően erős interspecifikus kompetíció alakulhatott ki a guilden belül, és az egyes taxonok dominanciáját a fajok tápanyag-preferenciája ill. felvételi rátája, valamint az áramlás-tűrés határozhatta meg.

Mindennek bizonyítása természetesen további laboratóriumi vizsgálatokat és terepi megfigyeléseket is igényel.

Az őszi hónapok során az áramló közegből gyűjtött minták esetében rendre magasabb IPSITI kovaalga index értékeket tapasztaltunk, mint az állóvíz-jellegű habitatoknál. A szeptemberi folyóvízi szegmens domináns fajai ugyanis az alacsony profilú guildből kerültek ki: a kis érzékenységgű és jó indikátor fajnak számító *Achnanthydium minutissimum* és *Amphora pediculus* (Lecointe et al. 1993, Berthon et al. 2011, Tornes et al. 2012), valamint a jó érzékenységgű, jó indikátor *Cocconeis placentula* fajok együttesen járultak hozzá a némileg magasabb index értékhez. Az állóvízi szegmensben azonban nagyszámban volt jelen az alacsony profilú *Achnanthydium eutrophilum* (közepes érzékenységgű, jó indikátor faj). Az alacsony indikátor értékkel rendelkező mozgékony taxonok összesített aránya igen nagymértékű növekedést mutatott októberre, ami mérsékelte az index értékeket (12c. ábra; 16. táblázat). Valamennyi októberi és novemberi mintát a mozgékony guild dominanciája jellemezte. Ki kell emelnünk a közepes, ill. jó/nagyon nagy érzékenységgű *Navicula capitatoradiata* és *Nitzschia dissipata* fajokat, melyekhez azonban alacsony indikátor érték társul. Az októberi állóvízi szegmensben az alacsony profilú *Achnanthydium eutrophilum* nagy arányban volt jelen, a folyóvízi szegmenst pedig a már említett *Navicula capitatoradiata* uralta elsőrő dominanciával (NCPR; 12b. ábra). Az elsősorban tápanyagban gazdag vizeket preferáló *Navicula veneta* (pl. De Fabricius et al. 2003) a novemberi állóvízi szegmensben volt jelen a legnagyobb arányban, a novemberi folyóvízi szegmensben pedig a magas profilú *Melosira varians* (jó érzékenységgű, jó indikátor faj) gyakoriságának emelkedése volt szembevető (12b. ábra).

5.2. Sejtterfogat és sótürés – nyári aszály

5.2.1. A környezeti faktorok változása

Egy víztest esetében a vezetőképesség növekedése mind antropogén (műtrágya bemosódás, léghőri kiülepedés, bányászat), mind természetes okokra (csapadékhiány okozta vízhozam csökkenés révén kialakuló betöményedés) visszavezethető (pl. Nielsen et al. 2003, Ziemann et al. 2001). A vizsgálatunkban bemutatott alföldi vízfolyások a területre jellemző mezőgazdasági munkák miatt diffúz szennyezésnek szinte folyamatosan kitéttek. Ugyanakkor a vizsgálat ideje alatt egyik vízfolyás esetében sem jelentettek pontszerű szennyezést. Így az érintett víztestek vezetőképessége, és ezzel párhuzamosan bizonyos ionok (klorid, hidrogén-

karbonát, nitrát) koncentrációja természetes hatások miatt (vízszint csökkenése okozta betöményedés) emelkedhetett meg.

5.2.2. A közösség szerkezet szezonális változása - halofil taxonok, sejtterfogató kategóriák

Munkánk során feltételeztük, hogy az aszály miatt a vezetőképességben bekövetkező változás, pontosabban annak az emelkedése a halofil fajok arányának és taxonszámának növekedéséhez fog vezetni. Eredményeink alátámasztották ezt a feltételezésünket.

A klorid koncentráció alapján történő csoportosítás (Van Dam et al. 1994) szerint a legtöbb vizsgált csatorna és folyó az édesvíz típusba ($\text{Cl}^- < 100 \text{ mg L}^{-1}$) tartozik, kivéve a Hamvas-csatornát (tavasszal és ősszel) (HAM: édes-brakk víz, Cl^- koncentráció 274 mg L^{-1} ill. 223 mg L^{-1}), és a Nagy-eret (ősszel) (NAG: brakk-édes víz, Cl^- koncentráció 557 mg L^{-1}). Függetlenül a víz típusától (édes-, édes-brakk vagy brakk-édes víz) öszre egyértelmű növekedést tapasztaltunk a halofil taxonok számában és/vagy azok összes relatív gyakoriságában. A vizsgált 15 víztest közül 10 mintavételi helyen jelentős emelkedést mutatott ősszel a halofil fajok taxonszáma (16b. ábra). Ezen fajok összesített aránya pedig 9 mintavételi helyen növekedett (pl. *Tryblionella* spp., *Nitzschia lorenziana*, *Nitzschia pusilla*, *Navicula schroeteri*, *Craticula buderi*) a növekvő vezetőképesség/klorid- és/vagy tápanyag-koncentráció hatására, összhangban más szerzők korábbi megfigyeléseivel (Blin & Bailey 2001, Kaštovsky et al. 2010, Stenger-Kovács et al. 2015).

Az eredmények alátámasztották azt a feltételezésünket is, miszerint a nyári aszályval összefüggő őszi vízszintcsökkenés jelentős mértékben meg fogja változtatni a közösség sejtméret szerinti összetételét, mégpedig a szélsőséges jellegek, jelen esetben a kis és nagy méretkategóriák irányába. Megfigyeléseink összhangban vannak más szerzők munkáival (Novais et al. 2014, Tornes & Ruhi 2013, Piano et al. 2017), melyekben ugyancsak azt olvashatjuk, hogy a szélsőséges időjárási körülmények, pontosabban maga az aszályos időszak okozta vízszint- és vízhozam csökkenés a szélsőségesen kicsi vagy nagy taxonok megjelenésének kedvezett.

Az őszi mintákban a tápanyag növekedésével az S1 arányának emelkedését figyeltük meg. Ezt a kategóriát zömében motilis (*Navicula* és *Nitzschia* spp.) vagy ruderális fajok (*Staurosira* és *Pseudostaurosira* spp.) alkották. Általánosan elmondható, hogy a motilis fajok a tápanyagdús habitatókat kedvelik, és mind az össz-arányuk, mind a taxonszámuk emelkedik növekvő tápanyagtartalom mellett (Fairchild et al. 1985, Van Der Grinten et al. 2004, Berthon et al. 2011). Hasonlóan a motilis fajokhoz, a ruderális taxonok is a tápanyagban gazdag habitatókat részesítik előnyben (Padisák 2001, Passy 2007). Emellett néhány, jellemzően a

szennyezett vizekben gyakori S1 faj (pl. *Eolimna minima*, *Fistulifera saprophila*; Beltrami et al. 2012, Kelly & Ector 2012, Rimet 2012) is növekvő abundanciát mutatott. Az S1 kategóriáról fontos megemlíteni, hogy egy megtalált halofil faj sem tartozott ebbe a kategóriába.

Berthon és munkatársai (2011) eredményéhez hasonlóan, ahol az S5 kategória növekedése a növekvő nitrát és/vagy foszfát és csökkenő ammónium tartalom mellett volt megfigyelhető, a mi esetünkben is egyértelmű volt a legnagyobb taxonok arányának emelkedése az ősszel növekvő tápanyagtartalom hatására. Emellett az S5 kategóriában az ősszel újonnan megjelenő taxonok fele halofil faj volt (pl. *Anomoeoneis sphaerophora*, *Caloneis amphisbaena* f. *subsalina*, *Nitzschia angustata*, *Tryblionella calida* – Ziemann et al. 2001, Zalat 2002; 17. táblázat). Meg kell még említeni, hogy a halofil fajok száma jelentős növekedést mutatott az S4 kategóriában is (pl. *Nitzschia lorenziana*, *Nitzschia prolongata* – Zalat 2002, Carter & Belcher 2010; 17. táblázat).

Fontos kihangsúlyozni, hogy bár a vizsgált vízfolyások az őszi mintavétel idején nem voltak kiszáradva, a szárazodás folyamatának hatásait már egyértelműen tapasztaltuk a bentikus kovaalga közösség összetételében: a magas vezetőképességet kedvelő S5 halofil fajok mellett nagy arányban jelen voltak az S1 nem halofil fajok is, melyek egyértelműen a kiszáradó vizekre jellemzőek (B-Béres et al. 2019). A közösség méretkategóriák szerinti összetételének ilyen jellegű változását a következőkben leírt gondolatok mentén magyarázhatjuk. Mint említettük, a vízszint csökkenésének hatására a vizsgált víztestekben növekedett a tápanyagtartalom és a vezetőképesség. Ez pedig kedvező körülményeket teremtett a mozgékony, nagy tápanyagigényű, ruderális fajoknak – melyek közül számos kisméretű fajjal találkoztunk az őszi mintavételi időszakban – és a nagyméretű, mozgékony, halofil taxonoknak egyaránt.

Ugyanakkor a kisméretű, alacsony profilú taxonok megjelenésének is kedveztek ezek a körülmények. Ezen fajok megjelenését nem elsősorban a tápanyag mennyisége határozza meg, hanem egyéb olyan körülmények, mint például a fizikai zavarás vagy a fényellátottság. Esetünkben a fizikai zavarást feltehetően a növényevő, legelő makroszkopikus vízi gerinctelenek „predációs” nyomása keltette (Jørgensen & de Bernardi 1998, Jørgensen 2009, Rimet et al. 2015, Kókai et al. 2019). Az alacsony profilú fajok fényigényéről az utóbbi időben azt tartják, hogy jól alkalmazkodnak a szélsőségekhez, vagyis az alacsony és a magas fényellátottsághoz is (Liess et al. 2009, Stenger-Kovács et al. 2013, Leira et al. 2015, Tapolczai et al. 2016, Kókai et al. 2019). Ebben az esetben a vizsgált alföldi kisvízfolyásokban ősze kifejlődött jelentős szubmerz és lebegő makrofita vegetáció

árnyékoló hatása is meghatározó szerepet játszhatott abban, hogy ezek a kisméretű, alacsony profilú taxonok viszonylag nagy számban voltak jelen az őszi mintákban.

5.2.3. Az egyenletesség és az IPSITI kovaalga index értékének szezonális változása

Ahogy fentebb már említettük, az általunk vizsgált folyók és csatornák természetes és antropogén hatásoknak egyaránt ki vannak téve (pl. csapadékhiány, mezőgazdasági szennyezés, tápanyagbemosódás). Vizsgálatunk idején ezek a hatások eredményezték a megnövekedett vezetőképességet és ion-koncentrációt, ami a közösség szerkezetet is megváltoztatta, csökkentve annak egyenletességét. Hozzánk hasonlóan, Zalat (2002), Ndiritu és munkatársai (2006), valamint Stenger-Kovács és munkatársai (2013) ugyancsak megfigyelték a kovaalga közösségek csökkenő diverzitását növekvő szalinitás/vezetőképesség és/vagy tápanyagtartalom (különösen foszfát-tartalom) mellett. A kis gyakoriságú (0,01% alatti) taxonok száma jelentősen növekedett tavaszcól ősze. Ennek oka egyrészt abban keresendő, hogy a közösségben megjelentek olyan, főleg halofil fajok, melyek tavasszal még nem voltak kimutathatóak a mintákban. Ugyanakkor csökkent azon fajok gyakorisága a közösségben, melyek érzékenyek a magas vezetőképességre vagy tápanyag tartalomra (pl. *Encyonopsis microcephala* – Rusanov et al. 2009, Rimet 2012, Stenger-Kovács et al. 2013).

Azon vízfolyás esetében, ahol ősze mérsékeltről jóra változott az ökológiai állapot (DKA), jelentősen növekedett a kisebb trofitást indikáló (4-es érzékenységgű) *Nitzschia dissipata* aránya. A minőségbeli romlást mutató vízfolyásokban jellemzően csökkent az említett *Ni. dissipata* egyedszáma, és olyan, terheltebb vizeket indikáló fajok voltak rendkívül gyakoriak, mint például az *Achnanthydium eutrophilum* és *Eolimna minima* (S1; SKL), a *Lemnicola hungarica* (S3; KUT, NAG), illetve a halofil és egyben eutróf környezetet kedvelő *Diademsis confervacea* (S3; KUT), valamint a szintén halofil *Craticula buderi* (S5; NAG).

5.3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

5.3.1. A CEMFG-O csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

A CEMFG-O csoportosítási rendszer az eredeti (Passy 2007) guild-felosztáson alapszik (ld. bővebben 3.4.3. fejezet), így planktonikus kategóriákat nem tartalmaz. Azaz annak ellenére, hogy a planktonikus fajok nem állandó tagjai a bentikus közösségeknek, még nem külön kategóriába soroltak, hanem elsősorban az alacsony vagy a magas profilú guildékbe. Azonban ezek a taxonok morfológiailag nem a bentikus életmódhoz alkalmazkodtak, hanem a nyíltvízi környezethez, és alapvetően képesek ellenállni a kiülepedésnek (Rimet & Bouchez

2012). Ugyanakkor bizonyos esetekben relatíve nagy mennyiségben jelenhetnek meg a bentikus közösségben: (i) áradások után (B-Béres et al. 2014); (ii) vízfolyásoknak a tározókhoz közel eső szakaszán (Szabó et al. 2004); (iii) az érett biofilm utolsó szukcessziós stádiumában (Stevenson et al. 1996); valamint (iv) a csökkenő áramlás okozta ülepedés következtében.

A vizsgált vizek esetében számos alkalommal tapasztaltuk, hogy a planktonikus fajok nagy gyakorisággal voltak jelen mind tavasszal, áradás után, mind pedig ősszel, a csökkent áramlással és magasabb sókoncentrációval jellemezhető időszakban. A jelentős bemosódás eredményeként megnövekedett klorid-tartalommal ($>100 \text{ mg L}^{-1}$) bíró vízfolyásokban (pl. az alföldi mezőgazdasági művelés alatt álló területek mentén) a *Cyclotella meneghiniana* nagy arányban fordult elő, ami ebben a csoportosítási rendszerben az LS4 kategóriába van besorolva. Ez a taxon halofil (van Dam et al. 1994), ami magyarázatot ad az LS4 kategóriának a kloriddal való pozitív korrelációjára. Ugyanis az LS4 alapvetően nem feltétlenül ezt a mintázatot mutatná, mivel jellemzően nem halofil fajok tartoznak bele. Jelen vizsgálatban például a halofil karakterrel nem jellemezhető *Meridion circulare* volt rendkívül gyakori faja ennek a kategóriának.

5.3.2. A CEMFG-P csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

Vizsgálatunk során azt vártuk, hogy a gyakori és/vagy nagy arányban előforduló planktonikus fajok jelentősen befolyásolják majd a funkcionális csoportok és a környezeti háttérváltozók közti kapcsolatot. A planktonikus kategóriákat bevonva az elemzésekbe ez a feltevésünk igazolást nyert. A fentebb említett *C. meneghiniana* LS4-ből a PS4-be történő átsorolásának ugyanis szignifikáns hatása volt a CEMFG-P kategóriák és a környezeti faktorok közti korrelációra: az átsorolás után az LS4 már negatív kapcsolatot mutatott a klorid tartalommal (19. ábra). A kis és közepes (PS1–PS3) vagy a nagy (PS5) centrikus kovaalgák eltávolítása az alacsony, ill. magas profilú guildből, majd áthelyezve a planktonikusba, nem okozott szignifikáns változást a CEMFG kategóriák mátrixban való elhelyezkedésében (18-19. ábra). Ez a jelenség az érintett taxonok kis gyakoriságával magyarázható. Mindezek alapján feltétlenül javasolt a különálló planktonikus funkcionális kategóriák használata, különösen akkor, ha a planktonikus fajok gyakoriak a mintákban. Az általunk vizsgált vízfolyásokban ezek a taxonok jellemzően nyáron, illetve ősszel vannak jelen nagy gyakorisággal, valószínűleg a csökkenő áramlás okozta kiülepedésnek köszönhetően.

5.3.3. A CEMFG-RB csoportosítási rendszer és a környezeti tényezők kapcsolata

Rimet & Bouchez (2012) amellett, hogy létrehozták a planktonikus guildet, bizonyos ökológiai alapú faj-átcsoportosításokat is eszközöltek az egyes guildek között. Mi azt feltételeztük, hogy a kombinált kategóriák és az abiotikus faktorok közti korrelációk csak abban az esetben és azoknál a kategóriáknál fognak változni, ahol olyan átcsoportosított fajok is találhatóak, melyek nagy előfordulási gyakorisággal és/vagy nagy mennyiségben vannak jelen. Eredményeink igazolták ezt a feltevést.

A legszembetűnőbb különbség az LS4 és HS4 kategóriák mátrixon belüli elhelyezkedésében volt (19-20. ábra). Ennek oka alapvetően abban keresendő, hogy a csöképző fajok (pl. *Encyonema mesianum*, *Encyonema silesiacum*) átkerültek az alacsony profilú guildből a magas profilúba (Rimet & Bouchez 2012). Az a kategória, amelyik ezen fajokat aktuálisan magában foglalja, negatív korrelációt mutat a szerves tápanyagokkal. Ezek a csöképző fajok gyakoriak voltak a vizsgált vizekben, és a motilis fajokhoz hasonlóan extracelluláris enzimtermelő képességgel rendelkeznek (Tapolczai et al. 2016). Ez a képesség pedig előnyt jelent számukra a szerves tápanyagban szegény környezetben, ugyanis inorganikus nitrogén-és foszfor hiányában más formákat is tudnak mobilizálni. Ezt a jelenséget a szerves és szerves nitrogén formák mérésével lehetne igazolni, hogy valóban megbizonyosodjunk az extracelluláris enzimeknek a kovaalga közösségekben betöltött tényleges szerepéről. Ehhez azonban további terepi és laboratóriumi vizsgálatok szükségesek. Mintánkban a HS4 kategóriába tartozó taxonok közül a *Diatoma*, *Eunotia* és *Fragilaria* fajok voltak gyakran nagyobb faj- vagy egyedszámban jelen. Előfordulásuk nem volt évszakhoz kötött. A vizsgált vízfolyások esetében ősszel a lassú áramlás biztosítja a kevésbé zavart feltételeket ezen kolóniális fajok számára. Tavasszal pedig feltehetően az alacsonyabb tápanyag-ellátottság miatt lehetnek nagy számban jelen a vizekben (Rimet et al. 2016).

Jelen vizsgálatban a CEMFG-RB csoportosítási rendszer HS4 kategóriájának kiegészítése a fent említett csöképző fajokkal (*Encyonema* spp.) erős negatív korrelációt eredményezett a kategória és a tápanyag, valamint a vezetőképesség között (20. ábra). A csöképző taxonok nélkül maradt LS4 kategória pedig ezután erősebb negatív korrelációt mutatott a hőmérséklettel (18. ábra). Ez feltehetően az alacsony vízhőmérsékletet preferáló *Meridion circulare* fajnak volt köszönhető (Stenger-Kovács et al. 2013). A *M. circulare* a minták 16%-ában nagy gyakorisággal (max. gyakoriság 41%) volt jelen. Ez a faj a vízfolyásokban általánosan elterjedt télen vagy tavasszal, valamint a nagyfokú zavarást is jól

túri (Stenger-Kovács et al. 2013). Mindezek alapján ökológiailag igazoltnak tekinthető a csöképző fajok áthelyezése LS4-ből HS4-be.

A csöképző HS4 taxonokhoz hasonlóan, az azonos mérettartományt képviselő motilis MS4 kategória ugyancsak negatív korrelációt mutatott a tápanyagtartalommal (20. ábra). Ennek az lehet az oka, hogy a csöképző HS4 és az MS4 is képes a szerves tápanyagformákat mobilizálni, de ez az elképzelés még további megerősítést igényel.

Az S1-S3 és S4 kategóriák esetében nem volt szignifikáns különbség a CEMFG-P és a CEMFG-RB rendszerekben elfoglalt helyüket tekintve, vagyis ezek a kategóriák hasonlóan korreláltak a környezeti faktorokkal (19-20. ábra). Az LS1 mindkét esetben negatívan korrelált a tápanyagtartalommal (19-20. ábra). Ez a kategória tartalmazza a rögzült és/vagy pionír fajokat (pl. *Achnanthydium minutissimum*, *Amphora pediculus*; Rimet & Bouchez 2012, B-Béres et al. 2016). Erre a negatív korrelációra számítani lehetett a fajok pionír jellege miatt, hiszen nagy zavarástűrő képességű és nagyon hatékony tápanyag-felvételű fajokról van szó. Erős pozitív korreláció volt a hőmérséklet és a HS1 kategória között (20. ábra). Az ebbe a kategóriába tartozó taxonok általában gyakoriak tavasz végén vagy ősze elején a vizsgált vízfolyásokban (pl. *Pseudostaurosira parasitica* var. *subconstricta*). Ekkor a kismértékű biotikus vagy abiotikus zavarás, úgy mint a kismértékű legelés tavasszal vagy az őszi kismértékű forrásmegosztási hatás, nem gátolja a populációk növekedését. A HS2 kivételével az S2 és S3 kategóriák pozitív kapcsolatot mutattak a tápanyagtartalommal (20. ábra). Ezzel összhangban, az S2-S3 kategóriák pozitív korrelációját a különböző tápanyagformákkal korábban már Berthon és munkatársai (2011) is igazolták.

Bár az MS1 és a környezeti faktorok között gyenge korreláció volt csak, ennek a kategóriának a pozíciója is a tápanyaghoz kötődik (20. ábra). A legerősebb korrelációt a tápanyagok és az MS2-MS3 kategóriák között tapasztaltuk (20. ábra). A motilis fajokat számos adaptációs előny segíti abban, hogy a tápanyagdús környezetben dominánsá váljanak (pl. mozgékonyaság - optimális mikrohabitat kiválasztása, extracelluláris enzimtermelő képesség, tápanyag raktározás; Berthon et al. 2011). Motilitásuknak köszönhetően ezek a taxonok más fajokhoz képest gyorsabban találják meg és érik el a jó tápanyag-ellátottságú élőhelyeket. Eredményeink újfent megerősítették, hogy az ugyanazon méretkategóriába tartozó taxonokat egyéb jellegeik alapján külön kell választani, elsősorban a tápanyaghoz és a zavaráshoz fűződő kapcsolatuk mentén (ld. B-Béres et al. 2016).

A CEMFG-P és a CEMFG-RB csoportosítási rendszerekben a nagyméretű fajokat tartalmazó kategóriák közül az LS5 negatívan, a HS5 és az MS5 kategóriák pedig pozitívan korreláltak a szerves tápanyagtartalommal (19-20. ábra). A vizsgált vizekben az LS5

kategóriában nagy számban voltak jelen az adnate, azaz teljes felülettel aljzathoz tapadó *Cocconeis placentula* varietások. Bár az aljzathoz erősen tapadó fajok erős pozitív korrelációt mutatnak a TN tartalommal (B-Béres et al. 2014), köztük és a magas profilú guild tagjai között egy vastag, érett biofilmben erős interakció játszódik le (Tapolczai et al. 2016). Ilyen környezetben tehát az adnate fajok valós tápanyag-preferenciája rejtve marad, és csak fizikai zavarás esetén jelenik meg. Ez a két kulcs faktor, azaz a magas tápanyagtartalom és az erős fizikai zavarás, együtt nem volt jellemző a vizsgált vízfolyásokban.

A HS5 és MS5 kategóriák olyan sajátságokkal rendelkeznek, melyek előnyt jelentenek számukra tápanyagdús környezetben. A magas profilú fajok a biofilm felső rétegében helyezkednek el, így biztosított számukra az oldott tápanyagokhoz való gyorsabb hozzáférés, ami kétségtelen előnyt jelent az alsóbb rétegekben elhelyezkedő alacsony profilú fajokkal szemben (Stenger-Kovács et al. 2013, Tapolczai et al. 2016). Ezzel szemben a motilis fajok gyorsan eléri a számukra legkedvezőbb mikrohabitatokat (ahol magas a tápanyagtartalom és mérsékelt a zavarás - Tapolczai et al. 2016). Úgy tűnik, hogy a síkvidéki vízfolyásokban a fizikai zavarás az a kulcstényező, ami a nagyméretű taxonok arányát elsődlegesen meghatározza. Ennek bizonyítása azonban olyan további vizsgálatokat igényel, melyek során tápanyagdús körülmények között lehet a fizikai zavarás közösségformáló szerepére fókuszálni.

5.4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás

5.4.1. Környezeti háttér

A tározó Tisza vízzel történő tavaszi feltöltése az Abádszalóki-öböl irányából kezdődik, és utoljára a Tiszavalki-medencét éri el a friss folyóvíz. Az egészen a Tiszavalki-medencéig szállított lebegő anyag ott ülepedik ki a legnagyobb mennyiségben. Emellett a Tisza-tó rendkívül gazdag madárvilágának elsősorban a legsekélyebb Tiszavalki-medence (átlagos vízmélység 0,5 m) szolgál élő- és fészkelőhelyül. A madarak jelenléte miatt rendkívül magas itt a víz tápanyagtartalma, és maga a medence az őszi leeresztésig eutrofizálódik. A makrofita vegetáció jelentős szűrő hatása és a primer produkcióban betöltött szerepe pedig a nyár folyamán fokozódik (Laczi et al. 2018).

5.4.2. A tározó heterogenitásának taxonómiai és funkcionális alapú vizsgálata

Eredményeink csak részben támasztották alá első, a tározó térbeli heterogenitására vonatkozó hipotézisünket: bár a medencék kovaalga közösségének taxonómiai összetételében egyértelmű szezonális mintázatot figyeltünk meg, térbeli elkülönülést azonban nem tapasztaltunk; a trait-elemzés ezzel szemben egyértelműen rávilágított a medencék egymáshoz viszonyított térbeli karakterisztikájára.

A tározó medrét az őszi folyamán leengedik, majd a rá következő tavasszal jó minőségű Tisza vízzel újra feltöltik. A tározótér kora tavaszi feltöltése pedig olyan teljes térbeli homogenizációt okoz, aminek következtében a Tisza-tó teljes terjedelmében közel azonos fajkészlettel rendelkezik, a medencék közötti átfolyás révén és az öblítő csatornáknak köszönhetően pedig fajkicserélődés is történik. Emiatt mutat nagy hasonlóságot szezonálisan a medencék fitobenton közösségének taxonómiai összetétele.

A planktonikus trait a késő nyári időszakhoz, valamint a Sarudi- és Poroszlói-medencéhez kötődött markánsan (22. ábra). A késő nyári időszakban a Poroszlói- és Sarudi-medencében 17% ill. 40%-ot meghaladó arányban volt jelen az *Aulacoseira distans* faj, ez eredményezte az erős korrelációt a planktonikus és fonalas trait-tel (22. ábra). 2017-ben rendkívüli mértékben megnövekedett a *Potamogeton* sp. állománya az említett medencékben. A vízoszlop teljes mélységig átlátható volt, és jelentősen visszaszorult a csónakhasználat is ezeken a részeken. Mindezek a körülmények pedig nagymértékben kedveztek a fonalas, planktonikus *Aulacoseira* faj egyedszám növekedésének. Ez jól mutatja, hogy egy ilyen mesterséges tározó esetében is a nyár második felében a bevonat gazdag lehet planktonikus fajokban, ami jól összecseng fentebb bemutatott, vízfolyásokra vonatkozó eredményeinkkel. Ugyanakkor más planktonikus taxonok, mint például az egysejtű *Cyclostephanos invisitatus* és a *Stephanodiscus hantzschii* kora nyáron jelentek meg a mintákban, és jellemzően, de nem kizárólag, szintén ebben a két medencében. Júniusban a planktonikus fajok relatív gyakoriságát a tavaszi vízszintbeállítás határozta meg, ugyanis a centrikus kovaalgák általában jellemző és domináns tagjai a tavaszi tiszai fitoplanktonnak (Hatvani et al. 2019).

Az alacsony profilú, kisméretű, pionír jellegcsoport az Abádszalóki-öbölben volt leginkább jellemző (22. ábra), ahol a rekreációs tevékenységek közül az intenzív vízmozgásokat keltő vízi sportok nagy hangsúlyt kapnak. A kovaalga közösséget zömében alacsony profilú pionír fajok alkották (*Achnanthydium minutissimum*, *Amphora pediculus*), melyek jól tűrik az ilyen nagyfokú fizikai zavarást. Azonban hangsúlyoznunk kell, hogy a pionír *A. minutissimum* a kora nyári időszakban általánosan előfordult a medencékben. Bár

jellemzően ezek a fajok erős negatív kapcsolatot mutattak a tápanyaggal és/vagy a vezetőképességgel (De Fabricius et al. 2003, Kovács et al. 2006, Berthon et al. 2011, B-Béres et al. 2014, Kókai et al. 2015), a zavarás tekinthető a dominanciájukat elsődlegesen meghatározó tényezőnek (pl. Stenger-Kovács et al. 2006, Rimet et al. 2015, 2016). Ebben az esetben az egyik kulcsfontosságú zavaró hatást a tavaszi feltöltés okozta vízszint-emelkedés jelentette, ami lehetőséget biztosított ezen fajok terjedéséhez és kolonizációjához.

A fonalas fajok ellenben az intenzívebb horgászattal jellemezhető, s az abádszalókinál sokkal nyugodtabb vizű medencékben voltak gyakoriak (22. ábra). Kora nyáron a *Melosira varians* volt jelen nagy gyakorisággal a Tiszavalki- és a Sarudi-medencében.

A koloniális (csőképző), magas profilú *Encyonema* fajokat (*E. caespitosum*, *E. silesiacum*) a Sarudi-medencében és az Abádszalóki-öbölben figyeltük meg nagy egyedszámban (21-22. ábra). Ezek a fajok képesek extracelluláris enzimek előállítására, illetve a biofilm vastagságának kiterjesztésére, ezen képességek révén pedig könnyebben hozzáférnek a bevonatban kötött tápanyagokhoz (Pringle 1990, Rimet et al. 2015, B-Béres et al. 2017). Továbbá előnnyel is rendelkeznek a nagy zavarossággal jellemezhető időszakban (Leira et al. 2015). Ezen tulajdonságaiknak köszönhetően a mérsékelt tápanyagkínálattal és alacsony vezetőképességgel jellemezhető tavaszi - kora nyári zavaros vizű időszak jellemző fajai lehetnek (Stenger-Kovács et al. 2013, B-Béres et al. 2014, 2016, Leira et al. 2015, Rimet et al. 2016). Ezzel összhangban, a mi vizsgálatunkban ezek a taxonok jellemzően kora nyáron, magas TSS érték mellett voltak dominánsak, és negatívan korreláltak a vezetőképességgel.

Itt fontos kiemelni, hogy valamennyi faj közül egyértelműen a koloniális *Diademesis confervacea* esetében figyeltük meg a legszorosabb kapcsolatot a vízhasználattal: azokban a medencékben volt állandó tagja a bentikus közösségnek, ahol a horgászat jellemző és a vízi sportok nem engedélyezettek. Így késő nyáron a Tiszavalki- és Poroszlói-medencében volt leginkább domináns. A többi medencében azonban csak szórványosan fordult elő. Ezt a koloniális fajt invazív, eutróf, halofil taxonként tartjuk számon (van Dam et al. 1994, Coste & Ector 2000), amely Magyarországon a 2000-es évek elején vált gyakorivá (Szabó et al. 2004, B-Béres et al. 2014).

Az aljzathoz erősen tapadó fajok, elsősorban a *Cocconeis placentula* varietások egyértelmű pozitív korrelációt mutattak a hőmérséklettel, így döntően a késő nyári időszakban voltak jelen nagy denzitással a Tiszavalki-medencében és az Abádszalóki-öbölben (21-22. ábra). Annak ellenére, hogy a teljes felülettel tapadó kovaalgákat elsődlegesen árnyéktűrőként tartjuk számon (Liess et al. 2009, Stenger-Kovács et al. 2013, Tapolczai et al. 2016), dominanciájuk a közösségekben fokozódhat a növekvő fényintenzitás hatására (Leira et al.

2015). Késő nyáron a TSS tartalom csökkenése jobb fényáteresztő-képességet indukált a vízoszlopban. Ám nemcsak a fény volt az egyetlen tényező, ami hozzájárult ezen fajok dominanciájához. A predáció ugyancsak fontos stressz faktor lehet a közösség összetételének szabályozásában (Jørgensen & de Bernardi 1998, Jørgensen 2009). Általában a makrogerinctelenek bentikus algaközösségekre irányuló legelő hatása fokozódik a nyár folyamán. A Tisza-tóban a *Gastropoda* és *Chironomidae* csoportokba tartozó szervezetek állandó tagjai a zoobentosznak, és a nyár folyamán általában növekszik a dominanciájuk (a KöTiVizIg nem publikált adata). Az erősen tapadó kovaalga fajok viszont jól tűrik ezt a biotikus nyomást (Rimet et al. 2015).

5.4.3. A taxonómiai és funkcionális diverzitás változása

A köztes zavarás hipotézisnek megfelelően a legmagasabb diverzitást a közepes intenzitású hasznosításnak kitett medencékben vártuk, és azt feltételeztük, hogy a legzavartabb medence kovaalga közössége lesz a legkevésbé diverz. Eredményeink ezt a hipotézisünket is csak részben támasztották alá, csak a taxonómiai diverzitás alapján és csak a kora nyári időszakra vonatkozóan. Ekkor az Abádszalóki-öbölben a taxon diverzitás szignifikánsan alacsonyabb volt a többi medencéhez képest. Egy esetben sem tapasztaltunk azonban szignifikánsan magasabb diverzitást a köztes zavarással jellemezhető, azaz a közepes mértékben hasznosított Poroszlói- és Sarudi-medencében.

Az Abádszalóki-öbölben folytatják a legintenzívebb sport tevékenységeket, ami erős zavarást jelent a kovaalga közösségre nézve, az ilyen nagyfokú fizikai zavarás pedig alapvetően felelőssé tehető a diverzitás csökkenéséért (Stenger-Kovács et al. 2013, B-Béres et al. 2014). Általánosan igaz, hogy az intenzív vízmozgás okozta nyíró hatás egy vagy néhány zavarástűrő faj túlnyomó dominanciájához vezethet (Passy & Larson 2011, Stenger-Kovács et al. 2013, B-Béres et al. 2014). A kora nyári eredményekkel ellentétben, augusztusban nem találtunk semmilyen térbeli különbséget a medencék diverzitása között. Az Abádszalóki-öbölben a nyíró hatás a júniusival megegyező mértékű volt. Ám a késő nyári időszakra jellemző volt még a magas vezetőképesség és az alacsony TSS érték is, különösen azokban a medencékben, ahol intenzív a horgászat és alacsony a vízi sport aktivitás. Itt az aktív vízmozgások hiányában mérsékelt nyomás helyeződött a diverzitásra, azonban más fizikai illetve kémiai paraméterek direkt vagy indirekt hatása ezt meghaladó mértékben gyakorolt nyomást a közösségre. Ez magyarázza, hogy miért nem találtunk térbeli különbséget az augusztusi diverzitás értékekben. Ám ez a jelenség önmagában még nem ad magyarázatot arra, hogy szezonálisan miért nem csökkent a diverzitás szignifikáns mértékben. A

vezetőképesség növekedése és/vagy a bőséges tápanyagellátottság hatására a közösség egyenletessége csökken (Kókai et al. 2015), és bizonyos fajok dominanciája növekszik (Stenger-Kovács et al. 2013, B-Béres et al. 2014). Az ökoszisztémák nagyszámú feedback mechanizmussal jellemezhetők, ahol minden mindennel összefügg (Jørgensen 1999, 2009). Ez alapján mi úgy gondoljuk, hogy a növekvő vezetőképesség és legelés-intenzitás negatív hatásait augusztusban elfedte a kisebb TSS miatt lejutó megnövekedett fény mennyiség. Ezek a hatások együttesen magyarázhatják a medencék hasonló diverzitás értékeit júniusban és augusztusban.

Ellentétben a taxonómiai diverzitás által feltárt összefüggésekkel, a funkcionális diverzitás térben és időben sem különbözött egymástól a tározó egyes medencéiben. Ez arra utal, hogy a közösség által elfoglalt niche-k száma nem tért el egymástól, azaz ugyanazon niche-k voltak betöltve a medencékben az egyes időszakokban. Ez azt jelenti, hogy nem volt trait-vesztés, és ezáltal funkcióvesztés sem történt. Ugyanakkor bizonyos jelenségekre fontosnak tartjuk felhívni a figyelmet.

A zavart környezet pionír fajok dominanciájával (B-Béres et al. 2014, 2016, Stenger-Kovács et al. 2013) és csökkent funkcionalitással jellemezhető. Jelen vizsgálatunkban, már a kora nyári időszaktól kezdődően, a vízi sportoknak köszönhető intenzív vízmozgások tartanak fenn folyamatos fizikai zavarást az Abádszalóki-öbölben. Ez pedig a rendkívül jó zavarástűrő képességgel rendelkező pionír fajok, az *Ach. minutissimum* és *Am. pediculus* taxonok extrém dominanciájához vezetett, melyek egyéb jellegeikben is nagy hasonlóságot mutatnak.

Ennek ellenére az ebben a medencében tapasztalt funkcionális diverzitás nem tért el jelentősen negatív irányban a többi medencében tapasztalt értéktől. Ez pedig annak köszönhető, hogy a niche-k be vannak töltve, azaz az itt tapasztalható zavarás nem okoz funkcióvesztést. Mindenképpen kihangsúlyozandó azonban, hogy ez egy feltöltött tározó, évente átkeveredő fajkészlettel. Ha ez nem így lenne, akkor feltehetően ebben a medencében idővel tapasztalható lenne a funkcionális diverzitás csökkenése, eltolva a közösséget az alacsony profilú fajok dominanciájának irányába. Ez azonban csak feltételezés, mivel a zavarás mellett az összes többi környezeti tényező is hatással van a közösség funkcionalitására.

A késő nyári időszakban a négy medence közül a Tiszavalki érte el a legmagasabb funkcionális diverzitást. Ez a legnyugodtabb, legtermészetesebb terület a Tisza-tavon belül, amit az emberi jelenlétet nem teljesen mellőzve a zavaró hatásoktól jelentősen kímélnék a vízimadarak számára kedvező élő- és fészkelőhely biztosítása érdekében. A madarak jelenléte miatt nagyon magas itt a víz tápanyagtartalma, így többféle trait-kombinációval jellemezhető

nagy tápanyagigényű, köztük eutróf fajok jelennek meg ebben a medencében. Emellett Liess és munkatársai (2009) rávilágítottak arra, hogy a „tápanyag-stressz” hatékonyabb közösségformáló erőt jelent, ha nem önmagában, hanem más faktorokkal (pl. alacsony fényintenzitás, vagy nagy legelési nyomás) együtt jelentkezik. A tározó makrofita denzitása nyár derekán érte el a maximumát. A legnagyobb borítással (60-65%) jellemezhető medence a Tiszavalki volt, ahol a vízi sportok nem megengedettek. A kiterjedt, főleg úszó levelű vízinövények alkotta makrofita borítás és a planktonikus algaközösség között interakció léphet fel, ami alacsonyabb TSS értéket és a fotoszintézis intenzitásának csökkenését okozza. Viszonylag kisszámú tanulmány foglalkozik az állóvízi kovaalga közösségek szezonális változásaival, ezért ellentmondásosak a vélemények azzal kapcsolatban, hogy a perifiton szukcessziója jól megfigyelhető-e vagy sem (bővebben ld. Rimet et al. 2015). Ebben a vizsgálatban a szezonális szabályozó szerepét emelik ki a kovaalga közösségek alakításában. Vizsgálatunkban a legkisebb intenzitású hasznosítással jellemezhető Tiszavalki-medencében fejlődött a szukcesszió a legzavartalanabbul, ennek eredménye lehetett a funkcionálisan legdiverzebb perifiton közösség kialakulása.

5.4.4. A medencék kovaalga alapú ökológiai állapota

A tavak térbeli heterogenitása miatt szignifikáns különbségek adódhatnak az egyes mintavételi helyek ökológiai állapotában (Crossetti et al. 2013b, Rimet et al. 2015, 2016), amit a növekvő emberi hatás negatívan befolyásol (Rimet et al. 2016). Ennek ellenére mi a legkisebb rekreációs aktivitással jellemezhető, legkevésbé zavart Tiszavalki-medencében kaptuk a legkisebb MIL értékeket (26. ábra). Júniusban ez feltehetően a planktonikus algák okozta erős biotikus nyomásnak volt köszönhető. A megnövekedett pH és TSS érték, valamint a planktonikus fajok dominanciája a fitobentonban együttesen ugyancsak maga után vonja a bentikus algákkal való kompetíciót. Augusztusban azonban a vezetőképesség magasabb, míg a TSS értéke alacsonyabb volt a Tiszavalki-medencében, mint kora nyáron. Ebben az időszakban olyan halofil, eutróf taxonok (van Dam et al. 1994) voltak itt dominánsak, mint például a *Diadasmus confervacea*, a *Mayamaea atomus* var. *permitis* vagy a *Nitzschia frustulum*.

6. Összefoglalás

Vizsgálataink középpontjába a bentikus kovaalga közösségek trait-összetétele és a környezeti változók közötti összefüggések tanulmányozását helyeztük. Ennek keretében mind természetes folyamatok (pl. áradás, csapadékhiány okozta vízhozam csökkenés), mind pedig az emberi jelenlét (pl. vízgazdálkodás, rekreációs aktivitás) által indukált környezeti változások hatásait vizsgáltuk a közösségek funkcionális összetételére.

A kovaalga guildok arányainak szezonális dinamikáját szélsőséges vízhozam változások alatt követtük nyomon. Eredményeink többnyire igazolták a szakirodalomban leírt (Passy 2007) guild-preferenciákat. Vizsgálatunkban a zavarástűrő alacsony profilú guild érzékenyen, pozitívan reagált a fizikai (áradás) ill. biotikus zavarás (legelés) által generált szélsőséges viszonyokra, ezekben az időszakokban egyedszám növekedést tapasztaltunk a guilden belül. A magas profilú guild aránya pedig jellemzően alacsonyabb vízhozam és magasabb tápanyagtartalom mellett volt kiemelkedő.

Ezzel szemben az őszi hónapok folyó- és állóvízi szegmenseinek eltérő guild-összetételéről alkotott elképzelésünket az eredmények cáfolták, egyben felhívták a figyelmet a guild-konceptió finomításának szükségességére. Ugyanis az egyes guildok és a környezeti változók közötti összefüggéseket, melyek az eredeti leírásban (Passy 2007) szerepelnek, guildenként más-más súllyal határozza meg a tápanyag-preferencia és a fizikai zavarás. Egyrészt fontos figyelembe venni, hogy a két tényező (zavarás és tápanyag) milyen kapcsolatban van egymással, másrészt azt is, hogy ezek együttesen hogyan hatnak az adott guild közösségen belüli arányára.

Az IPSITI kovaalga index értéke szoros összefüggést mutatott a vízhozam változásával. Az alacsony tápanyagtartalommal jellemezhető áradás során magasabb index értékeket tapasztaltunk, mint azt követően az alacsony vízhozammal és magas tápanyagtartalommal bíró időszakban. Az álló- és folyóvízi szegmensek index értékei jelentős eltérést nem mutattak, ugyanakkor a folyóvízi minták az állóvízieknél rendre magasabb IPSITI-t értek el néhány jó ökológiai állapotot indikáló faj dominanciájának köszönhetően.

A sejtméret kategóriákon alapuló vizsgálatunkat jelentős vízszint csökkenéssel érintett alföldi vízfolyások fitobenton közösségén végeztük el. Eredményeink jól szemléltetik, hogy a csökkenő vízszint hatására növekvő tápanyagtartalom és vezetőképesség rendkívül fontos változásokat indukálnak a közösség sejtméret szerinti összetételében és diverzitásában, jól indikálva ezzel a síkvidéki folyóvízi ökoszisztémákban lejátszódó szárazodás folyamatát. A halofil fajok arányában bekövetkező változások nyomon követése pedig különösen hasznos

lehet az akár természetes, akár antropogén eredetű környezeti változások detektálásában, hiszen szükség esetén ezen ismeretek birtokában kapunk lehetőséget a gyors környezetvédelmi beavatkozások végrehajtására (pl. vízutánpótlás).

Az IPSITI kovaalga index által kifejezett vízminőség nem mutatott szignifikáns eltérést a tavaszi és az őszi minták között. Tehát az ősszel tapasztalt jelentős vízszint csökkenés és az ezt kísérő tápanyagtartalom és/vagy vezetőképesség növekedés a legtöbb vízfolyás esetében nem okozott minőségbeli romlást, ilyet csak három esetben tapasztaltunk.

A szakirodalomban hivatkozott három féle guild-felosztás és a sejtterfogató kategóriák kombinálásával képzett öko-morfológiai funkcionális csoportok érzékenységét vízfolyások nagyobb adatbázisán teszteltük. Ezen vizsgálatunk nemcsak a különálló planktonikus guild fontosságára hívta fel a figyelmet, hanem arra is, hogy Rimet & Bouchez (2012) csoportosítási rendszerének alkalmazásával kapjuk a legpontosabb eredményeket a kombinált kategóriák és a környezeti háttérváltozók közötti korrelációk kapcsán.

A Tisza-tó négy, egymástól eltérő hasznosítással és védelemmel jellemezhető medencéjének fitobenton közösségét hét kovaalga trait bevonásával vizsgáltuk. Míg a taxonómiai elemzés szerint a négy medence közössége szezonálisan mutatott nagyfokú hasonlóságot, térbeli heterogenitás pedig nem volt megfigyelhető, addig a trait-alapú értékelés eredménye rámutatott az egyes medencék hasznosításából eredő térbeli sajátosságokra, azaz az egymáshoz viszonyított hasonlóságokra illetve különbségekre.

A taxonómiai diverzitás a legnagyobb zavarással jellemezhető Abádszalóki-öbölben szignifikánsan alacsonyabb volt kora nyáron a többi medencéhez képest. Késő nyáron azonban nem volt szignifikáns különbség a medencék fajdiverzitása között, ami arra utal, hogy a közösséget alkotó fajok aránya kiegyenlítettebbé vált erre az időszakra. Az egyes mintavételi helyek funkcionális diverzitása ezzel szemben nem mutatott szignifikáns különbséget egyik mintavételi időszakban sem. Ez pedig arra enged következtetni, hogy a medencéket érintő hasznosítás sehol sem eredményezett funkcióbeli csökkenést.

A MIL kovaalga index és a rekreációs tevékenységek intenzitása között pozitív, az index értékek a védelem mértéke között viszont negatív összefüggést tapasztaltunk. Ez azt jelenti, hogy a legkevésbé zavart és egyben legvédettebb Tiszavalki-medence ökológiai állapota volt a leggyengébb mindkét mintavételi időszakban.

A dolgozatban bemutatott eredmények nagyban hozzájárulnak annak megértéséhez illetve tisztázásához, hogy adott körülmények között mely kovaalga jellegek, illetve jellegkombinációk bírnak tényleges ökológiai relevanciával, melyek alkalmazása révén

választ kaphatunk a fitobenton közösségek funkcionális összetételét meghatározó és/vagy befolyásoló környezeti tényezőkkel kapcsolatos kérdéseinkre.

6.1. Az új tudományos eredmények összefoglalása

Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam

Rávilágítottunk a guild-konceptió finomításának szükségességére, különösen az alacsony és magas profilú guildek esetében. Kimutattuk, hogy az alacsony profilú guild elsődlegesen a fizikai zavarásra reflektál és csak másodsorban a tápanyagra. A magas profilú guild pedig jellemzően a stabil környezetre reagál pozitívan, ugyanakkor a tápanyag-kompetíciós előnyei is meghatározzák, hogy mikor milyen arányban fordul elő. Kimutattuk, hogy az eredeti guild-felosztásból elkülönített planktonikus guild egy alföldi nagy vízfolyás esetében az áradásra reagál egymással ellentétes irányultságú, szélsőséges vízjárású hónapokban.

Sejttérfogat és sótűrés – nyári aszály

Kimutattuk, hogy a szélsőséges trait-ek, azaz a kicsi és a nagy sejttérfogat kategóriák pozitívan reagáltak a vízszintcsökkenésre. A halofil fajok száma és aránya egyértelműen indikálta a szárazodást. Míg a sótűrő taxonok jellemzően a nagyobb méretkategóriákból kerültek ki, addig a kisméretűek nem-halofil, mozgékony, vagy ruderalis taxonok voltak. A jelentős vízszint csökkenés, azaz a szárazodás folyamata nem gyakorolt negatív hatást az alapvetően terhelt alföldi vízfolyások kovaalga alapú vízminőségére.

Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása

Szoros összefüggést mutattunk ki a környezeti változók és a CEMFGs kategóriák között nagy adatbázison, azaz validáltuk a kombinált kategóriák használhatóságát. Továbbá validáltuk a Rimet és Bouchez (2012) által bevezetett planktonikus guildet. Kimutattuk, hogy a szakirodalomban használt guild felosztások közül Rimet és Bouchez (2012) rendszere magyarázza legjobban a CEMFGs kategóriák és a környezeti változók közti összefüggéseket.

Kovaalga traitek – vízhasznosítás

Eredményeink egyértelműen rávilágítottak arra, hogy a Tisza-tó medrének éves szintű feltöltése a tározó taxonómiai összetételét alapvetően meghatározza, jól kifejezett szezonális hasonlóságot eredményezve a medencék fajösszetételében. A védelemnek, ill. hasznosításnak

a bentikus kovaalga közösségre gyakorolt hatása ellenben a medencék trait-összetételének sajátágaiban nyilvánult meg. A medencék biodiverzitásával összefüggésben kimutattuk, hogy a tározóban a kovaalga közösség taxonómiai diverzitásának alakításában a szezonálisnak volt nagyobb szerepe. Ezzel szemben a funkcionális diverzitást sem a szezonális, sem az eltérő hasznosítás nem befolyásolta szignifikánsan, vagyis az eltérő vízkezelés nem okozott funkcióvesztést a tározóban. Kimutattuk, hogy az intenzív rekreációs tevékenység keltette zavarás esetünkben pozitív hatást gyakorolt a kovaalga alapú vízminőségre. Eredményeink ezáltal ráirányítják a figyelmet arra, hogy a nagyobb védettség és a csökkentett zavarás a tározó esetében nem eredményez jobb vízminőséget. Mi több, az érintett Tiszavalki-medence esetében a tározó évenkénti friss vízzel való újbóli feltöltése akadályozza meg a további eutrofizációt és az ökológiai állapotbeli romlást.

7. Summary

In this study we focused on relations of trait composition of benthic diatoms and environmental variables. Our results highlighted the strong influence both of the extreme climatic events induced environmental changes and the water usage and protection on composition of the diatom assemblages.

Seasonal dynamic of diatom guilds proportion was studied during extremely changing water regime in a large river. Additionally, compositional differences between running and standing water segments were also studied here. Our results directly connected to seasonality mostly confirmed the guild preferences originally described by Passy (2007). In our study, physical and biotic disturbances i.e. flooding, light stress and grazing were indicated by low-profile guild, while water discharge reduction and elevated nutrient supply resulted an increase in the proportion of high-profile guild.

Our results, however, directly connected to the segments stressed the necessity for refining the guild concept based on the roles and weights of nutrient supply and disturbances in the given guild composition of assemblages. Since we did not reveal differences in guild proportions of segments, while characteristic taxa were found here.

The diatom based index, IPSITI, for water quality assessment was closely related to the changes in water discharge. Higher index values were observed during flooding with low nutrient content, than in the following period characterised by low water discharge and high nutrient content. The index values of the standing and running water segments did not show any significant differences. However, the index was higher in the running water segments than in standing water ones due to the dominance of some species indicating good ecological status.

Changes in cell size and halophilic taxa composition of benthic diatom assemblages were studied in lowland watercourses affected by extreme water level decrease from spring to autumn. Our results revealed strong influence of elevated nutrient content and conductivity resulted by water level reduction on cell size and halophilic taxa composition of diatom assemblages. This means that both traits i.e. cell size and halophile characteristics are effective tools for detecting drying processes in lowland running water ecosystems. This knowledge, in addition, can also provide an opportunity to carry out rapid interventions (e.g. water supply).

Here, no significant differences in IPSITI index values of spring and autumn were found highlighting the unfortunate nutrient load caused by intense agricultural activities in the

region did not cause any deterioration in ecological status in most of the studied watercourses. The climate scenarios, however, predict an increase in drought occurrence in the region, which could finally result drastic deterioration in the ecosystem conditions.

The relationship between environmental variables and eco-morphological functional groups created by combining the diatom guilds and cell size categories was tested on a larger database of watercourses. This study highlighted not only the importance of a separate planktic guild, but also the fact that the system of Rimet & Bouchez (2012) provides the most accurate results to describe correlations between combined categories and environmental variables.

Differences in taxa and trait composition of benthic diatom assemblages between the differently managed and protected basins of Lake Tisza were also studied. While the taxonomic analysis revealed well pronounced seasonal similarity between the basins and no spatial heterogeneity was observed, the results of the trait-based assessment pointed out usage based spatial characteristics. Taxonomic diversity of Abadszalók-basin characterized by the most intensive disturbance was significantly lower in early summer compared to the other basins. In late summer, however, there were no significant differences between the species diversity of the basins suggesting that the abundance of species became more consistent during this period.

Functional diversity of sampling sites did not show significant difference in either sampling period. This suggests that the utilisation of basins caused no reduction of functionality. There was a positive relationship between the MIL diatom index and the intensity of recreational activities and negative correlation between the index values and the degree of protection. This result means that the least disturbed and most protected Tiszavalk-basin had the weakest ecological status in both sampling periods.

The above-mentioned results greatly contribute to revealing and clarifying of which diatom traits or trait-combinations have real ecological relevance under given circumstances. This knowledge help us to understand how environmental factors influence the functional composition of benthic diatom assemblages. Furthermore, this knowledge provide opportunity for planning and fulfilling effective management and protection strategies in waters.

8. Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőimnek, Bácsiné Béres Viktóriának és Török Péternek, a munkám során nyújtott segítségüket, tanácsaikat és szakmai támogatásukat.

Köszönettel tartozom Borics Gábornak, az ÖK VÖI Tisza-kutató Osztály osztályvezetőjének, aki a doktori képzés ideje alatt biztosította számomra az intézményi és a szakmai háttérrel.

Köszönet illeti a dolgozat alapjául szolgáló publikációk társszerzőit – Bácsi István, Balogh Csaba, Buczkó Krisztina, Csépes Eduárd, Lukács Áron, Tóthmérész Béla, Török-Krasznai Enikő – munkájukért és tanácsaikért.

Külön köszönettel tartozom továbbá az egykori Tiszántúli Környezetvédelmi Felügyelőség, valamint a Közép-Tisza-vidéki Vízügyi Igazgatóság munkatársainak a mintavételek és a vízkémiai vizsgálatok során nyújtott segítségükért.

9. Irodalomjegyzék

- Abonyi, A., Horváth, Zs., Ptačnik, R., 2018. Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology* 63:178–186.
- Ács, É., Kiss, K.T., 1993a. Colonization process of diatoms on artificial substrate in the River Danube near Budapest (Hungary). *Hydrobiologia* 269/270:307–315.
- Ács, É., Kiss, K.T., 1993b. Effects of the water discharge on periphyton abundance and diversity in large river (River Danube, Hungary). *Hydrobiologia* 249:125–133.
- Ács, É., Kiss, K.T., 2004. *Algológiai praktikum*. ELTE Eötvös Kiadó, pp. 362.
- Ács, É., Kiss, K.T., Szabó, K., Makk, J., 2000. Short-term colonization sequence of peri-phyton on glass slides in a large river (River Danube, near Budapest). *Algological Studies* 100:135–156.
- Ács, É., Szabó, K., Kiss, K.T., Hindák, F., 2003. Benthic algal investigations in the Danube river and some of its main tributaries from Germany to Hungary. *Biologia* 58:545–554.
- Ács, É., Szabó, K., Kiss, Á.K., Tóth, B., Zárny, G., Kiss, K.T., 2006. Investigation of epilithic algae on the River Danube from Germany to Hungary and the effect of a very dry year on the algae of the River Danube. *Archiv für Hydrobiologie* 158:389–417.
- Adams, V.M., Setterfield, S.A., Douglas, M.M., Kennard, M.J., Ferdinands, K., 2015. Measuring benefits of protected area management: trends across realms and research gaps for freshwater systems. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 370:20140274.
- Az Európai Parlament és a Tanács 2000/60/EK irányelve (2000. október 23.) a vízpolitika terén a közösségi fellépés kereteinek meghatározásáról. pp. 141.
- Bartholy, J., Pongracz, R., Pieczka, I., 2014. How the climate will change in this century? *Hungarian Geographical Bulletin* 63:55–67.
- Bates, S.S., Bird, C.J., de Freitas, A.S.W., Foxall, R., Gilgan, M., Hanic, L.A., Johnson, G.R., McCulloch, A.W., Odense, P., Pocklington, R., Quilliam, M.A., Sim, P.G., Smith, J.C., Rao, D.V.S., Todd, E.C.D., Walter, J.A., Wright, J.L.C., 1989. Pennate diatom *Nitzschia pungens* as the primary source of domoic acid, a toxin in shellfish from eastern Prince Edward Island, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46:1203–1215.
- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Zs., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I., 2014. Ecological diatom guilds are useful but not enough sensitive indicators of extremely changing water regimes: is it necessary to establish guild subdivisions? *Hydrobiologia* 738:191–204.
- B-Béres, V., Lukács, Á., Török, P., Kókai, Zs., Novák, Z., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I., 2016. Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream. *Ecological Indicators* 64:31–38.

- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Zs., Lukács, Á., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I., 2017. Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems. *Ecological Indicators* 82:183–188.
- B-Béres, V., Tóthmérész, B., Bácsi, I., Borics, G., Abonyi, A., Tapolczai, K., Rimet, F., Bouchez, A., Várbíró, G., Török, P., 2019. Autumn drought drives functional diversity of benthic diatom assemblages of continental intermittent streams. *Advances in Water Resources* 126:129–136.
- B-Béres, V., Stenger-Kovács, Cs., Török, P., Török-Krasznai, E., 2021. Are recent protection strategies sufficient for maintaining diverse freshwater benthic diatom assemblages? *Ecological Indicators* 127:107782.
- Beltrami, M. E., Ciutti, F., Cappelletti, C., Losch, B., Alber, R., Ector, L., 2012. Diatoms from Alto Adige/Sudtirol (Northern Italy): characterization of assemblages and their application for biological quality assessment in the context of the Water Framework Directive. *Hydrobiologia* 695:153–170.
- Berger, W.H., Parker, F.L., 1970. Diversity of planktonic foraminifera in deep-sea sediments. *Science* 3937:1345–1347.
- Berthon, V., Bouchez, A., Rimet, F., 2011. Using diatom lifeforms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south eastern France. *Hydrobiologia* 673:259–271.
- Besse-Lototskaya, A., Verdonshot, P.F.M., Coste, M., Van de Vijver, B., 2011. Evaluation of European diatom trophic indices. *Ecological Indicators* 11:456–467.
- Bey, M.Y., Ector, L., 2013. Atlas des diatomées des cours d'eau de la région Rhône-Alpes. pp. 1182.
- Blin, D.W., Bailey, P.C.E., 2001. Land-use influence on stream water quality and diatom communities in Victoria, Australia: a response to secondary salinization. *Hydrobiologia* 466:231–244.
- Bolgovics, Á., Várbíró, G., Ács, É., Trábert, Zs., Kiss, K.T., Pozderka, V., Görgényi, J., Boda, P., Lukács, B.A., Nagy-László, Zs., Abonyi, A., Borics, G., 2017. Phytoplankton of rhithral rivers: Its origin, diversity and possible use for quality-assessment. *Ecological Indicators* 81:587–596.
- Buczko, K., 2016. Szilícium-dioxid vázas algák mintázata és skálafüggő változásai, szerepük a környezeti rekonstrukcióban. MTA doktori értekezés tézisei, pp. 25.
- Cantonati, M., Lowe, R.L., 2014. Lake benthic algae: toward an understanding of their ecology. *Freshwater Science* 33:475–486.
- Carter, C.F., Belcher, H., 2010. A UK record of *Entomoneis ornata* (J. W. Bailey) Reimer in R. M. Patrick et Reimer 1975. *Diatom Research* 25:217–222.
- Coste, M., 1982. CEMAGREF – Etude des méthodes biologiques d'appréciation quantitative de la qualité des eaux. Rapport Q. E. Lyon – Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse, pp. 218.
- Coste, M., Ector, L., 2000. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales Observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants* 70:373–400.

- Crossetti, L.O., Becker, V., De Souza Cardoso, L., Rodrigues, L.R., Costa, L.S., Da Motta-Marques, D., 2013b. Is phytoplankton functional classification a suitable tool to investigate spatial heterogeneity in a subtropical shallow lake? *Limnologica* 43:157–163.
- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A., Postel, S., Schneider, S.H., Tilman, D., Woodwell, G.M., 1997. Ecosystem Services: Benefits Supplied to Human Societies by Natural Ecosystems. *Issues in Ecology* 2:1–16.
- Danilov, R.A., Ekelund, N.G.A., 2001. Comparison of usefulness of three types of artificial substrata (glass, wood and plastic) when studying settlement patterns of periphyton in lakes of different trophic status. *Journal of Microbiological Methods* 45:167–170.
- Darwin, C.R., 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: John Murray.
- De Fabricius, A.L.M., Maidana, N., Gómez, N., Sabater, S., 2003. Distribution patterns of benthic diatoms in a Pampean river exposed to seasonal floods: the Cuarto River (Argentina). *Biodiversity and Conservation* 12:2443–2454.
- Dell’Uomo, A., 1996. Assessment of water quality of an Appenine river as a pilot study. In: Whitton, B. A., Rott, E (eds) *Use of Algae for Monitoring Rivers II*. E. Rott, Institut für Botanik, Universität Innsbruck, p. 65–73.
- Dong, X., Li, B., He, F., Gu, Y., Sun, M., Zhang, H., Tan, L., Xiao, W., Liu, S., Cai, Q., 2016. Flow directionality, mountain barriers and functional traits determine diatom metacommunity structuring of high mountain streams. *Scientific Reports* 6:24711.
- Fairchild, G.W., Lowe, R.L., Richardson, W.B., 1985. Algal periphyton growth on nutrient-diffusing substrates: an in situ bioassay. *Ecology* 66:465–472.
- Falasco, E., Piano, E., Doretto, A., Fenoglio, S., Bona, F., 2018. Lentification in Alpine rivers: patterns of diatom assemblages and functional traits. *Aquatic Sciences* 80:36.
- Felföldy, L., 1987. A biológiai vízminőség - Vízügyi Hidrobiológia 16. VGI, Budapest, pp. 258.
- Ghosh, M., Gaur, J.P., 1998. Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities. *Aquatic Botany* 60:1–10.
- Gottschalk, S., Kahlert, M., 2012. Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients. *Hydrobiologia* 694:41–56.
- Hajnal, É., Stenger-Kovács, Cs., Ács, É., Padisák, J., 2009. DILSTORE software for ecological status assessment of lakes based on benthic diatoms. *Fottea* 9:351–354.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4:9.
- Hatvani, I.G., Tanos, P., Várbiro, G., Arató, M., Molnár, S., Garamhegyi, T., Kovács, J., 2019. Distribution of niche spaces over different homogeneous river sections at seasonal resolution. *Ecological Indicators* 98:804–811.

- Hudon, C., Bourget, E., 1981. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 38:1371–1384.
- ICPDR – International Commission for the Protection of the Danube River, 2008. Analysis of the Tisza River Basin 2007. pp. 136.
Elérhető: https://www.icpdr.org/main/sites/default/files/Tisza_RB_Analysis_2007.pdf
- ISO 15923-1:2013(en) Water quality - Determination of selected parameters by discrete analysis systems - Part 1: Ammonium, nitrate, nitrite, chloride, orthophosphate, sulfate and silicate with photometric detection.
- Jamoneau, A., Passy, S.I., Soininen, J., Leboucher, T., Tison-Rosebery, J., 2017. Beta diversity of diatom species and ecological guilds: Response to environmental and spatial mechanisms along the stream watercourse. *Freshwater Biology* 63:62–73.
- Jewson, D., Kuwata, A., Cros, L., Fortuño, J.-M., Estrada, M., 2016. Morphological adaptations to small size in the marine diatom *Minidiscus comicus*. *Scientia Marina* 80S1:89–96.
- Johnson, R.E., Tuchman, N.C., Peterson, C.G., 1997. Changes in the vertical microdistribution of diatoms within a developing periphyton mat. *Journal of the North American Benthological Society* 16:503–519.
- Jørgensen, S.E., de Bernardi, R., 1998. The use of structural dynamic models to explain successes and failures of biomanipulation. *Hydrobiologia* 379:147–158.
- Jørgensen, S.E., 1999. State-of-the-art of ecological modelling with emphasis on development of structural dynamic models. *Ecological Modelling* 120:75–96.
- Jørgensen, S.E., 2009. The Application of Structurally Dynamic Models in Ecology and Ecotoxicology. In: Devillers, J. (Ed.), *Ecotoxicology Modeling. Emerging Topics in Ecotoxicology (Principles, Approaches and Perspectives)*. Springer, Boston MA, p. 377–393.
- JRC Technical Report, 2014. Water Framework Directive Intercalibration Technical Report. Lake Phytobenthos ecological assessment methods. pp. 137.
- Kaštovský, J., Hauer, T., Mareš, J., Krautová, M., Bešta, T., Komárek, J., Desortová, B., Heteša, J., Hindáková, A., Houk, V., Janeček, E., Kopp, R., Marvan, P., Pumann, P., Skácelová, O., Zapomělová, E., 2010. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. *Biological Invasions* 12:3599–3625.
- Kelly, M.G., Whitton, B.A., 1995. The Trophic Diatom Index: a new index for monitoring eutrophication in rivers. *Journal of Applied Phycology* 7:433–444.
- Kelly, M.G., Ector, L., 2012. Effect of streamlining taxa lists on diatom-based indices: implications for intercalibrating ecological status. *Hydrobiologia* 695:253–263.
- Kelly, M.G., Urbanic, G., Ács, É., Bennion, H., Bertrin, V., Burgess, A., Denys, L., Gottschalk, S., Kahlert, M., Karjalainen, S.M., Kennedy, B., Kosi, G., Marchetto, A., Morin, S., Picinska-Fałtynowicz, J., Poikane, S., Rosebery, J., Schoenfelder, I., Schoenfelder, J., Várbaró, G., 2014.

- Comparing aspirations: intercalibration of ecological status concepts across European lakes for littoral diatoms. *Hydrobiologia* 734:125–141.
- Kókai, Zs., Bácsi, I., Török, P., Buczkó, K., T-Krasznai, E., Balogh, Cs., Tóthmérész, B., B-Béres, V., 2015. Halophilic diatom taxa are sensitively indicating even the short term changes in lowland lotic systems. *Acta Botanica Croatica* 74:287–302.
- Kókai, Zs., Borics, G., Bácsi, I., Lukács, Á., Tóthmérész, B., Csépes, E., Török, P., B-Béres, V., 2019. Water usage and seasonality as primary drivers of benthic diatom assemblages in a lowland reservoir. *Ecological Indicators* 106:105443.
- Kooistra, W.H.C.F., Gersonde, R., Medlin, L.K., Mann, D.G., 2007. Chapter 11 - The Origin and Evolution of the Diatoms: Their Adaptation to a Planktonic Existence. *Evolution of Primary Producers in the Sea*. p. 207–249.
- Koshmanesh, A., Lawson, F., Prince, I.G., 1997. Cell surface area as a major parameter in the uptake of cadmium by unicellular green microalgae. *Chemical Engineering Journal* 65:13–19.
- Kovács, Cs, Kahlert, M., Padisák, J., 2006. Benthic diatom communities along pH and TP gradients in Hungarian and Swedish streams. *Journal of Applied Phycology* 18:105–117.
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 1977a. Bacillariophyceae 1. Teil: Naviculaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Elsevier, Heidelberg.
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 1977b. Bacillariophyceae 2. Teil: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Elsevier, Heidelberg.
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 2004a. Bacillariophyceae 3. Teil: Centrales Fragilariaceae, Eunotiaceae. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), *Die Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H., 2004b. Bacillariophyceae 4. Teil: Achnanthes s. l., Navicula s. str., Gomphonema. *Gesamtliteraturverzeichnis Teil 1–4*. In Ettl, H., J. Gerloff, H. Heynig & D. Mollenhauer (eds), *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Spektrum Akademischer Verlag, Heidelberg.
- K-Szilágyi, E., A-Rózsavári, A., Berényi, Á., Csépes, E., Kovács, P., Kummer, L., 2013. A Tisza-tó 2013. évi állapotfelmérése. *Közép-Tisza-vidéki Vízügyi Igazgatóság, Szolnok*, pp. 188.
- Laczi, Z., Aranyiné Rózsavári, A., Berényi, Á., Csépes, E., K-Szilágyi, E., Teszárné Nagy, M., Fejes, L., Kéri, B., Kovács, P., Sólyom, N., Szalay, Gy., Végvári, P., Müller, Z., Fejér, L., Hegedűs, G., Molnár, A., Olajos, P., Reich, Gy., 2018. Negyvenéves a Tisza-tó. *A Közép-Tisza-vidéki Vízügyi Igazgatóság jubileumi kiadványa*. pp. 150.
- Lange, K., Townsend, C.R., Matthaei, C.D., 2016. A trait based framework for stream algal communities. *Ecology and Evolution* 6:23–36.

- Law, R.J., Elliott, J.A., Thackeray, S.J., 2014. Do functional or morphological classifications explain stream phytoplankton community assemblages? *Diatom Research* 29:309–324.
- Lecointe, C., Coste, M., Prygiel, J., 1993. “Omnidia”: software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management. *Hydrobiologia* 269(270):509–513.
- Lecointe, C., Coste, M., Prygiel, J., 2003. Omnidia 3.2 Diatom Index Software including diatom database with taxonomic names, reference and codes of 11643 diatom taxa.
- Leira, M., Filippi, M.L., Cantonati, M., 2015. Diatom community response to extreme water-level fluctuations in two Alpine lakes: a core case study. *Journal of Paleolimnology* 53:289–307.
- Lengyel, E., Padisák, J., Stenger-Kovács, Cs., 2015. Establishment of equilibrium states and effect of disturbances on benthic diatom assemblages of the Torna-stream. Hungary. *Hydrobiologia* 750:43–56.
- Lengyel, E., Szabó, B., Stenger-Kovács, Cs., 2020. Realized ecological niche-based occupancy–abundance patterns of benthic diatom traits. *Hydrobiologia* 847:3115–3127.
- Lepš, J., Šmilauer, P., 2003. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Liess, A., Lange, K., Schulz, F., Piggott, J.J., Matthaei, C.D., Townsend, C.R., 2009. Light, nutrients and grazing interact to determine diatom species richness via changes to productivity, nutrient state and grazer activity. *Journal of Ecology* 97:326–336.
- Lukács, Á., Kókai, Zs., Török, P., Bácsi, I., Borics, G., Várbíró, G., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., B-Béres, V., 2018. Colonisation processes in benthic algal communities are well reflected by functional groups. *Hydrobiologia* 823:231–245.
- Lukács, Á., Bácsi, I., Nemes-Kókai, Zs., Borics, G., Várbíró, G., T-Krasznai, E., B-Béres, V., 2021. Strong influence of climatic extremes on diversity of benthic algae and cyanobacteria in a lowland intermittent stream. *Ecohydrology* e2286.
- Mackey, R.L., Currie, D.J., 2001. The disturbance-diversity relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology* 82(12):3479–3492.
- Marks, J.C., Lowe, R.L., 1993. Interactive effects of nutrient availability and light levels on the periphyton composition of a large oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:1270–1278.
- Marks, J.C., Power, M.E., 2001. Nutrient induced changes in the species composition of epiphytes on *Cladophora glomerata* Kütz. (Chlorophyta). *Hydrobiologia* 450:187–196.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111:112–118.
- May, R.M., 1975. Patterns of species abundance and diversity. In: Cody, M.L., Diamond, J.M. (Eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, p. 81–120.

- Medlin, L.K., Kaczmarska, I., 2004. Evolution of the diatoms: V. Morphological and cytological support for the major clades and a taxonomic revision. *Phycologia* 43:245–270.
- Medlin, L.K., Kooistra, W.H.C.F., Gersonde, R., Sims, P.A., Wellbrock, U., 1997. Is the origin of the diatoms related to the end-Permian mass extinction? *Nova Hedwigia* 65:1–11.
- Miniszteri rendelet, 2001. 13/2001. (V. 9.) KöM rendelet a védett és a fokozottan védett növény- és állatfajokról, a fokozottan védett barlangok köréről, valamint az Európai Közösségben természetvédelmi szempontból jelentős növény- és állatfajok közzétételéről.
- MSZ 12750-6:1971 Felszíni vizek vizsgálata. Összes oldott- és lebegőanyag-tartalom meghatározása.
- MSZ 12750-21:1971 Felszíni vizek vizsgálata. Oxigénfogyasztás, kémiai oxigénigény (KOI) meghatározása.
- MSZ 1484-13:2009 Vízhányás. 13. rész: A nitrát- és a nitrittartalom meghatározása spektrofotometriás módszerrel.
- MSZ 1484-15:2009 Vízhányás. 15. rész: A kloridtartalom meghatározása argentometriás titrálással.
- MSZ 260-3:1973 Szennyvizek vizsgálata. Oldott és lebegőanyag-tartalom meghatározása.
- MSZ 260-12:1987 Szennyvizek vizsgálata. Összesnitrogén- és szervesnitrogén-tartalom meghatározása.
- MSZ 260-20:1980 Szennyvizek vizsgálata. Összes foszfor meghatározása.
- MSZ 448-11:1986 Ivóvízvizsgálat. Lúgosság meghatározása titrálással, a hidrogén-karbonátion-, a karbonátion- és a hidroxilion-tartalom kiszámítása.
- MSZ EN 13946:2003 Vízhányás. Útmutatás folyók bentikus kovamoszatainak általános mintavételéhez és minta-előkészítéséhez.
- MSZ EN 14407:2004 Vízhányás. Útmutató szabvány folyóvizekből vett minták bentikus kovamoszatjainak azonosításához, számlálásához és értékeléséhez.
- MSZ EN 1899-1:2000 Vízhányás. A biokémiai oxigénigény meghatározása n nap után (BOIn). 1. rész: Hígítós és oltós módszer allil-tiokarbamid hozzáadásával.
- MSZ EN ISO 6878:2004 Vízhányás. Foszfor meghatározása. Ammónium-molibdenátos spektrometriás módszer.
- MSZ ISO 7150-1:1992 Az ammónium meghatározása vízben. Manuális spektrofotometriás módszer.
- Murdock, J.N., Dodds, W.K., Gido, K.B., Whiles, M.R., 2011. Dynamic influences of nutrients and grazing fish on periphyton during recovery from flood. *Journal of the North American Benthological Society* 30(2):331–345.
- Ndiritu, G.G., Gichuki, N.N., Triest, L., 2006. Distribution of epilithic diatoms in response to environmental conditions in an urban tropical stream, Central Kenya. *Biodiversity and Conservation* 15:3267–3293.
- Nielsen, D.L., Brock, M.A., Rees, G.N., Baldwin, D.S., 2003. Effects of increasing salinity on freshwater ecosystems in Australia. *Australian Journal of Botany* 51(6):655–665.

- Novais, M.H., Morais, M.M., Rosado, J., Dias, L.S., Hoffmann, L., Ector, L., 2014. Diatoms of temporary and permanent watercourses in Southern Europe (Portugal). *River Research and Applications* 30:1216–1232.
- Padisák, J., 2001. Phytoplankton, In: O’Sullivan, P. E., Reynolds, C. S. (eds.), *The lakes handbook, limnology and limnetic ecology*, Blackwell Publishing, USA, p. 251–308.
- Parry, G.D., Langdon, J.S., Huisman, J.M., 1989. Toxic effects of a bloom of the diatom *Rhizosolenia chunii* on shellfish in Port Phillip Bay, Southeastern Australia. *Marine Biology* 102:25–41.
- Passy, S.I., 2007. Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* 86:171–178.
- Passy, S.I., 2012. A hierarchical theory of macroecology. *Ecology Letters* 15:923–934.
- Passy, S.I., Larson, C.A., 2011. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. *Microbial Ecology* 62:414–424.
- Peterson, C.G., Grimm, N.B., 1992. Temporal variation in enrichment effects during periphyton succession in a nitrogen-limited desert stream ecosystem. *Journal of the North American Benthological Society* 11:20–36.
- Piano, E., Falasco, E., Bona, F., 2017. How does water scarcity affect spatial and temporal patterns of diatom community assemblages in Mediterranean streams? *Freshwater Biology* 62:1276–1287.
- Potapova, M., Charles, D.F., 2007. Diatom metrics for monitoring eutrophication in rivers of the United States. *Ecological Indicators* 7:48–70.
- Potapova, M., Hamilton, P.B., 2007. Morphological and ecological variation within the *Achnantheidium minutissimum* (Bacillariophyceae) species complex. *Journal of Phycology* 43:561–575.
- Pringle, C.M., 1990. Nutrient spatial heterogeneity: effects on community structure, physiognomy, and diversity of stream algae. *Ecology* 71:905–920.
- Prygiel, J., Coste, M., 1999. Progress in the use of diatoms for monitoring rivers in France. In: Prygiel, J., Whitton, B.A., Bukowska, J. (Eds.), *Use of Algae for Monitoring Rivers III*. Agence de l’Eau Artois-Picardie, Douai, p. 39–56.
- Rao, C.R., 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24–43.
- Raven, J.A., 2003. Cycling silica – the role of accumulation in plants. *New Phytologist* 158:419–421.
- Rimet, F., 2012. Diatoms: an ecoregional indicator of nutrients, organic matter and micropollutants pollution Thesis, University of Grenoble, INRA-Thonon, France.
- Rimet, F., Bouchez, A., 2012. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 406:01.
- Rimet, F., Bouchez, A., Montuelle, B., 2015. Benthic diatoms and phytoplankton to assess nutrients in a large lake: complementarity of their use in Lake Geneva (France–Switzerland). *Ecological Indicators* 53:231–239.

- Rimet, F., Bouchez, A., Tapolczai, K., 2016. Spatial heterogeneity of littoral benthic diatoms in a large lake: 1 monitoring implications. *Hydrobiologia* 771:179–193.
- Rivera, P., Avaria, S., Barrales, H., 1989. *Ethmodiscus rex* (Wallich) Hendey (Bacillariophyceae) collected by net sampling off the coast of northern Chile. *Diatom Research* 4(1):131–142.
- Robinson, C.T., Rushforth, S.R., 1987. Effects of physical disturbance and canopy cover on attached diatom community structure in an Idaho Stream. *Hydrobiologia* 154:49–59.
- Rott, E., Hofmann, G., Pall, K., Pfister, P., Pipp, E., 1997. Indikatorlisten für aufwuchsalgen in Österreichischen fließgewässern. Teil. 1: Saprobielle Indikation. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wasserwirtschaftskataster, Wien.
- Rott, E., Pipp, E., Pfister, P., van Dam, H., Orther, K., Binder, N., Pall, K., 1999. Indikationslisten für Aufwuchsalgen in Österreichischen Fließgewässern. Teil 2: Trophieindikation. Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, Wasserwirtschaftskataster, Wien.
- Round, F.E., Crawford, R.M., Mann, D.G., 1990. *The Diatoms, Biology, Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 747.
- Rusanov, A.G., Stanislavskaya, E.V., Ács, É., 2009. Distribution of periphytic diatoms in the rivers of the Lake Ladoga basin (Northwestern Russia). *Acta Botanica Croatica* 68:301–312.
- Rusanov, A.G., Stanislavskaya, E.V., Ács, É., 2012. Periphytic algal assemblages along environmental gradients in the rivers of the Lake Ladoga basin, Northwestern Russia: implication for the water quality assessment. *Hydrobiologia* 695:305–327.
- Ruwer, D.T., Bernardes, M.C., Rodrigues, L., 2018. Diatom responses to environmental changes in the Upper Paraná River floodplain (Brazil) during the last ~ 1000 years. *Journal of Paleolimnology* 60:543–551.
- Salmaso, N., Naselli-Flores, L., Padisák, J., 2015. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. *Freshwater Biology* 60:603–619.
- Smucker, N.J., Vis, M.L., 2011. Diatom biomonitoring of streams: Reliability of reference sites and the response of metrics to environmental variations across temporal scales. *Ecological Indicators* 11:1647–1657.
- Stenger-Kovács, Cs., Buczkó, K., Hajnal, É., Padisák, J., 2007. Epiphytic, littoral diatoms as bioindicators of shallow lake trophic status: Trophic Diatom Index for Lakes (TDIL) developed in Hungary. *Hydrobiologia* 589:141–154.
- Stenger-Kovács, Cs., Lengyel, E., Crossetti, L.O., Üveges, V., Padisák, J., 2013. Diatom ecological guilds as indicators of temporally changing stressors and disturbances in the small Torna-stream, Hungary. *Ecological Indicators* 24:138–147.
- Stenger-Kovács, Cs., Lengyel, E., 2015. Taxonomical and distribution guide of diatoms in soda pans of Central Europe. *Studia Botanica Hungarica* 46 (Supl), pp. 203.
- Stenger-Kovács, Cs., Körmendi, K., Lengyel, E., Abonyi, A., Hajnal, É., Szabó, B., Buczkó, K., Padisák, J., 2018. Expanding the trait-based concept of benthic diatoms: Development of trait- and

- species-based indices for conductivity as the master variable of ecological status in continental saline lakes. *Ecological Indicators* 95:63–74.
- Stenger-Kovács, Cs., Lengyel, E., Sebestyén, V., Szabó, B., 2020. Effects of land use on streams: traditional and functional analyses of benthic diatoms. *Hydrobiologia* 847:2933–2946.
- Stevenson, R.J., Bothwell, M.L., Lowe, R.L., 1996. *Algal ecology Freshwater Benthic Ecosystem*. Academic Press, UK, pp. 753.
- Stoermer, E.F., 1980. *Characterization of Benthic Algal Communities in the Upper Great Lakes*. U.S. Environmental Protection Agency, Duluth, MN.
- Stubington, R., England, J., Sefton, C., Wood, P.J., 2017. Temporary streams in temperate zones: recognizing, monitoring and restoring transitional aquatic-terrestrial ecosystems. *WIREs Water* 4:e1223.
- Szabó, K., Kiss, K.T., Ector, L., Kecskés, M., Ács, É., 2004. Benthic diatom flora in a small Hungarian tributary of River Danube (Rákos-stream). *Algalogical Studies* 111:79–94.
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, Cs., Padisák, J., Rimet, F., 2016. Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia* 776:1–17.
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, Cs., Padisák, J., Rimet, F., 2017. Taxonomy- or trait-based ecological assessment for tropical rivers? Case study on benthic diatoms in Mayotte island (France, Indian Ocean). *Science of The Total Environment* 607-608:1293–1303.
- Ter Braak, C.J.F., Šmilauer, P., 2002. *CANOCO reference manual and CanoDraw for Windows user's guide: software for canonical community ordination (version 4.5)*. Ithaca, NY: Microcomputer Power. <http://www.canoco.com>. Accessed 2013.
- Tornes, E., Leira, M., Sabater, S., 2012. Is the biological classification of benthic diatom communities concordant with ecotypes? *Hydrobiologia* 695:43–55.
- Tornes, E., Ruhi, A., 2013. Flow intermittency decreases nestedness and specialisation of diatom communities in Mediterranean rivers. *Freshwater Biology* 58:2555–2566.
- Török, P., T-Krasznai, E., B-Béres, V., Bácsi, I., Borics, G., Tóthmérész, B., 2016. Functional diversity explains the biomass-diversity humped-back relationship in phytoplankton assemblages. *Functional Ecology* 30:1593–1602.
- Van Dam, H., Mertens, A., Sinkeldam, J., 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28:117–133.
- Van der Grinten, E., Janssen, M., Simis, S.G.H., Barranguet, C., Admiraal, W., 2004. Phosphate regime structures species composition in cultured phototrophic biofilms. *Freshwater Biology* 49:369–381.
- Várbíró, G., Borics, G., Csányi, B., Fehér, G., Grigorszky, I., Kiss, K.T., Tóth, A., Ács, É., 2012. Improvement of the ecological water qualification system of rivers based on first results of the Hungarian phytobenthos surveillance monitoring. *Hydrobiologia* 695:125–135.

- Várbíró, G., Borics, G., Novais, M.H., Morais, M.M., Rimet, F., Bouchez, A., Tapolczai, K., Bácsi, I., Usseglio-Polatera, P., B-Béres, V., 2020. Environmental filtering and limiting similarity as main forces driving diatom community structure in Mediterranean and continental temporary and perennial streams. *Science of the Total Environment* 741:140459.
- Vasvári, M., Erdős, K., 2015. Difficulties of the tourism development in the Middle Tisza (Tisa) Region, Hungary. *Studia Ubb Geographica* LX(1):145–156.
- Veraart, A.J., Romani, A.M., Tornes, E., Sabater, S., 2008. Algal response to nutrient enrichment in forested oligotrophic stream. *Journal of Phycology* 44:564–572.
- Villanova, V., Fortunato, A.E., Singh, D., Dal Bo, D., Conte, M., Obata, T., Jouhet, J., Fernie, A.R., Marechal, E., Falciatore, A., Pagliardini, J., Le Monnier, A., Poolman, M., Curien, G., Petroustos, D., Finazzi, G., 2017. Investigating mixotrophic metabolism in the model diatom *Phaeodactylum tricornutum*. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 372:20160404.
- 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.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Liermann, C.R., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467:555–561.
- Zalat, A.A., 2002. Distribution and origin of diatoms in the bottom sediments of the Suez canal lakes and adjacent areas, Egypt. *Diatom Research* 17:243–266.
- Zelinka, M., Marvan, P., 1961. Zur Präzisierung der biologischen Klassifikation der Reinheit fließender Gewässer. *Archiv für Hydrobiologie* 57:389–407.
- Ziemann, H., Kies, L., Schulz, C., 2001. Desalinization of running waters III. Changes in the structure of diatom assemblages caused by a decreasing salt load and changing ion spectra in the River Wipper (Thuringia, Germany). *Limnologica* 31:257–280.

web 1 <https://diatoms.org/what-are-diatoms>

web 2 <https://www.vizugy.hu/index.php?module=vizstrat&programelemid=149>

Részvízgyűjtő-gazdálkodási Terv 2015/Tisza részvízgyűjtő vízgyűjtő-gazdálkodási terve/Mellékletek/1. fejezet/1-1 melléklet: Felszíni víztestek

web 3 <https://www.met.hu/downloads.php?fn=/metadmin/doc/2013/04/idojarasi-beszamolo-2012.pdf>

10. Mellékletek

1. melléklet Összefoglaló táblázat. Vizsgálatok: 1. Kovaalga guild – szélsőséges vízhozam; 2. Sejttérfogat és sötítés – nyári aszály; 3. Kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer validálása; 4. Kovaalga traitek – vízhasznosítás.

	1. vizsgálat	2. vizsgálat	3. vizsgálat	4. vizsgálat
Víztest(ek) jellege	vízfolyás, állóvíz jellegű szegmens	vízfolyás	vízfolyás	állóvíz
Mintavétel ideje	2012 április-november	2012 április/május és október	2007-2015 április-október	2014-2017 június és augusztus
Mintavételi pontok száma	ápr.-nov. 1 folyóvízi/hónap; szept.-nov. 1 állóvízi/hónap	15	137	4
Mintasám	11	30	865	32
Aljzat	kő	makrofita	mintavételi helytől függően kő vagy makrofita	emerz makrofita (nád ill. gyékény)
Környezeti háttérváltozók terepen	vezetőképesség, pH, oldott oxigén, vízhőmérséklet	vezetőképesség, pH, oldott oxigén, vízhőmérséklet	vezetőképesség, pH, oldott oxigén, vízhőmérséklet	vezetőképesség, pH, oldott oxigén, vízhőmérséklet
Környezeti háttérváltozók laborban	összes nitrogén (TN), összes foszfor (TP), vízhozam	HCO ₃ ⁻ , Cl ⁻ , NH ₄ ⁺ , NO ₂ ⁻ , NO ₃ ⁻ , PO ₄ ³⁻	NO ₃ ⁻ -N, NO ₂ ⁻ -N, NH ₄ ⁺ -N, Cl ⁻ , PO ₄ ³⁻ -P, BOI ₅ , TSS	BOI ₅ , Cl ⁻ , KOI _{cr} , TN, TP, TSS
Vizsgált trait-ek vagy morfo-funkcionális csoportok	guildek	sejtméret, halofil jelleg	kombinált öko- morfológiai funkcionális csoportok (CEMFG)	hossz/szélesség arány, sejttérfogat, mozgás, pionír jelleg, tapadás, sejtszerveződés, guild

	1. vizsgálat	2. vizsgálat	3. vizsgálat	4. vizsgálat
Statistikai módszerek	PCA, CCA, DCA	PCA, DCA, NMDS	CCA, Monte-Carlo permutációs teszt	Monte-Carlo permutációs teszt, RDA, egyutas ANOVA, PCA, Berger-Parker index, Rao index
Kovaalga index	IPSITI	IPSITI	-	MIL

2. melléklet A második vizsgálatban mintázott víztestek neve, kódja és leírása (web 2).

Víztest neve	Víztest kódja	Típus	Típus leírása
Dióéri-főcsatorna	DIO	6S	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – kicsi vízgyűjtőjű
Dögös-Kákafoki-csatorna	DKA	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Hamvas-főcsatorna	HAM	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Holt-Sebes-Körös	HSK	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Hortobágy-főcsatorna	HOR	7L	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – nagy vízgyűjtőjű
Hortobágy-Berettyó	HBE	7L	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – nagy vízgyűjtőjű
Keleti-főcsatorna	KFC	7L	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – nagy vízgyűjtőjű
Kígyósi-főcsatorna	KIG	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Kis-Körös-főcsatorna	KKO	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Kösely-főcsatorna	KOS	7L	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – nagy vízgyűjtőjű
Kutas-főcsatorna	KUT	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes vízgyűjtőjű
Nagy-ér	NAG	6S	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes/kicsi vízgyűjtőjű
Nagytóti-Toprongyos-csatorna	NTO	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes/kicsi vízgyűjtőjű
Sárréti-csatorna	SAR	6M	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – közepes/kicsi vízgyűjtőjű
Sebes-Körös	SKL	7L	síkvidéki – kis esésű – meszes – közepes-finom mederanyagú – nagy vízgyűjtőjű

3. melléklet A második vizsgálat mintáinak kovaalga alapú index (IPSITI) értéke.

Mintavétel helye	Kód	IPSITI	
		Tavaszi	Ősz
Dióéri-főcsatorna	DIO	8,93	7,33
Dögös-Kákafoki-csatorna	DKA	9,97	12
Hamvas-főcsatorna	HAM	7,53	8
Holt-Sebes-Körös	HSK	8,8	8,83
Hortobágy-főcsatorna	HOR	8,5	9,1
Hortobágy- Berettyó	HBE	8,53	9,23
Keleti-főcsatorna	KFC	8,83	9
Kígyósi-főcsatorna	KIG	9,9	9,63
Kis-Körös-főcsatorna	KKO	8,6	10,97
Köselly-főcsatorna	KOS	8,4	9,47
Kutas-főcsatorna	KUT	10,4	8,17
Nagy-ér	NAG	9,6	6,1
Nagytóti-Toprongyos-csatorna	NTO	9,63	10,1
Sárréti-csatorna	SAR	10,3	9,5
Sebes-Körös	SKL	10,97	6,73

4. melléklet A harmadik vizsgálatban mintázott víztestek neve, a mintavételi pontok száma, és a víztestenkénti összes mintaszám (web 2).

Víztest neve	Víztest típusa	Mintavételi pontok száma	Összes mintaszám
Árkus-főcsatorna alsó	6M	1	2
Batár-patak	5M	1	4
Belfő-csatorna	6M	3	9
Berettyó	7L	4	50
Bódvaj-patak	6M	2	5
Büngösdí-csatorna	6S	1	6
Csaronda-főcsatorna	6M	2	5
Csurgó–Alsóréhlyi-csatorna	6S	1	6
Dédai-Mitz-csatorna	6M	1	2
Dióéri-főcsatorna	6S	1	6
Dögös-Kákafoki-csatorna	6M	2	6
Élvíz-csatorna	6M	2	22
Ér-főcsatorna	7L	2	20
Érpataki-főfolyás alsó	6M	4	13
Északi-főcsatorna	6S	1	2
Fazekaszugi-főcsatorna	6M	1	2
Fehér-Körös	7L	1	16
Fekete-Körös	7L	1	17
Öreg-Túr	6M	1	1
Felsőréhlyi-főcsatorna	6M	1	6

Víztest neve	Víztest típusa	Mintavételi pontok száma	Összes mintaszám
Folyáséri-főcsatorna	6M	1	6
Fülöpi-ér	6S	1	1
Gerlai-holtág	6M	1	6
Göggő–Szenke-főcsatorna	6M	2	10
Gúti-ér	6M	1	3
Gyepes-főcsatorna alsó	6M	2	13
Hamvas-főcsatorna	6M	2	6
Hármas-Körös alsó	8N	2	22
Holt-Sebes-Körös	6M	2	13
Hortobágy-Berettyó	7L	2	22
Hortobágy-főcsatorna	7L	4	35
Vidi-ér és Hortobágy–Kadarcs-összekötő-csatorna	6M	1	4
Hosszú-fok–Határ-ér–Köles-éri-főcsatorna	6M	1	4
Hosszúfoki főcsatorna	6M	1	7
Lápi-főcsatorna	6S	1	2
Kálló-ér	7L	1	5
Kállay-főfolyás alsó	6M	1	1
Kállay-főfolyás felső	6M	1	3
Károlyi-folyás	6S	1	5
Kati-ér	6M	2	5
Keleti-főcsatorna észak	7L	1	13
Keleti-főcsatorna dél	7L	2	22
Keleti-övcatorna	6M	1	2
Kettős-Körös	8N	2	24
Kígyósi-főcsatorna	6M	1	7
Király-ér	6M	1	5
Kis-Körös-főcsatorna	6M	1	5
Kondoros-csatorna alsó	6M	2	10
Korhány-csatorna	6M	1	7
Kódombszigeti-főcsatorna	6M	1	3
Kösely-főcsatorna	7L	2	19
Kraszna	7L	1	18
Kutas-főcsatorna	6M	2	6
Létai-ér	6M	1	5
Lónyay-főcsatorna	6M	3	13
Makócsa-főcsatorna	6S	1	4
Malomzug–Décsipusztai-csatorna	6M	2	10
Máriapócsi-főfolyás alsó	6M	1	4
Máriapócsi-főfolyás felső	6M	1	3
Mezőberényi-főcsatorna	6M	1	8
Nagy-ér alsó	6M	3	8
Nagy-ér felső	6S	3	12
Nagyhalász–Pátrohai-csatorna	6S	1	3
Nagytóti-Toprongyos-csatorna dél	6M	2	9
Nyugati-főcsatorna	7L	2	11
Barát-ér	6S	1	2
Ölyvös-főcsatorna	6M	1	1
Palád–Csécei-főcsatorna	6S	1	1
Penészleki-I.-csatorna	6S	1	2
Pércsi-ér	6S	1	2
Pilis–Pircsei-folyás	6M	1	3

Víztest neve	Víztest típusa	Mintavételi pontok száma	Összes mintaszám
Sár-Éger-csatorna	6M	1	4
Sarkad-Mérges-Sáros-ér	6M	1	3
Sárréti-főcsatorna	6M	1	5
Sebes-Körös alsó	7L	1	14
Sebes-Körös felső	7L	1	25
Simai-főfolyás	6M	1	2
Szamos	8N	1	15
Szeghalmi-főcsatorna	6M	1	8
Szipa-főcsatorna	6M	1	4
Tapolnok-főcsatorna	6M	1	4
Tisza	4L	1	16
Tisza	8N	6	62
Tiszakeszi-főcsatorna	6M	1	4
Tisztaberki-Sár-csatorna	6S	1	3
Tocó alsó	6M	1	13
Tocó felső	6S	1	15
Túr felső	7L	1	17
Túr-belvíz csatorna	6M	3	11
Vajai-főfolyás alsó	6M	1	4
Vajai-főfolyás felső	6S	1	2
Vargahosszai-főcsatorna	6S	1	7
Villongó-ér	6S	1	12

5. melléklet A Tisza-tó medencéinek MIL kovaalga index értéke az egyes mintavételek alkalmával.

		MIL	
		kora nyár	késő nyár
2014	Tiszavalki-medence	11,13	11,06
	Poroszlói-medence	12,4	12,36
	Sarudi-medence	13,08	12,6
	Abádszalóki-öböl	13,69	13,91
2015	Tiszavalki-medence	13,42	9,68
	Poroszlói-medence	15,16	12,05
	Sarudi-medence	13,3	12,56
	Abádszalóki-öböl	14,78	12,03
2016	Tiszavalki-medence	10,26	9,44
	Poroszlói-medence	12,51	9,45
	Sarudi-medence	14,3	12,33
	Abádszalóki-öböl	15,99	10,6
2017	Tiszavalki-medence	10,29	10,19
	Poroszlói-medence	13,41	13,86
	Sarudi-medence	14,22	14,34
	Abádszalóki-öböl	16,09	13,07