



1949

**SZÉLSŐSÉGES IDŐJÁRÁSI ESEMÉNYEK HATÁSA
BEVONATALKOTÓ ALGAKÖZÖSSÉGEK
ÖSSZETÉTELÉRE ÉS DIVERZITÁSÁRA**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

LUKÁCS ÁRON

Témavezetők:

Dr. Bácsi István

Egyetemi docens, DE TTK

Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória

Tudományos főmunkatárs, ÖK VÖI

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 Hidrobiológia** doktori programja keretében készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából. Nyilatkozom arról, hogy a tézisekben leírt eredmények nem képezik más PhD disszertáció részét.

Debrecen, 2022.

.....
a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy **Lukács Áron** doktorjelölt 2017- 2021. között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia** 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, 2022.

.....
a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy **Lukács Áron** doktorjelölt 2017- 2021. között a fent megnevezett Doktori Iskola **Hidrobiológia** 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, 2022.

.....
a témavezető aláírása

**SZÉLSŐSÉGES IDŐJÁRÁSI ESEMÉNYEK HATÁSA
BEVONATALKOTÓ ALGAKÖZÖSSÉGEK
ÖSSZETÉTELÉRE ÉS DIVERZITÁSÁRA**

**EFFECTS OF EXTREME CLIMATIC EVENTS ON THE
COMPOSITION AND DIVERSITY OF BENTHIC ALGAL
ASSEMBLAGES**

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

Írta: Lukács Áron okleveles Hidrobiológus

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

Témavezetők:

Dr. Bácsi István

Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória

Az értekezés bírálói:

Dr.
Dr.

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.
tagok: Dr.
Dr.
Dr.
Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 20...

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	1
2. Célkitűzés és hipotézisek.....	4
2.1. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések.....	4
2.2. II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata.....	5
2.3. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat.....	6
3. Irodalmi áttekintés	7
3.1. Globális éghajlatváltozás	7
3.2. A bentikus algák kolonizációja.....	8
3.3. Jellegek (traitek) és alkalmazási lehetőségeik	12
3.4. Diverzitásmetrikák és alkalmazásuk	17
4. Anyag és módszer	20
4.1. Mintavételi hely.....	20
4.2. Kísérleti összeállítás, mintavétel.....	21
4.3. Mintafeldolgozás	23
4.3.1. <i>Vízminták feldolgozása.....</i>	<i>23</i>
4.3.2. <i>Kovaalga alapú elemzések</i>	<i>23</i>
4.3.3. <i>Teljes algaközösség vizsgálata.....</i>	<i>23</i>
4.4. Adatfeldolgozás	24
4.4.1. <i>I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések – jellegek, kombinált csoportosítás.....</i>	<i>24</i>
4.4.2. <i>II. vizsgálat: Teljes algaközösség vizsgálata – jellegek, kombinált csoportosítás</i>	<i>24</i>
4.4.3. <i>III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat.....</i>	<i>26</i>
4.5. Statisztikai elemzések	28
4.5.1. <i>I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések</i>	<i>28</i>
4.5.2. <i>II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata.....</i>	<i>28</i>
4.5.3. <i>III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat.....</i>	<i>28</i>

5. Eredmények	30
5.1. A környezeti tényezők változásai a kolonizációs kísérlet időtartama alatt.....	30
5.2. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések.....	35
5.2.1. <i>Környezeti változók</i>	35
5.2.2. <i>Taxonómiai összetétel, ökológiai guildek.....</i>	35
5.2.3. <i>Sejtméret kategóriák.....</i>	37
5.2.4. <i>Kombinált öko-morfológiai csoportok</i>	39
5.3. II. vizsgálat: A teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata	40
5.3.1. <i>Környezeti változók</i>	40
5.3.2. <i>Önálló jelleg kategóriák (STGk)</i>	40
5.3.3. <i>Kombinált trait csoportok (CTGk)</i>	40
5.4. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat.....	43
5.4.1. <i>Környezeti változók</i>	43
5.4.2. <i>Taxonómiai összetétel, taxonómiai diverzitás és filogenetikai diverzitás</i>	43
5.4.3. <i>Funkcionális diverzitás</i>	47
5.4.4. <i>A diverzitás metrikák és környezeti változók közötti összefüggések.....</i>	49
5.4.5. <i>Az egyes diverzitás metrikák közötti összefüggések</i>	50
6. Diskusszió	52
6.1. A környezeti tényezők változásai	52
6.2. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések.....	55
6.2.1. <i>Taxonómiai összetétel, ökológiai guildek.....</i>	55
6.2.2. <i>Sejtméret kategóriák.....</i>	57
6.2.3. <i>Kombinált öko-morfológiai csoportok</i>	59
6.3. II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata.....	61
6.3.1. <i>Önálló jelleg kategóriák (STGk)</i>	62
6.3.2. <i>Kombinált trait csoportok (CTGk)</i>	64
6.4. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat.....	65

6.4.1.	<i>A diverzitás változása a köztes zavarás hipotézise szempontjából</i>	65
6.4.2.	<i>A diverzitás változása a kolonizációs elméletek szempontjából.....</i>	68
7.	Összefoglalás	70
7.1.	Új tudományos eredmények ismertetése	74
7.1.1.	<i>Áramlási viszonyok jelentősége.....</i>	74
7.1.2.	<i>Szélsőséges jellegek térnyerése zavarás hatására</i>	74
7.1.3.	<i>Mozgékonyság és sejtméret – zavarás erőssége összefüggés</i>	74
8.	Summary	75
9.	Köszönetnyilvánítás	78
10.	Irodalomjegyzék	79
11.	Függelék	93

1. Bevezetés

„Egyvalami biztos csupán: a jövő év melegebb lesz, a rá következő annál is melegebb, ameddig csak előre látunk a jövőbe.” – írja James Powell geológus és klímakutató 2084 – *Az eltűnt jég nyomában* című könyvében (2021), melyben a nem túl távoli jövőben fiktív interjúkat készít kutatókkal, tudósokkal, politikai vezetőkkel a globális éghajlatváltozás okozta eseményekről. Ugyan az éghajlatváltozás hatása ennél lényegesen bonyolultabb, a változás maga elkerülhetetlen (IPCC, 2014). A bolygónk éghajlata évmilliárdos történelme során folyamatosan módosult, akár drasztikusan is (Bradley, 1999). A pleisztocénben glaciálisok (jégkorszakok) és az azokat megszakító interglaciálisok (melegebb időszakok) többször váltották egymást. Jelenleg a holocén (jelen kor) időszakában a legutolsó eljegesedés utáni interglaciális idejében élünk. Ennek részeként a Föld atmoszférája természetes módon melegszik. Annak ellenére, hogy az éghajlatváltozás, azon belül pedig részben a jelenlegi felmelegedés is természetes folyamat, az emberi tevékenység nyomán olyan mértékben felgyorsult és felerősödött változások figyelhetők meg a Föld klímájában, amelyek az elmúlt évmilliókban nem voltak jellemzőek (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016). A 20. században felerősödött ipari tevékenység, a fosszilis energiahordozók nagymértékű használata, valamint a földhasználat növekedése nyomán rengeteg üvegházhatású gáz jutott és jut a légkörbe, aminek következtében a Föld atmoszférájának hőmérséklete folyamatosan növekszik (IPCC, 2014). Ezzel párhuzamosan Földünk felszínének megközelítőleg 71%-át borító víz hőmérséklete is emelkedik, így megolvasztva a sarki jégsapkákat és növelve a világóceán vízszintjét (IPCC, 2014). A csapadék mennyisége térben és időben egyaránt egyre egyenetlenebbül oszlik el világszerte szélsőséges időjárási mintázatokat okozva (pl.: heves esőzések, valamint hosszú száraz periódusok formájában) (Pendergrass és Knutti, 2018). Ez pedig már jelenleg is a szárazföldi, a vizes- és a vízi ökoszisztémákban az élőlényközösségek szerkezetének átalakulásához, az érzékeny taxonok egyedszámának csökkenéséhez, invazív fajok megjelenéséhez vezet (ld. bővebben Reid et al., 2019)

A felszíni vizekben a szélsőséges időjárási események legszembetűnőbb megnyilvánulási formái az áradások, ill. a jelentős vízszintcsökkenés, vagy akár a kiszáradás. Ezek a jelenségek a kisvízfolyásokat, méretükből adódóan, nagyobb mértékben fenyegetik. Ezeken az élőhelyeken a mederfelületre vonatkoztatott víztérfogat kisebb, mint a nagyobb vízfolyások esetében, így itt a felületeken élő bevonatalkotó élőlények szerepe is hangsúlyosabb. A kisvízfolyások egyik legjelentősebb elsődleges termelői a bevonatalkotó algák, melyek egyben a táplálékhálózatban is jelentős szerepet töltenek be (Robson et al., 2008;

Robson és Matthews, 2004). A fajszám –terület összefüggésében szemlélve a kisvízfolyások fajkészlete, beleértve a bentikus algákét is, alapvetően kicsi, hisz ezek a vizek gyakran kis vízgyűjtő területtel rendelkeznek (Connor és McCoy, 1979). A szélsőséges időjárási események, a vízfolyás méretétől függetlenül, az algaközösségek összetételét jelentősen át tudják alakítani, diverzitását pedig le tudják csökkenteni (Várbíró et al., 2020). Egy alacsony diverzitású közösségben pedig kisebb a funkcionális redundancia, illetve kevesebb redundáns faj található, ezért annak sérülékenysége nagyobb, mint egy diverzebb közösségé (Rosenfeld, 2002). Ebből kifolyólag, ha nem elég magas a közösség funkcionális redundanciája, a szélsőséges időjárási események hatására a kisvízfolyások közösségeiből bizonyos taxonok és a hozzájuk kapcsolódó jellegek (traitek) eltűnhetnek (Biggs és Thomsen, 1995). Ez a folyamat pedig kihat a közösségre épülő táplálkozási kapcsolatokra is és végső soron az ökoszisztéma funkciók sérüléséhez vezethet (Abonyi et al., 2018).

A taxonómiai és jellegek szempontjából is diverz, érett bevonat kialakulását erősen befolyásolja a környezeti tényezők stabilitása (Biggs et al., 1998; Lengyel et al., 2014). A kolonizáció kezdetén a fizikai zavarás jelenti a legjelentősebb közösségformáló erőt, míg az időben előrehaladva stabilabb környezeti feltételek mellett az interspecifikus interakciós kapcsolatok válnak az elsődleges közösségformálók (Coyle et al., 2014; Grime, 1973, 1977; Passy és Larson, 2011; Weiher és Keddy, 1995). Az extrém időjárási események azonban szélsőséges áramlási viszonyokat idézhetnek elő, amelyek erősen zavart környezetet teremtenek, így környezeti szűrőként hatnak a közösségekre (Acuña et al., 2017). A rövid, heves esőzések okozta áradások hatására például a biofilmből egyes taxonok lesodródhatnak (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018; Stenger-Kovács et al., 2013). Ezek az események rövidtávon csökkenthetik a közösségek taxonómiai és funkcionális diverzitását, azonban az így megüresedett niche-ek lehetőséget nyújtanak arra, hogy egy újabb kolonizációs folyamat indulhasson be (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018). Hogy az újabb kolonizációs periódusban a közösség képes-e teljes mértékben regenerálódni, nagyban függ a zavarások tartósságától és a közösség rezilienciájától (Biggs et al., 1999), ez utóbbi pedig függ a funkcionális redundancia mértékétől (Biggs et al., 2020).

A fitobenton vizsgálatának egy speciális típusát képviselik a kolonizációs kísérletek, ahol lehetőség van a közösség összetételében bekövetkező változások időbeli megfigyelésére. Ezek a változások megnyilvánulnak mind a közösség taxonómiai-, mind pedig jellegösszetételében (B-Béres et al., 2014; Lukács et al., 2018; Stenger-Kovács et al., 2013). Az egyes taxonok populációinak a környezeti változásokra adott reakciója meglehetősen kiszámíthatatlan egy olyan közösségben, ahol számos hasonló igényű faj található. Ezzel

szemben az, hogy az egyes jellegek milyen körülmények között jelentenek szelekciós előnyt, jóval kiszámíthatóbb (Berthon et al., 2011; Larson és Passy, 2012; Passy, 2007). Azaz a taxonómiai összetétel változása viszonylag nehezen prediktálható a hasonló igényű fajok közötti interakciók miatt, míg a közösség funkcionális összetételének változása sokkal inkább determinisztikusnak tekinthető (Passy és Larson, 2011). Ebből kifolyólag az egyes jellegek, valamint az azokból létrehozott kombinált csoportosítási rendszerek, vagy a jelleg alapú funkcionális diverzitás metrikák alkalmazásával számos ökológiailag releváns összefüggés deríthető fel a fitobenton közösségek kolonizációjának vizsgálata során.

2. Célkitűzés és hipotézisek

2.1. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések

Egy kolonizációs folyamat során a közösség összetétele faji szinten sztochasztikus módon változhat, míg funkcionális szinten a folyamat sokkal determinisztikusabb és prediktálhatóbb (Passy és Larson, 2011). Ennek oka, hogy a taxonok kolonizációs sikerét elsősorban a környezeti zavarásokkal szembeni tolerancia határozza meg (Passy és Larson, 2011), ami az egyes taxonok által hordozott jellegekben és/vagy jelleg kombinációkban nyilvánul meg (Passy, 2007). Ebből adódóan a kolonizáció során a közösség összetételében bekövetkezett strukturális és mennyiségi változások, pontosabban ezek hatása a teljes ökoszisztémára könnyebben értelmezhető jellegek és/vagy funkcionális csoportosítási rendszerek vizsgálatával, mint csupán faji szintű adatelemzésekkel. Továbbá általános érvényű következtetéseket is egyszerűbb megfogalmazni ezen elemzések alapján. Így kézenfekvőnek tűnt olyan jelleg alapú csoportosítási rendszereket választani a közösség összetételében végbemenő változások megfigyeléséhez, melyek szoros összefüggésben vannak a taxonok terjedési képességeivel, valamint zavarástűrésével. Az egyik ilyen csoportosítás a kovaalga ökológiai guildek szerinti felosztás, mely alapvetően az egyes taxonok fizikai zavarástűrésén, forráshasznosításán és mobilitási képességén alapul (bővebben lásd 3.3. fejezet). A másik csoportosítási rendszer, a taxonok terjedésével, tápanyag felvételi rátájával és szaporodási képességével szintén szoros összefüggést mutató sejtméret szerinti csoportosítás (bővebben lásd 3.3. fejezet). Ezek a csoportosítási rendszerek ugyanakkor kevés kategóriából állnak (guildek – 4 kategória; sejtméret szerinti csoportosítás – 5 kategória). Figyelembe véve azt, hogy a másik nagy algacsoportra, a planktonikus algákra kidolgozott morfológiai és funkcionális csoportosítási rendszerek ennél jóval több kategóriából állnak (pl.: kodonok – 39 csoport, (Reynolds et al., 2002; Padisák et al., 2009); morfo-funkcionális csoportok – 29 csoport, (Salmaso és Padisák, 2007), melyeket robosztusságuknak köszönhetően sikeresen használnak mind elméleti, mind alkalmazott ökológiai kutatásokban (Abonyi et al., 2014; Borics et al., 2007, 2012; Stanković et al., 2012; Török et al., 2015; Várbíró et al., 2007), a két kovaalga csoportosítási rendszer kategóriáit kombinálva létrehoztuk a kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszert (CEMFGs). Ez 20 kategóriából áll, amelynek használhatóságát kolonizációs adatsorunkon teszteltük és összevetettük az alapjául szolgáló két másik csoportosítási rendszerrel (ökológiai guildek, sejtméret kategóriák).

Az alábbi hipotéziseket fogalmaztuk meg:

(1) Feltételeztük, hogy még az olyan kevés kategóriából álló jellegek is, mint a kovaalga guildek és sejtméret kategóriák, képesek a kolonizáció során a bentikus kovaalga közösségben végbement szerkezeti változásokat leképezni, vagyis a kolonizáció előrehaladtával az egyes kategóriák el fognak különülni a környezeti változók mentén.

(2) Feltételeztük, hogy az újonnan létrehozott, húsz kategóriából álló kombinált ökomorfológiai csoportosítás elég robusztus ahhoz, hogy a környezeti változókkal olyan szoros összefüggést adjon, mint maguk a kovaalga taxonok.

2.2. II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata

A kovaalga alapú elemzés eredményei (I. vizsgálat) rávilágítottak arra, hogy a kiszámíthatatlan időjárással és az extrém időjárási eseményekkel összefüggő vízjárás ingadozás (vízmélység, vízsebesség) jelentősen befolyásolta a kovaalga közösség összetételét (B-Béres et al., 2016). A mintavételi körülményektől függetlenül, a fitobentonban más taxonómiai csoportok is megtalálhatóak a kovaalgakon kívül, így a nem kovaalga taxonok figyelmen kívül hagyása információ veszteséghez vezethet (DeNicola et al., 2004). Ezért felmerült a kérdés, hogy ezen nem kovaalga taxonok bevonása a vizsgálatokba milyen plusz információt jelenthet a közösségváltozás - környezeti szélsőségek - kolonizáció vizsgálatában. Ezen kérdés megválaszolására a bevonat teljes algaközösségét bevontuk az elemzésekbe. Az I. vizsgálatához hasonlóan jelleg alapú csoportosítást használtunk a közösség összetételének monitorozására, ezek rendre: sejtméret kategóriák, életforma típusok, rögzülés erőssége, mobilitás. A csoportokon belül a kategóriák száma rendre 5, 3, 3 és 3 volt. A kovaalga alapú vizsgálatához hasonlóan a kiválasztott jellegek kombinálásával itt is létrehoztunk egy több kategóriából álló csoportosítási rendszert (kombinált trait csoportok), amelynek alkalmazhatóságát a kolonizációs kísérletsorozaton teszteltük.

Az alábbi hipotéziseket fogalmaztuk meg:

(1) Nagyon erős összefüggést feltételeztünk az önálló jelleg kategóriák és a környezeti változók között a kolonizáció különböző zavarási intenzitással jellemezhető időszakában a nem kovaalga taxonok vizsgálatokba történő bevonásával.

(2) Feltételeztük, hogy a közösség struktúrájában végbemenő változásokat a kombinált trait csoportok kategóriáival jobban nyomon lehet követni, mint magukkal az önálló jelleg kategóriákkal.

2.3. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat

A kovaalga és a teljes bevonat vizsgálataink (I. és II. vizsgálat) eredményei rávilágítottak arra, hogy a kolonizáció során bekövetkező extrém időjárási események képesek megszakítani a kolonizáció menetét és új kolonizációs folyamat megindulását indukálhatják (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018). A korábbi vizsgálataink alapján a kolonizációs kísérlet teljes időtartamát ezért két elkülönülő periódusra, egy közepes zavarással (IDC), valamint egy erős zavarással (HDC) jellemezhető időszakra osztottuk. Arra kerestük a választ, hogyan változik a közösség taxonómiai és funkcionális diverzitása a két periódusban. Összesen hét diverzitás metrikát vizsgáltunk. Ezek közül két metrika taxonómiai diverzitáson alapul (taxonszám és effektív Shannon H); négy metrika jelleg alapú funkcionális diverzitást vesz alapul (funkcionális gazdagság, funkcionális egyenletesség, funkcionális divergencia és funkcionális diszperzió); valamint egy filogenetikai távolságokon alapuló diverzitás metrikát is alkalmaztunk. Hipotéziseinket a köztes zavarási elmélet mentén (Connell, 1978), valamint a fitobenton kolonizációjának folyamatával kapcsolatos eltérő tapasztalatokat megfontolva (Ács et al., 2000; Ács és Kiss, 1993; B-Béres et al., 2014, 2016; Passy és Larson, 2011; Stenger-Kovács et al., 2013) fogalmaztuk meg.

(1) Feltételeztük, hogy a közepes frekvenciájú vagy intenzitású zavarások maximalizálják a diverzitást, annak szintjétől függetlenül (taxonómiai, funkcionális és filogenetikai diverzitás).

(2) Feltételeztük azt is, hogy a vízellátásban bekövetkező szélsőségek a bevonatalkotó algaközösségek jelleg összetételét a szélsőséges jelleg értékek irányába tolják el, és ezáltal erőteljesebben befolyásolják a funkcionális diverzitást, mint a taxonómiai és filogenetikai diverzitásokat a kolonizációs folyamatokban.

3. Irodalmi áttekintés

3.1. Globális éghajlatváltozás

A globális éghajlatváltozás ember által előidézett hatásai számos módon befolyásolják negatívan a földi élet különböző aspektusait. Az ENSZ Éghajlatváltozási Kormányközi Testülete (IPCC) által kiadott átfogó tanulmány az atmoszféra- és a hidroszféra hőmérsékletének növekedését, a sarki jégtakaró visszahúzódását, az óceánok szintjének emelkedését, valamint a szélsőséges időjárási események gyakoriságának növekedését prediktálja a következő évszázadban (IPCC, 2014).

A szélsőséges időjárási események, például a heves esőzések és a hosszú száraz periódusok egyre gyakoribbá és szélesebb körben elterjedtté váltak a Földön az utóbbi évtizedekben (Pendergrass és Knutti, 2018; Wilhite és Glantz, 1985). Pendergrass és Knutti (2018) kimutatták, hogy a csapadék alapvetően sem egyenletes éves eloszlása egyre egyenetlenebbé vált az elmúlt évtizedekben és számításaik szerint ezt a tendenciát fogja követi a jövőben is. A munkájukból az is kiderül, hogy jelenleg az évi csapadékmennyiség fele nagyatlagban a 12 legcsapadékosabb nap alatt hullik le, és ezen napoknak a száma a jövőben csökkenő tendenciát mutat majd (Pendergrass és Knutti, 2018). Ez a jelenség egyre inkább növeli annak a valószínűségét, hogy a száraz periódusok hossza növekedni fog, valamint hogy adott területen egyszerre nagy mennyiségű csapadék fog hullani. Ennek következményeként mind a természetes (vízi-, vizes- és szárazföldi élőhelyek, stb.), mind az ember által létrehozott ökoszisztémákra (mezőgazdaság által hasznosított területek, erdőgazdaságok, stb.) egyre nagyobb nyomást gyakorol a vízellátás térbeli és időbeli eloszlásának egyenetlensége (IPCC, 2014). Edwards és munkatársai (2012) az európai folyamatokra fókuszálva arról számoltak be, hogy a globális éghajlatváltozás a felszíni vizek felmelegedéséhez, valamint hosszú távon a vízszintjük csökkenéséhez vezet. Ez jelentős hatást gyakorolhat a vízi ökoszisztémákra, mivel a melegebb vízhőmérséklet és a lecsökkent vízmélység megváltoztathatja az alapvető ökológiai folyamatokat, ezáltal a taxonok eloszlását az egyes élőhelyeken. A vízfolyásokban a heves esőzések súlyos áradásokat, a hosszú száraz periódusok vízhiányt, valamint kiszáradást idéznek elő (Döll et al., 2018; Döll és Schmied, 2012; Raymond et al., 2013; von Schiller et al., 2014). Ezen szélsőséges időjárási események miatt a vízfolyások áramlási viszonyai megváltoznak, ami a vízterekben a biofizikai környezet megváltozását idézi elő, ezáltal erős környezeti szűrőként hathatnak a vízi élőlényközösségekre nézve (Várbíró et al., 2020). Ez a környezeti szűrő szelekciós nyomást fejt ki a vizek élőlényközösségeire (Botta-Dukát és Czucz, 2016),

átalakítva ezzel azok strukturális kompozícióját, végső soron pedig a közösségek diverzitását (Acuña et al., 2017; Bellard et al., 2012; Stubbington et al., 2017).

A kontinentális éghajlati régióhoz tartozó Kárpát-medencében a 20. század folyamán ~ 1 °C-kal nőtt az átlagos évi középhőmérséklet (Bartholy et al., 2014), míg csapadék kevesebb alkalommal hullott, mint korábban (Bartholy és Pongrácz, 2005). Ezek a tendenciák a 21. század elején egyre jellemzőbbé váltak a Kárpát-medencében (Bartholy et al., 2014). A területen korábban a tél volt a legszárazabb évszak, azonban az éghajlatváltozás hatására ez késő nyárra tolódott át (Bartholy et al., 2014). Az elmúlt évtized klimatikus változásai megváltoztatták a régióban található síkvidéki vízfolyások vízrendszereit, indukálva a korábban állandó vízfolyásoknak a nyár végi kiszáradását. Ennek következményeképp a szárazság által szabályozott állandó vízfolyások és a Kárpát-medencében természetes módon előforduló időszakos vízfolyások közötti különbség egyre kevésbé egyértelmű (B-Béres et al., 2019). Az éghajlatváltozási scenáriók által prediktált egyre forróbb és szárazabb nyarak a vízfolyások tipológiai változásához vezethetnek. A mediterrán- és arid régiókhoz hasonlóan az időszakos vízfolyások jelenléte ezért egyre gyakoribbá válhat a Kárpát-medencében (B-Béres et al., 2019).

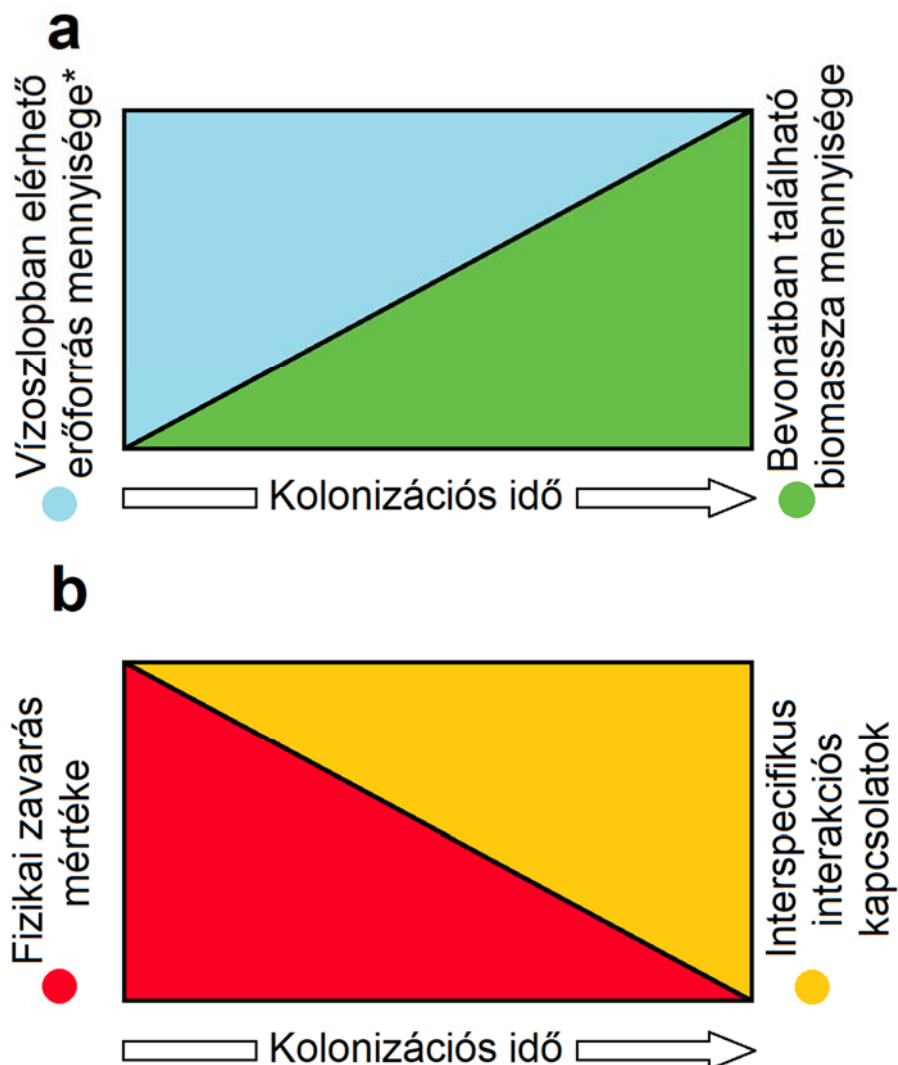
3.2. A bentikus algák kolonizációja

A vízi élőlények számára bármilyen szilárd felülettel rendelkező objektum lehet aljzat. Ha pedig egy új aljzat kerül be egy természetes vízbe, az lehetőséget nyújt az adott vízterben élő organizmusoknak, hogy kolonizálják azt. Az, hogy egy vízfolyásban egy adott aljzaton milyen taxonómiai összetételű közösség alakul ki, azaz hogy milyen taxonok telepednek meg, elsősorban a vízgyűjtő terület fajkészletétől függ. A kolonizációs kísérletek jó lehetőséget nyújtanak egy adott közösség időbeli változásainak tanulmányozására, a szerkezeti és funkcionális változások nyomon követésére. Az algaközösségek kolonizációjának tanulmányozása éppen ezért nagy múltra tekint vissza (Blum, 1954, 1957; Brown és Austin, 1973; Hoagland et al., 1982; Oemke és Burton, 1986; Tuchman és Stevenson, 1980). Megkülönböztethetőek rövid ideig tartó (néhány hét – néhány hónap) ún. rövidtávú kolonizációs kísérletek és akár évekig tartó mintavételezéssel járó szukcessziós vizsgálatok (rövidtávú, pl.: Ács et al., 2000; hosszútávú, pl.: Roberts et al., 2003). Időtartamtól függetlenül ezek a vizsgálatok segítenek megérteni, hogy egy adott taxon mikor képes kolonizálni egy bizonyos aljzatot, vagyis milyen a kolonizációs képessége. A szakirodalomban sokáig eltérő, egymásnak ellentmondó információkat lehetett találni azzal kapcsolatban, mely fajokat tekinthetjük első kolonizálóknak, pioníroknak és melyeket kései/későbbi megtelepedőknek

(Ács et al., 2000; Ács és Kiss, 1993; Bíró et al., 2011; Passy, 2007). Az olyan abiotikus tényezők, mint a vízsebesség, a fény mennyisége, a tápanyag tartalom, jelentősen eltérhetnek a különböző típusú vizekben. Az említett ellentmondás oka pedig éppen az volt, hogy nagyon eltérő környezeti körülmények között vizsgálták és értelmezték a kolonizáció folyamatát. Nagy vízfolyás esetében az első kolonizálók (pionír) különböző méretű koloniális, vagy mobilis fajok voltak (pl. *Diatoma vulgaris*, *Fragilaria* s.l., *Navicula* spp.), az idő előrehaladtával pedig a közepes méretű koloniális és nem koloniális nyéllel, vagy teljes felülettel rögzült taxonok egyedszáma emelkedett a bevonatban (pl. *Achnanthes* s.l., *Gomphonema* spp., *Rhoicosphenia abbreviata*). Bizonyos fajok közösségen belüli megjelenése pedig nem a kolonizáció idejéhez kötődött (pl. *Achnanthes minutissima*, *Amphora pediculus*, *Cocconeis placentula*, *Cymbella sinuata*, *Navicula minima* fajok) (Ács et al., 2000; Ács és Kiss, 1993). Ezzel szemben kisvízfolyásokat vizsgálva, ahol a körülmények alapvetően eltérnek az előbb említett nagyvíz esetétől, a kisméretű, gyorsan szaporodó, teljes felülettel, vagy rövid nyéllel rögzülő taxonok, azaz az erős áramlást tolerálóak voltak a pionírok (pl. *Achnanthidium minutissimum*, *Amphora pediculus*) (Bíró et al., 2011; Passy, 2007). A nagyobb méretű, koloniális és fonalas fajok esetében pedig a kolonizáció sikerét nagyban befolyásolta a zavarás mértéke és a kolónia összetettsége közti kapcsolat. A kevésbé összetett kolóniát képző fajok (pl. *Fragilaria vaucheriae*) és a fonalas taxonok (pl. *Melosira varians*) a kisebb fizikai zavarást preferálták, míg a bonyolultabb felépítésű kolóniával rendelkező fajok (pl. *Fr. crotonensis*, *Ulnaria ulna*) az intenzívebb zavarást is elviselték (Passy, 2002). Az alábbiakban ezen irodalmak alapján röviden bemutatjuk a bentikus algák kolonizációs képessége, a kolonizációs idő és a környezeti feltételek kapcsolatát.

Egy üres, tiszta felületen, a kolonizáció kezdetén az elsőként megjelenő taxonok olyan zavaró tényezőknek vannak kitéve, mint a magas fényintenzitás, vagy a víz sodrásából adódó nyíró erők (Coyle et al., 2014; Passy és Larson, 2011). Azok a taxonok, melyek képesek elviselni ezeket a körülményeket általában erősen rögzülnek az aljzathoz, gyakran kisméretűek és gyorsan képesek szaporodni (Berthon et al., 2011; Passy, 2007). Az idő előrehaladtával, ahogy a fizikai zavarás csökken, a már megtelepedett taxonok egyedei mellett újabb taxonok jelenhetnek meg a bevonatban, és a biofilm elkezd megvastagodni (Hoagland et al., 1982). Így a biofilm alsóbb rétegében lévő fajok már kevesebb fényhez és tápanyaghoz jutnak (Hoagland et al., 1982; Passy, 2007). Az újonnan megtelepedő fajok a pionírokhoz képest kevésbé képesek tolerálni a fénystresszt (túl magas, vagy túl alacsony) és a fizikai zavarást, azonban jó tápanyag-kompetíciós képességekkel bírnak. Ezek a taxonok jellemzően már összetettebb szerveződésűek, ami segít nekik elérni a bevonat felsőbb rétegeit (Passy, 2007). Alkothatnak

fonalat, vagy különböző hosszúságú kolóniákat, rögzülhetnek hosszú nyéllel, így kinyúlva a biofilm felszínéig (Rimet és Bouchez, 2012a). Más taxonok aktív mozgás révén juthatnak a bevonatnak azon részére, ahol számukra a legkedvezőbbek a feltételek (Passy, 2007). A kolonizációnak ebben a fázisában ezek a jellegek segítik a fajokat előnyhöz jutni. Ugyanis a megvastagodott bevonatban, ahol már nem érvényesül annyira a fizikai zavarás hatása, a tápanyagért és fényért vívott kompetíció válik az elsődleges közösségformáló erővé (Stevenson et al., 1996). Így alapvetően elmondható, hogy a kolonizáció kezdeti szakaszában leginkább az áramlási viszonyok, a tápanyag-koncentráció és a fényintenzitás mértéke határozzák meg a közösség összetételét. Az időben előrehaladva azonban a biofilm megvastagodik és a tápanyagért és a fényért folytatott kompetíció, valamint más interspecifikus interakciós kapcsolatok válnak a legmeghatározóbb tényezőkké (1. ábra).



1. ábra: A kolonizációs folyamatot jellemző különböző tényezők időbeli változásainak bemutatása sematikusan ábrázolva.

A fent leírtakból egyértelműen látszik, hogy a kolonizációs folyamatok értékelése rendkívül soktényezős művelet. Ám nem szabad figyelmen kívül hagyni azt sem, hogy a kolonizációs vizsgálatok eredményeinek értelmezésénél elengedhetetlen tudni, természetes, vagy mesterséges aljzatot használtak-e az adott kísérletben. Ugyanis a természetes aljzatok vizsgálatával csupán a vizsgálni kívánt víztestben már jelen lévő közösség fejlődésének, szukcessziójának a tanulmányozása lehetséges. Ahhoz, hogy az aljzat inkubálásának kezdetétől meg lehessen figyelni a biofilm kialakulásának folyamatát, mesterséges aljzatok kihelyezésére van szükség. Ebben az esetben azonban felmerül a kérdés, hogy az aljzat típusa hatással van-e a rajta megtelepedő algaközösség minőségi és mennyiségi összetételére, azaz mennyire reprezentatív. További kérdés még az is, hogy a mesterséges aljzat esetében mennyire megismételhető a kapott eredmény. Ezek alapján akkor tekinthető megfelelőnek egy aljzat, ha az alábbi két fő tulajdonsággal rendelkezik: Elsősorban megismételhető eredményeket kell adnia, tehát egy adott időpontban és helyen megmintázott, több azonos típusú aljzaton lévő bevonatnak hasonló algakompozícióval kell rendelkeznie (Tuchman és Stevenson, 1980). Másodszor pedig a természetes aljzatokon megjelenő közösségéhez hasonló taxonómiai összetételű biofilm kell, hogy kialakuljon rajta (Tuchman és Stevenson, 1980). A probléma jelentőségét mutatja, hogy számos tanulmány foglalkozik a kérdés megválaszolásával. Lane és munkatársai (2003) üveg és agyag lapokon kialakuló algaközösség összetételét hasonlították össze óceánpart menti tavakban. Eredményeik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy a mesterséges aljzattípusokon kialakuló közösségek között nincsen jelentős eltérés, valamint hogy a természetes aljzatokon megtalálható közösségeket reprezentatív módon képesek bemutatni. Barbiero (2000) üveglapokon és természetes aljzatokon kialakuló közösségeket hasonlított össze. A vizsgálat alapján kiderült, hogy a természetes aljzatok diverzebb közösségek fejlődését teszik lehetővé, mint az általuk használt mesterséges aljzatok. Ezzel ellentétben Elias és munkatársai (2017) laboratóriumi kísérletben vizsgálták homokon és kerámia lapokon fejlődő közösségek összetételét és arra a következtetésre jutottak, hogy habár a két aljzaton eltérő összetételű közösség fejlődött ki (több kovaalga volt megtalálható a homokon), az aljzatminőség nem volt hatással a diverzitásra. Kröpfl és munkatársai (2006) több mesterséges aljzattípuson (gránit, andezit, polikarbonát és plexi) kialakuló közösséget és az az alapján számított ökológiai állapotot hasonlították össze. Eredményeik szerint a legnagyobb biomasszájú közösség a polikarbonát aljzaton alakult ki, ahol azonban a közösség túlnyomó részét egy faj (*Achnanthidium helveticum*) alkotta. Így végső soron leginkább a plexi lapokat javasolták biomonitorozásra felhasználni. Hasonló eredményre jutottak Desrosiers és munkatársai (2014), akik munkájuk során mesterséges aljzatok rutinszerű használatához

végeztek kolonizációs kísérletet matt plexi, matt üveg és durva felületű zománcozott cserépaljzatokon. Eredményeik alapján ők is a plexit javasolják biomonitorozás céljából felhasználni, mivel kísérletükben azon alakult ki a legnagyobb egyedszámú közösség. Cattaneo és Amireault (1992) áttekintő munkájában 1975 és 1990 közötti mesterséges aljzatokon végzett kolonizációs kísérleteket hasonlítottak össze. Arra a megfigyelésre jutottak, hogy a mesterséges aljzatok gyakran alulreprezentálják az epilithon közösségeket, míg ennek az ellenkezője igaz az epifiton közösségekre. Azt javasolják, hogy az aljzat típusát a vizsgálat céljának megfelelően kell kiválasztani a vizsgálni kívánt víztér fizikai- kémiai tulajdonságainak ismeretében.

3.3. Jellegek (traitek) és alkalmazási lehetőségeik

Az egyes taxonok térbeli és időbeli előfordulása taxonómiaiilag és biogeográfiailag meghatározott (MacArthur és Wilson, 1967), tehát egy adott élőhelyen a környező területekről természetes folyamatok során oda került, valamint behurcolt és az élőhelyen uralkodó körülményekhez alkalmazkodni képes fajok vannak jelen a közösségben (Brandon, 1990). Habár a hasonló környezeti feltételekkel jellemezhető élőhelyeken előfordulhat számottevő mértékű fajkészlet átfedés, ez nem jelenti azt, hogy ne térhetne el jelentősen a közösségek taxonómiai összetétele (Wilson et al., 1992). A nagymértékben eltérő fajkészletű élőhelyek összehasonlítására jó lehetőséget nyújtanak a jelleg alapú vizsgálatok, ide értve a funkcionális csoportosításon alapuló rendszerek alkalmazását is (Török et al., 2015). Ez a fajta megközelítés jól alkalmazható a közösségek időbeli változásainak vizsgálatára, valamint terepi kísérletek során bekövetkezett sztochasztikus változások nyomon követésére is (B-Béres et al., 2016; Berthon et al., 2011; Lukács et al., 2018; Rimet és Bouchez, 2012b; Tapoleczai et al., 2016). Egy trait, azaz jelleg az élőlények bármely mérhető morfológiai, fiziológiai, vagy fenológiai tulajdonsága lehet (Violle et al., 2007). A jellegek alkalmazása az ökológiai kutatásokban nem újkeletű dolog, a teresztris vegetációkutatásban már több évtizede alkalmazzák őket, ezért is vált lehetségessé egy átfogó trait adatbázis létrehozása a tudományterületen (Kattge et al., 2011).

Az adaptív jellegek és a biomassza eloszlását befolyásoló élőhelyi hatások meghatározása már régóta központi témája az ökológiai kutatásoknak (Biggs et al., 1998). Grime (1979) szerint a zavarás és az erőforrások elérhetősége alapvető meghatározó tényezőnek tekinthető a teresztris növénypopulációk esetében. Ez a meglátás vezetett az életmenet stratégiák elméleteinek megszületéséhez is 1967-ben, amikor MacArthur és Wilson (1967) kidolgozta az r/K szelekciós stratégiát. Az elmélet szerint, míg az r stratégia kolonizálatlan és kis egyedszámmal jellemezhető habitatokban gyors reprodukciót biztosít

(„ $r_{\max}$ ”, innen származik a neve), addig a K stratégia a több egyed által benépesített és stabil körülményekkel jellemezhető habitatokban kompetíciós sikert biztosít (Parry, 1981; Taylor et al., 1990).

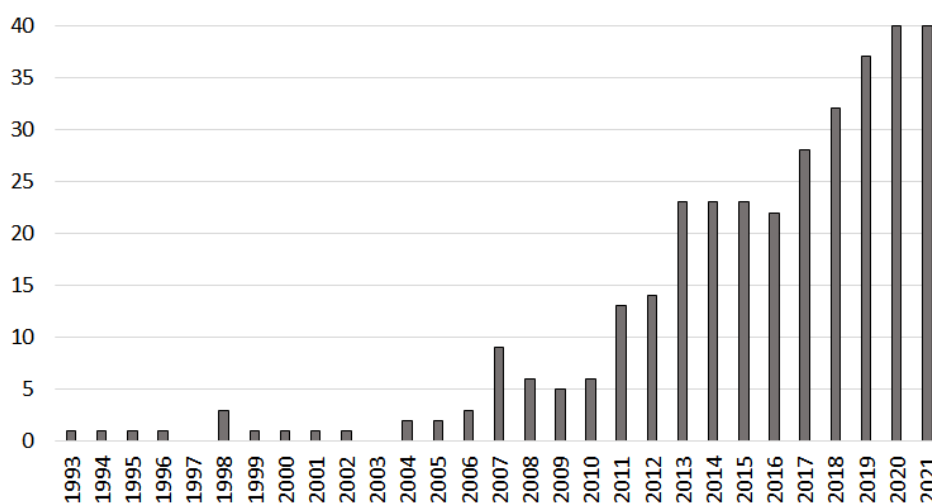
Mivel az r/K stratégia túl általános és alapvetően nem veszi figyelembe, milyen a zavarások és az elérhető erőforrások megoszlása egy adott habitatban, ezért Grime, (1977, 1979) javasolta a K stratégia két részre bontását. Így jött létre a 3 főbb életmenet stratégiát magában foglaló csoportosítás, melyek az alábbiak: C, S és R stratégia. A C, vagy kompetitív stratégia a produktív, kevésbé zavart élőhelyeken biztosít adaptációs előnyt; míg az S, avagy stressz toleráns stratégia erős stressznek kitett, vagy alacsony produktivitású és kevésbé zavart élőhelyeken rendelkezik adaptációs előnnyel. A ruderalis, vagy R stratégia pedig a zavart, közepes, vagy nagy erőforrás ellátottságú habitatokban jelent adaptációs előnyt. A zavart, alacsony erőforrás ellátottságú élőhelyeken pedig a közösségek kialakulása erősen limitált, így a C-S-R stratégia szerint itt nincsen egyértelműen előnyös stratégia (Grime, 1979).

Biggs és Stokseth (1996) megállapították, hogy a bevonatalkotó algaközösségek esetében is a zavarás mértéke és az erőforrás ellátottság számítanak a legalapvetőbb befolyásoló tényezőknek. Grime (1979) munkája alapján Biggs és munkatársai (1998) igyekeztek egy, a C-S-R stratégiához hasonló funkcionális csoportosítási rendszert kidolgozni fitobenton közösségekre. Munkájukban 4 csoportot különítettek el, C; C-S; S és R. Az első három csoport (C; C-S; S) kis mértékben zavart habitatokban rendelkezik adaptációs előnnyel, az egyes habitatok között azonban a csoportok erőforrás ellátottságtól függően vannak előnyben (C stratégisták – nagy-, C-S stratégisták - közepes-, S stratégisták - kis erőforrás ellátottságú habitatokban). Az R stratégisták számára a zavart környezet jelent adaptációs előnyt.

Biggs és munkatársai (1998) munkája alapján Passy (2007) a tápanyagigény és a zavarástűrés alapján 3 kovaalga ökológiai guildet különített el. Az egyes csoportok elsősorban a bevonatban elfoglalt helyükről kapták a nevüket. Ez alapján az alacsony profilú guildbe a bevonat alsó rétegeiben lévő, az aljzathoz leginkább teljes valvafelszínnel, vagy rövid nyéllel rögzülő taxonok tartoznak. Ezek a taxonok alapvetően jól tolerálják a környezeti tényezők szélsőségeit és a különböző zavarásokat (Berthon et al., 2011; Hoagland et al., 1982; Passy, 2007). A magas profilú guildbe a bevonatból kiemelkedő hosszú kolóniákat, fonalakat alkotó, vagy hosszú nyéllel rögzült taxonok tartoznak. Ezekről a taxonokról általánosságban elmondható, hogy kevésbé tolerálják a környezeti tényezők szélsőségeit, valamint tápanyagdús környezetben jó kompetíciós képességgel bírnak (Kato, 1992; Luttenton et al., 1986; Passy, 2007). A mozgékony guild tagjai aktív mozgásuk révén ki tudják választani az általuk leginkább preferált mikrohabitatot, így a különböző mobilis taxonok stabil, de akár szélsőségesen változó

körülmények között is előnyhöz juthatnak (Berthon et al., 2011; Passy, 2007; Rimet, 2009). Rimet és Bouchez (2012a) kiegészítette a Passy (2007) által létrehozott kovaalga ökológiai guildeket egy planktonikus guilddel, ahova az alapvetően planktonikus életmódot folytató, azonban bevonatba potenciálisan kiüledni képes kovaalgák tartoznak. A szerzőpáros a korábbi csoportosítási rendszeren további korrekciókat végzett bizonyos taxonok más guildbe sorolásával. Ugyan a kovaalga ökológiai guildék (Passy, 2007; módosítva Rimet és Bouchez, 2012a) szerinti csoportosítási rendszer funkcionális csoportként került a köztudatba, mégis inkább jellegként kezelhető a megkülönböztetett csoportok kis száma miatt (összesen 4 guild).

A Passy (2007) által létrehozott rendszer jó ideig azért nem keltett nagy visszhangot a kutatók körében, mert a bevonatalkotó algaközösségek vizsgálatával kapcsolatos kutatások az elmúlt 15 évben jórészt az Európai Unió Víz Keretirányelve által előírt monitorozási feladatok tudományos alapokon nyugvó, jól megalapozott elvégzésére irányultak. Így ezek nagyrészt a kovaalga közösségek taxonómiai vizsgálatán alapultak (Kelly et al., 2014). Az ehhez szükséges módszertan kidolgozása és rutinná vált alkalmazása, ill. az eredmények ismeretében napvilágra került nehézségek felismerése után azonban az elmúlt közel egy évtizedben megnőtt az érdeklődés a funkcionális csoportosítási rendszerek, és a jelleg alapú vizsgálatok iránt (2. ábra).



2. ábra: Fitobentonnal kapcsolatos, funkcionális csoportosítási rendszereken és jelleg alapú vizsgálatokon alapuló publikációk (Scopus). A keresett kifejezések a címekben: "diatom" OR "benthic alga" OR "phytobenthos" OR "periphyton"; az absztraktban és a kulcsszavak között pedig: "functional group" OR "guild" OR "trait".

Az egyik „legkönnyebben” mérhető jelleg az algák mérete. Más élőlénycsoportokhoz hasonlóan a különböző méretű algataxonok is különböző érzékenységgel reagálnak az abiotikus környezet változásaira (Cattaneo et al., 1997; Finkel et al., 2009; Lange et al., 2016; Plenković-Moraj et al., 2008). Ezen felismerés mentén Berthon és munkatársai (2011) létrehozták a manapság leggyakrabban használt sejtméret kategorizálási rendszert, amely öt sejtméret

kategóriát tartalmaz (1. táblázat). Ezen kategóriák alkalmazhatóságát a vízfolyások ökológiai állapotértékelésében önmagukban, vagy más jellegekkel kombinálva több kutatás is igazolta (B-Béres et al., 2017; Berthon et al., 2011; Masouras et al., 2021). Egy közösségen belül a sejtméret eloszlás jól reflektál pl. a szélsőséges vízjárásra (Kókai et al., 2015, 2019), a kiszáradásra (B-Béres et al., 2019; Várbíró et al., 2020), valamint a vizek pH és vezetőképesség értékeire (Stenger-Kovács et al., 2018).

Berthon és munkatársai (2011) kidolgoztak a kovaalgákra egy életforma típusok szerinti csoportosítási rendszert is (1. táblázat), melyet Rimet és Bouchez (2012a) a későbbiekben Round és munkatársai (1990) munkáját is alapul véve módosított. Elkülönítettek egy egysejtű, valamint egy koloniális csoportot. A csoportokon belüli kategóriákat alapvetően a mozgásképesség, a rögzülés módja és a kolónia típusa alapján választották szét. Jelenleg az életforma típusok vizsgálata alól, de akár azzal párhuzamosan értékelve, elkülönítik a mobilitási és a rögzülési jellegeket és ezek kategóriáit (Lange et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021; Rimet és Bouchez, 2012a). Az életforma jelleg alatt elsődlegesen az egysejtű, koloniális és fonalas kategóriákat, illetve (amennyiben létezik) ezek altípusait vizsgálják (Lange et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021; Rimet és Bouchez, 2012a). Ezek habitat-preferenciája szoros összefüggést mutat a fent bemutatott ökológiai guildekkel, így itt külön már nem kerülnek bemutatásra (lásd fentebb).

A mobilitási kategóriák (1. táblázat) használatával végzett vizsgálatok alapján a jelleg alkalmasnak bizonyult a környezeti változások megjelenítésére (B-Béres et al., 2014; Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016; Lengyel et al., 2015). Ahogy fentebb is olvasható, a mobilis taxonok képesek aktív módon megváltoztatni helyzetüket. Ezáltal képesek megválasztani a számukra legmegfelelőbb mikrohabitatot (B-Béres et al., 2014, 2016, 2017; Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016; Passy, 2007; Stenger-Kovács et al., 2013). A mozgás sebessége alapján az algák két csoportba sorolhatóak: gyorsan és lassan mozgó taxonok. Míg a kovaalga taxonok mobilitása szorosan kapcsolódik a kovaalga váz raféjához, a nem kovaalga taxonok általában egy vagy több ostor segítségével mozognak (Rimet és Druart, 2018). Ezek alapján a gyors mozgás az ostoros nem kovaalga taxonokra, illetve a nitzschiod és szimmetrikus naviculoid kovaalgákra jellemző (birafés fajok), addig lassú mozgásra alapvetően pl. a mono-rafid kovaalgák képesek.

A taxonok aljzathoz való rögzülésének erőssége (1. táblázat), azaz, hogy milyen arányban vannak jelen a közösségen belül a különböző rögzülési típusú fajok, általában erős indikátora a vizsgált víztest áramlási viszonyainak (Lange et al., 2016). Alapvetően adja magát az a logikai összefüggés, hogy az aljzathoz szorosan rögzülő, vagy csak kismértékben

kiemelkedő fajok képesek tolerálni a nagy áramlási sebességeket, ezzel szemben a gyengén rögzülő taxonok a kisebb áramlási sebességgel mutatnak szoros összefüggést, a helyzet azonban mégsem ilyen egyszerű. Jelenleg nincsen egyértelmű konszenzus azzal kapcsolatban, hogy direkt pozitív összefüggés van-e a vízáramlás erőssége és a különböző erősségű rögzülési típusok közösségen belüli aránya között (Gottschalk és Kahlert, 2012; Lange et al., 2016; Passy, 2007). Valójában úgy tűnik, hogy egyéb körülmények, mint pl. az áramlási viszonyok stabilitása és/vagy a tápanyagtartalom, is befolyásolják a habitaton belüli jellegeloszlást (Lange et al., 2016).

1. táblázat: A vizsgálatainkban használt jellegek csoportosítási rendszerei.

A jellegek nevei mellett zárójelben római számmal látható, melyik vizsgálatokban használtuk az egyes jellegeket (I., II., III.). *Az egyes taxonok kovaalga ökológiai guildekbe történő sorolása Passy (2007), módosítva Rimet és Bouchez (2012a) alapján történt. **A sejtméret kategóriák szerinti felosztás alapjául Berthon et al. (2011) munkája szolgált, kiegészítve a nem kovaalga taxonokkal. ***Az életforma típusok csoportjait Rimet és Bouchez (2012a), valamint Lange et al. (2016) alapján különítettük el. ****A mobilitási kategóriák elkülönítése pedig Rimet és Bouchez (2012a) alapján történt, melyet Passy és Larson (2011) alapján módosítottunk és kiegészítettünk a nem kovaalga taxonokkal. *****Az aljzathoz való rögzülés erőssége szerinti csoportosítás alapjául Lange et al. (2016) munkája szolgált.

Kovaalga ökológiai guildek^{*(I.)}	Alacsony profilú		Magas profilú	Mozgékony	Planktonikus
Sejtméret kategóriák^{** (I., II., III.)}	S1 (5-99 μm^3)	S2 (100-299 μm^3)	S3 (300-599 μm^3)	S4 (600-1499 μm^3)	S5 (1500- μm^3)
Életforma típusok^{*** (II., III.)}	Egysejtű		Cönobiális		Fonális
Mobilitás^{**** (II., III.)}	Nem mobilis		Lassan mozgó		Gyorsan mozgó
Aljzathoz való rögzülés erőssége^{***** (II., III.)}	Gyenge		Közepes		Erős

3.4. Diverzitásmetrikák és alkalmazásuk

A biodiverzitás a Földi élet biológiai változatossága és változékonysága. A diverzitás, mint kifejezés a közösségek két alapvető kompozícióbeli tulajdonságát foglalja magában: a fajgazdagságot és a fajok gyakoriságainak egyenlőtlenségeit. A diverzitás verbális definíciói nem elég specifikusak mindkét szempont leírására, azonban a diverzitás metrikákban alkalmazott matematikai képletek egyértelműen leírják azokat (Borics et al., 2021).

A metrikák alapjául nem csak fajok szolgálhatnak, hanem más taxonómiai egységek, jellegek, funkcionális csoportok, és genetikai egységek is. Az alábbiakban azoknak a metrikáknak a bemutatására térünk ki részletesen, melyek a disszertációban, ill. a disszertáció alapjául szolgáló publikációkban is hangsúlyosak.

A legegyszerűbb diverzitás metrika a fajszaám (S). A fajszaám a fajgazdagságot (vizsgálati egységek számaát) adja meg mintánként, tehát a fajok (vizsgálati egységek) gyakoriságainak eltéréseit nem veszi számitásba (Chao et al., 2014). Amennyiben azt feltételezzük, hogy van egy domináns taxon egy közösségben, akkor kiderül, hogy a közösség diverzitása nem adható meg egyszerűen a fajszaámmal. Ebből kifolyólag a fajszaám információtartalma nem elegendő egy közösség diverzitásának leírásához (Chao et al., 2014; Jost, 2006). Emiatt a legtöbb diverzitás metrika, mint a klasszikus Shannon entrópia, vagy Shannon index (H) (a továbbiakban Shannon H), illetve a Simpson index (D) integrálja a fajgazdagságot és az egyenletességet is egy egyváltozós vektorba (Borics et al., 2021). Jóllehet, hogy az irodalomban gyakran használják ezeket a metrikákat, azonban érdemes megemlíteni, hogy ezek téves információkat adhatnak a közösségek tényleges változásait tekintve, mivel ismeretlen mértékben tükrözik a fajgazdagság és/vagy az egyenletesség változásait (Borics et al., 2021). Például a Shannon H változásait az egyenletesség vagy a fajgazdagság változása külön-külön is erőteljesen befolyásolhatja (Borics et al., 2021). Így, indexről lévén szó, értékei nem értelmezhetők könnyen és/vagy közvetlenül. A probléma feloldására lehetőséget nyújthat az effektív fajszaámok használata (Jost, 2006). Az effektív Shannon H megadja a fajok számaát egy - csak elméleti szinten létező – közösségben, ahol az összes faj egyforma gyakorisággal van jelen, és ugyanolyan Shannon H értékkel rendelkezik, mint az eredeti közösség (lásd Jost, 2006). Az effektív Shannon H értékek a közösség ún. "valódi diverzitását" mutatják, mivel a metrika használatával kapott effektív fajszaámokat könnyebb értelmezni és összehasonlítani, mint az indexértékeket (Chao et al., 2014; Jost, 2006). Habár az így kapott értékek egymáshoz viszonyítva meglehetősen könnyen értelmezhetőek, egy közösség összetételének pontos leírására alkalmatlanok (Cao és Hawkins, 2019). Ezért javasolt a fajgazdagságot, az

egyenletességet, valamint a taxonómiai kompozíciót is vizsgálni egy közösség diverzitásának és összetételének leírására (Cao és Hawkins, 2019).

Egy másik lehetőség a közösség összetételének és diverzitásának vizsgálatára a filogenetikai mérőszámok használata (Warwick és Clarke, 1995). Mivel az egyes fajok adaptációs mechanizmusai és jellegei (traitjei) a genetikai állományukban kódolva van, így a filogenetikai diverzitás is fontos részét képezi a biodiverzitásnak. Az általunk alkalmazott, és ahhoz hasonló filogenetikai diverzitás metrikák úgy értelmezhetőek, hogy egy közösségen belül mérhető összes genetikai távolsággal írják le annak diverzitását. Ez pedig megbízható információt ad arról, hogy a közösségben taxonómiailag milyen mértékben különböznek egymástól a fajok (Chao et al., 2014). A legszélesebb körben alkalmazott filogenetikai diverzitásmetrikák filogenetikai fákon mért távolságokon alapulnak (Allen et al., 2009; Faith, 1992; Rao, 1982). Ha egy fa „rövid”, a közösség közelrokon fajokat tartalmaz, amennyiben azonban „hosszú”, akkor távoli rokonságban álló fajok is lehetnek a közösségben. A közösség genetikai összetétele tükrözi a habitatban uralkodó környezeti tényezőket (Pearman et al., 2008). Ez azt jelenti, hogy egy közösség, melyben az összes filogenetikai távolság kicsi, valószínűleg egy szűkebb niche térrel rendelkező habitatot foglal el, mint egy nagyobb filogenetikai távolsággal rendelkező közösség (Tucker et al., 2018). A vizsgálatunkban Chao és munkatársai 2014-es munkájában bemutatott generalizált filogenetikai diverzitás metrikáját használtuk. Ez a metrika a filogenetikai entitások effektív számát adja meg. Ebben az esetben ez egy filogenetikai fa egységnyi hosszúságú részeinek a számát jelenti, amelyet a taxonok relatív gyakoriságával súlyozunk. (lásd bővebben: 4.4.3. fejezet).

A diverzitásmetrikák egy másik típusát képviselik a funkcionális diverzitás metrikák. A funkcionális megközelítés, avagy az élőlények jellegeik szerinti osztályozásának igénye hosszú múltra tekint vissza (lásd bővebben Laureto et al., 2015). Ez alapvetően annak köszönhető, hogy az élőlények különböző jellegei eltérő környezeti feltételek mellett jelentenek adaptációs előnyt, így különböző „szerepeket” tölthetnek be az ökoszisztémákban (Laureto et al., 2015). A funkcionális jellegek közösségen belüli eloszlásának fontosságára ugyan már a 20. század első felében többen felhívták a figyelmet (Elton, 1927; Raunkiaer, 1934), ennek ellenére a funkcionális diverzitás metrikák kidolgozása csak az utóbbi évtizedekben kezdődött meg (Laliberté és Legendre, 2010; Laureto et al., 2015; Mason et al., 2005). A funkcionális diverzitás mérőszámai alapvetően magukban foglalják az ökoszisztéma működését befolyásoló jellegek értékeit és tartományait (Petchey és Gaston, 2006). Így alkalmazásukkal rengeteg plusz információhoz juthatunk az ökoszisztémák működésével kapcsolatban. A jelenleg leggyakrabban alkalmazott funkcionális diverzitás metrikák az élőlények több jellegén, vagy

funkcionális csoportján alapuló (lásd: 3.3. fejezet), úgynevezett multi-trait metrikák (Lefcheck et al., 2014). Ezek a következők:

- Funkcionális gazdagság (FRic): megmutatja a közösségben megtalálható jellegek által elfoglalt niche tér potenciális méretét, más szóval a vizsgált tulajdonságok által elfoglalt „n” dimenziós tér „térfogatát”. Nem veszi figyelembe az egyes jellegek relatív gyakoriságait, mert a niche tér részei alacsony jelleg denzitás mellett is „elfoglaltnak” tekinthetők (Laliberté és Legendre, 2010; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008).
- Funkcionális egyenletesség (FEve): A jellegek gyakoriság-eloszlásának egyenletességét mutatja meg a niche térben (Laliberté és Legendre, 2010; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008).
- Funkcionális divergencia (FDiv): A leggyakoribb jellegértékek eltérésének mértéke az átlagos jellegértékektől. Annak a mértéke, hogy a jellegek niche térben való gyakoriság-eloszlása mennyire maximalizálja a jellegek közti különbséget a közösségen belül. Indikálja a niche differenciáció mértékét (Laliberté és Legendre, 2010; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008).
- Funkcionális diszperzió (FDis): A jellegek relatív gyakoriságával súlyozott átlagos távolsága a jellegek gyakoriságával súlyozottan számított centroidtól a jelleg-térben. Indikálja, hogy egy közösségben fellelhető jellegek mennyire vannak szétszórva a jelleg-térben (Laliberté és Legendre, 2010).

4. Anyag és módszer

4.1. Mintavételi hely

A kolonizációs kísérletre 2014.03.15. - 2014.06.06. között került sor, Debrecen – Józsa fölött a Tóció felső szakaszán (EOVX: 254755; EOY: 839873) (3. ábra). A Tóció ezen szakasza a Vízigyűjtő-gazdálkodási Terv alapján a 6S víztér típusba tartozik, azaz nem módosított, természetes, kis vízigyűjtő területű, kis mederesésű, síkvidéki jellejű, meszes alapkőzetű vízfolyás, melynek mederanyaga közepes-finom szemcseméretű (web1). A Tóció felső szakaszának teljes hossza 6,47 km, átlagos mélysége 0,1 m, teljes vízigyűjtő területe 89 km². Partját fák és cserjék szegélyezik, valamint gyökerező makrofita fajok, többek között *Phragmites australis*, *Typha* spp., *Berula* spp. is megfigyelhetők a mederben és a part mentén (4. ábra).



3. ábra: A mintavételi hely elhelyezkedése a Tiszántúl térképén.



4. ábra: A Tóó partján (bal) és a vízfolyásban (jobb) megfigyelhető makrovegetáció.

4.2. Kísérleti összeállítás, mintavétel

Vizsgálatunk jellegéből adódóan aljzatként új, tiszta felületre volt szükségünk. Ahhoz, hogy az aljzat közösség összetételre gyakorolt esetleges negatív hatását elkerüljük, Cattaneo és Amireault (1992) javaslata alapján a mintavételi helyszínre jellemző aljzattípushoz legjobban hasonlító mesterséges aljzatot választottunk. Mivel a vízfolyás ezen szakaszán a jellemző aljzattípus az emerz makrofita, valamint az olyan növényi maradványok mint a faágak, ezért mesterséges aljzatként egységes méretű falapocskákat használtunk ($6 \times 2 \times 0,5$ cm; 32cm^2). A falapocskákat három sorban egymás mögé felfűzve helyeztük el a folyásiránnyal párhuzamosan, cölöpökkel az aljzathoz rögzítve az egyes fűzések elején és végén, kb. 5 cm-rel az aljzat felett (5. ábra).



5. ábra: A kihelyezett kísérleti összeállítás.

Ács és munkatársai (2000) munkája rávilágított arra, hogy a kolonizáció kezdeti időszakában a közösség összetételében gyors változások mennek végbe, míg az algabevonat vastagodásával a változások sebessége csökken. Ezért fontosnak tartottuk, hogy a kísérletsorozat kezdeti szakaszában intenzíven mintázzuk a közösség összetételének változását, majd az időben előrehaladva csökkentettük a mintavételek számát. Ezek alapján a mintavételi stratégiánk a következő volt: az első napon 9 órán keresztül óránként (2014. 03. 15.), az első héten naponta (2014. 03. 16. - 2014. 03. 21.), ezt követően hetente kétszer (5 hétig: 2014. 03. 22. - 2014. 04.19), majd a kísérletsorozat végéig hetente egyszer vettünk mintákat (7 hétig: 2014. 04. 20. – 2014. 06. 07.). Az egyes mintavételek alkalmával három falapot távolítottunk el a kísérleti összeállításból, soronként egyet-egyet, melyekről a lekapart bevonatot acetát mentes Lugol-oldattal tartósítottuk (MSZ EN 13946:2003).

A helyszínen mérőszalaggal vízmélységet (cm), a SonTek FlowTracker Handheld-ADV (USA) segítségével vízsebességet (m/s), valamint a HACH HQ30d hordozható multiméterrel (USA) pH-t, vízhőmérsékletet (°C), oxigén telítettséget (%), oldott oxigén-tartalmat (mg/l), vezetőképességet ($\mu\text{S}/\text{cm}$) és redoxpotenciált (mV) mértünk. Ezen kívül laboratóriumi elemzésre 20 ml vízmintát gyűjtöttünk, amelyet a laboratóriumba szállításig hűtőládában, majd feldolgozásig fagyasztoóban tároltunk.

4.3. Mintafeldolgozás

4.3.1. Vízminták feldolgozása

A fagyasztóban tárolt vízmintákból felolvasztásukat követően szabvány szerint fotometriás módszerrel nitrit (NO_2^- ; mg/l - MSZ 1484-13:2009), nitrát (NO_3^- ; mg/l - MSZ 1484-13:2009), ammónium (NH_4^+ ; mg/l - MSZ ISO 7150-1:1992) és foszfát (PO_4^{3-} ; mg/l - MSZ 260-20:1980) mérést végeztünk.

4.3.2. Kovaalga alapú elemzések

A bentikus algaminták feltárása és a tartós preparátum készítése az MSZ EN 13946:2003 szabvány szerint történt. A mintákat hideg hidrogén-peroxidos roncsolással tártuk fel. A feltárt mintákból, azokat műgyantába ágyazva, tartós preparátumokat készítettünk, amelyeket fénymikroszkóppal (Leica DMRB) 1000-1600 $\times$ -os nagyításon vizsgáltunk olajimmerziós lencsével. A valvák számolása az MSZ EN 14407 (2004) szabvány szerint történt. Mintánként legalább 400 valvát határoztunk meg és jegyeztünk fel. A valvák identifikációjához felhasznált irodalmak: Krammer és Lange-Bertalot (1997a, 1997b, 2004a, 2004b), valamint Potapova és Hamilton (2007).

4.3.3. Teljes algaközösség vizsgálata

A feltáratlan minták vizsgálata, az egyedek számolása és határozása, figyelembe véve, hogy a kezdeti egyedszám viszonylag alacsony lesz a mintákban, ülepítőkamrában történt. A számolásnál és határozásnál a fitoplankton vizsgálatoknál ajánlott MSZ EN 15204:2006 szabványt tekintettük mérvadónak. A nátrium-tioszulfát oldattal elszíntelenített, homogenizált mintát 1 cm³-es ülepítőkamrába töltöttük, majd az ülepedési idő leteltével, fordított mikroszkóppal (Leica DMIL), 400 $\times$ -os nagyításon azonosítottuk a mintában található taxonokat. Mintánként legalább 400 „élő”, vagyis a mintavétel időpontjában kloroplasztal rendelkező alga egységet (unitot) azonosítottunk és jegyeztünk fel. Az algaegység lehet egy önálló egysejtű egyed, egy cönóbium, egy kolónia vagy egy algafonál (MSZ EN 15204:2006). A taxonok azonosításához Ettl (1983), Kadlubowska (1984), Komárek és Anagnostidis (1998, 2005), Németh (1997a, 1997b), Schmidt és Fehér (1998, 1999, 2001), Grigorszky et al. (1999), Uherkovich et al. (1995) és Javornický (2003) határozóit használtuk.

4.4. Adatfeldolgozás

4.4.1. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések – jellegek, kombinált csoportosítás

Az azonosított taxonokat Passy (2007) munkája (módosítva Rimet és Bouchez, 2012a) alapján négy kovaalga guildbe, valamint Berthon és munkatársai (2011) munkája alapján 5 sejtméret kategóriába soroltuk (2. táblázat). Ezt követően a kovaalga guildek és a sejtméret kategóriák társításával összesen 20 kombinált öko-morfológiai kategóriát (Combined Eco-Morphological Functional Groups – CEMFGs) hoztunk létre (2. táblázat).

2. táblázat: A kovaalga alapú vizsgálatban (I.) használt csoportosítási rendszerek. *A kovaalga ökológiai guildek felosztása Passy (2007), módosítva Rimet és Bouchez (2012a) alapján történt. **A sejtméret kategóriák szerinti csoportosítás alapjául Berthon et al. (2011) munkája szolgált. ***A kombinált öko-morfológiai csoportok szerinti felosztás B-Béres et al. (2016)-ban került publikálásra.

Kovaalga ökológiai guildek*	Sejtméret kategóriák**					Kombinált öko-morfológiai csoportok***
	S1 (5-99 μm^3)	S2 (100-299 μm^3)	S3 (300-599 μm^3)	S4 (600-1499 μm^3)	S5 (1500- μm^3)	
Alacsony profilú (L)	LS1	LS2	LS3	LS4	LS5	
Magas profilú (H)	HS1	HS2	HS3	HS4	HS5	
Mozgékony (M)	MS1	MS2	MS3	MS4	MS5	
Planktonikus (P)	PS1	PS2	PS3	PS4	PS5	

4.4.2. II. vizsgálat: Teljes algaközösség vizsgálata – jellegek, kombinált csoportosítás

A vizsgálatok során azonosított taxonok mérete, életforma típusa, aljzathoz való rögzülési sajátosságai és mobilitása alapján összesen 14 kategóriát különítettünk el: Berthon és munkatársai (2011) alapján 5 sejtméret kategóriát, Rimet és Bouchez (2012a) alapján 3 életforma típus kategóriát, 3 rögzülési kategóriát és 3 mobilitási kategóriát (Single Trait Groups – STGs). A jellegek egyes kategóriáit az 1. táblázat tartalmazza. A négy önálló jelleg kategóriáit kombinálva, a nem értelmezhető kombinációk kiszűrését követően, 56 kombinált trait csoportot (Combined Trait Groups – CTGs) hoztunk létre (3. táblázat).

3. táblázat: A teljes bevonat vizsgálat során (II.) alkalmazott kombinált trait csoportok megalkotásához használt rendszer. * A teljes algaközösség vizsgálatoknál (II., III.) használt jellegek és csoportosítási rendszerek (lásd 1. táblázat). Az egyes kategóriák kombinált trait csoportokban alkalmazott rövidítései zárójelben találhatóak. ** A négy táblázatban foglalt önálló jellegből általunk létrehozott kombinált trait csoportok. n.l.: A rövidítés a természetben nem létező kategóriákra vonatkozik.

Sejtméret kategóriák*	Mobilitás*	Rögzülés erőssége*	Életforma típusok*		
			Egysejtű (U)	Cönobiális (C)	Fonalas (F)
			Kombinált trait csoportok**		
S1 (5-99 μm³)	Nem mobils (NM)	Gyenge (Wa)	S1_NMUWa	S1_NMCWa	S1_NMFWa
		Közepes (Ma)	S1_NMUMa	S1_NMCMa	S1_NMFMa
		Erős (Sa)	S1_NMUSa	n. l.	n. l.
	Lassan mozgó (SM)	Gyenge (Wa)	S1_SMUWa	S1_SMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	S1_SMUMa	S1_SMCMa	n. l.
		Erős (Sa)	S1_SMUSa	nem létező	n. l.
	Gyorsan mozgó (FM)	Gyenge (Wa)	S1_FMUWa	S1_FMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	n. l.	n. l.	n. l.
		Erős (Sa)	n. l.	n. l.	n. l.
S2 (100-299 μm³)	Nem mobils (NM)	Gyenge (Wa)	S2_NMUWa	S2_NMCWa	S2_NMFWa
		Közepes (Ma)	S2_NMUMa	S2_NMCMa	S2_NMFMa
		Erős (Sa)	S2_NMUSa	n. l.	n. l.
	Lassan mozgó (SM)	Gyenge (Wa)	S2_SMUWa	S2_SMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	S2_SMUMa	S2_SMCMa	n. l.
		Erős (Sa)	S2_SMUSa	n.l.	n. l.
	Gyorsan mozgó (FM)	Gyenge (Wa)	S2_FMUWa	S2_FMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	n. l.	n. l.	n. l.
		Erős (Sa)	n. l.	n. l.	n. l.
S3 (300-599 μm³)	Nem mobils (NM)	Gyenge (Wa)	S3_NMUWa	S3_NMCWa	S3_NMFWa
		Közepes (Ma)	S3_NMUMa	S3_NMCMa	S3_NMFMa
		Erős (Sa)	S3_NMUSa	n. l.	n. l.
	Lassan mozgó (SM)	Gyenge (Wa)	S3_SMUWa	S3_SMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	S3_SMUMa	S3_SMCMa	n. l.
		Erős (Sa)	S3_SMUSa	n. l.	n. l.
	Gyorsan mozgó (FM)	Gyenge (Wa)	S3_FMUWa	S3_FMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	n. l.	n. l.	n. l.
		Erős (Sa)	n. l.	n. l.	n. l.
S4 (600-1499 μm³)	Nem mobils (NM)	Gyenge (Wa)	S4_NMUWa	S4_NMCWa	S4_NMFWa
		Közepes (Ma)	S4_NMUMa	S4_NMCMa	S4_NMFMa
		Erős (Sa)	S4_NMUSa	n. l.	n. l.
	Lassan mozgó (SM)	Gyenge (Wa)	S4_SMUWa	S4_SMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	S4_SMUMa	S4_SMCMa	n. l.
		Erős (Sa)	S4_SMUSa	n. l.	n. l.
	Gyorsan mozgó (FM)	Gyenge (Wa)	S4_FMUWa	S4_FMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	n. l.	n. l.	n. l.
		Erős (Sa)	n. l.	n. l.	n. l.
S5 (1500- μm³)	Nem mobils (NM)	Gyenge (Wa)	S5_NMUWa	S5_NMCWa	S5_NMFWa
		Közepes (Ma)	S5_NMUMa	S5_NMCMa	S5_NMFMa
		Erős (Sa)	S5_NMUSa	n. l.	n. l.
	Lassan mozgó (SM)	Gyenge (Wa)	S5_SMUWa	S5_SMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	S5_SMUMa	S5_SMCMa	n. l.
		Erős (Sa)	S5_SMUSa	n. l.	n. l.
	Gyorsan mozgó (FM)	Gyenge (Wa)	S5_FMUWa	S5_FMCWa	n. l.
		Közepes (Ma)	n. l.	n. l.	n. l.
		Erős (Sa)	n. l.	n. l.	n. l.

4.4.3. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat

Vizsgálatainkba összesen hét diverzitás metrikát vontunk be: fajszám (S), effektív Shannon H, funkcionális gazdagság (FRic), funkcionális egyenletesség (FEve), funkcionális divergencia (FDiv), funkcionális diszperzió (FDis) és filogenetikai diverzitás (D(T)).

A fajszámot a mikroszkópos analízis eredményei alapján adtuk meg.

Az effektív Shannon H egyszerűen alkalmazható hatékony metrika kettő, vagy több közösség valós diverzitásának összehasonlítására (Jost, 2006). Az effektív Shannon H a Shannon H hatványa:

$$\text{Effektív Shannon H} := \exp(H_{Sh})$$

ahol H_{Sh} a Shannon-index, amelyet a következő képlettel lehet kiszámítani:

$$H_{Sh} = - \sum_{i=1}^S p_i \log p_i$$

ahol p_i az i -edik faj/taxon aránya.

Az effektív Shannon H kiszámításához a PAST szoftvert alkalmaztuk (2.11 verzió; Hammer et al., 2001).

A funkcionális diverzitás metrikákat, azaz a funkcionális gazdagságot (FRic), a funkcionális egyenletességet (FEve), a funkcionális divergenciát (FDiv) és a funkcionális diszperziót (FDis) (Laliberté és Legendre, 2010; Mason et al., 2005; Villéger et al., 2008) a teljes bevonat vizsgálatban (II.) alkalmazott 14 jelleg kategóriát használva számítottuk ki. A metrikák számítása Laliberté és Legendre, (2010) munkája alapján történt R statisztikai környezetben az FD programcsomag használatával (Laliberté és Legendre, 2010; R Core Team, 2019).

Annak tesztelésére, hogy a közösségen belül a taxonok milyen szoros rokonsági kapcsolatban állnak egymással, a Chao és munkatársai (2014) által létrehozott generalizált filogenetikai diverzitás metrikát (D(T)) alkalmaztuk. Ezen metrikában minden ágszakasz attribútumértéke az adott ágszakasz hossza. Minden egységnyi hosszúságú ágszakasz egy filogenetikai entitásként értelmezhető, melyek között a filogenetikai távolság egyforma. Ezen entitásokhoz hozzárendeljük azok attribútumértékét, majd az ághoz tartozó összes taxon relatív gyakoriságával súlyozzuk (Chao et al., 2014).

Az entitások relatív gyakorisága:

$$a_i / \bar{T}$$

ahol a_i az i ágszakasz gyakorisága. i a leszármaztatott taxonokat tartalmazó ágszakasz:

$C=\{1,...,B\}$. $\bar{T}$ pedig:

$$\bar{T} = \sum_{j=1}^B L_j a_j$$

ahol L_j a j ágszakasz hossza.

Az entitások effektív száma:

$${}_q PD(\bar{T}) = \left[\sum_{i=1}^B L_i \times \left(\frac{a_i}{\bar{T}} \right)^q \right]^{1/(1-q)}$$

A generalizált filogenetikai diverzitás pedig:

$${}_q \bar{D}(\bar{T}) = \frac{{}_q PD(\bar{T})}{\bar{T}}$$

.Az értékek kiszámításához a PAST szoftvert használtuk (2.11 verzió; Hammer et al., 2001).

4.5. Statisztikai elemzések

4.5.1. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések

A kovaalga alapú vizsgálat során az egyes mintákban fellelhető közösségek és a környezeti tényezők közötti kapcsolatok elemzéséhez, valamint a legjelentősebb abiotikus tényezők kiválasztásához főkomponens analízist (PCA) használtunk. A legjelentősebb környezeti tényezők (amelyeket a PCA igazolt) és az algaközösségek több szempontból vizsgált összetétele (taxonómiai összetétel, ökológiai guildok, sejtméret, öko-morfológiai kombinált csoport) közötti kapcsolat elemzéséhez pedig kanonikus korrespondencia analízist (CCA) használtunk. Az egyes változók átlagával standardizáltuk a CCA-ba bevont környezeti tényezőket (ter Braak és Šmilauer, 2002). A PCA és CCA analízisek kiszámításához a CANOCO 4.5 szoftvert alkalmaztunk (Lepš és Šmilauer, 2003; ter Braak és Šmilauer, 2002).

4.5.2. II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata

A kovaalga alapú vizsgálatokhoz (I.) hasonlóan a környezeti tényezők és a teljes algaközösség összetétele közötti kapcsolatok elemzéséhez, valamint a legjelentősebb környezeti tényezők kiválasztásához főkomponens analízist (PCA) használtunk. A PCA alapján kiválasztott környezeti tényezők és az algaközösség összetétele (életforma típusok, sejtméret, rögzülés erőssége, mobilitás, valamint a kombinált trait csoportok) közötti összefüggéseket redundancia analízissel (RDA) teszteltük. Az egyes környezeti tényezők ez esetben is azok átlagával lettek standardizálva az RDA kalkulációjához (ter Braak és Šmilauer, 2002). A PCA és RDA analízisek kiszámításához a CANOCO 5.0 szoftvert használtunk (Lepš és Šmilauer, 2003; ter Braak és Šmilauer, 2002). Továbbá Monte-Carlo permutációs tesztet (499 permutáció) is alkalmaztunk annak tesztelésére, hogy a közösség összetételében detektált mintázat szignifikánsan eltér-e egy véletlenszerű mintázattól.

4.5.3. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat

Az első két vizsgálat eredményeire támaszkodva a III. vizsgálat során két jól elkülönülő periódust különböztettünk meg: egy közepes zavarással jellemezhető (IDC) és egy erősen zavart periódust (HDC). Az elkülönítés a vízmélység és a vízsebesség adatok alapján történt, melyek értékeit nagyban befolyásolták az időjárási körülmények, elsősorban pedig a napi csapadék mennyisége, valamint a csapadék egyes periódusokban való eloszlása. Ez alapján az IDC a kísérlet 0. napjától a 22. napjáig tartott, a HDC pedig a 23. napjától a 84. napjáig. A hidrológiai változók ingadozásának mértékét a következőképpen teszteltük: kiszámítottuk a

vízmélység értékeinek terjedelmét (range) és szórását, valamint az egyes mintavételek közötti vízsebesség értékek eltérésének abszolút értékeit a két időszakra. Annak a kalkulációjára, hogy a számított értékek milyen mértékben különböznek a két periódusban, egy utas ANOVA-t alkalmaztunk (R Core Team, 2019).

Szintén egy utas ANOVA-val teszteltük a különböző diverzitás metrikák eltéréseinek mértékét az IDC és a HDC között. Az ANOVA értékeinek kiszámítását R statisztikai környezetben végeztük (R Core Team, 2019). A környezeti tényezők és az indexek közötti összefüggések feltárásához Pearson-féle korrelációs tesztet alkalmaztunk. Ugyanígy jártunk el az indexek közötti kapcsolatok (index-index) feltárása során. A korrelációs koefficienseket az R szoftver corrplot csomagjának használatával számítottuk ki (R Core Team, 2019; Wei et al., 2017). Az elemzéseket a kolonizáció két időszakára külön-külön végeztük el.

A közösség taxonómiai- és jellegösszetételének az IDC és HDC periódusokban való változásainak értelmezhetőségét elősegítendő, két főkomponens analízist (PCA) végeztünk. Ezen elemzésekhez a taxonok relatív gyakoriságát, valamint a jellegek súlyozott átlagát (CWM) alkalmaztuk. A CWM a közösség átlagos jelleg értékét súlyozza a taxonok relatív gyakoriságával. A PCA analízishez a Canoco 5 többváltozós statisztikai szoftvert (ter Braak és Šmilauer, 2002) használtuk.

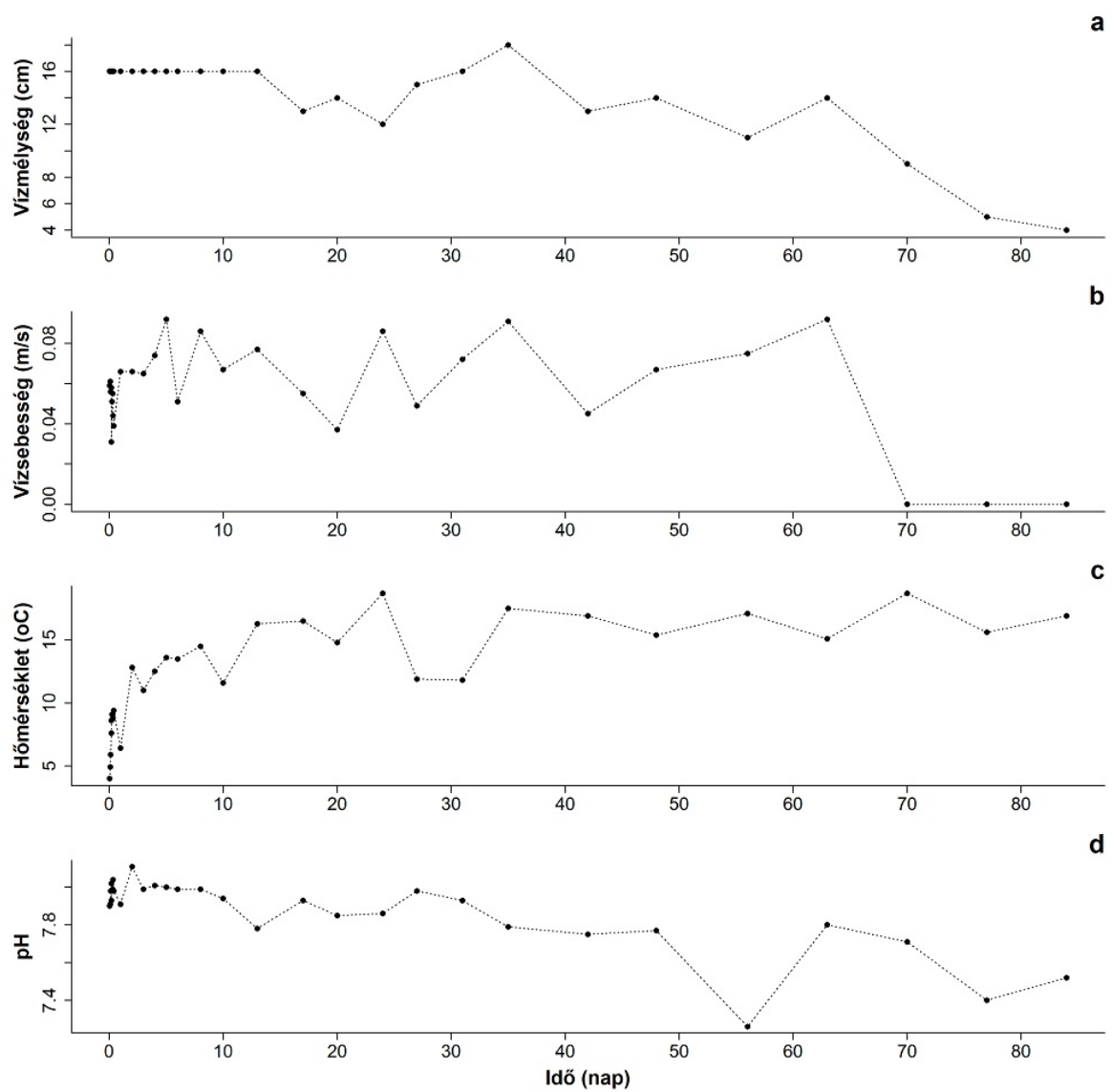
Mivel a vizsgált vízfolyás vízjárását, a vízfolyás jellegéből adódóan erősen befolyásolják az időjárási körülmények (pl.: csapadék mennyisége), a vizsgálati időtartamra és területre csapadék adatokat kértünk le az Országos Meteorológiai Szolgálattól.

5. Eredmények

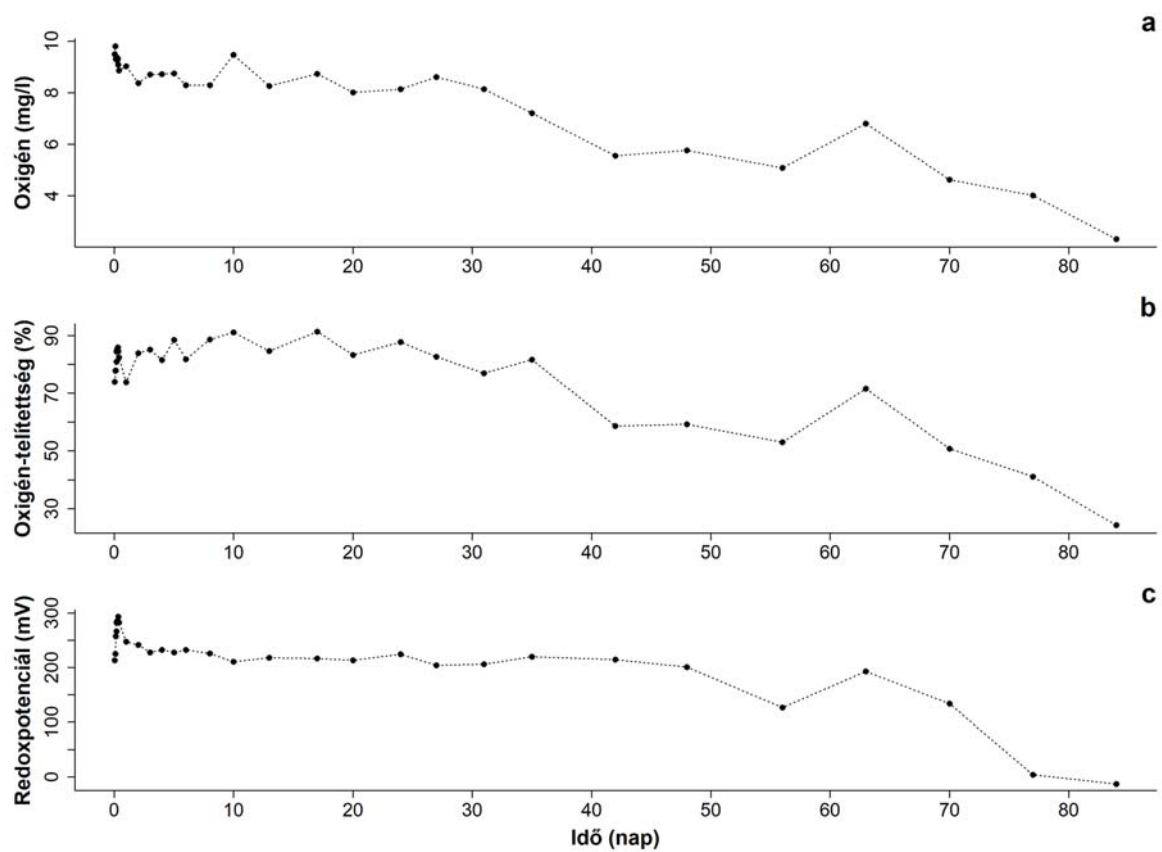
5.1. A környezeti tényezők változásai a kolonizációs kísérlet időtartama alatt

Mivel a három vizsgálat ugyanazon kísérletsorozaton alapul, ezért az ismétlések elkerülése miatt a környezeti tényezőkben bekövetkező változásokat egyben ismertetjük.

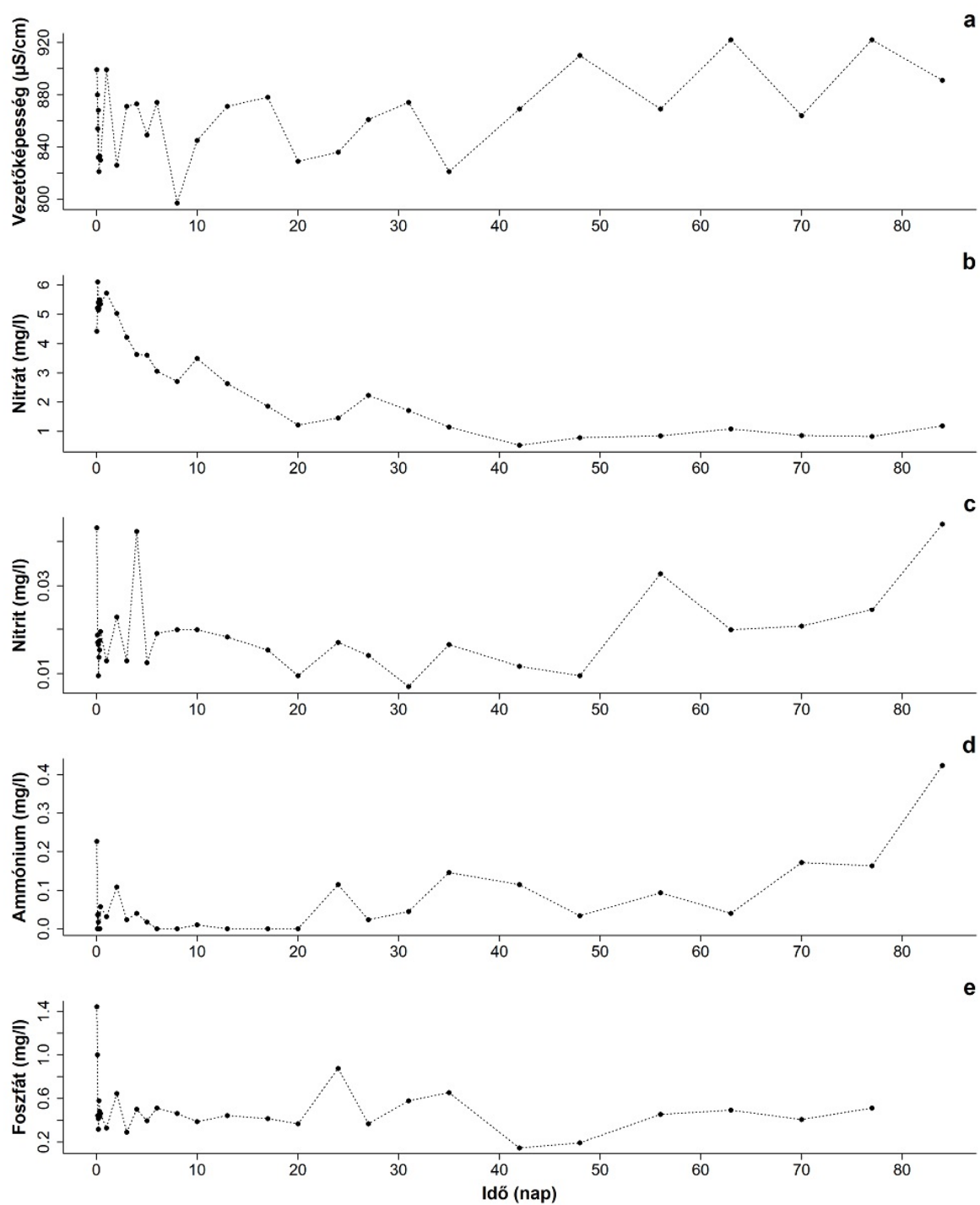
A vízmélység az első két hétben stabilan a Tóóra leginkább jellemző mélység (~ 10 cm; lásd. 4.1. fejezet) másfélszerese volt (16 cm). Ezt követően a vízmélység a napi csapadékmennyiségtől függően fluktuált, a 63. naptól kezdődően pedig folyamatosan csökkent (6. a ábra). A vízsebesség erősen fluktuáló értékeket mutatott a 63. napig, melyet követően 0 m/s-ra csökkent és nem változott a kísérletsorozat végéig (6. b ábra). A víz hőmérséklete az évszaknak megfelelően növekvő és enyhén fluktuáló tendenciát mutatott (6. c ábra). A pH a kísérletsorozat ideje alatt folyamatosan csökkent kisebb-nagyobb fluktuációkat mutatva. (6. d ábra). Az oldott oxigén-tartalom (7. a ábra) és az oxigén telítettség (7. b ábra) csökkent a kísérlet ideje alatt. A redoxpotenciál a kísérlet első felében viszonylag egyenletesen kismértékben csökkent, majd az időben előre haladva erős csökkenést és fluktuációkat mutatott (7. c ábra). A vezetőképesség értékeiben megfigyelhető volt egy kismértékű növekedés az időben előrehaladva, azonban alapvetően az értékei a kísérleti időtartam alatt erősen fluktuáltak (8. a ábra). Míg a nitrát-tartalom a kísérlet ideje alatt csökkent (8. b ábra), addig a víz nitrit és ammónium-koncentrációja a zavart időszakban megfigyelhető jelentős fluktuáció mellett is emelkedő tendenciát mutatott (8. c, 8. d ábra). A víz foszfor-koncentrációja, a kezdeti nagy ingadozás után a kísérlet első szakaszában csak kismértékben változott, majd az esős periódus alatt jelentősen fluktuált. A meder kiszáradásával párhuzamosan pedig koncentrációja nem változott (8. e ábra).



6. ábra: A vízmélység (a), vízsebesség (b), vízhőmérséklet (c) és pH (d) változásai a vizsgálati időtartam alatt.

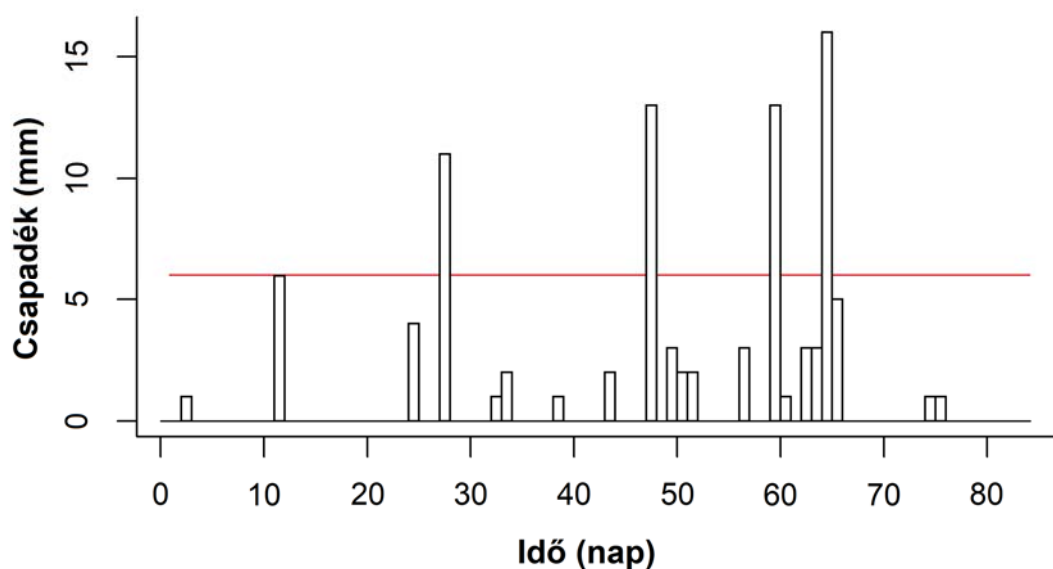


7. ábra: Az oldott oxigén-tartalom (a), az oxigén telítettség (b) és a redoxpotenciál (c) változásai a kísérlet időtartama alatt.



8. ábra: A vezetőképesség (a), a nitrát-tartalom (b), a nitrit-tartalom (c), ammónium-koncentráció (d) és foszfát-koncentráció (e) változásai a kísérleti időszak alatt.

A vizsgálat ideje alatt a csapadék összes mennyisége 94 mm volt (OMSZ, igényelt adat), eloszlása azonban nem volt egyenletes. Míg a kísérlet első szakaszában (IDC) csupán 2 esős nap volt, összesen 7 mm csapadékkal viszonylag stabil vízjárást előidézve, addig a kísérlet második szakaszában (HDC) 19 alkalommal esett összesen 87 mm csapadék, ami fluktuáló vízjárást eredményezett a Tócióban (9. ábra). A csapadék napi maximális mennyisége 16 mm volt (63. nap; 9. ábra). A 70. napra a vízmennyiség jelentősen lecsökkent a Tócióban, innentől a kísérletsorozat végéig a vízsebesség 0,000 m/s volt, a víz medencékbe húzódott vissza, melyeknek területe az idő előrehaladtával egyre inkább csökkent. A vízfolyás a 91. napra a mintavételi helyen kiszáradt, eddigre már medencékben található pangó víz sem volt megfigyelhető.



9. ábra: A csapadékmennyiség alakulása a kísérleti időszak alatt. A piros vonal az esős napok átlagos csapadékmennyiségét jelzi (6,09 mm; adat: OMSZ).

5.2. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések

5.2.1. Környezeti változók

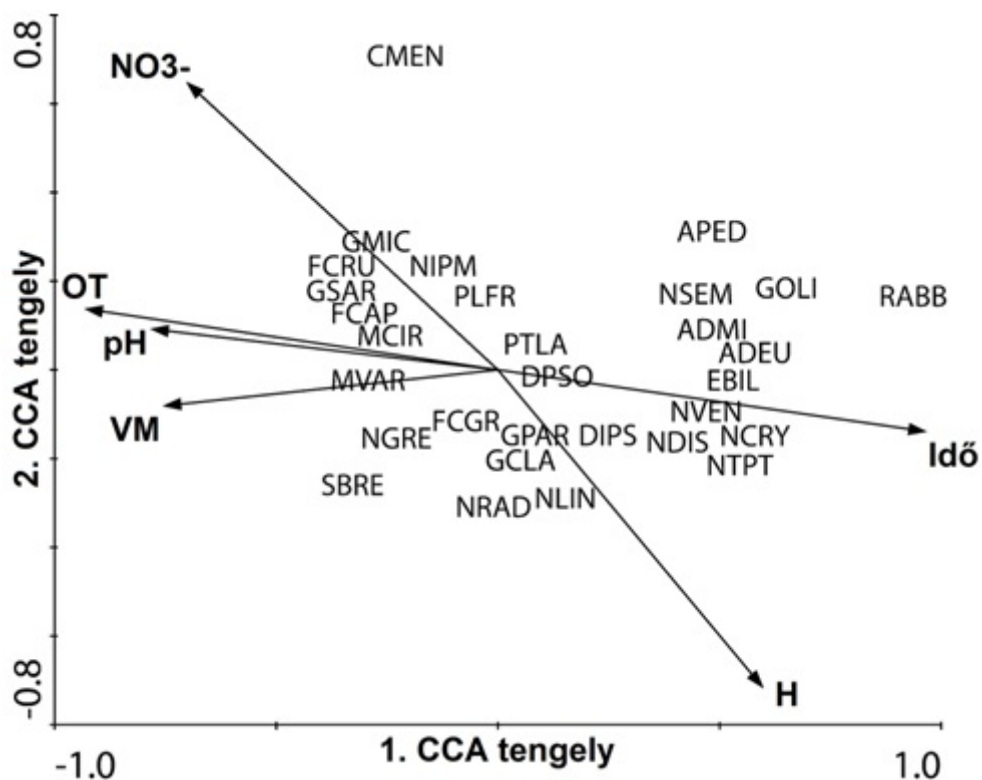
A főkomponens-analízisbe (PCA) összesen 12 fizikai és kémiai változót és az időt vontunk be (lásd 4.2., 4.3. fejezet). A PCA első két tengelye a variancia 76,7%-át magyarázta. Az első tengellyel legerősebb korrelációt mutató változók az idő ($r = -0,663$), az oldott oxigéntartalom ($r = 0,611$), a pH ($r = 0,534$) és a vízmélység ($r = 0,514$) voltak; míg a második tengely esetében ezek a víz hőmérséklet ($r = 0,697$) és a nitrát-tartalom ($r = -0,631$) voltak. A környezeti változók és a taxonok, valamint az ökológiai és morfológiai csoportosítások közötti kapcsolatok vizsgálatába, azaz a kanonikus korrespondencia-analízisbe (CCA) azt a 6 környezeti változót vontuk be, amelyek a legerősebb korrelációt mutatták a PCA első két tengelyével.

5.2.2. Taxonómiai összetétel, ökológiai guildek

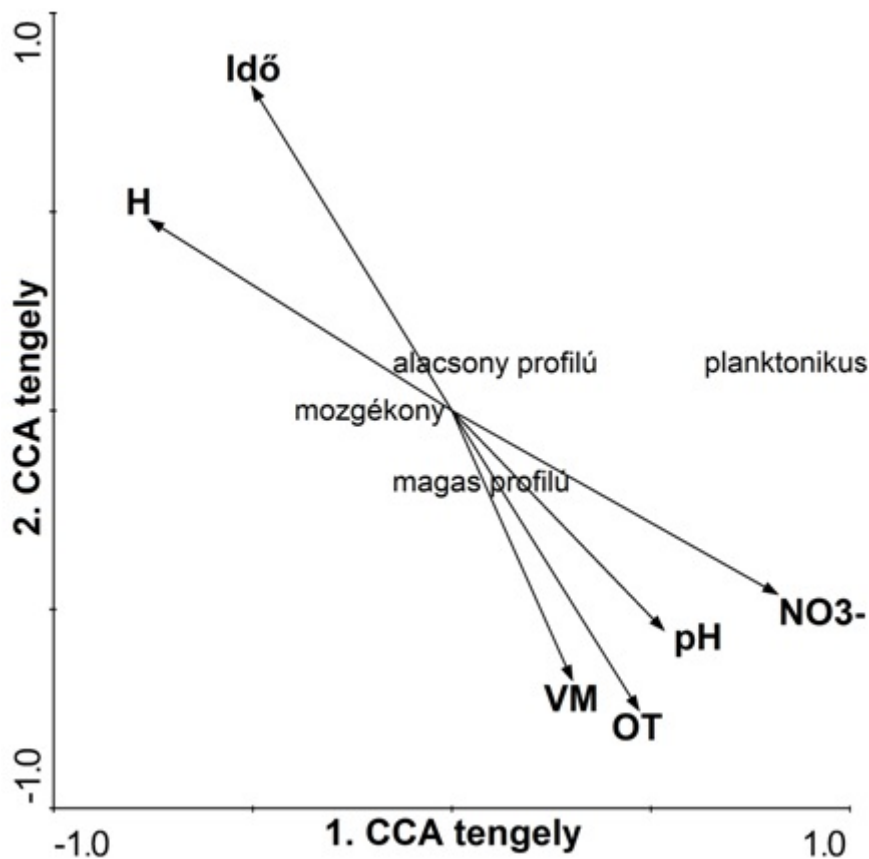
A mikroszkópos vizsgálat során a mintákban összesen 131 kovaalga taxont azonosítottunk (127-et faj és 4-et pedig nemzetség szintig; Függelék: Függelék 1. táblázat).

A CCA analízis eredményei alapján szignifikáns összefüggést tapasztaltunk a kiválasztott hat környezeti tényező és a kovaalga közösség taxonómiai összetétele között (10. ábra). A CCA első két tengelyének sajátértékei 0,293 és 0,067 voltak, a fajok és a környezeti változók közötti korreláció az első és a második tengely esetében 68,4% és 84,0% volt. A Monte-Carlo-permutációs teszt alapján a CCA által megjelenített minta szignifikánsan eltér a véletlenszerű mintázattól ($N = 499$; az első tengelynél $p < 0,01$; és $p < 0,01$ az összes kanonikus tengelynél).

Habár a közösség fajösszetétele és a környezeti változók között szignifikáns összefüggés volt tapasztalható, a CCA analízis eredményei alapján ugyanez nem mondható el az ökológiai guildek és a környezeti változók közötti összefüggésről (11. ábra). A CCA sajátértékei 0,037 és 0,017 voltak az első és a második tengelyre. A Monte-Carlo permutációs teszt alapján a CCA analízis nem volt szignifikáns az ökológiai guildek esetében ($N = 499$; az első tengelyre $p = 0,366$; valamint $p = 0,202$ az összes többi kanonikus tengelyre).



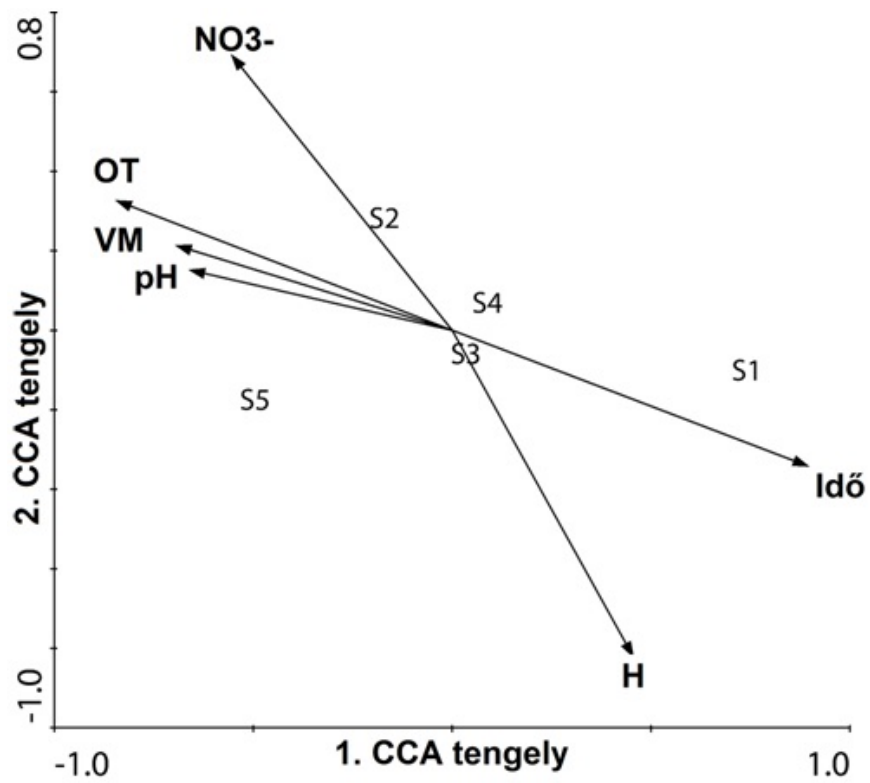
10. ábra: A környezeti tényezők (Idő, OT-oxigén-tartalom, pH, VM-vízmélység, H-hőmérséklet, NO₃- -nitrát-tartalom) és a közösség taxonómiai összetétele közötti összefüggések CCA-val ábrázolva. A kovaalga taxonok neveinek rövidítéseit a Függelék 1. táblázata tartalmazza.



11. ábra: A környezeti tényezők (Idő, OT-oxigén-tartalom, pH, VM-vízmélység, H-hőmérséklet, NO₃- -nitrát-tartalom) és a közösség guild összetétele közötti összefüggések CCA-val ábrázolva.

5.2.3. Sejtméret kategóriák

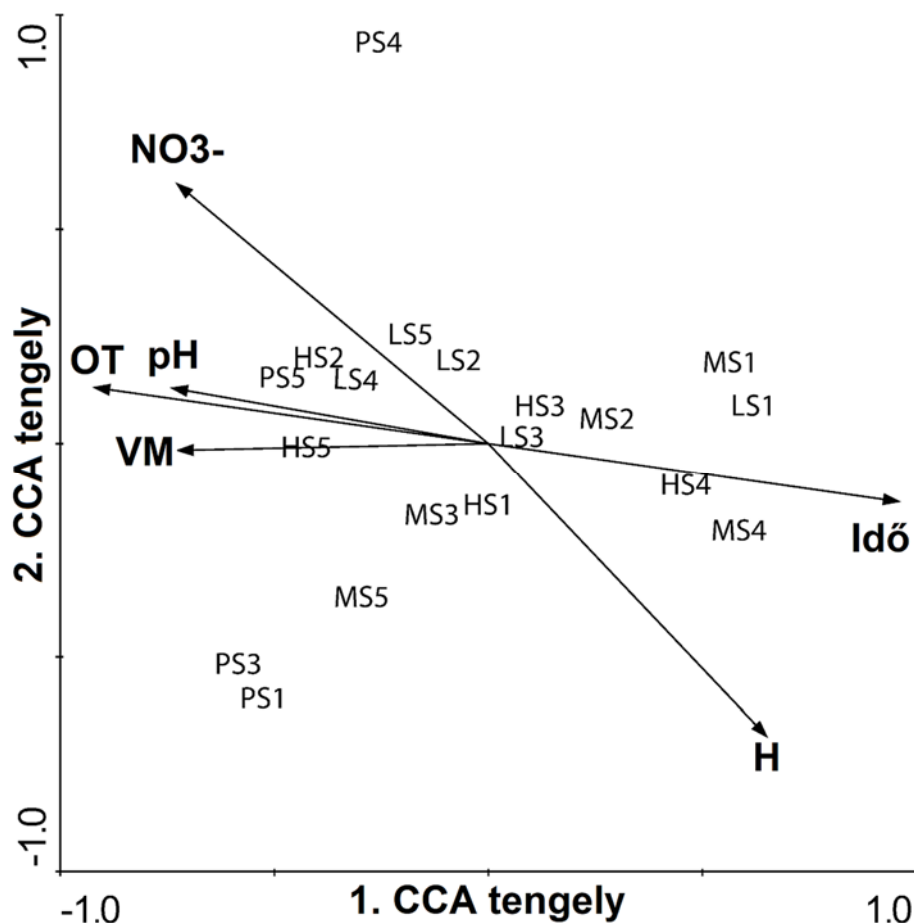
A CCA analízis alapján a sejtméret kategóriák és környezeti változók közötti összefüggés szignifikáns volt (12. ábra). A CCA sajátértékei 0,119 és 0,021 voltak, valamint a sejtméret kategóriák és az abiotikus változók közti korreláció 82,4% és 97,1% voltak rendre az első és második tengelyre nézve. A Monte-Carlo-permutációs teszt alapján a CCA analízis szignifikánsnak bizonyult ($N = 499$; $p < 0,01$ az első és $p < 0,01$ az összes kanonikus tengely esetében).



12. ábra: A környezeti tényezők (Idő, OT-oxigén-tartalom, pH, VM-vízmélység, H-hőmérséklet, NO₃- -nitrát-tartalom) és a közösség sejtméret kategóriák szerinti összetétele közötti összefüggések CCA-val ábrázolva.

5.2.4. Kombinált öko-morfológiai csoportok

A környezeti változók és a kombinált öko-morfológiai csoportok között erős szignifikáns kapcsolat volt kimutatható (13. ábra): A Monte-Carlo-permutációs teszt alapján a CCA analízis szignifikánsnak bizonyult ($N = 499$; $p < 0,01$ az első és $p < 0,01$ az összes kanonikus tengely esetében). A CCA sajátértékei 0,219 és 0,052 voltak, míg az kombinált csoportok és a környezeti változók közötti korreláció 75,2% és 92,9% volt az első és a második tengely esetében.



13. ábra: A kombinált öko-morfológiai csoportok és a környezeti tényezők (Idő, OT-oxigén-tartalom, pH, VM-vízmélység, H-hőmérséklet, NO3- -nitrát-tartalom) közötti összefüggések CCA-val ábrázolva.

5.3. II. vizsgálat: A teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata

5.3.1. Környezeti változók

A teljes algaközösség vizsgálata során a PCA analízisbe ugyanazon 12 környezeti változót és az időt vontuk be, mint a kovaalga alapú vizsgálat (I.) esetében. A PCA első két tengelye a variancia 96,6% -át magyarázta. Minden változó erős (több mint 45,0%-os) korrelációt mutatott az első tengellyel. A vizsgált változók közül a PCA első tengelyével legerősebb korrelációt mutató 6 került felhasználásra (vízhőmérséklet: $r = 0,518$; nitrát-tartalom: $r = -0,677$; idő: $r = 0,890$; vízmélység: $r = -0,900$; foszfát-tartalom: $r = 0,533$; vízsebesség: $r = -0,474$) az önálló jelleg kategóriák, valamint kombinált trait csoportok és a környezeti változók közötti kapcsolatok vizsgálatánál.

5.3.2. Önálló jelleg kategóriák (STGk)

Összesen 68 alga taxont azonosítottunk a mintákban: 40-et faj szinten, 26-ot nemzetség szinten és kettőt magasabb rendszertani kategória szintjén (Függelék: Függelék 2. táblázat).

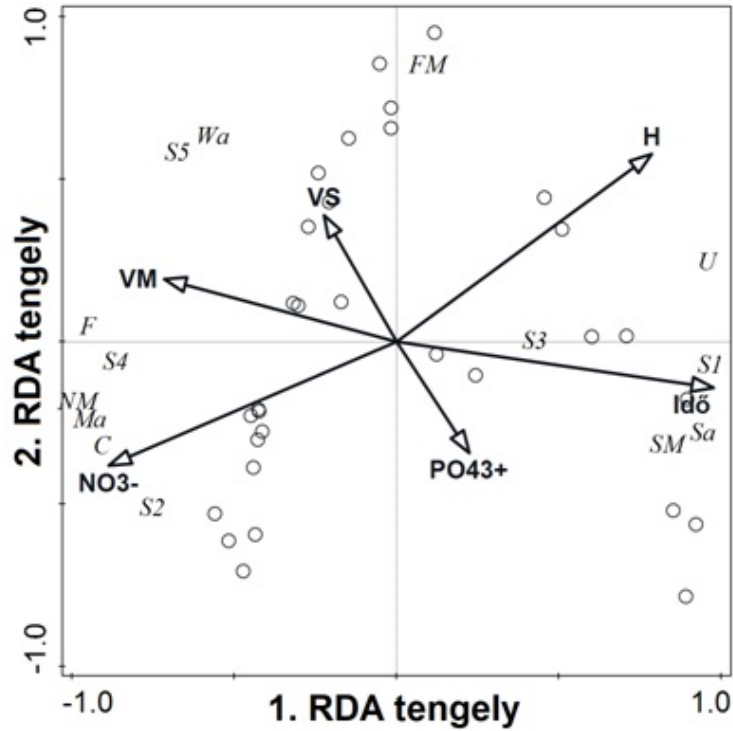
A Monte-Carlo permutációs teszt alapján ($N = 499$; $p < 0,01$ minden RDA tengelyre) szignifikáns összefüggést tapasztaltunk az önálló jelleg kategóriák (STGs) és a környezeti változók között. Az RDA első és második tengelye a variancia 62,5%-át, illetve 13,9%-át magyarázta.

5.3.3. Kombinált trait csoportok (CTGk)

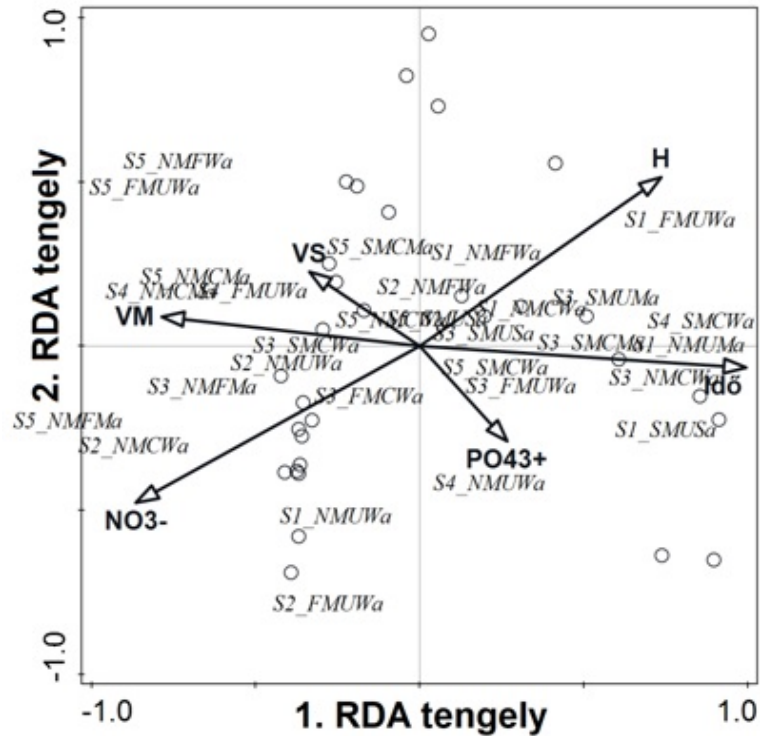
A Monte-Carlo permutációs teszt alapján ($N = 499$; $p < 0,01$ minden RDA tengelyre) az RDA eredményei szignifikáns összefüggést mutattak a kombinált trait csoportok kategóriái (CTGs) és a környezeti változók között. A magyarázott variancia az első és a második tengely mentén 36,9%, illetve 5,8% voltak. Jelentős különbségek voltak kimutathatóak az önálló jelleg kategóriák (STGs) és a CTGs analízisek között (14. és 15. ábra), amelyeket a könnyebb átláthatóság miatt a 4. táblázatban foglaltunk össze (4. táblázat).

4. táblázat: A kombinált trait csoportok (CTG) és önálló traitek (STG) közötti legszembevetőbb eltérések összefoglalása. A táblázat az egyes kategóriák abiotikus tényezőkkel való korrelációit tartalmazza.

	Nitrát	Idő	Vízmélység	Vízsebesség	Tápanyagok	Foszfát
S3SMCMA	-	+				
Cönobiális	+					
Közepes erősségű rögz.	+					
S4NMCMA			+	+		
Nem mobilis	+					
Cönobiális	+					
Közepes erősségű rögz.	+					
S5NMCMA			+	+		
Nem mobilis	+					
Cönobiális	+					
Közepes erősségű rögz.	+					
S3NMFMA	+	-	+	+		
S3		+				
S4FMUWa		-	+	+		
Gyorsan mozgó					-	
S2FMUWa	+					
Gyorsan mozgó					-	
S3FMUWa						+
Gyorsan mozgó					-	



14. ábra: Az önálló trait kategóriák (a kategóriák rövidítései a 3. táblázatban találhatóak) és a környezeti változók (H-hőmérséklet, NO3- - nitrát-tartalom, Idő, VM-vízmélység, PO43+-foszfát-tartalom, VS-vízsebesség) közötti összefüggések RDA-val ábrázolva.

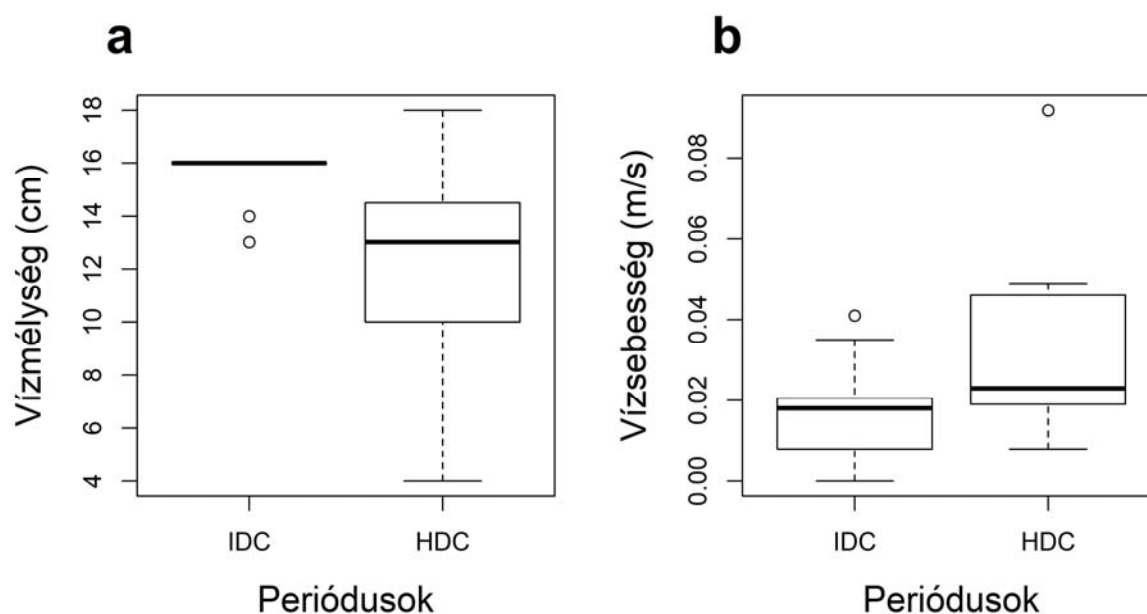


15. ábra: A kombinált trait csoportok (a kategóriák rövidítései a 3. táblázatban találhatóak) és a környezeti változók (H-hőmérséklet, NO3- - nitrát-tartalom, Idő, VM-vízmélység, PO43+-foszfát-tartalom, VS-vízsebesség) közötti összefüggések RDA-val ábrázolva.

5.4. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat

5.4.1. Környezeti változók

A közepes zavarással jellemezhető periódus (IDC) és az erősen zavaralt időszak (HDC) elkülönítésére alkalmazott ANOVA elemzés a vízmélység esetében szignifikáns eltérést adott ($p = 0,01$; 16. a ábra). Az egyes mintavételek közötti vízsebesség értékek eltéréseinek abszolút értékeiből számított ANOVA pedig marginális szignifikáns eredményt mutatott ($p = 0,05$; 16. b ábra). Ez alapján, valamint a csapadék adatok alapján elmondható, hogy a közepesen zavaralt és az erősen zavaralt periódusok jól elkülönültek a vizsgált időtartam alatt.



16. ábra: A vízmélység (a) és a vízsebesség mintavételek közötti eltéréseinek abszolútértékei (b) a közepes zavarással- (IDC) és az erős zavarással jellemezhető (HDC) periódusban.

5.4.2. Taxonómiai összetétel, taxonómiai diverzitás és filogenetikai diverzitás

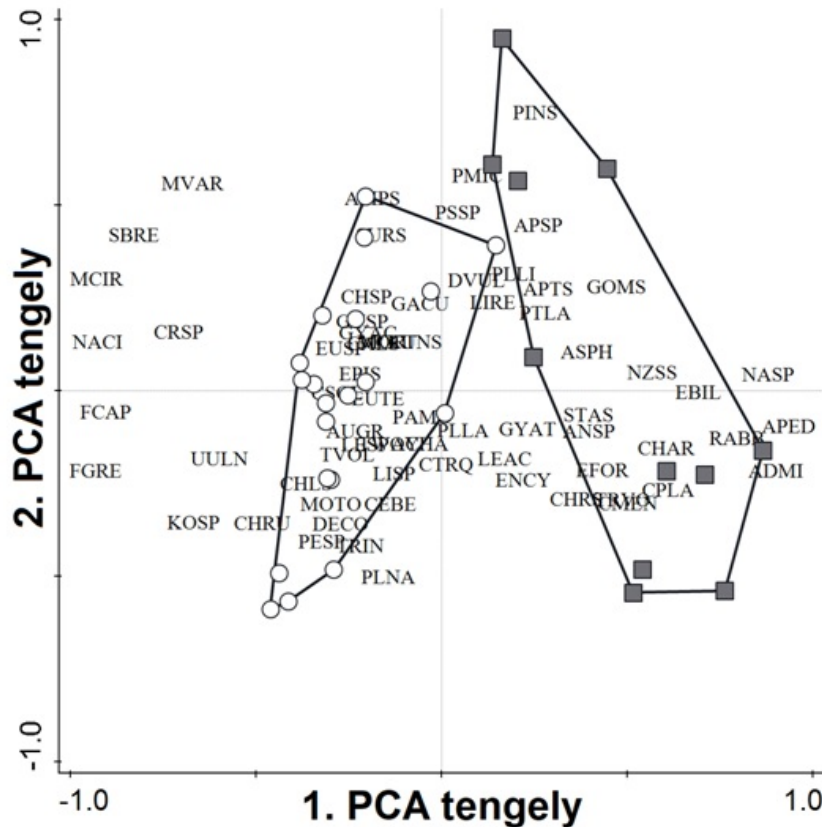
Elemzéseinkbe a teljes bevonat vizsgálatából származó adatokat vontuk be (68 alga taxon; Függelék 2. táblázat).

A taxonómiai eredmények alapján a fajkészletben csak részleges átfedések voltak az IDC és a HDC periódusok között: összesen 35 közös taxont találtunk (22 kovaalga és 13 nem kovaalga; 5. táblázat). Ezzel szemben 21 taxont kizárólag az IDC periódusban (6 kovaalgát és 15 nem kovaalga), és 12 taxont csak a HDC periódusban azonosítottunk (6 kovaalga és 6 nem kovaalga; 5. táblázat). A PCA analízis alapján a két periódus taxonómiailag jól elkülönült egymástól (17. ábra). A PCA sajátértékei 0,366 és 0,087 voltak, a taxonok és a vízjárás jellemzői közötti korreláció pedig az összes kanonikus tengely esetében 60,0% volt. Annak

ellenére, hogy a két periódus taxon összetételében egyértelmű különbségek voltak, a kovaalgák domináltak mindkét időszakban (átlagérték: 89,0% IDC-ben és 94,0% HDC-ben; $p < 0,01$).

5. táblázat: A teljes bevonatalkotó algaközösségben azonosított taxonok a kísérlet közepes- (IDC) és erős zavarással (HDC) jellemezhető periódusaiban. A kovaalgák narancssárga kiemeléssel szerepelnek a táblázatban. A taxonok relatív gyakoriságuk (a taxonok nevei mellett jobbra) sorrendjében vannak feltüntetve.

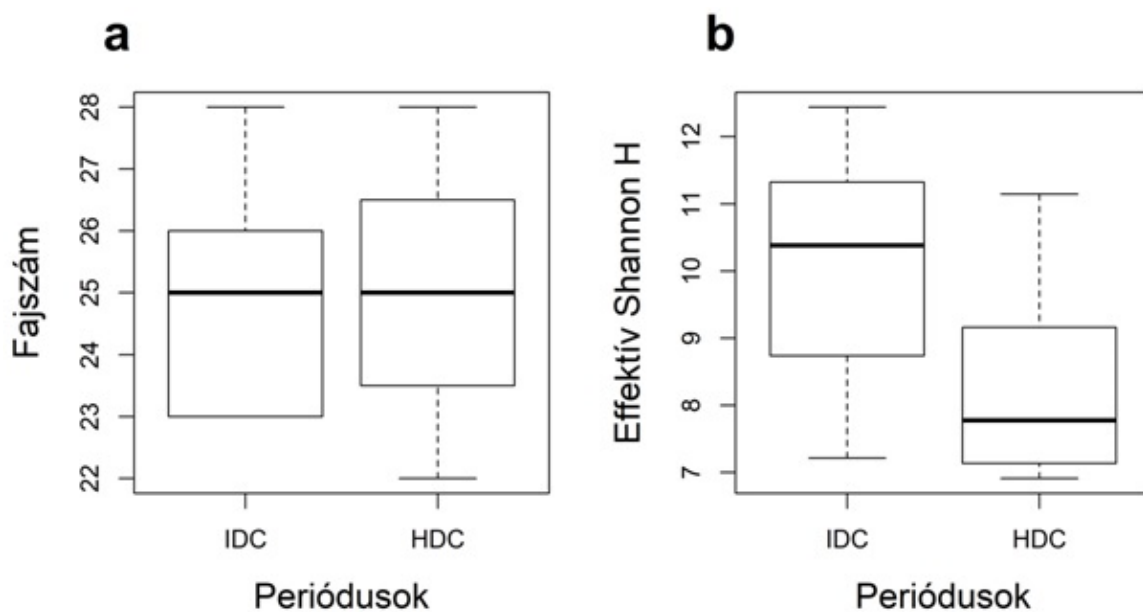
IDC és HDC egyaránt		Csak IDC		Csak HDC	
<i>Navicula</i> sp.	0,1970	<i>Desmodesmus communis</i>	0,0012	<i>Characium</i> sp.	0,00016
<i>Planorhynchium lanceolatum</i>	0,1475	<i>Korshikoviella</i>	0,0007	<i>Trachelomonas volvocina</i>	0,00011
<i>Surirella brebissonii</i>	0,1139	<i>Peridinium</i> sp.	0,0002	<i>Cyclotella meneghiniana</i>	0,00007
<i>Fragilaria capucina</i>	0,1016	<i>Trachelomonas volvocinopsis</i>	0,0001	<i>Diatoma vulgare</i>	0,00006
<i>Achnanthes minutissimum</i>	0,0958	<i>Monoraphidium griffithii</i>	0,0001	<i>Cocconeis placentula</i>	0,00005
<i>Meridion circulare</i>	0,0795	<i>Eunotia</i> sp.	0,0001	<i>Anomoeoneis sphaerophora</i>	0,00005
<i>Gomphonema</i> sp.	0,0568	<i>Cymatopleura solea</i>	0,0001	<i>Gyrosigma attenuatum</i>	0,00003
<i>Nitzschia</i> sp.	0,0519	<i>Limnithrix</i> sp.	0,00005	<i>Stauroneis</i> sp.	0,00002
<i>Plagioselmis nannoplantica</i>	0,0389	<i>Gymnodinium</i> sp.	0,00004	<i>Aphanethece</i> sp.	0,00002
<i>Melosira varians</i>	0,0360	<i>Gomphonema acuminatum</i>	0,00004	<i>Limnithrix redekei</i>	0,00002
<i>Zygnema</i> sp.	0,0201	<i>Euglena</i> sp.	0,00004	<i>Anabaena</i> sp.	0,00002
<i>Cryptomonas</i> sp.	0,0182	<i>Trachelomonas intermedia</i>	0,00004	<i>Lepocinclis acus</i>	0,00002
<i>Chlamydomonas</i> sp.	0,0093	<i>Epithemia</i> sp.	0,00002		
<i>Eunotia bilunaris</i>	0,0087	<i>Monoraphidium contortum</i>	0,00002		
<i>Ulnaria ulna</i>	0,0040	<i>Caloneis</i> sp.	0,00002		
<i>Amphora pediculus</i>	0,0034	<i>Monoraphidium tortile</i>	0,00002		
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>	0,0033	<i>Aulacoseira granulata</i>	0,00002		
<i>Chrysococcus rufescens</i>	0,0020	<i>Pandorina morum</i>	0,00002		
<i>Centrales</i> sp.	0,0019	<i>Actinastrum hantzschii</i>	0,00002		
<i>Nitzschia acicularis</i>	0,0015	<i>Trachelomonas woyceickii</i>	0,00002		
<i>Eunotia formica</i>	0,0012	<i>Centritractus belenophorus</i>	0,00002		
<i>Pinnularia</i> sp.	0,0009	<i>Euglena texta</i>	0,00002		
<i>Amphora</i> sp.	0,0006	<i>Lepocinclis spirogyroides</i>	0,00002		
<i>Chlorella</i> sp.	0,0006				
<i>Pseudanabaena</i> sp.	0,0006				
<i>Aphanocapsa</i> sp.	0,0004				
<i>Plagioselmis lacustris</i>	0,0002				
<i>Pinnularia microstauron</i>	0,0002				
<i>Encyonema</i> sp.	0,0002				
<i>Surirella</i> sp.	0,0001				
<i>Planctolyngbya limnetica</i>	0,0001				
<i>Gyrosigma acuminatum</i>	0,0001				
<i>Chroococcus</i> sp.	0,0001				



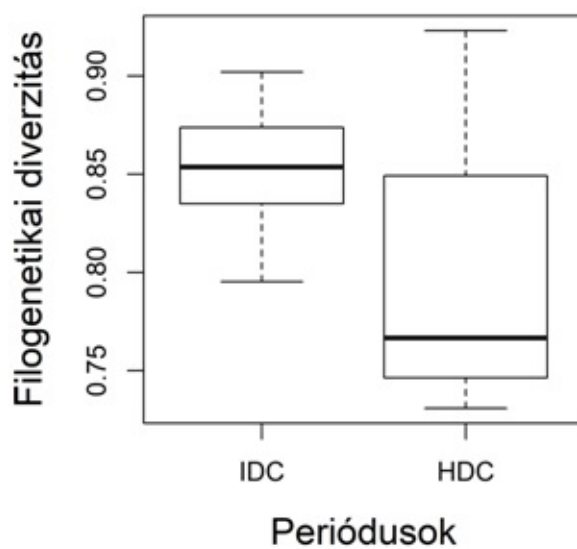
17. ábra: A közösség taxonómiai összetételének PCA ábrája. A fehér körök által szegélyezett terület a közepesen zavart periódust, míg a szürke négyzetek által bekerített terület az erősen zavart periódust jelzi.

Az *Achnanthes minutissima* és a *Navicula sp.* a két periódustól függetlenül domináns volt az együttesekben, de relatív gyakoriságuk a HDC-ben szignifikánsan növekedett (*Achnanthes minutissima*: max. 7,7% IDC-ben és 37,6% HDC-ben; *Navicula sp.*: max. 23,0% IDC-ben és 35,0% HDC-ben; $p < 0,01$ mindkét esetben). Míg az IDC periódusban a fonalas zöldalgák is nagy relatív gyakorisággal voltak jelen a bevonatban, addig arányuk a HDC periódusban szignifikánsan lecsökkent (átlagosan: 2,9% IDC-ben és 0,5% HDC-ben; $p < 0,01$). Egyéb eukarióta algák közül főleg egysejtű euglenoid algák, cryptophyta, euplanktonikus zöldalgák, metafitikus taxonok, valamint különböző cianobaktériumok alkották a közösségeket (Függelék 2. táblázat). Az IDC és a HDC periódusok közötti egyértelmű taxonómiai különbségek ellenére az eltérő időszakoknak nem volt megfigyelhető szignifikáns hatása a taxonszámra ($p = 0,91$) (18. a ábra). Ezzel szemben az effektív Shannon H szignifikáns eltérést mutatott a környezeti paraméterek szélsőséges változásaira ($p = 0,01$), az IDC során értéke magasabb volt, mint a HDC alatt (18. b ábra). A taxonómiai összetétel időbeli változásai, a taxonok kicserélődése, valamint arányaik változásai a filogenetikai diverzitásban szignifikáns

különbséget eredményezett a két különböző zavarással jellemezhető periódus között ($p = 0,01$). A $D(T)$ értékei magasabbak voltak az IDC alatt, mint a HDC-ben (19. ábra).



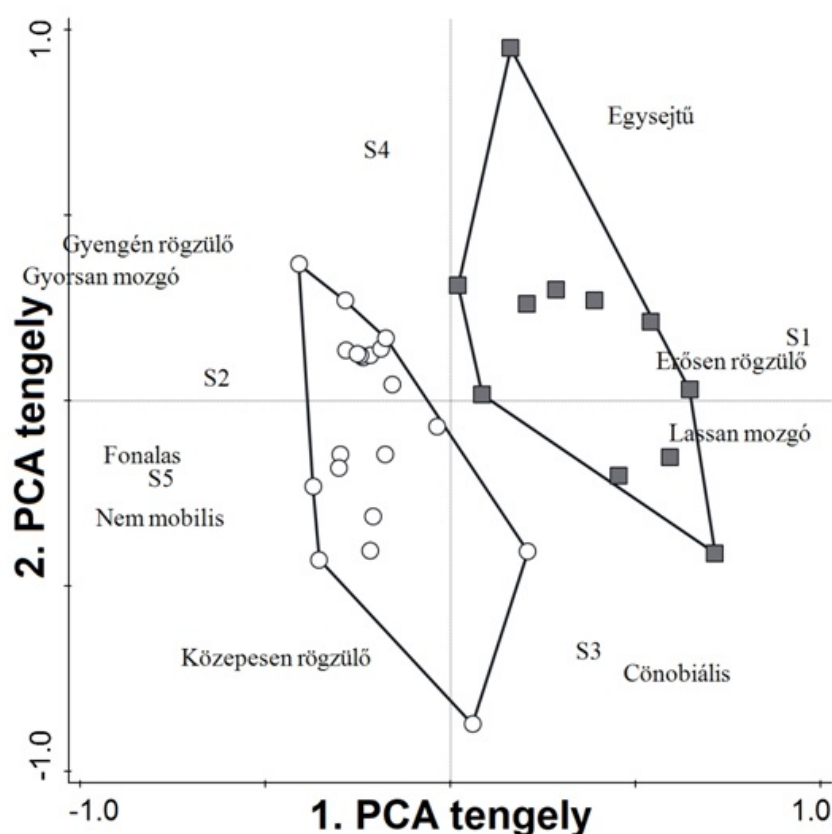
18. ábra: A taxonszám (a) és az Effektív Shannon H (b) értékeinek változása a közepesen (IDC) és erősen zavart (HDC) periódusok alatt boxploton ábrázolva.



19. ábra: A filogenetikai diverzitás értékeinek változása a közepesen- (IDC) és az erősen zavart (HDC) periódusokban boxploton ábrázolva.

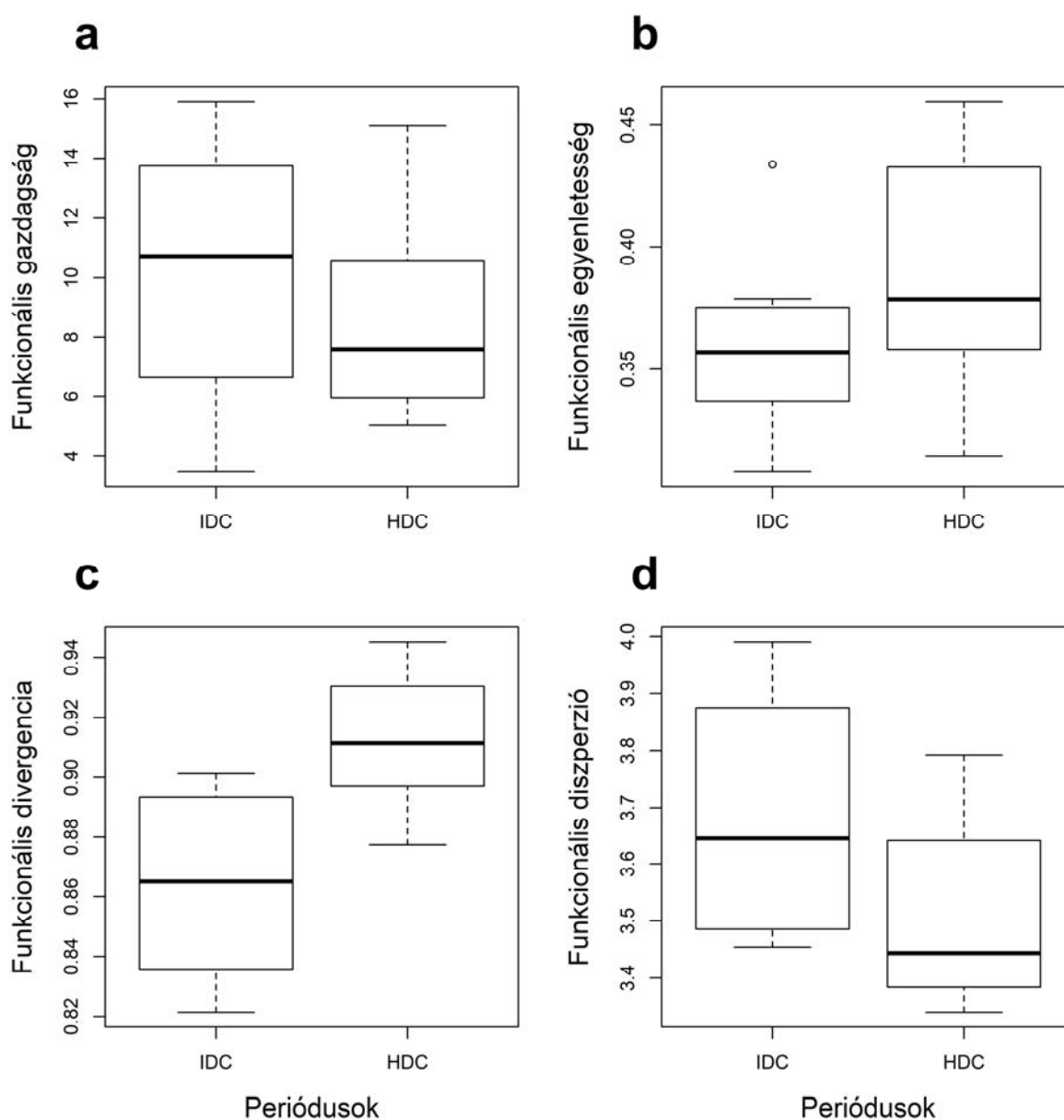
5.4.3. Funkcionális diverzitás

A bevonatalkotó algaközösség jellegösszetételén alapuló PCA analízis egyértelmű különbségeket tárt fel az IDC és a HDC periódusok között (20. ábra). A PCA sajátértékei 0,513 és 0,192 voltak, míg a jelleg kompozíció és a vízjárási jellemzők közötti korreláció az összes kanonikus tengely esetében 86,0% volt. Nagyméretű, nem mobilis, fonalas taxonok, leginkább zöldalgák; valamint gyorsan mozgó taxonok, például euglenoid algák és cryptophyta taxonok voltak jellemzőek az IDC periódusban. Ugyanakkor számuk a periódus 10. napján, mely egyben a kísérlet 10. napja is, bekövetkezett esőzés hatására valamelyest visszaesett ($p < 0,01$). Ezzel ellentétben a különféle rögzülési erősséggel jellemezhető, kisméretű, egysejtű taxonok (főként kovaalgák, pl.: *Achnanthidium minutissimum* és *Navicula sp.*) voltak jelen a bevonatban nagyobb arányban a HDC periódus alatt (20. ábra). A HDC periódusban a vízfolyás kiszáradása a 65. napon kezdődött meg, és jelentős változásokat indított el a biofilmben. A közösség jelleg kompozíciója eltolódott az erősen rögzülő kisméretű taxonok irányába ($p < 0,01$).



20. ábra: A bevonatalkotó algaközösség jellegösszetételének PCA ábrája. A közepesen zavart periódus fehér körrel, míg az erősen zavart periódus szürke négyzettel van jelölve.

Annak ellenére, hogy a jellegösszetétel egyértelmű különbséget mutatott a különböző mértékű zavarással jellemezhető időszakok között, az egyes funkcionális diverzitás metrikák eltérően reagáltak a környezeti változók hatására (21. ábra). Azon metrikák, amelyek a taxonok által elfoglalt funkcionális niche tér méretét (FRich), valamint a jellegeloszlás szabályosságát mutatják (FEve), nem tértek el szignifikánsan a két periódusban ($p = 0,34$ és $p = 0,09$) (21. a, 21. b ábra). Ezzel szemben a FDiv és FDis szignifikáns eltérést mutatott az IDC és a HDC periódusok között ($p < 0,01$ és $p = 0,04$; 21. c, 21. d ábra). Az FDiv magasabb volt HDC periódusban, mint IDC-ben, míg az FDis ellentétes mintázatot mutatott.



21. ábra: A funkcionális diverzitás metrikák értékeinek változása a közepesen- (IDC) és az erősen zavart (HDC) periódusok alatt.

5.4.4. A diverzitás metrikák és környezeti változók közötti összefüggések

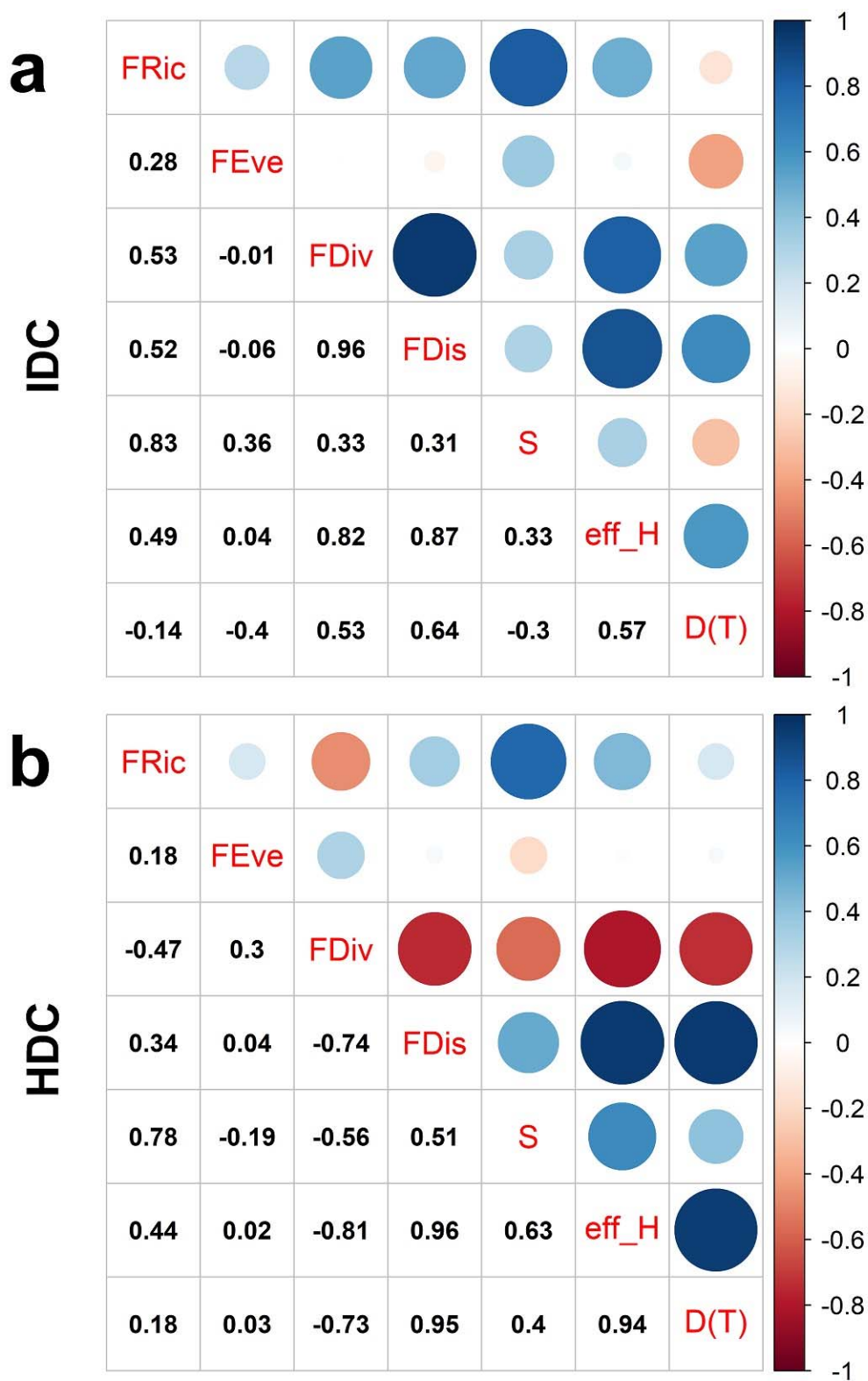
A Pearson korrelációs teszt eredményei alapján elmondható, hogy szinte az összes index nagyobb mértékű korrelációt mutatott a vízmélységgel, mint a vízsebességgel mind a két periódusban (kivételek: az FRic és az FEve HDC alatt, 22. b ábra). Az eredményekből az is látszik, hogy az IDC időszakban csak a D(T) mutatott gyenge korrelációt (korrelációs együttható +/-0.3 között) a vízmélységgel és a vízsebességgel (22. a ábra). Ebben a periódusban az FDiv pozitív korrelációt mutatott mind a vízmélységgel, mind a vízsebességgel (22. a ábra). Ezen felül a periódusban csak az FRic (0,44), az S (0,40) és az FDiv (0,33) esetében volt kimutatható közepes erősségű pozitív korreláció a vízsebességgel (22. a ábra). A HDC periódus alatt az FDiv, FDis, az effektív Shannon H és a D(T) mutatták a legszorosabb összefüggést a környezeti változókka, különösen a vízmélységgel (22. b ábra). Míg ezek közül az indexek közül az FDis, az effektív Shannon H és a D(T) pozitívan korreláltak a vízjárás indikátoraival, addig a FDiv negatív korrelációt mutatott mind a vízmélységgel, mind a vízsebességgel.



22. ábra: Az egyes diverzitásmetrikák környezeti változókka való összefüggéseinek korrelációs ábrája a közepes- (IDC) (a) és az erős zavarással jellemezhető (HDC) (b) időszakokban.

5.4.5. *Az egyes diverzitás metrikák közötti összefüggések*

Az IDC periódusban csak a D(T) és S (-0,30), valamint a D(T) és FEve (-0,40) között volt szignifikáns negatív korreláció megfigyelhető. Ezzel ellentétben erős pozitív korreláció (korrelációs együttható +0,70 fölött) volt kimutatható az FDiv és FDis (0,96), FRic és S (0,83), az effektív Shannon H és FDiv (0,83) és az effektív Shannon H és FDis (0,87) között (23. a ábra). A HDC alatt az FDiv volt az egyetlen index, amely szinte az összes mutatóval negatív korrelációt mutatott (kivétel FEve (+0,30)). A legszorosabb összefüggések az FRic és S (0,78), az FDiv és FDis (-0,74), az effektív Shannon H és FDiv (-0,81), az effektív Shannon H és FDis (0,96), FDis és D(T) (0,95), valamint az effektív Shannon H és D(T) (0,94) között voltak megfigyelhetőek (23. b ábra).



23. ábra: Az egyes diverzitás metrikák közötti korrelációk a közepesen zavart (IDC) (a) és az erősen zavart (HDC) (b) időszakban.

6. Diszkusszió

6.1. A környezeti tényezők változásai

A mért 12 fizikai és kémiai változóról, a foszfát-tartalmat és a vízsebességet leszámítva elmondható, hogy a kísérletsorozat ideje alatt valamilyen trend volt megfigyelhető a változásokban. Míg a pH, a redoxpotenciál, a nitrát-tartalom, a vízmélység, valamint az oxigéntartalom és az oxigén telítettség mind csökkenő tendenciát mutattak az időben előre haladva, addig a víz hőmérséklet, a nitrit-tartalom, a vezetőképesség és az ammónium ion-koncentráció értékeiben növekedést tapasztaltunk. Alapvetően elmondható, hogy a mért paraméterekben a jelentősebb változások a 22. napot követően, azaz a HDC periódusban, voltak megfigyelhetőek.

A kisméretű időszakos vízfolyások vízjárása nagymértékben függ a csapadék intenzitásától és frekvenciájától (Azarnivand et al., 2020). Ezen vízfolyások karakterisztikus jellemzője, hogy a kiszáradások, a víz visszatérése, és az áradások dinamikusan váltják egymást. A különböző vízellátottságú időszakokban ezen vízfolyások fizikai- kémiai tulajdonságai nagymértékű változatosságot mutatnak mind térben, mind időben (Gómez et al., 2020).

A felszíni vizek hőmérsékletét számos tényező befolyásolja (napsugárzás, lebegőanyag tartalom, vízmélység, vízsebesség, árnyékolás, hozzáfolyás talajvízből, vagy a felszínről, hozzáfolyás mellékfolyókból) (Brown és Hannah, 2008). A hőmérséklet alakításában ezen tényezők szerepe akkor lesz igazán jelentős, amikor egy vízfolyásban az áramlás csökkenő tendenciát mutat. A vízmennyiség csökkenésével a napi hőingás sokkal nagyobb hatást gyakorol a vízre, mint nagyvízes állapotban. Azon régiókban, ahol az áramlás csökkenése egybeesik olyan időszakkal, melyben erős napsugárzás tapasztalható, a vízfolyások felmelegedése várható (Gómez et al., 2020). A terepi kísérletünk során – habár a vízfolyás vizsgált szakasza árnyékolt volt, mely a vízfolyás szinte teljes szakaszára igaz - ennek a megállapításnak megfelelően, a víz hőmérséklet a vízszint csökkenésével párhuzamosan emelkedett.

Az időszakos vízfolyásokban a pH nagymértékű változásokat mutathat a vízgyűjtő közettani/talajtani sajátosságaitól függően, szezonálisan illetve napi szinten a fotoszintézis és respiráció mértékétől függően, valamint a huminsav koncentráció változásától függően is (Gómez et al., 2020). Alapvetően elmondható, hogy minden fotoszintézist elősegítő hidrológiai folyamat (pl.: nem árnyékolt vízfolyásokban egymástól izolált medencék kialakulása) növeli a pH-t a napsütéses időszakban. Ezzel ellentétben azonban a kiszáradás előrehaladásával a

respiráció mértéke is növekedhet a medencékben ezzel csökkentve a pH-t. A terepi kísérlet folyamán az időben előre haladva a pH folyamatosan csökkent, feltehetően azért, mert a kiszáradás következtében lebontó folyamatok kerültek túlsúlyba.

Az oldott oxigén-tartalom változása elsősorban a fotoszintetikus aktivitás napi- és szezonális változásaihoz, a respiráció mértékéhez, a turbulenciához és a vízhőmérsékletéhez igazodik (Gómez et al., 2020). Míg a fotoszintézis növeli, addig a respiráció csökkenti az oldott oxigén mennyiséget. A kiszáradás során a medencékbe visszahúzódó vízben a nem árnyékolt, napsütéses habitatokban oxigén túltelítettség is előfordulhat (Boulton és Brock, 1999). Ezzel ellentétben azonban a szerves anyag lebontása során a mikroorganizmusok jelentős hányada oxigént fogyaszt ezzel csökkentve a víz oxigéntartalmát. Ilyen értelemben a vízben felhalmozódó nagy mennyiségű szerves anyag csökkentheti az oldott oxigén-tartalmat, leginkább a lassú folyású és az éppen kiszáradó vízfolyásokban (Gómez et al., 2020). Vizsgálatunk során az oxigén-tartalom csökkenő tendenciát mutatott. A leírtak alapján megállapítható, hogy ez feltehetően a mikrobiális lebontó folyamatok emelkedésének köszönhető. Hisz a kísérleti beállításunk helyszínét fák árnyékolták, valamint a lehulló falevelek és egyéb elhalt növényi részek jelentős mennyiségű szerves anyag forrást jelentenek a mikroorganizmusoknak a vízfolyás ezen szakaszán.

A redoxpotenciál az oxigén-tartalomhoz hasonlóan a közepesen zavart periódusban (IDC) stabilan változott, míg az erősen zavart periódusban (HDC) erőteljesen lecsökkent. Ennek a háttérben valószínűleg a lebontó mikroorganizmusok oxigénfelvétele és ez által az oxigéntartalom csökkenése áll (lásd előző bekezdés).

Az időszakos vízfolyásokban a növényi tápanyagok (nitrogén- és foszforformák) mennyiségének változása időben és térben is hektikus változásokat mutathat. Mennyiségüket nagyban befolyásolják a hígításból (hozzáfolyás talajvízből, felszínről), kicsapódásból, adszorpcióból, stb. adódó abiotikus, valamint az élőlények általi felvételből, kibocsátásból, nitrifikációból, denitrifikációból, stb. adódó biotikus folyamatok, illetve ezek interakciói (von Schiller et al., 2017). Ezeket a tér- és időbeli változásokat a szélsőséges vízjárásbeli variabilitás és a fentebb említett abiotikus és biotikus folyamatok aránytalan eloszlása együttesen alakítja ki (Gómez et al., 2020). A kiszáradás során, az áramlás megszűnését követően a vízfolyás megmaradt felszíni részében lezajló abiotikus és biotikus folyamatok hatása válik döntő jelentőségűvé a tápanyagok mennyiségét illetően (Gómez et al., 2017). Kísérletünkben az egyes nitrogénformák és a foszfát mennyisége eltérő változást mutattak. A nitrát mennyisége erőteljesen lecsökkent a vizsgálat végére, míg a nitrit- és az ammónium-ion mennyisége növekedett. Ez valószínűleg annak köszönhető, hogy a nitrátot a makrovegetáció és az

algaközösség nagyrészt felvette. Emellett a kísérletsorozat vége felé haladva az oldott oxigén mennyiségével együtt a redoxpotenciál is lecsökkent. Ez arra utalhat, hogy nem volt elég oxidáló a környezet a nitrát kialakulásához, valamint maguk a redukáló folyamatok kerültek előtérbe. Ezért is növekedhetett meg a redukáltabb nitrogén formák (nitrit- és ammónium- ion) mennyisége a vizsgálat végére.

A kiszáradó kisvizekben a vezetőképesség emelkedés természetes folyamat, nem feltétlen jelent terhelést. Ugyanis a kiszáradás során a vízszintcsökkenés miatt az oldott ionok betöményednek a vízben hozzájárulva a vezetőképesség emelkedéséhez (Gómez et al., 2020). Vizsgálatunkban a vezetőképesség kismértékben növekedett az erősen zavart periódusban (HDC) a közepesen zavart periódushoz (IDC) képest. Ugyanakkor azt is meg kell említeni, hogy értékei az egész vizsgálati időszak alatt erőteljes fluktuációt mutattak. Ennek a magyarázata feltehetően a változó vízjárásban, ill. magában a tápanyag-forgalom alakulásában keresendő.

6.2. I. vizsgálat: Kovaalga alapú elemzések

A vízfolyásokban a kovaalgák mind biomasszájukat tekintve (kovaalga dominancia), mind pedig a táplálékhálózatban betöltött szerepüket illetően kiemelten fontos algacsoportnak minősülnek (Claus, 1961; Drum, 1964; Williams és Scott, 1962). A kovaalga közösségeket a teljes bevonatalkotó algaközösség reprezentálására alkalmazzák az ökológiai állapotértékelésben, mivel a csoport összetétele és a környezeti változók között szoros összefüggések figyelhetők meg (Kelly et al., 2008).

6.2.1. Taxonómiai összetétel, ökológiai guildek

Egy kolonizációs folyamat során a bentikus kovaalga közösségek összetételét fokozatosan változó minőségű és intenzitású zavaró tényezők befolyásolják. Ideális esetben a kolonizáció kezdeti szakaszában a közösség összetételét elsősorban a víz áramlási viszonyai (alapvetően erős), az elérhető fény mennyisége (nagy), valamint a víz tápanyagtartalma határozzák meg. Az időben előre haladva, amennyiben az áramlási viszonyok közel egyenletesek, a tápanyagért és fényért vívott interspecifikus kompetíció válik a legerősebb befolyásoló tényezővé a közösségformáló erők közül (Coyle et al., 2014; Hoagland et al., 1982; Passy és Larson, 2011; Stevenson et al., 1996). Ezért azt feltételeztük, hogy az egyes guildek elkülönülnek majd a környezeti változók mentén. Eredményeink ezt a hipotézisünket nem támasztották alá.

Az alacsony profilú guildbe tartozó taxonok szorosan kapcsolódnak az aljzatokhoz (teljes valva felülettel, vagy rövid nyéllel rögzülnek), ezért képesek tolerálni a kolonizáció korai szakaszában jellemző – a vízfolyás áramlásából adódó – nyíró erőket (Stenger-Kovács et al., 2013). Ezért várhatóan az arányuk a kolonizáció kezdetén magas a közösségben, az idő előrehaladtával pedig csökken. Vizsgálatunk során habár bizonyos alacsony profilú guildbe tartozó taxonok relatív gyakorisága csökkenést mutatott az időben előre haladva (pl. *Meridion circulare*, *Planothidium frequentissimum*) a teljes guild aránya nem csökkent az idő múlásával, és nem mutatott szoros összefüggést a környezeti változókkal. A kolonizációs kísérlet korai szakaszában azok az alacsony profilú guildbe tartozó taxonok voltak jelen magas arányban, amelyek a Tócióban található érett bevonatban nagy gyakorisággal vannak jelen (*M. circulare*, *P. frequentissimum*, *P. lanceolatum*; Hungarian National Phytobenthon Database – nem nyilvános adat). A kísérlet indításakor fellépő fizikai zavarás hatására a bevonatból leszakadva nem sodródtak nagyon el, hanem gyorsan kiüledtek az újonnan kirakott üres aljzatokra. Ezek a taxonok alapvetően kis migrációs képességgel és magas üledési rátával jellemezhetőek

(Ács és Kiss, 1993). Más alacsony profilú taxonok ugyanakkor az idővel pozitív korrelációt mutattak (*Achnanthes minutissimum* és *Amphora pediculus*). Ezek a taxonok pionírok, képesek tolerálni a vízsebességből származó nyíró erőkből, illetve a nagy fényintenzitásból adódó fizikai zavarást (Passy, 2007). Az idővel mutatott pozitív korrelációjuk a 22-31. napok közötti esős periódust követő újabb kolonizációs esemény kezdetéhez köthető (rekolonizáció). Szemben a kísérletsorozat kezdeti szakaszában tapasztalt jelenséggel, melynek során a Tócióban található érett bevonatból leszakadó taxonok ülepedtek ki a kísérleti aljzatainkon, a rekolonizációs időszakban az ismétlődő esőzések által előidézett folyamatos fizikai zavarás ezen alacsony profilú guildbe tartozó taxonok populációinak nyújtott kedvező feltételeket.

A magas profilú guildbe tartozó taxonok gyakoriságának növekedését elsősorban a magas tápanyag ellátottság és az alacsony mértékű fizikai zavarás segítik elő, ezért várhatóan egy kolonizáció során a magas profilú guild gyakorisága idővel növekedni fog a közösségen belül (Passy, 2007; Stenger-Kovács et al., 2013). Az eredményeink azonban ezt nem igazolták. A magas profilú guild gyakorisága az időben kismértékű csökkenést mutatott, mivel a guild néhány tagja (*Melosira varians*, *Fragilaria capucina*, *Gomphonema micropus*) már az első napon karakterisztikus volt a közösségben és negatív korrelációt mutatott az idővel. Ezek a taxonok a Tócióban található érett bevonat állandó tagjai (Hungarian National Phytobenthon Database – nem nyilvános adat). Nagy ülepedési képességűek ezért, ha a környezeti feltételek adottak, könnyedén megjelenhetnek egy kolonizációs folyamat kezdetén (Ács et al., 2000; Ács és Kiss, 1993). A kísérletsorozat első óráiban tapasztalt nagy gyakoriságukat annak köszönhetik, hogy a kísérleti beállítás környezetéből az érett bevonatból leszakadt egyedeik kiülepedtek a mesterséges aljzatainkra. Fontos megemlíteni, hogy ezen fajok relatív gyakorisága drasztikusan lecsökkent az újabb kolonizációs esemény alatt (a 31. napot követően). A heves esőzések okozta folyamatos zavarást a magas profilú guild tagjai nem tolerálták. Ugyan egyes taxonok gyakorisága megnőtt az esőzések elmúltával (*Eunotia bilunaris*, *Gomphonema clavatum*, *G. olivaceum*, *G. parvulum*), összességében a guild nem tudott megerősödni a száraz periódus beállta előtt.

A mozgékony guildbe tartozó taxonok képesek aktívan változtatni a pozíciójukat a biofilmben, így kiválasztva a számukra leginkább megfelelő mikrohabitatot (Passy, 2007). Ezek a taxonok gyakorta kerülnek az erős fizikai zavarásnak kitett helyeket (Stenger-Kovács et al., 2013) és erős tápanyag kompetítornak tekinthetőek (Pringle, 1990; Van der Grinten et al., 2004). Így egy kolonizáció során a bevonat vastagodásával várhatóan a guild aránya is növekszik a közösségben. Eredményeink azonban nem ezt mutatták. Már a kolonizáció kezdetén magas volt a guild aránya a közösségben köszönhetően a *Surirella brebissonii* nagy

egyedszámának. Ez az amúgy nagyméretű taxon a vízmélységgel mutatott gyenge pozitív korrelációt, mennyisége viszont jelentősen lecsökkent az esős periódusban. Kezdeti nagy mennyisége valószínűleg annak köszönhető, hogy az érett bevonatból leszakadva gyorsan kiüledett és az esős időszakig meg is tudott maradni a közösségben. A heves esőzés hatására azonban a közösség erőteljesen átalakult, a mozgékony profilú guild aránya jelentősen lecsökkent. Ez a megfigyelésünk összhangban van Stenger-Kovács és mtsai. (2013) által leírtakkal (lásd fentebb). Azonban az időben előre haladva, a száraz periódus beálltával, a guild aránya újból növekedni kezdett. Bizonyos taxonok, főleg *Navicula* és *Nitzschia* s.l. fajok egyedszáma megnőtt a közösségben (*Navicula tripunctata*, *Na. veneta*, *Sellaphora seminulum*, *Nitzschia dissipata*, *Ni. liearis*). Ez több dologra is visszavezethető: Egyrészt ekkor a tápanyag-ellátottság jóval kisebb volt, mint a kolonizáció kezdetén. A guild tagjai pedig, ahogy fentebb is írtuk, jó tápanyag kompetíciós képességekkel rendelkeznek (Passy, 2007; Pringle, 1990; Van der Grinten et al., 2004). Ugyanakkor az elmúlt években bebizonyosodott, hogy szoros pozitív összefüggés van mozgékony taxonok és a vízszintcsökkenés közt (B-Béres et al., 2019; Kókai et al., 2015; Lange et al., 2016).

6.2.2. Sejtméret kategóriák

Eltérnek abban a vélemények, hogy a sejtméret kategóriák relatív gyakorisága és az abiotikus tényezők időben történő változása között milyen összefüggés van (Ács et al., 2000; Berthon et al., 2011). Egyes szerzők az olyan kisméretű taxonokat, mint az *Achnanthes minutissimum*, *Amphora pediculus* és *Am. inariensis*, tekintik pioníroknak, azaz első kolonizálóknak. Ezeknek a taxonoknak ugyanis a fizikai zavarással szemben nagy az ellenálló képességük és nagy a migrációs hajlamuk is (B-Béres et al., 2014; Berthon et al., 2011; Gottschalk és Kahlert, 2012; Passy, 2007; Rimet és Bouchez, 2012a; Sekar et al., 2004). Azonban mások arról számoltak be, hogy a viszonylag nagy sejtméretű taxonok (*Diatoma vulgaris*, *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*) is első megtelepedőknek tekinthetők és a kolonizáció kezdeti időszakában jelennek meg, ugyanis méretükből adódóan gyorsan ülepedhetnek ki az egyes aljzatokra (Ács et al., 2000; Ács és Kiss, 1993). Ezeket az eltérő véleményeket figyelembe véve és korábbi tapasztalatainkra építve feltételeztük, hogy az egyes sejtméret kategóriák közösségen belüli aránya időben el fog válni egymástól. Eredményeink csak részben igazolták ezt a feltételezést.

A kis (S1, S2) és nagyméretű (S5) taxonok környezeti változók mentén történő elválása meglehetősen szembetűnő volt. Az S1 sejtméret kategória egyértelmű, szoros pozitív összefüggést mutatott a kolonizációs idővel és negatív a vízmélységgel. Az ebbe a

kategóriába tartozó taxonok döntően vízmélységgel (pl.: *Achnanthydium minutissimum*, *A. eutrophilum*, *Amphora pediculus*, *Sellaphora seminulum*), vagy a nitrát-tartalommal (*F. gracilis*) korreláltak negatívan. Vizsgálatunkban a kolonizációs idő előrehaladtával a nitrát-tartalom csökkenést, a zavarás mértéke (esőzések, kiszáradás) pedig növekedést mutatott. A zavarás növekedésének hatására a 23. napot követően új kolonizációs periódus indult be, melyben olyan kisméretű pionír taxonok gyakorisága növekedett, mint az *Achnanthydium minutissimum* és az *Amphora pediculus*. Mint az fentebb már említésre került, a pionír taxonok képesek jól tolerálni a fizikai zavarást, a nagy arányuk a bevonatban indikálhatja is azt (pl.: *A. minutissimum* – Besse-Lototskaya et al., 2011). A fizikai zavarást a 23. napot követően kezdetben heves esőzés és vízszintemelkedés, majd szárazság és vízszintcsökkenés idézte elő. Azt pedig már korábban is megfigyelték, hogy a kisméretű taxonok aránya mind az áradásból adódóan (Stenger-Kovács et al., 2013), mind a jelentős vízszintcsökkenés miatt (Kókai et al., 2015), valamint a vízkivétel hatására (Lange et al., 2016) növekedhet a közösségben.

Az S2 sejtméret kategória a nitrát-tartalommal mutatott szoros pozitív összefüggést. Ez annak volt betudható, hogy a kategóriába tartozó taxonok alapvetően a kolonizáció kezdetén (magasabb nitrát-tartalom) voltak jelen nagyobb egyedszámban (*F. capucina*, *F. rumpens*). Ezek a taxonok a Tócióban található érett bevonatból szakadhattak le és ülepedhettek ki az aljzatainkra. A nitrát-tartalommal való pozitív korrelációjuk nem feltétlenül a nitrát tényleges mennyiségéhez köthető. Bár mindkét faj magasabb tápanyag-koncentrációjú vizekben (mezo-, eutróf vizek; Van Dam et al., 1994) fordul elő jellemzően, az egyedszámukban bekövetkező csökkenés inkább annak köszönhető, hogy az idő előrehaladtával az esőzések okozta fizikai zavarást nem tolerálták jól. Ezek a fajok ugyanis kolóniaképzők, az aljzathoz kis nyéllel rögzülnek. Az ezekkel a tulajdonságokkal bíró taxonok pedig a változó frekvenciájú és intenzitású fizikai zavarást nem tűrik jól (Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016; Stenger-Kovács et al., 2013). Ugyanakkor voltak olyan S2 méretű taxonok is (pl. *Navicula veneta*), melyek a kolonizációs idővel korreláltak pozitívan, vagyis egyedszámuk az intenzív fizikai zavarás időszakában emelkedett meg a közösségen belül és maradt magas a kiszáradás alatt is. Korábbi vizsgálatok is rámutattak arra, hogy a vízfolyás kiszáradásának kockázata, a vízszint csökkenése a mobilis kisméretű taxonok arányának növekedését eredményezheti (Kókai et al., 2015; Lange et al., 2016).

Az S5 sejtméret kategória és az ide tartozó taxonok (pl.: *Melosira varians*, *Surirella brebissonii*) az előzőekkel ellentétben a vízmélységgel korreláltak pozitívan és az idővel negatívan. Ezek a taxonok a Tóció érett bevonatának állandó tagjai. A kísérlet kezdeti szakaszában nagy egyedszámuk részben a méretüknek köszönhető, részben pedig annak, hogy

a kísérleti összeállítás kihelyezésével járó zavarást követően viszonylag stabil körülményekkel jellemezhető időszak vette kezdetét. Nagy méretük miatt az érett bevonatból leszakadt egyedeik gyorsan kiüledtek a kihelyezett aljzatokra (Ács és Kiss, 1993). A viszonylag stabil, kevésbé zavart környezet pedig lehetővé tette számukra a megtelepedést. A nagyméretű taxonokról ismert, hogy ha a zavarás mértéke alacsony marad, és bőven van elérhető tápanyag, akkor dominanciájukat képesek megtartani a bevonatban (Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016). A mi esetünkben azonban az időben előre haladva a tápanyag mennyisége csökkent, míg az esőzéstől, majd a kiszáradásból következő zavarás hatása egyre intenzívebbé vált, így az arányuk drasztikusan lecsökkent a kísérletsorozat végére.

Az azonosított taxonok jelentős részét magába foglaló S3 és S4 sejtméret kategóriák viszont nem különültek el a környezeti változók mentén szemben a kis- és nagyméretűekkel. Ellentétes tendenciák voltak megfigyelhetőek az azonos sejtméret kategóriába tartozó taxonok korrelációjában. Egyes taxonok pozitív korrelációt mutattak az idővel (pl. S3 - *Gomphonema olivaceum*, *Navicula cryptocephala*, *R. abbreviata*; S4 - *E. bilunaris*, *Navicula tripunctata*, *Ni. dissipata*) és a vízhőmérséklettel (S3 - *Gomphonema parvulum*; S4 - *G. clavatum*). Kókai és munkatársai (2015) kimutatták, hogy a közepes méretű taxonok aránya növekedést mutat a vízfolyásokban szárazodás hatására. Más taxonok inkább a nitrát-tartalommal vagy a vízmélységgel korreláltak pozitívan, illetve egyéb abiotikus tényezőkkel (S3 - *G. micropus*, *Gomphonema sarcophagus*, *Navicula gregaria*; S4 - *M. circulare*). Ezek a taxonok az „eredeti”, érett bevonatból szakadtak le, és/vagy a kisebb mértékű zavarással jellemezhető élőhelyeket preferálják (Passy, 2007; Stenger-Kovács et al., 2013).

6.2.3. Kombinált öko-morfológiai csoportok

Az eddigi eredmények alapján látható, hogy hábor voltak felismerhető tendenciák az egyes kovaalga jellegek kategóriák arányainak változásában a kísérlet során, azoknak döntő hányada (guildek, közepes sejtméret kategóriák) mégsem vált el jelentős mértékben a környezeti változók mentén. Ahhoz, hogy a környezeti változók mentén a kategóriák taxonokhoz hasonló elválását kapjunk, összevontuk a kovaalga ökológiai guildeket és a sejtméret kategóriákat, és létrehoztunk 20 kombinált öko-morfológiai csoportot. Feltételeztük, hogy a kombinált öko-morfológiai csoportok és a környezeti változók közötti összefüggés robusztusabb lesz, mint a guildek, vagy sejtméret kategóriák külön-külön történő vizsgálata esetében tapasztalt összefüggés. Ezt a feltételezésünket az eredmények teljes mértékben alátámasztották.

Az egyes sejtméret kategóriák guildekbe történő integrálásával a guildeken belül erősen eltérő viselkedésű csoportokat különíthettünk el. Ezen kombinált csoportosításban szereplő kategóriák által a kolonizáció során mutatott mintázat sokkal inkább összhangban volt a fajösszetételen alapuló mintázattal, mint a guildek, vagy sejtméret kategóriák külön-külön történő elemzésével kapott mintázatokkal. Az egy guildbe tartozó különböző sejtméretű taxonok eltérő viselkedést mutattak: A kis- és nagyméretű, alacsony profilú guildbe tartozó taxonok (LS1 – *Achnanthidium minutissimum*, *Ach. eutrophilum*, *Amphora pediculus*; LS5 – *Cocconeis placentula* s.l.) környezeti változókkal való összefüggése, valamint az emögött álló magyarázat, egyezett az S1 és S5 kategóriánál leírtakkal (S1 - pozitív korreláció az idővel; S5 – negatív korreláció az idővel). Ugyanakkor a LS4 kategória is elvált a változók mentén (negatív korreláció az idővel; jellemző taxon a kategórián belül: *Meridion circulare*) szemben akár magával a guilddel (nincs elválás), akár az S4 kategóriával (nincs elválás). Ezt a jelenséget elsősorban az egyedek érett bevonatból történő leszakadása és a kísérleti aljzatokra történő kiüledése magyarázza (bővebben lásd fentebb). Ezek az eredmények tehát rávilágítottak arra, hogy az ugyanabba a guildbe tartozó, de eltérő méretű taxonoknak más a környezeti változókkal szembeni igénye és toleranciája.

Ehhez hasonló jelenségek voltak megfigyelhetőek a különböző sejtméretű magas profilú guildbe tartozó taxonok esetében is. A kisebb és a nagyméretű taxonok (HS2 – *Fragilaria capucina* és *F. rumpens*; HS5 – *Melosira varians*) a kísérletsorozat elején voltak jelentős arányban jelen a bevonatban, mely összhangban volt azzal, amit az adott sejtméret kategória esetében tapasztaltunk. Tehát ezen kombinált csoportok és környezeti változók közti összefüggés magyarázata egyrészt egyezik az adott méretkategóriánál leírtakkal (lásd fentebb). Ugyanakkor meg kell jegyezni, hogy a kolóniaképző (pl. *Fragilaria* fajok) és a fonalas fajok (pl. *Melosira varians*) esetében a kolónia összetettsége és a környezeti körülmények stabilitása között Passy (2002) szoros összefüggést mutatott ki: minél kevésbé összetett a kolónia/fonal felépítése annál inkább igényli a stabil körülményeket. Jelen esetben mind a *M. varians*, mind pedig az említett *Fragilaria* fajok felépítése egyszerű, így ez is magyarázhatja az idővel való erős negatív összefüggésüket. Ezzel szemben a HS3 és HS4 kategóriák a hőmérséklettel és az idővel pozitív korrelációt mutattak, míg a magas profilú guild, valamint az S3 és az S4 sejtméret kategóriák nem mutattak jelentős összefüggést egyik változóval sem. Ez elsődlegesen koloniális és/vagy hosszú nyéllel rögzült *Gomphonema* fajoknak és a koloniális *Eunotia bilunaris* egyedszám növekedésének volt köszönhető. A magas profilú guild szárazodással és kiszáradással való összefüggése nem teljesen tisztázott a szakirodalomban. Míg egyes tanulmányokban pozitív kapcsolatot mutattak ki a guild és a kiszáradás között (Falasco et al.,

2016; Passy, 2002) addig mások ökorégiótól függetlenül az állandó vízellátottságú patakok indikátorának tartják a guildet (Várbíró et al., 2020). Valószínűleg ebben az esetben is a kolónia összetettsége és a környezet stabilitása közti összefüggés az, ami magyarázatot ad a jelenségre (Passy, 2002). Az általunk talált fajok közepesen összetett kolóniát képeznek, így a zavartabb, kevésbé stabil környezethez is képesek adaptálódni (Passy, 2002).

A mozgékony guildbe tartozó taxonok közül az MS1 és MS5 kategóriák hasonlóan az S1 és S5 sejtméret kategóriákhoz pozitív korrelációt mutattak a kolonizációs idővel (MS1), valamint a vízmélységgel (MS5). Az MS5 vízmélységgel való pozitív korrelációja a *S. brebissonii* kezdeti kiüledése miatt alakulhatott ki, míg a kisméretű *Sellaphora seminulum*, *Eolimna minima* arányának növekedése a taxonok méretkarakterisztikájával magyarázható (lásd a bővebb magyarázatot fentebb). Azonban az MS2 (*Navicula veneta*) és MS4 (*Navicula tripunctata*, *Nitzschia dissipata*) csoportok pozitív korrelációt mutattak az idővel, míg az S2 a nitrit-tartalommal állt korrelációban, az S4 pedig nem mutatott jelentős korrelációt egyik változóval sem. A jelenség részletes magyarázata fentebb olvasható (*Navicula* és *Nitzschia* fajok – környezeti változók: 6.2.1. fejezet, S2 és S4 méretkategóriák – környezeti változók: 6.2.2. fejezet).

6.3. II. vizsgálat: Teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata

A kovaalgák jelentős arányban vannak jelen a vízfolyásokban és fontos szerepet töltenek be azok táplálékhálózatában (Claus, 1961; Drum, 1964; Williams és Scott, 1962). Ahogy korábban is olvasható volt, a csoportot rutinszerűen alkalmazzák a teljes bentikus algaközösség reprezentálására (Tapolczai et al., 2016). Ennek előnye a standardizált mintagyűjtés és elemzés lehetősége, a hátránya viszont az, hogy a nem kovaalga taxonok kihagyásával fontos információk maradhatnak rejtve a vizsgált élőhelyet illetően (Tapolczai et al., 2016). Kelly és munkatársai (2008) a fajok és a környezeti tényezők közötti összefüggést vizsgálták kizárólag kovaalgákat, kovaalgákat és más alga taxonokat, valamint csak nem kovaalgákat tartalmazó adatsorokon. Eredményeik alapján kiderül, hogy habár a kizárólag nem kovaalgákat tartalmazó elemzések mutatták a legkisebb összefüggést a környezeti tényezőkkel, a kovaalgákkal együtt vizsgálva jobb eredményt adtak, mint csak a kovaalgák vizsgálata. Ez alapján elmondható, hogy a nem kovaalgák bevonatvizsgálatokban való alkalmazása fontos többlet információval szolgálhat és elkerülhetetlen a fitobenton közösségek működésének mélyebb megértéséhez (Kelly, 2013; Tapolczai et al., 2016). Ebből kifolyólag II. vizsgálatunk során a teljes bevonatalkotó algaközösséget bevontuk a vizsgálatba.

6.3.1. *Önálló jelleg kategóriák (STGk)*

Az életforma típusok robusztus morfológiai jellegek, amelyek szoros kapcsolatot mutatnak a fizikai zavarással és az erőforrások használatával (Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016; Marcel et al., 2017). Ezért szoros összefüggést feltételeztünk ezen önálló jelleg, pontosabban a jelleg kategóriáinak az eloszlása és a környezeti változók között. Az eredményeink ezt alá is támasztották. Az egyes életforma típus kategóriák egyértelműen elkülönültek a környezeti tényezők mentén. Míg az egysejtű taxonok pozitív korrelációt mutattak a vízhőmérséklettel és az idővel, valamint negatívan korreláltak a vízmélységgel és vízsebességgel, addig a koloniális és fonalas taxonok ezzel ellentétes tendenciát mutattak. Ez utóbbi két életforma típus azonban a nitrát-tartalommal (koloniális kategória), illetve a vízmélységgel (fonalas kategória) korrelált pozitívan. Az egysejtű kategória negatív korrelációja a vízmélységgel a következő okokra vezethető vissza: A Tóció a kísérletsorozat második felében, a 65. naptól elkezdett kiszáradni, vagyis a vízmélysége drasztikusan és egyre intenzívebben csökkenni kezdett. Ez együtt járt a bevonatalkotó közösség összetételének drasztikus megváltozásával. Az eredményeinkhez hasonlóan más szerzők is azt tapasztalták, hogy az egysejtű taxonok képesek a kiszáradás, vagy vízkivétel hatására újonnan keletkező mikrohabitatokban megtelepedni (Lange et al., 2016), ill. a kiszáradás során keletkező medencékben közösségformáló szerepet betölteni (Witteveen et al., 2020). Ezek a taxonok olyan környezeti körülmények közt juthatnak előnyhöz, ahol az üledékképződésnek, vagyis a pontosabban a szervetlen szemcsék kiülepedésének, azok helyzetváltoztatásának a szerepe fontos (pl.: kiszáradás során történő vízszintesökkenés esetén). Ilyenkor ezek a taxonok kis méretük révén bejuthatnak az aljzatokon lévő apró hasadékokba, vagy a bevonat mélyebb rétegeibe kerülhetnek (Lange et al., 2016). A koloniális és fonalas kategóriák erős negatív összefüggése a kolonizációs idővel, valamint a koloniális kategória nitrát-tartalommal mutatott pozitív korrelációja látszólagosan ellentmond az ide tartozó taxonokkal kapcsolatos általános ismereteinknek. Ugyanis a koloniális és fonalas taxonok rendszerint az érett bevonat részét képezik, leginkább alacsony tápanyagtartalom és alacsony mértékű fizikai zavarás esetén vannak jelen nagy számban a közösségben (Berthon et al., 2011; Law et al., 2014; Marcel et al., 2017; Stenger-Kovács et al., 2013). Ezen ellentmondások feloldására három egymás nem kizáró, hanem egymást támogató magyarázat is van: (1) ezek a koloniális és fonalas taxonok a Tócióban a kísérlet indításakor a környező makrovegetáción jelen lévő érett bevonatból szakadtak le és (2) ülepedtek ki az újonnan kirakott aljzatokra a kolonizáció kezdetén (Ács és Kiss, 1993). Továbbá (3), ahogy azt fentebb már említettük, a kolónia és fonál felépítésének

összetettsége jelentősen meghatározza, az adott taxon mennyire képes alkalmazkodni a zavarat környezethez (Passy, 2002).

A rögzülés erőssége szerinti három kategória egyértelműen elkülönült a környezeti változók mentén. Az erősen rögzülő csoport erős pozitív korrelációt mutatott a kolonizációs idővel. Ezzel szemben a közepes erősséggel rögzülő csoport a nitrát-tartalommal korrelált pozitívan, míg a gyengén rögzülő csoport a vízsebességgel és vízmélységgel. Alapvetően igaz, hogy a vízjárás nagyban befolyásolja a rögzülési típusok arányának eloszlását egy közösségben. A legáltalánosabb nézet az, hogy a vízsebesség növekedésével növekszik a rögzülés erőssége is (Gottschalk és Kahlert, 2012; Passy, 2007). Lange és munkatársai (2016) azonban felhívták a figyelmet arra, hogy bizonyos tényezők, mint pl. az áramlási viszonyok stabilitása és a tápanyag-ellátottság jelentős befolyással lehetnek a vízsebesség és a rögzülés erőssége közötti kapcsolatra. A mi eredményeink is egyértelműen arra utalnak, hogy az áramlási körülmények stabilitásának, vagy a stabilitás hiányának jelentős szerepe van a közösségszerkezet kialakításában. Míg a gyengén rögzülő csoport a kísérletsorozat kezdeti szakaszában stabil vízmélység és vízsebesség mellett volt jelen a legjelentősebb mennyiségben, addig az esős és száraz periódusban erősen fluktuáló vízjárási viszonyok az erősen rögzülő formák arányának növekedéséhez vezettek. A közepesen rögzült taxonok arányát pedig elsősorban nem a víz áramlása, hanem a tápanyag-tartalom határozta meg.

A sejtméret kategóriák esetében szintén egyértelmű elkülönülés volt tapasztalható a környezeti változók mentén. Míg a legkisebb és a közepes méretű csoportok (S1 és S3) egyértelmű pozitív korrelációt mutattak az idővel, a másik kisméretű csoport (S2) pozitívan korrelált a nitrát-tartalommal és negatívan az idővel. A nagyméretű csoportok (S4 és S5), valamint a vízmélység és a vízsebesség között pedig erős és szembetűnő összefüggés volt megfigyelhető. Ahogy azt fentebb is említettük, a taxonok sejtméretének jelentős szerepe van a kolonizációban, hisz mind a kiülepedésükre és mind a terjedésükre hatással van (Ács és Kiss, 1993). A nagyméretű bentikus taxonok, súlyukból adódóan gyorsan ki tudnak ülepedni, ha a körülmények ezt lehetővé teszik (pl. Duna - Ács és Kiss, 1993). Ezzel szemben a kisméretű taxonok nagymértékben zavart élőhelyen is képesek túlélni (B-Béres et al., 2014, 2016; Kókai et al., 2015; Stenger-Kovács et al., 2013). Eredményeink, összhangban a fentiekkel, egyértelműen rávilágítottak arra, hogy a különböző méretű taxonok kolonizációs sikere első sorban a környezet, mégpedig főleg az áramlási viszonyok stabilitásától függ. Míg a nagy sejtméret stabil körülmények között biztosít előnyt az egyedeknek, addig a gyorsan változó körülmények a kisméretű taxonok kolonizációs sikerét segítik elő.

Hasonlóan a többi jelleghez, a mobilitás alapján elkülönített kategóriák közösségen belüli aránya és a környezeti változók között egyértelmű, szoros összefüggést találtunk. Míg a nem mobilis kategória és az idő között erős negatív összefüggés volt tapasztalható, addig a lassan mozgó kategória pozitív korrelációt mutatott az idővel. Ezzel szemben a gyorsan mozgó kategória negatív korrelációt mutatott a foszfát-tartalommal és pozitívat a vízsebességgel. A mozgás képessége a bentikus algák esetében is az egyik leghatékonyabb tulajdonság a kedvezőtlen élőhelyek elkerülésére és a legmegfelelőbb mikrohabitat kiválasztására a biofilmben (Passy, 2007), éppen ezért a különböző mobilitási kategóriákba tartozó taxonok zavarásokkal szembeni toleranciája is eltérő (Passy és Larson, 2011). Hasonlóan más szerzőkhöz, a mi eredményeink is arra utalnak, hogy a nagy fizikai zavarást a csökkent mozgásképességű taxonok (lassan mozgó kategória) tolerálják és indikálják leginkább (Marcel et al., 2017). Az igazán gyors mozgású taxonok az ilyen környezetet azonban már elkerülik, ugyanakkor esetünkben a stabil környezetet sem indikálták. Ennek a magyarázata akkor vált igazán érthetővé, amikor a kombinált csoportosításon alapuló elemzéseket elvégeztük (lásd alább).

6.3.2. Kombinált trait csoportok (CTGk)

A koloniális (C) és közepes erősséggel rögzülő (Ma) kategóriák a nitrát-tartalommal mutattak pozitív korrelációt. Ezzel szemben a közepes és annál nagyobb méretű, különböző mobilitású kombinált kategóriák környezeti változók mentén való megjelenése ettől eltért. Az S3SMCma kategória az idővel mutatott pozitív korrelációt, a S4NMCma és az S5NMCma kategóriák pedig a vízmélységgel és a vízsebességgel. Korábbi kutatások szignifikáns összefüggést mutattak ki a közepes méretű csoport és az aszály miatti szárazodás, vízszintsökkenés között (Kókai et al., 2015), ami a mi esetünkben a kísérlet második felében az 65. naptól következett be. A kiszáradással párhuzamosan a nitrát mennyisége is lecsökkent, a foszfáté pedig nem változott jelentősen a vízfolyásban. Fontos hangsúlyozni, hogy ebbe a CTG kategóriába jellemzően olyan taxonok tartoznak, amelyek képesek extracelluláris enzimeket kiválasztani (pl. *Encyonema sp.*). Ez a képesség pedig előnyhöz juttatja ezeket a taxonokat tápanyagszegény környezetben (B-Béres et al., 2017; Tapolczai et al., 2016). A nagy sejtméretű (S4 és S5) taxonok és a bevonatban való megjelenési idő közti összefüggést fentebb részletesen bemutattuk (Ács és Kiss, 1993). Itt csak annyiban utalnánk vissza a jelenségre, hogy az S4NMCma és S5NMCma kategóriák vízmélységgel és vízsebességgel való szoros pozitív korrelációját egyértelműen az ide tartozó taxonok mérete határozta meg.

A közepes méretű, nem mobilis, fonalas és közepes erősséggel rögzülő kategória (S3NMFMa) és a nitrát-tartalom, valamint vízmélység között pozitív korreláció volt megfigyelhető. Ugyanakkor az S3 sejtméret kategória az idővel korrelált pozitívan és ahogy fentebb már említettük, vizsgálatunkban a vízfolyás kiszáradását indikálta. A kombinált kategória esetében a stabil állapotokat jelző vízmélységgel és a nitrát-tartalommal való erős összefüggése elsősorban a csoport fonalas jellegének volt köszönhető. A fonalas taxonok arányát egy közösségben általában negatívan befolyásolja a vízfolyás kiszáradása, ill. a fluktuáló környezet, míg a stabilabb körülmények és a megnövekedett nitrogén-koncentráció együttesen kedveznek nekik és egyed- és/vagy fajszámuk növekedését eredményezik (Lange et al., 2016).

A környezet stabilitásával, vagyis a vízmélységgel és vízhozammal, vagy az idővel a gyorsan mozgó (FM) kategória nem mutatott érdemi összefüggést. Ezzel szemben a nagyobb méretű, gyorsan mozgó taxonok a vízmélységgel és vízsebességgel (S4FMUWa és S5FMUWa) erős pozitív korrelációt mutattak. Ahogy azt fentebb említettük, a különböző mobilitású taxonok zavarásokkal szembeni toleranciája eltérő (Passy és Larson, 2011). Eredményeink rávilágítottak arra, hogy a képet tovább árnyalja, milyen sejtméret kategória kapcsolódik az adott mobilitáshoz. A nagyméretű taxonok, ahogy fentebb is írtuk, könnyen és gyorsan kiülednek, amennyiben a környezeti feltételek adottak (Ács és Kiss, 1993). Ez magyarázza az S4FMUWa és az S5FMUWa kategóriák szoros pozitív kapcsolatát a vízmélységgel és vízsebességgel és a negatív összefüggését az idővel.

6.4. III. vizsgálat: Diverzitás alapú vizsgálat

6.4.1. A diverzitás változása a köztes zavarás hipotézise szempontjából

Eredményeink egyértelmű különbségeket tártak fel a Tóció bevonatalkotó algaközösségének összetételében a közepesen zavart (IDC) és az erősen zavart (HDC) periódusok között, még annak ellenére is, hogy a biofilmben a vízjárási tényezőktől függetlenül a kovaalgák domináltak. A közepes zavarással jellemezhető időszakot leginkább a nagyméretű, gyengén rögzülő, fonalas algák (beleértve a zöldalgákat is) részesítették előnyben. Korábbi kutatások kimutatták, hogy stabil vízjárási körülmények között ezek a csoportok képesek nagy mennyiségben fennmaradni a bevonatban (Lange et al., 2016; Witteveen et al., 2020). Ezek a körülmények lehetővé teszik a nagyméretű taxonok gyors kiüledését, és megakadályozzák a már kiüledett egyedek lesodródását a bevonatból (Ács et al., 2000). Witteveen és munkatársai (2020) arra is rávilágítottak, hogy a kismértékű lombkoronaborítás pozitívan befolyásolhatja a

gyengén rögzülő fonalas zöldalgák arányát. Jelen esetben ezen formák magas aránya valószínűleg a fent említett tényezőknek (stabil vízjárás és gyors ülepedés) volt köszönhető, azonban az IDC periódusban a lombkorona takarása is kicsi volt. Az esős és száraz fázisokból eredő kiszámíthatatlan áramlási viszonyok által jellemzett HDC periódusban a közösség összetétele a kisméretű, egysejtű, erősen rögzülő, vagy gyorsan mozgó kovaalgák dominanciájának irányába tolódott el. Ezek a jellegek előnyt biztosítanak a taxonoknak a vízfolyás áramlásából eredő nyíró erőkől, vagy kiülepedésből adódó fizikai zavarással jellemezhető habitatokban (Lange et al., 2016; Passy, 2007; Rimet és Bouchez, 2012a; Stenger-Kovács et al., 2006).

A taxonómiai és filogenetikai diverzitás - a taxonok számának (S) kivételével - szignifikánsan magasabb volt a kísérletsorozat első periódusában (IDC). Ezek az eredmények alátámasztották az első hipotézisünket, valamint összhangban voltak a köztes zavarás hipotézissel (IDH; Connell, 1978), amely azt hangsúlyozza, hogy a szélsőségektől mentes időszakok hozzájárulnak a diverz közösségek fejlődéséhez. Ezzel szemben a szélsőséges vízjárási viszonyok (kiszáradás és gyors áradások) negatív hatást gyakorolnak a közösségek diverzitására (Acuña et al., 2017; Stubbington et al., 2017). Az effektív Shannon H és a filogenetikai diverzitás értékei egyértelmű csökkenést mutattak a HDC alatt. Ez a diverzitásvesztés a kisméretű kovaalga taxonok dominanciájának volt köszönhető, mint például a tipikusan pionírnak tekinthető, egysejtű, erősen rögzülő *Achnanthidium minutissimum* és az egysejtű, azonban gyengén rögzülő és mobilis *Navicula* fajok. Ahogy azt már fentebb is írtuk (6.2. fejezet), az *A. minutissimum* toleranciája a zavarásokkal szemben jól ismert jelenség: kis mérete miatt a faj gyors és hatékony kolonizálónak tekinthető alacsony tápanyagmennyiség mellett is, és jól alkalmazkodik a vízáramlás okozta nyíróerőkhöz, valamint a fényintenzitás szélsőségeihez (B-Béres et al., 2014; Schmidt et al., 2018; Stenger-Kovács et al., 2006). A HDC időszakban a biofilmben domináns *Navicula* fajok többsége kisméretű volt. Ahogy fentebb már említettük, ez az eredmény összhangban van Lange és munkatársai (2016) korábbi megfigyeléseivel, akik erős pozitív korrelációt fedeztek fel a kiszáradás okozta kiülepedés és a kisméretű, mobilis taxonok gyakorisága között.

A taxonómiai és filogenetikai alapú elemzésekkel ellentétben a jellegeken alapuló funkcionális diverzitás metrikák változásai nem támasztották alá az első hipotézisünket. Az egyetlen kivétel a jelleg értékek dominanciájára érzékeny FDis volt, amely szignifikánsan magasabb volt az IDC-ben, mint a HDC-ben. Az FRich és az FEve azonban nem mutatott szignifikáns eltérést a két periódus között. Ezek az eredmények rávilágítottak arra, hogy a zavart körülményeket okozó időjárási szélsőségek még úgy sem voltak képesek kárt okozni a

rendszer funkcionalitásában, hogy a vizsgált vízfolyásra csupán kis fajkészlet jellemző, valamint a kovaalgák dominanciája végig magas volt a kísérletsorozat folyamán. Emellett azonban szükséges kihangsúlyozni, hogy a közösség szerkezetét a kiszáradás után nem vizsgáltuk, így az akkor érvényesülő hatásokról nem áll rendelkezésünkre információ. Az FDiv értékei magasabbak voltak a HDC, mint az IDC-ben, ezzel jelezve a domináns taxonok (*A. minutissimum* és a *Navicula sp.*) szélsőséges funkcionális jellegeit a HDC periódusban. Mason és munkatársai (2005) vizsgálataiból kiderül, hogy a funkcionális divergencia változhat a funkcionális gazdagság változása nélkül. Esetünkben ez a jelenség valószínűleg a következő okoknak volt köszönhető: (i) A kolonizációs kísérlet kezdetén (IDC periódus) a kísérleti összeállítás környezetéből viszonylag nagyszámú fonalas zöldalga szakadt le a Tócióban található érett bevonatból, és megjelent a mintáinkban. A kisméretű, egysejtű algák, mint például az *A. minutissimum* vagy a *Navicula sp.* lassú üledésük ellenére, más jellemzőik (pl. aktív mobilitás vagy erős rögzülés; Berthon et al., 2011) miatt versenyelőnyben vannak más taxonokkal szemben. Így a kolonizáció kezdeti fázisában az egysejtű, kisméretű kovaalgák is nagy számban voltak jelen a mintáinkban. Ezért a kezdeti időszakban diverz közösség alakult ki, magas FDiv értékekkel. (ii) Bár az IDC periódusban nem volt jelentős mennyiségű csapadék (7 mm), azonban ebből 6 mm egyszerre hullott a 10. napon egy nagyobb viharban. Ez csökkentette a fonalas algák, valamint a gyorsan mozgó nem kovaalga taxonok számát a biofilmben. Ezek a taxonok nem tűntek el a közösségből, csupán a jellegek eloszlásának aránya változott meg, valamint egy taxon kicserélődési folyamat is kezdetét vette, ezzel előidézve az FDiv értékek csökkenését. Emiatt az FDiv értékek nem voltak képesek növekedni a HDC periódus kezdetéig. (iii) Az IDC periódustól eltérően a HDC tartósan erős esős periódussal vette kezdetét. Ezekben a napokban az FDiv értékek gyors változása valószínűleg az erősen ingadozó vízjárásnak volt köszönhető, amely folyamatosan átalakította a közösségek összetételét. A heves esős időszakot követően a közösség összetétele stabilizálódni kezdett, és megkezdődött egy érett biofilm képződése, amely egybeesik az FDiv értékek tartós növekedésével. A kolonizációs folyamatot végül a száraz periódus kezdete szakította meg, ami a funkcionális diverzitás csökkenésével, valamint a kiszáradás által előidézett zavarást toleráló taxonok dominanciájának növekedésével járt (kisméretű, lassan mozgó, erősen rögzülő taxonok).

6.4.2. *A diverzitás változása a kolonizációs elméletek szempontjából*

Míg a fajkészletet elsősorban olyan történeti és földrajzi tényezők határozzák meg, mint a leszármazás, az éghajlat, a tengerszint feletti magasság stb., addig a lokális tényezők sokkal nagyobb mértékben befolyásolják a közösség jelleg összetételét (Soininen et al., 2016). Így egy egyed kolonizációs sikerét leginkább az befolyásolja, hogy rendelkezik-e olyan jellegekkel, amelyek hozzájárulnak az adott környezetben való megtelepedéséhez és túléléséhez (Ács és Kiss, 1993; Stenger-Kovács et al., 2013). A szélsőséges fizikai zavarások (pl. áradások vagy a kiszáradás) képesek jelentősen átrendezni a bevonatalkotó algák közösségeinek összetételét, jellemzően egy csoport dominanciája felé tolva őket. Ilyen szélsőséges körülmények között csak azok a taxonok maradhatnak fenn, amelyek specifikus adaptációs képességekkel (funkcionális jellegekkel) rendelkeznek (Larson és Passy, 2012). Ebből kifolyólag azt feltételeztük, hogy a HDC periódus nagyobb hatást gyakorol a funkcionális diverzitás metrikákra, mint a taxonómiai alapú diverzitásokra. Az eredményeink csak részben támasztották alá ezt a hipotézisünket, mivel nemcsak a funkcionális diverzitás - az FRich kivételével -, hanem a taxonómiai és filogenetikai diverzitások is jelentős eltéréseket mutattak a két periódusban (lásd fentebb a taxonómiai és filogenetikai diverzitások eredményeinek magyarázatát). A FRich értékek nem mutattak szignifikáns eltérést a két periódus között, tehát a HDC periódusban a betöltetlen niche-ek száma nem mutatott növekedést. Ebből pedig arra lehet következtetni, hogy a vizsgálat során bekövetkezett változások nem voltak elég erősek ahhoz, hogy az egyes jellegek vagy jelleg csoportok által betöltött funkcionális szerepek „kiszűrődjenek” a közösségből (Valdivia et al., 2017). Ez az eredmény jól példázza azt, hogy a magas funkcionális redundancia lehetővé teszi, hogy egy rendszer megőrizze a funkcionalitását még olyan sztochasztikus folyamatok esetén is, mint a faj- vagy taxonvesztés (Biggs et al., 2020; Yachi és Loreau, 1999).

Ezzel szemben a környezeti tényezők változásai elég erősek voltak ahhoz, hogy szignifikáns különbségeket okozzanak mind az FDiv, mind az FDis értékeiben az IDC és a HDC periódusok között. Az FDiv értékei magasabbak voltak zavart körülmények között, mint az IDC-ben. Ez az eredmény egyértelműen összefügg az extrém tulajdonságok nagy gyakoriságával a HDC alatt. A szélsőséges jelleg értékek, valamint a magas FDiv értékek együttese hatékony erőforrás felhasználást és alacsony kompetíciót feltételez (Mason et al., 2005). Mivel az FDis a jellegek jelleg-térben való relatív gyakorisággal súlyozott átlagos távolsága a centroidtól, ezért változásai egyértelműen a dominanciaviszonyok változásaira utalnak. Az FDiv-vel ellentétben az FDis nemcsak az IDC-ben, hanem a HDC periódusban is pozitív korrelációt mutatott a vízmélységgel. Az a tény azonban, hogy FRich ebben az

időszakban (HDC) nem mutatott szoros korrelációt a vízmélységgel, rávilágított arra, hogy a jellegek nem tűntek el a rendszerből, csak az arányuk változott meg. Szükséges azonban újra megjegyezni, hogy azt nem vizsgáltuk, hogyan viselkedett a rendszer a száraz időszakban illetve a víz visszatérése után. Ez az információ nagyban árnyalhatja a helyzetet, mivel korábbi eredmények rávilágítottak arra, hogy a vízfolyások kiszáradása, a víz visszatérése után is egyértelműen alacsonyabb funkcionális gazdagságot eredményez, mint a stabil vízjárású kisvízfolyások esetében (B-Béres et al., 2019).

7. Összefoglalás

Tanulmányaink középpontjában a bevonatalkotó algaközösségek kolonizációja és az azt befolyásoló szélsőséges időjárási események hatása állt. A közösség taxonómiai-, jelleg- és jelleg alapú kombinált csoport összetételének, valamint az ezeken alapuló diverzitásmetrikáknak az időbeli változásait követtük nyomon (24. ábra).

A kolonizációs vizsgálat alapjául egy terepi kísérlet szolgált, ezért lehetőségünk nyílt a kísérlet folyamán végbemenő, előre nem látható események közösségszerveződésre gyakorolt hatását is vizsgálni. A kísérleti időszak első felében viszonylag stabil időjárási- és vízjárási viszonyok uralkodtak. Ezzel szemben a későbbi időszakot szélsőséges időjárási események jellemezték (heves esőzés, majd egy hosszabb száraz periódus), melyek a vizsgált vízfolyás vízjárását is jelentősen befolyásolták (fluktuáció). Így mindhárom vizsgálat alapján a két időszak között jelentős különbségeket fedeztünk fel a fitobenton összetételében. A kísérlet folyamán lezajló folyamatokat és az elemzéseink által levont következtetéseket a 24. ábrában foglaltuk össze.

I. vizsgálatunkban a bentikus kovaalga közösségben bekövetkező változásokat vizsgáltuk, taxonómiai, jelleg, illetve általunk létrehozott kombinált öko-morfológiai funkcionális csoportok szintjén. Azt feltételeztük, hogy még a kevés kategóriából álló jellegek, úgy, mint az ökológiai guildok és a sejtméret kategóriák is képesek lekövetni a kovaalga közösség összetételében végbemenő változásokat, tehát az egyes kategóriák jól elkülönülnek a környezeti változók mentén az időben előre haladva. Ez a hipotézis az eredmények alapján nem nyert bizonyítást. A guildokon és sejtméret kategóriákon belül az egyes taxonok esetenként eltérő irányú változásokat mutattak a környezeti változók mentén, ezért nem volt megfigyelhető markáns mintázat sem a guildok, sem a sejtméret kategóriák arányainak változásában a kísérletsorozat ideje alatt.

Mivel a kombinált öko-morfológiai csoportosítási rendszer felbontása nagy, az alapjául szolgáló egyes jellegek kategóriaszámának szorzatával egyezik meg, ezért azt feltételeztük, hogy a taxonómiai felbontáshoz hasonlóan szoros összefüggést mutat majd a környezeti változókkal. Ezt a hipotézisünket eredményeink alátámasztották. A guildok sejtméret kategóriák szerinti elkülönítése lehetővé tette a környezeti tényezők és az adott guild különböző sejtméretű taxonjai közötti jelentős összefüggések kimutatását. Habár az ökológiai guildokba való besorolás az egyes taxonok hasonló igényein alapszik, azonban az egyes taxonok igényei bizonyos mértékben eltérhetnek egy guildon belül is. Ezeket a különbségeket sikerült felderítenünk a két jelleg kombinálásával létrehozott csoportok használatával.

Mivel a kovaalga közösség kizárólagos vizsgálatával nem kapható teljesen pontos kép a bevonatalkotó közösség összetételét és funkcionalitását illetően, ezért a II. vizsgálatunkban már a teljes bevonatalkotó algaközösséget vettük górcső alá, az első vizsgálatához hasonlóan taxonómiai-, jelleg- és jelleg alapú kombinált csoportok alkalmazásával. Feltételeztük, hogy a nem kovaalga taxonok bevonása a vizsgálatokba erős jelleg kategóriák - környezeti változók közötti összefüggést fog eredményezni. Eredményeink ezt részben alátámasztották. A biofilmben lezajló folyamatok átláthatóbbá és értelmezhetőbbé váltak a nem kovaalga taxonok bevonásával (pl.: fonalas zöldalgák megjelenése a kolonizációs kísérlet első, stabil vízjárású periódusában), azonban a kevés számú kategóriából álló jellegek nem mutattak minden esetben szoros összefüggést a környezeti változókkal. Ennek oka az egyes jelleg kategóriákon belül a taxonok ellentétes változásaiban keresendő. A jellegek ezen hiányosságát azonban sikerült feloldanunk a kombinált trait csoportok használatával ezzel alátámasztva második hipotézisünket. Így világossá vált, hogy a különböző zavarással jellemezhető időszakokban az egyes taxonok mely jellegei járulhattak hozzá az adott időszakokban való előnyök megszerzéséhez.

Az első két vizsgálat eredményei megmutatták, hogy taxonómiai és jellegek tekintetében is nagyon eltérő összetételű közösségek alakulnak ki a kolonizáció különböző zavarással jellemezhető időszakában. Ezért III. vizsgálatunkban azt elemeztük, hogy a két időszak alatt megmutatkozó összetételbeli eltérések milyen diverzitásbeli különbségeket okoznak. Faj- és jelleg alapú metrikák változásait vizsgáltuk a kolonizáció közepes- valamint erős zavarással jellemezhető időszakában. Feltételeztük, hogy metrikától függetlenül a diverzitás a közepesen zavart időszakban magasabb lesz, mint az erősen zavart időszakban. Ezt a feltételezést az eredményeink csak részben támasztották alá. A várakozásoktól eltérően a két időszakban a faj alapú metrikák közül a fajsza szám nem tért el szignifikánsan egymástól. Szintén a várttal ellentétben a funkcionális diverzitás metrikák közül csupán két metrika, a funkcionális divergencia és a funkcionális diszperzió volt szignifikánsan nagyobb a közepesen zavart időszakban. Habár a hipotézisünk nem igazolódott be, az eredmények rávilágítottak arra, hogy a zavarás hatására sem a fajsza szám, sem a funkcionális gazdagság nem változott jelentősen, viszont az egyes taxonok, illetve a jellegek arányai nagymértékben eltolódtak a közösségen belül. Taxonok tekintetében ez azt jelentette, hogy megnőtt bizonyos fajok dominanciája, jellegek tekintetében pedig az összetétel a szélsőséges értékek felé tolódott el. A vizsgált időszakban megfigyelt változások megmutatták, hogy a vízzel borított állapotban a közösség funkcionális redundanciája révén képes volt megtartani faj- és funkcionális gazdagságát, habár a zavarás hatására veszített diverzitásából. Mivel a kiszáradt időszakban nem követtük nyomon a közösség összetételének változását, ezért csak következtetni tudunk arra, hogy amennyiben a környezeti feltételek nem javulnak, a zavart állapotok taxonok eltűnéséhez, a filogenetikai diverzitás csökkenéséhez vezethet, végül akár bizonyos jellegek is kiveszhetnek a közösségből, ami pedig a funkcionális diverzitás csökkenéséhez vezethet.

Ismert, hogy a bevonatalkotó algák a változó vízjárású időszakos vízfolyásokban a legfontosabb primer producensek közé tartoznak (Robson et al., 2008; Robson és Matthews, 2004), vagyis közösségeik összetételének megváltozása nagy hatással van a rendszerben élő fogyasztókra is. A közelrokon alga taxonok által alkotott, néhány szélsőséges jelleggel jellemezhető közösség hosszú távon a fogyasztó közösség diverzitásának és/vagy biomasszájának csökkenéséhez vezethet (Fox, 2004). A közösségi szerkezet változásának tartósságát elsősorban a szélsőséges környezeti események hossza és intenzitása határozza meg. Ezen események gyakorisága még a legoptimistább nézetek szerint is növekedni fog az elkövetkező évtizedekben (IPCC, 2014). Az időszakos vízfolyások természetvédelmi értékének felismerésével, ezen ökoszisztémák biológiai diverzitásának megőrzése, valamint a várható

folyamatok modellezése jelentik a tudomány és az alkalmazott technológiák elkövetkező évekbeli kihívásait.

7.1. Új tudományos eredmények ismertetése

7.1.1. Áramlási viszonyok jelentősége

Kimutattuk, hogy egy kiszáradó alföldi kisvízfolyásban a bevonatalkotó algaközösség kolonizációjában az áramlási viszonyok játsszák a döntő szerepet. A közösség összetételét a tápanyagtartalom is befolyásolta, azonban a jelentősebb változásokat a vízjárás megváltozása idézte elő.

A vizsgálati időszak elején a kísérleti összeállítás kihelyezése közben a Tócióban található érett bevonatból leszakadt nagyméretű algák a stabil áramlási viszonyok és a kis vízmélység miatt ki tudtak ülepedni az aljzatainkon. Ezzel szemben az erősen zavart periódus kezdetén az esőzés általi zavarás hatására a biofilm jelentős része leszakadt a kísérleti aljzatok felületéről, az újonnan keletkezett niche-t pedig kisméretű, ruderalis, pionír taxonok foglalták el (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018).

7.1.2. Szélsőséges jellegek térnyerése zavarás hatására

Eredményeink rávilágítottak arra is, hogy az erősen zavart periódusban a közösség diverzitásának csökkenése mellett a szélsőséges jellegek aránya jelentősen megnövekedik a közösségben.

Mind a jelleg-, mind a diverzitás alapú vizsgálat eredményei megmutatták, hogy egy egyszeri zavarás hatására a közösség összetétele előbb instabillá vált, majd a zavarás frekvenciájának és intenzitásának a növekedésével (heves esőzés, kiszáradás) a szélsőséges jellegek- és jellegkombinációjú csoportok aránya nagymértékű növekedést mutatott (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021).

7.1.3. Mozgékony és sejtméret – zavarás erőssége összefüggés

A mozgékony taxonok aránya - a közösség destabilizációját leszámítva - mindkét időszakban növekedést mutatott. A kísérlet kezdeti szakaszában, stabil áramlási viszonyok között, a nagyobb méretű mozgékony taxonok voltak jelen döntő többségben, míg az erősen zavart körülmények között a kisméretű mozgékony fajok jelentek meg nagyobb arányban. A kis sejtméret tehát szelekciós előnyt jelent zavart környezetben (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021).

8. Summary

Our studies have focused on the colonisation of benthic algal communities and the impact of extreme weather events affecting it. Compositional changes in diatom assemblages (analyses 1), in the whole benthic algal assemblages (analyses 2) and the diversity metrics (analyses 3) were monitored. Taxonomic, trait and trait-based combined groups were involved in analyses. (Figure 24).

The colonisation study was based on a field experiment, so we also had the opportunity to investigate the impact of unpredictable events on the organisation of benthic algal community during the experiment. Weather and water conditions were relatively stable during the initial few weeks. In contrast, conditions later were characterised by extreme weather events (heavy rainfall followed by a prolonged dry period). These events had a significant impact on the water flow of the watercourse (fluctuations). Therefore, all of our three analyses revealed significant differences in phytobenton composition between the two periods. The processes that occurred during the experiment and the conclusions are summarised in Figure 24.

In our first study, we analysed changes in the benthic diatom community at the level of taxonomic, trait, and the newly created combined eco-morphological functional groups. We hypothesized that even traits with few categories, such as ecological guilds and cell size categories, can track changes in the composition of the diatom community, i. e. each category is well separated along environmental variables over time. This hypothesis was not supported by our results. Within guilds and cell size categories, individual taxa showed occasionally different trends along environmental variables, and therefore no clear pattern was observed in the change in proportions of either guilds or cell size categories over time.

Because the resolution of the combined eco-morphological grouping system is high, we hypothesized that it would show a close correlation with environmental variables, similar to the taxonomic resolution. This hypothesis was supported by our results. The separation of guilds by cell size categories allowed the detection of significant correlations between environmental variables and taxa with different cell sizes in a given guild. Although the classification into ecological guilds is based on similar needs of individual taxa, the needs of individual taxa may differ to some extent within a guild. These differences were explored using groups created by combining the two traits, i.e. guild and cell size.

As the sole analysis of the diatom assemblage cannot provide a completely accurate picture of the composition and functionality of the benthic algal community, we have investigated the whole benthic community in our second study, using taxonomic, trait and trait-

based combined groups, as in the first study. We hypothesized that involving non-diatom taxa in the analyses would result in a strong correlation between trait categories and environmental variables. Our results partially supported this. Processes in the biofilm became more understandable and transparent by involving non-diatom taxa (e.g., the appearance of filamentous green algae in the first period with stable water flow), but traits with few categories did not show a strong correlation with environmental variables in all cases. This is due to the contrasting variation in taxa within each trait category. However, we were able to overcome this deficiency of traits by using combined trait groups, thus supporting our second hypothesis. It has become clear which traits of each taxon may have contributed to the advantages gained in differently disturbed periods.

The results of the first two studies showed that communities with very different taxonomic and trait compositions emerge during differently disturbed periods of the colonisation. Therefore, in our third study, we analysed the differences in diversity induced by the compositional differences that emerged during the two periods. We examined biodiversity changes with the use of species- and trait-based metrics during intermediately and highly disturbed periods. We hypothesized that, independently of metrics, diversity would be higher in the intermediately disturbed period than in the highly disturbed period. This assumption was only partially supported by our results. Contrary to expectations, the number of taxa did not differ significantly between the two periods. Also contrary to expectation, only two of the functional diversity metrics, functional divergence and functional dispersion, were significantly higher in the intermediately disturbed period. Although our hypothesis was not confirmed, the results showed that neither number of taxa nor functional richness changed significantly as a result of disturbance, but that the proportions of individual taxa and traits shifted significantly within the community. In terms of taxa, this meant an increase in the dominance of certain species, and in terms of traits, the composition shifted towards the extremes. The changes observed during the period showed that the community was able to maintain its taxonomic and functional richness through functional redundancy in the water-covered condition, although it lost diversity due to disturbance. Since we did not monitor changes in community composition during the dry period, we can only conclude that if environmental conditions do not improve, disturbance could lead to the disappearance of taxa, a reduction in phylogenetic diversity, and eventually even the loss of certain traits from the community, which in turn could lead to a reduction in functional diversity.

It is well known that benthic algae are among the most important primary producers in intermittent streams with variable flows (Robson et al., 2008; Robson and Matthews, 2004),

meaning that changes in the composition of their communities have a major impact on the consumers in the system. Long term, a community with a few extremes of closely related algal taxa may lead to a reduction in the diversity and/or biomass of the consuming community (Fox, 2004). The persistence of changes in community structure is primarily determined by the length and intensity of extreme climatic events. Even the most optimistic views predict that the frequency of these events will increase in the coming decades (IPCC, 2014). Recognizing the conservation value of intermittent streams, protecting the biodiversity of these ecosystems and modelling the expected processes are the challenges for science and applied technologies in the coming years.

9. Köszönetnyilvánítás

Ezúton szeretném kifejezni a hálámat a témavezetőimnek, Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktóriának és Dr. Bácsi Istvánnak az útmutatásukért, a Debreceni Egyetem Hidrobiológiai Tanszékének azért, hogy befogadták és felkarolták a kutatási témát, az Ökológiai Kutatóközpont és a Debreceni Egyetem Ökológiai Tanszék dolgozóinak a szakmai segítséget, valamint mindnekinek, aki hozzájárult ennek a dolgozatnak az elkészüléséhez. Továbbá jelentős segítséget köszönhetek a dolgozatban bemutatott eredmények megszületésében a következő pályázatoknak: ÚNKP-19-3-I-DE-332, GINOP-2.3.2-15-2016-0001, NKFIH FK 132 142, BO-00458-20-8, ÚNKP-20-5.

10. Irodalomjegyzék

- Abonyi, A., Horváth, Z., & Ptacnik, R. (2018). Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. *Freshwater Biology*, 63(2), 178–186. <https://doi.org/10.1111/fwb.13051>
- Abonyi, A., Leitão, M., Stanković, I., Borics, G., Várbíró, G., & Padisák, J. (2014). A large river (River Loire, France) survey to compare phytoplankton functional approaches: Do they display river zones in similar ways? *Ecological Indicators*, 46, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.05.038>
- Ács, É., & Kiss, K. T. (1993). Colonization process of diatoms on artificial substratum in the River Danube near Budapest (Hungary). *Hydrobiologia*, 269–270(1), 307–315. <https://doi.org/10.1007/BF00028029>
- Ács, É., Kiss, K. T., Szabó, K., & Makk, J. (2000). Short-term colonization sequence of periphyton on glass slides in a large river (River Danube, near Budapest). *Algological Studies*, 100, 135–156. https://doi.org/10.1127/algol_stud/100/2000/135
- Acuña, V., Hunter, M., & Ruhí, A. (2017). Managing temporary streams and rivers as unique rather than second-class ecosystems. *Biological Conservation*, 211, 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.025>
- Allen, B., Kon, M., & Bar-Yam, Y. (2009). A New Phylogenetic Diversity Measure Generalizing the Shannon Index and Its Application to Phyllostomid Bats. *The American Naturalist*, 174(2), 236–243. <https://doi.org/10.1086/600101>
- Azarnivand, A., Camporese, M., Alaghmand, S., & Daly, E. (2020). Simulated response of an intermittent stream to rainfall frequency patterns. *Hydrological Processes*, 34(3), 615–632. <https://doi.org/10.1002/hyp.13610>
- Barbiero, R. P. (2000). A multi-lake comparison of epilithic diatom communities on natural and artificial substrates. *Hydrobiologia*, 438(1), 157–170. <https://doi.org/10.1023/A:1004182231973>
- Bartholy, J., & Pongrácz, R. (2005). Tendencies of extreme climate indices based on daily precipitation in the Carpathian Basin for the 20th century. *Quarterly Journal of the Hungarian Meteorological Service*, 109(1), 1–20.
- Bartholy, J., Pongrácz, R., & Pieczka, I. (2014). How the climate will change in this century? *Hungarian Geographical Bulletin*, 63(1), 55–67. <https://doi.org/10.15201/hungeobull.63.1.5>
- B-Béres, V., Lukács, Á., Török, P., Kókai, Z., 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.031>

- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Z., Krasznai, E., Tóthmérész, B., & Bácsi, I. (2014). Ecological diatom guilds are useful but not sensitive enough as indicators of extremely changing water regimes. *Hydrobiologia*, 738(1), 191–204. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-1929-y>
- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Z., Lukács, Á., Krasznai, E., Tóthmérész, B., & Bácsi, I. (2017). Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems. *Ecological Indicators*, 82, 183–188. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.007>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2019.02.010>
- Bellard, C., Bertelsmeier, C., Leadley, P., Thuiller, W., & Courchamp, F. (2012). Impacts of Climate Change on the Future of Biodiversity. *Ecology Letters*, 15(4), 365–377. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01736.x>
- Berthon, V., Bouchez, A., & Rimet, F. (2011). Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: A case study of rivers in south-eastern France. *Hydrobiologia*, 673(1), 259–271. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0786-1>
- Besse-Lototskaya, A., Verdonschot, P., Coste, M., & Van de Vijver, B. (2011). Evaluation of European diatom trophic indices. *Ecological Indicators*, 11(2), 456–467. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.06.017>
- Biggs, B. J. F., Stevenson, R., & Lowe, R. (1998). A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv Für Hydrobiologie*, 143, 21–56.
- Biggs, B. J. F., & Stokseth, S. (1996). Hydraulic Habitat Suitability for Periphyton in Rivers. *Regulated Rivers: Research & Management*, 12(2–3), 251–261. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1099-1646\(199603\)12:2/3<251::AID-RRR393>3.0.CO;2-X](https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-1646(199603)12:2/3<251::AID-RRR393>3.0.CO;2-X)
- Biggs, B. J. F., & Thomsen, H. A. (1995). Disturbance of Stream Periphyton by Perturbations in Shear Stress: Time to Structural Failure and Differences in Community Resistance1. *Journal of Phycology*, 31(2), 233–241. <https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1995.00233.x>
- Biggs, B. J. F., Tuchman, N. C., Lowe, R. L., & Stevenson, R. J. (1999). Resource Stress Alters Hydrological Disturbance Effects in a Stream periphyton Community. *Oikos*, 85(1), 95–108. <https://doi.org/10.2307/3546795>
- Biggs, C. R., Yeager, L. A., Bolser, D. G., Bonsell, C., Dichiera, A. M., Hou, Z., Keyser, S. R., Khursigara, A. J., Lu, K., Muth, A. F., Negrete, B., & Erisman, B. E. (2020). Does functional redundancy affect ecological stability and resilience? A review and meta-analysis. *Ecosphere*, 11(7), e03184. <https://doi.org/10.1002/ecs2.3184>
- Bíró, R., Ács, É., Lengyel, E., & Stenger-Kovács, C. (2011). A Csigere-patak kovaalga biótája. *Hidrológiai Közlöny*, 61(6), 22–24.

- Blum, J. L. (1954). Evidence for a Diurnal Pulse in Stream Phytoplankton. *Science*, 119(3099), 732–734. <https://doi.org/10.1126/science.119.3099.732>
- Blum, J. L. (1957). An ecological study of the algae of the Saline River, Michigan. *Hydrobiologia*, 9(4), 361–408. <https://doi.org/10.1007/BF00150384>
- Borics, G., Abonyi, A., Salmaso, N., & Ptačnik, R. (2021). Freshwater phytoplankton diversity: Models, drivers and implications for ecosystem properties. *Hydrobiologia*, 848, 53–75. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04332-9>
- Borics, G., Tóthmérész, B., Lukács, B. A., & Várbíró, G. (2012). Functional groups of phytoplankton shaping diversity of shallow lake ecosystems. In N. Salmaso, L. Naselli-Flores, L. Cerasino, G. Flaim, M. Tolotti, & J. Padisák (Eds.), *Phytoplankton responses to human impacts at different scales* (pp. 251–262). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5790-5_19
- Borics, G., Várbíró, G., Grigorszky, I., Krasznai, E., Szabó, S., & Kiss, K. T. (2007). A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers. *Large Rivers*, 17(3–4), 465–486.
- Botta-Dukát, Z., & Czucz, B. (2016). Testing the ability of functional diversity indices to detect trait convergence and divergence using individual-based simulation. *Methods in Ecology and Evolution*, 7(1), 114–126.
- Boulton, A. J., & Brock, M. A. (1999). *Australian freshwater ecology: Processes and management* (First Edition). Gleneagles Publishing.
- Bradley, R. S. (1999). *Paleoclimatology: Reconstructing Climates of the Quaternary*. Elsevier.
- Brandon, R. N. (1990). *Adaptation and Environment*. Princeton University Press.
- Brown, L. E., & Hannah, D. M. (2008). Spatial heterogeneity of water temperature across an alpine river basin. *Hydrological Processes*, 22(7), 954–967. <https://doi.org/10.1002/hyp.6982>
- Brown, S. D., & Austin, A. P. (1973). Diatom Succession and Interaction in Littoral Periphyton and Plankton. *Hydrobiologia*, 43(3), 333–356. <https://doi.org/10.1007/BF00015355>
- Cao, Y., & Hawkins, C. P. (2019). Weighting effective number of species measures by abundance weakens detection of diversity responses. *Journal of Applied Ecology*, 56(5), 1200–1209. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13345>
- Cattaneo, A., & Amireault, M. C. (1992). How Artificial Are Artificial Substrata for Periphyton? *Journal of the North American Benthological Society*, 11(2), 244–256. <https://doi.org/10.2307/1467389>
- Cattaneo, A., Kerimian, T., Roberge, M., & Marty, J. (1997). Periphyton distribution and abundance on substrata of different size along a gradient of stream trophy de Montréal. *Hydrobiologia*, 354(1), 101–110. <https://doi.org/10.1023/A:1003027927600>
- Chao, A., Chiu, C.-H., & Jost, L. (2014). Unifying Species Diversity, Phylogenetic Diversity, Functional Diversity, and Related Similarity and Differentiation Measures Through Hill

- Numbers. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 297–324. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091540>
- Claus, G. (1961). Monthly ecological studies on the flora of the Danube at Vienna in 1957–58. *Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 14(1), 459–465. <https://doi.org/10.1080/03680770.1959.11899313>
- Connell, J. H. (1978). Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science*, 199(4335), 1302–1310. <https://doi.org/10.1126/science.199.4335.1302>
- Connor, E. F., & McCoy, E. D. (1979). The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *The American Naturalist*, 113(6), 791–833.
- Coyle, J. R., Halliday, F. W., Lopez, B. E., Palmquist, K. A., Wilfahrt, P. A., & Hurlbert, A. H. (2014). Using trait and phylogenetic diversity to evaluate the generality of the stress-dominance hypothesis in eastern North American tree communities. *Ecography*, 37(9), 814–826. <https://doi.org/10.1111/ecog.00473>
- DeNicola, D., Eyto, E., Wemaere, A., & Irvine, K. (2004). Using epilithic algal communities to assess trophic status in Irish lakes. *Journal of Phycology*, 40, 481–495. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2004.03147.x>
- Desrosiers, C., Leflaive, J., Eulin, A., & Ten-Hage, L. (2014). Optimal colonization and growth of marine benthic diatoms on artificial substrata: Protocol for a routine use in bioindication. *Journal of Applied Phycology*, 26(4), 1759–1771. <https://doi.org/10.1007/s10811-013-0204-3>
- Döll, P., & Schmied, H. M. (2012). How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters*, 7(1), 014037. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014037>
- Döll, P., Trautmann, T., Gerten, D., Schmied, H. M., Ostberg, S., Saaed, F., & Schleussner, C.-F. (2018). Risks for the global freshwater system at 1.5 C and 2 C global warming. *Environmental Research Letters*, 13(4), 044038. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/aab792>
- Drum, R. (1964). Ecology of diatoms in the Des Moines River. *Retrospective Theses and Dissertations*. <https://doi.org/10.31274/rtd-180813-4725>
- Edwards, F. K., Baker, R., Dunbar, M., & Laizé, C. (2012). *A review of the processes and effects of droughts and summer floods in rivers and threats due to climate change on current adaptive strategies*.
- Elias, C., Rocha, R., Feio, M., Figueira, E., & Almeida, S. (2017). Influence of the colonizing substrate on diatom assemblages and implications for bioassessment: A mesocosm experiment. *Aquatic Ecology*, 51(1), 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10452-016-9605-0>
- Elton, C. S. (1927). *Animal Ecology*. University of Chicago Press.
- Ettl, H. (1983). Chlorophyta I. Phytomonadina. In *Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Vol. 9, p. 808). Gustav Fischer Verlag. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10027217611/>

- Faith, D. P. (1992). Conservation evaluation and phylogenetic diversity. *Biological Conservation*, 61(1), 1–10. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(92\)91201-3](https://doi.org/10.1016/0006-3207(92)91201-3)
- Falasco, E., Piano, E., & Bona, F. (2016). Diatom flora in Mediterranean streams: Flow intermittency threatens endangered species. *Biodiversity and Conservation*, 25(14), 2965–2986. <https://doi.org/10.1007/s10531-016-1213-8>
- Finkel, Z. V., Vaillancourt, C. J., Irwin, A. J., Reavie, E. D., & Smol, J. P. (2009). Environmental control of diatom community size structure varies across aquatic ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 276(1662), 1627–1634. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1610>
- Fox, J. W. (2004). Effects of Algal and Herbivore Diversity on the Partitioning of Biomass Within and Among Trophic Levels. *Ecology*, 85(2), 549–559. <https://doi.org/10.1890/03-0095>
- Gómez, R., Arce, M. I., Baldwin, D. S., & Dahm, C. N. (2017). Water Physicochemistry in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. In T. Datry, N. Bonada, & A. Boulton (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams* (pp. 109–134). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00005-X>
- Gómez, R., Martí, E., & Von Schiller, D. (2020). Water Physicochemistry in IRES. In *Intermittent rivers and ephemeral streams: What water managers need to know. Technical report – Cost ACTION CA 15113* (pp. 46–57). https://www.researchgate.net/publication/342200370_Intermittent_rivers_and_ephemeral_streams_what_water_managers_need_to_know_Technical_report_-_Cost_ACTION_CA_15113
- Gottschalk, S., & Kahlert, M. (2012). Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients. *Hydrobiologia*, 694(1), 41–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1128-7>
- Grigorszky, I., Vasas, F., & Borics, G. (1999). *Vízi Természet és Környezetvédelem, 8., a páncélos-ostoros algák (Dinophyta) kishatározója*. Környezetgazdálkodási Intézet.
- Grime, J. P. (1973). Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. *Nature*, 242(5396), 344–347. <https://doi.org/10.1038/242344a0>
- Grime, J. P. (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111(982), 1169–1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- Grime, J. P. (1979). Primary strategies in plants. *Transactions of the Botanical Society of Edinburgh*, 43(2), 151–160. <https://doi.org/10.1080/03746607908685348>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1), 1–9.
- Hoagland, K. D., Roemer, S. C., & Rosowski, J. R. (1982). Colonization and Community Structure of Two Periphyton Assemblages, with Emphasis on the Diatoms

- (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, 69(2), 188–213. <https://doi.org/10.2307/2443006>
- IPCC, I. P. on C. C. (2014). *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Summary for policy makers and technical summary*. Cambridge University Press.
- Javornický, P. (2003). Taxonomic notes on some freshwater planktonic Cryptophyceae based on light microscopy. In L. Naselli-Flores, J. Padisák, & M. T. Dokulil (Eds.), *Phytoplankton and Equilibrium Concept: The Ecology of Steady-State Assemblages* (pp. 271–283). Springer.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- Kadlubowska, J. Z. (1984). *Conjugatophyceae I., Zygnemales*. (Vol. 16). Gustav Fischer Verlag. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10027217611/>
- Katoh, K. (1992). Correlation Between Cell Density and Dominant Growth Form of Epilithic Diatom Assemblages. *Diatom Research*, 7(1), 77–86. <https://doi.org/10.1080/0269249X.1992.9705198>
- Kattge, J., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I. C., Leadley, P., Bönsch, G., Garnier, E., Westoby, M., Reich, P. B., Wright, I. J., Cornelissen, J. H. C., Violle, C., Harrison, S. P., Bodegom, P. M. V., Reichstein, M., Enquist, B. J., Soudzilovskaia, N. A., Ackerly, D. D., Anand, M., ... Wirth, C. (2011). TRY – a global database of plant traits. *Global Change Biology*, 17(9), 2905–2935. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02451.x>
- Kelly, M. (2013). Data rich, information poor? Phytobenthos assessment and the Water Framework Directive. *European Journal of Phycology*, 48(4), 437–450. <https://doi.org/10.1080/09670262.2013.852694>
- Kelly, M., Ács, É., Bertrin, V., Bennion, H., Borics, G., Burgess, A., Denys, L., Ecke, F., Kahlert, M., Karjalainen, S., Kennedy, B., Marchetto, A., Morin, S., Picinska-Faltynowicz, J., Phillips, G., Schönfelder, I., Schönfelder, J., Urbanic, G., van Dam, H., & Poikane, S. (2014). *Water Framework Directive Intercalibration Technical Report: Phytobenthos ecological assessment methods*. <https://doi.org/10.2788/7466>
- Kelly, M. G., King, L., Jones, R. I., Barker, P. A., & Jamieson, B. J. (2008). Validation of diatoms as proxies for phytobenthos when assessing ecological status in lakes. *Hydrobiologia*, 610(1), 125–129. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9427-8>
- Kókai, Z., Bácsi, I., Török, P., Buczkó, K., Krasznai, E., Balogh, C., Tóthmérész, B., & B-Béres, V. (2015). Halophilic diatom taxa are sensitive indicators of even short term changes in lowland lotic systems. *Acta Botanica Croatica*, 74(2). <https://doi.org/10.1515/botcro-2015-0025>
- Kókai, Z., 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105443>

- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1998). *Cyanoprokaryota, 1st part: Chroococcales*. (Vol. 19/1). Gustav Fischer Verlag. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10027217611/>
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (2005). *Cyanoprokaryota, 2nd part: Oscillatoriales* (Vol. 19/2). Elsevier GmbH. <https://ci.nii.ac.jp/naid/10027217611/>
- Krammer, K., & Lange-Bertalot, H. (1997a). *Bacillariophyceae 1., Naviculaceae*. (H. Gerloff, J. H. Heynig, & D. Mollenhauer, Eds.). Elsevier.
- Krammer, K., & Lange-Bertalot, H. (1997b). *Bacillariophyceae 2., Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae* (H. Gerloff, J. H. Heynig, & D. Mollenhauer, Eds.). Elsevier.
- Krammer, K., & Lange-Bertalot, H. (2004a). *Bacillariophyceae 3., Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. (H. Gerloff, J. H. Heynig, & D. Mollenhauer, Eds.). Spektrum Akademischer Verlag.
- Krammer, K., & Lange-Bertalot, H. (2004b). *Bacillariophyceae 4., Achnanthesaceae. Kritische ergänzungen zu achnanthes s. L., Naviculas. Str., Gomphonema. Gesamt literaturverzeichnis teil 1–4*. (H. Gerloff, J. H. Heynig, & D. Mollenhauer, Eds.). Spektrum Akademischer Verlag.
- Kröpfel, K., Vladár, P., Szabó, K., Ács, É., Borsodi, A. K., Szikora, S., Caroli, S., & Zárny, G. (2006). Chemical and biological characterisation of biofilms formed on different substrata in Tisza river (Hungary). *Environmental Pollution*, 144(2), 626–631. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2006.01.031>
- Laliberté, E., & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299–305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Lane, C. M., Taffs, K. H., & Corfield, J. L. (2003). A comparison of diatom community structure on natural and artificial substrata. *Hydrobiologia*, 493(1), 65–79. <https://doi.org/10.1023/A:1025498732371>
- Lange, K., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2016). A trait-based framework for stream algal communities. *Ecology and Evolution*, 6(1), 23–36. <https://doi.org/10.1002/ece3.1822>
- Larson, C. A., & Passy, S. I. (2012). Taxonomic and functional composition of the algal benthos exhibits similar successional trends in response to nutrient supply and current velocity. *FEMS Microbiology Ecology*, 80(2), 352–362. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6941.2012.01302.x>
- Laureto, L. M. O., Cianciaruso, M. V., & Samia, D. S. M. (2015). Functional diversity: An overview of its history and applicability. *Natureza & Conservação*, 13(2), 112–116. <https://doi.org/10.1016/j.ncon.2015.11.001>
- Law, R. J., Elliott, J. A., & Thackeray, S. J. (2014). Do functional or morphological classifications explain stream phytobenthic community assemblages? *Diatom Research*, 29(4), 309–324. <https://doi.org/10.1080/0269249X.2014.889037>
- Lefcheck, J. S., Buchheister, A., Laumann, K. M., Stratton, M. A., Sobocinski, K. L., Chak, S. T. C., Clardy, T. R., Reynolds, P. L., Latour, R. J., & Duffy, J. E. (2014). Dimensions of

- biodiversity in Chesapeake Bay demersal fishes: Patterns and drivers through space and time. *Ecosphere*, 5(2), 1–48. <https://doi.org/10.1890/ES13-00284.1>
- Lengyel, E., Padisák, J., & Stenger-Kovács, C. (2015). Establishment of equilibrium states and effect of disturbances on benthic diatom assemblages of the Torna-stream, Hungary. *Hydrobiologia*, 750(1), 43–56. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2065-4>
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (2003). *Multivariate Analysis of Ecological Data Using CANOCO*. Cambridge University Press.
- Lukács, Á., Bácsi, I., Kókai, Z., Borics, G., Varbiro, G., 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. <https://doi.org/10.1002/eco.2286>
- Lukács, Á., Kókai, Z., 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(1), 231–245. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3711-z>
- Luttenton, M. L., Vansteenburg, J. B., & Rada, R. G. (1986). Phycoperiphyton in selected reaches of the Upper Mississippi River: Community composition, architecture, and productivity. *Hydrobiologia*, 136(1), 31–45. <https://doi.org/10.1007/BF00051502>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press.
- Marcel, R., Berthon, V., Castets, V., Rimet, F., Thiers, A., Labat, F., & Fontan, B. (2017). Modelling diatom life forms and ecological guilds for river biomonitoring. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 418, 1–15. <https://doi.org/10.1051/kmae/2016033>
- 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(1), 112–118. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x>
- Masouras, A., Karaouzas, I., Dimitriou, E., Tsirtsis, G., & Smeti, E. (2021). Benthic Diatoms in River Biomonitoring—Present and Future Perspectives within the Water Framework Directive. *Water*, 13(4), 478. <https://doi.org/10.3390/w13040478>
- MSZ 260-20. (1980). *Szennyvizek vizsgálata. Összes foszfor meghatározása*.
- MSZ 1484-13. (2009). *Vízminőség. 13. Rész: A nitrát- és a nitrittartalom meghatározása spektrofotometriás módszerrel*.
- MSZ EN 13946. (2003). *Vízminőség. Útmutatás folyók bentikus kovamoszatainak általános mintavételéhez és minta-előkészítéséhez*.
- MSZ EN 14407. (2004). *Vízminőség. Útmutató szabvány folyóvizekből vett minták bentikus kovamoszatjainak azonosításához, számlálásához és értékeléséhez*.
- MSZ EN 15204. (2006). *Vízminőség. Útmutató szabvány a fitoplankton fordított mikroszkópos számlálására (Utermöhl -technika)*.

- MSZ ISO 7150-1. (1992). *Az ammónium meghatározása vízben. Manuális spektrofotometriás módszer.*
- Németh, J. (1997a). *Vízi Természet- és Környezetvédelem, 3, Az ostorosalgák kishatározója 1. (Euglenophyta).*
- Németh, J. (1997b). *Vízi Természet- és Környezetvédelem, 4, Az ostorosalgák kishatározója 2. (Euglenophyta).*
- Oemke, M. P., & Burton, T. M. (1986). Diatom colonization dynamics in a lotic system. *Hydrobiologia*, 139(2), 153–166. <https://doi.org/10.1007/BF00028099>
- Padisák, J., Crossetti, L., & Naselli-Flores, L. (2009). Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: A critical review with updates. *Hydrobiologia*, 621(1), 1–19. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9645-0>
- Parry, G. D. (1981). The meanings of r- and K-selection. *Oecologia*, 48(2), 260–264. <https://doi.org/10.1007/BF00347974>
- Passy, S. I. (2002). Environmental randomness underlies morphological complexity of colonial diatoms. *Functional Ecology*, 16(5), 690–695. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.2002.00671.x>
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, 86(2), 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>
- Passy, S. I., & Larson, C. A. (2011). Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. *Microbial Ecology*, 62(2), 414–424. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9879-7>
- Past Interglacials Working Group of PAGES. (2016). *Interglacials of the last 800,000 years.* 54(1), 162–219.
- Pearman, P. B., Guisan, A., Broennimann, O., & Randin, C. F. (2008). Niche dynamics in space and time. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(3), 149–158. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2007.11.005>
- Pendergrass, A. G., & Knutti, R. (2018). The Uneven Nature of Daily Precipitation and Its Change. *Geophysical Research Letters*, 45(21), 11,980–11,988. <https://doi.org/10.1029/2018GL080298>
- Petchey, O. L., & Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), 741–758. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Plenković-Moraj, A., Kralj, K., & Gligora, M. (2008). Effect of current velocity on diatom colonization on glass slides in unpolluted headwater creek. *Periodicum Biologorum*, 110(3), 291–295.

- Potapova, M., & Hamilton, P. B. (2007). Morphological and ecological variation within the *Achnanthes minutissimum* (Bacillariophyceae) species complex. *Journal of Phycology*, 43(3), 561–575. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2007.00332.x>
- Powell, J. (2021). 2084—Az eltűnt jég nyomában. Athenaeum Kiadó. https://bookline.hu/product/home.action?_v=James_Powell_2084_Az_eltunt_jeg_nyoma&type=22&id=323155
- Pringle, C. M. (1990). Nutrient Spatial Heterogeneity: Effects on Community Structure, Physiognomy, and Diversity of Stream Algae. *Ecology*, 71(3), 905–920. <https://doi.org/10.2307/1937362>
- R Core Team. (2019). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. <http://www.r-project.org/>
- Rao, C. R. (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21(1), 24–43. [https://doi.org/10.1016/0040-5809\(82\)90004-1](https://doi.org/10.1016/0040-5809(82)90004-1)
- Raunkiaer, C. (1934). *The life forms of plants and statistical plant geography; being the collected papers of C. Raunkiaer*. Clarendon Press, Oxford. <https://www.cabdirect.org/cabdirect/abstract/19340701044>
- Raymond, P. A., Hartmann, J., Lauerwald, R., Sobek, S., McDonald, C., Hoover, M., Butman, D., Striegl, R., Mayorga, E., Humborg, C., Kortelainen, P., Dürr, H., Meybeck, M., Ciais, P., & Guth, P. (2013). Global carbon dioxide emissions from inland waters. *Nature*, 503(7476), 355–359. <https://doi.org/10.1038/nature12760>
- Reid, A. J., Carlson, A. K., Creed, I. F., Eliason, E. J., Gell, P. A., Johnson, P. T. J., Kidd, K. A., MacCormack, T. J., Olden, J. D., Ormerod, S. J., Smol, J. P., Taylor, W. W., Tockner, K., Vermaire, J. C., Dudgeon, D., & Cooke, S. J. (2019). Emerging threats and persistent conservation challenges for freshwater biodiversity. *Biological Reviews*, 94(3), 849–873. <https://doi.org/10.1111/brev.12480>
- Reynolds, C. S., Huszar, V., Kruk, C., Naselli-Flores, L., & Melo, S. (2002). Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 24(5), 417–428. <https://doi.org/10.1093/plankt/24.5.417>
- Rimet, F. (2009). Benthic diatom assemblages and their correspondence with ecoregional classifications: Case study of rivers in north-eastern France. *Hydrobiologia*, 636(1), 137. <https://doi.org/10.1007/s10750-009-9943-1>
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012a). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 406(1). <https://doi.org/10.1051/kmae/2012018>
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012b). Biomonitoring river diatoms: Implications of taxonomic resolution. *Ecological Indicators*, 15(1), 92–99. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.014>

- Rimet, F., & Druart, J.-C. (2018). A trait database for Phytoplankton of temperate lakes. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 54(18). <https://doi.org/10.1051/limn/2018009>
- Roberts, E., Kroker, J., Körner, S., & Nicklisch, A. (2003). The role of periphyton during the re-colonization of a shallow lake with submerged macrophytes. *Hydrobiologia*, 506(1), 525–530. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000008560.73832.1c>
- Robson, B. J., & Matthews, T. G. (2004). Drought refuges affect algal recolonization in intermittent streams. *River Research and Applications*, 20(7), 753–763. <https://doi.org/10.1002/rra.789>
- Robson, B. J., Matthews, T. G., Lind, P. R., & Thomas, N. A. (2008). Pathways for algal recolonization in seasonally-flowing streams. *Freshwater Biology*, 53(12), 2385–2401. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02061.x>
- Rosenfeld, J. S. (2002). Functional redundancy in ecology and conservation. *Oikos*, 98(1), 156–162. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980116.x>
- Round, F. E., Crawford, R. M., & Mann, D. G. (1990). *Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press.
- Salmaso, N., & Padisák, J. (2007). Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin, Germany). *Hydrobiologia*, 578(1), 97–112. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0437-0>
- Schmidt, A., & Fehér, G. (1998). *Vízi Természet- és Környezetvédelem, 5, azöldalgák Chlorococcales rendjének kishatározója 1*. Környezetgazdálkodási Intézet.
- Schmidt, A., & Fehér, G. (1999). *Vízi Természet- és Környezetvédelem, 10, azöldalgák Chlorococcales rendjének kishatározója 2*. Környezetgazdálkodási Intézet.
- Schmidt, A., & Fehér, G. (2001). *Vízi Természet- és Környezetvédelem, 13, asárgászöld algák (Xanthophyceae) kishatározója*. Környezetgazdálkodási Intézet.
- Schmidt, H., Thom, M., Wieprecht, S., Manz, W., & Gerbersdorf, S. U. (2018). The effect of light intensity and shear stress on microbial biostabilization and the community composition of natural biofilms. *Research and Reports in Biology*, 9, 1–16. <https://doi.org/10.2147/RRB.S145282>
- Sekar, R., Venugopalan, V., Nandakumar, K., Nair, K. V. K., & Rao, V. N. R. (2004). Early stages of biofilm succession in a lentic freshwater environment. *Hydrobiologia*, 512, 97–108. <https://doi.org/10.1023/B:HYDR.0000020314.69538.2c>
- Soininen, J., Jamoneau, A., Rosebery, J., & Passy, S. I. (2016). Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. *Global Ecology and Biogeography*, 25(8), 940–950. <https://doi.org/10.1111/geb.12452>
- Stanković, I., Vlahović, T., Gligora Udovič, M., Várbíró, G., & Borics, G. (2012). Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers. In N. Salmaso, L. Naselli-Flores, L. Cerasino, G. Flaim, M. Tolotti, & J. Padisák (Eds.),

- Phytoplankton responses to human impacts at different scales* (pp. 217–231). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-5790-5_17
- Stenger-Kovács, C., 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.07.026>
- Stenger-Kovács, C., 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. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.06.003>
- Stenger-Kovács, C., Padisák, J., Soróczki-Pintér, É., Ács, É., Borics, G., Buczkó, K., & Van Dam, H. (2006). The effect of hydromorphological modifications of streamflow compositional features of attached diatom assemblages in Hungarian streams. In É. Ács, K. T. Kiss, J. Padisák, & K. É. Szabó (Eds.), *6th International Symposium on Use of algae for monitoring rivers*. (pp. 139–145). Magyar Algológiai Társaság.
- Stevenson, R. J., Bothwell, M. L., Lowe, R. L., & Thorp, J. H. (1996). *Algal Ecology: Freshwater Benthic Ecosystem*. Academic Press.
- Stubbington, R., England, J., Wood, P. J., & Sefton, C. E. M. (2017). Temporary streams in temperate zones: Recognizing, monitoring and restoring transitional aquatic-terrestrial ecosystems. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 4(4), e1223. <https://doi.org/10.1002/wat2.1223>
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, C., Padisák, J., & Rimet, F. (2016). Trait-based ecological classifications for benthic algae: Review and perspectives. *Hydrobiologia*, 776(1), 1–17. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2736-4>
- Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the Relationship between r/K Selection and Environmental Carrying Capacity: A New Habitat Templet for Plant Life History Strategies. *Oikos*, 58(2), 239–250. <https://doi.org/10.2307/3545432>
- 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)*. www.canoco.com (Microcomputer power). <https://library.wur.nl/WebQuery/wurpubs/reports/341885>
- Török, P., T-Krasznai, E., B-Béres, V., Bácsi, I., Borics, G., & Tóthmérész, B. (2015). Functional diversity supports the biomass–diversity humped-back relationship in phytoplankton assemblages. *Functional Ecology*, 30(9), 1593–1602. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12631>
- Tuchman, M. L., & Stevenson, R. J. (1980). Comparison of clay tile, sterilized rock, and natural substrate diatom communities in a small stream in Southeastern Michigan, USA. *Hydrobiologia*, 75(1), 73–79. <https://doi.org/10.1007/BF00006564>

- Tucker, C. M., Davies, T. J., Cadotte, M. W., & Pearse, W. D. (2018). On the relationship between phylogenetic diversity and trait diversity. *Ecology*, 99(6), 1473–1479. <https://doi.org/10.1002/ecy.2349>
- Uherkovich, G., Ács, É., & Schmidt, A. (1995). *A 'Scenedesmus' zöldalga nemzetség ('Chlorococcales', 'Chlorophyceae') különös tekintettel magyarországi előfordulású taxonjaira*. Magyar Algológiai Társaság.
- Valdivia, N., Segovia-Rivera, V., Fica, E., Bonta, C. C., Aguilera, M. A., & Broitman, B. R. (2017). Context-dependent functional dispersion across similar ranges of trait space covered by intertidal rocky shore communities. *Ecology and Evolution*, 7(6), 1882–1891. <https://doi.org/10.1002/ece3.2762>
- Van Dam, H., Mertens, A., & Sinkeldam, J. (1994). A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from The Netherlands. *Netherland Journal of Aquatic Ecology*, 28(1), 117–133. <https://doi.org/10.1007/BF02334251>
- Van der Grinten, E. V. der, Janssen, M., Simis, S. G. H., Barranguet, C., & Admiraal, W. (2004). Phosphate regime structures species composition in cultured phototrophic biofilms. *Freshwater Biology*, 49(4), 369–381. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01189.x>
- Várbíró, G., Ács, É., Borics, G., Érces, K., Fehér, G., Grigorszky, I., Jappott, T., Kocsis, G., Krasznai, E., Nagy, K., Nagy-László, Z., Pilinszky, Z., & Kiss, K. T. (2007). Use of Self-Organizing Maps (SOM) for characterization of riverine phytoplankton associations in Hungary. *Large Rivers*, 17(3–4), 383–394.
- 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(1), 140459. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140459>
- Villéger, S., Mason, N. W. H., & Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89(8), 2290–2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>
- 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(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>
- von Schiller, D., Bernal, S., Dahm, C. N., & Martí, E. (2017). Nutrient and Organic Matter Dynamics in Intermittent Rivers and Ephemeral Streams. In T. Datry, N. Bonada, & A. Boulton (Eds.), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams* (pp. 135–160). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00006-1>
- Von Schiller, D., Marcé, R., Obrador, B., Gómez-Gener, L., Casas-Ruiz, J. P., Acuña, V., & Koschorreck, M. (2014). Carbon dioxide emissions from dry watercourses. *Inland Waters*, 4, 377–382. <https://doi.org/10.5268/IW-4.4.746>

- Warwick, R. M., & Clarke, K. R. (1995). New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129, 301–305. <https://doi.org/10.3354/meps129301>
- web1. (n.d.). http://geoportal.vizugy.hu/vizgyujtogazd/Docs/HE_16_014_BMkozl_fuggelek.pdf
- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). Package 'corrplot'. *Statistician*, 56(316), e24.
- Weihner, E., & Keddy, P. A. (1995). Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns. *Oikos*, 74(1), 159–164. <https://doi.org/10.2307/3545686>
- Wilhite, D. A., & Glantz, M. H. (1985). Understanding: The Drought Phenomenon: The Role of Definitions. *Water International - WATER INT*, 10(3), 111–120. <https://doi.org/10.1080/02508068508686328>
- Williams, L. G., & Scott, C. (1962). Principal Diatoms of Major Waterways of the United States. *Limnology and Oceanography*, 7(3), 363–379. <https://doi.org/10.4319/lo.1962.7.3.0363>
- Wilson, J. B., James, R. E., Newman, J. E., & Myers, T. E. (1992). Rock pool algae: Species composition determined by chance? *Oecologia*, 91(1), 150–152. <https://doi.org/10.1007/BF00317254>
- Witteveen, N. H., Freixa, A., & Sabater, S. (2020). Local and regional environmental factors drive the spatial distribution of phototrophic biofilm assemblages in Mediterranean streams. *Hydrobiologia*, 847(10), 2321–2336. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04258-2>
- Yachi, S., & Loreau, M. (1999). Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 96(4), 1463–1468. <https://doi.org/10.1073/pnas.96.4.1463>

11. Függelék

Függelék 1. táblázat: A kovaalga alapú vizsgálat során (I.) a mintákban azonosított taxonok listája: 131 taxon (127 faj, 4 nemzetség).

Taxon neve	Rövidítés	Taxon neve	Rövidítés
<i>Achnanthes</i> Bory sp.	ACHS	<i>Navicula</i> Bory sp.	NASP
<i>Achnantheidium biasolettianum</i> (Kützing) Bukhtiyarova	ADBI	<i>Navicula antonii</i> Lange-Bertalot	NANT
<i>Achnantheidium eutrophilum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	ADEU	<i>Navicula capitatoradiata</i> H.Germain ex Gasse	NCPR
<i>Achnantheidium exiguum</i> (Grunow) Czarnecki	ADEG	<i>Navicula cincta</i> (Ehrenberg) Ralfs	NCIN
<i>Achnantheidium minutissimum</i> (Kützing) Czarnecki	ADMI	<i>Navicula cryptocephala</i> Kützing	NCRY
<i>Adlafia minuscula</i> (Grunow) Lange-Bertalot	ADMS	<i>Navicula cryptotenella</i> Lange-Bertalot	NCTE
<i>Amphora inariensis</i> Krammer	AINA	<i>Navicula germantii</i> J.H.Wallace	NGER
<i>Amphora libyca</i> Ehrenberg	ALIB	<i>Navicula gregaria</i> Donkin	NGRE
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	AOVA	<i>Navicula lanceolata</i> (C.Agardh) Kützing	NLAN
<i>Amphora pediculus</i> (Kützing) Grunow	APED	<i>Navicula hundertii</i> E.Reichardt	NLUN
<i>Amphora</i> Ehrenberg ex Kützing sp.	AMPS	<i>Navicula oblonga</i> (Kützing) Kützing	NOBL
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	AUGR	<i>Navicula radiosa</i> Kützing	NRAD
<i>Caloneis bacillum</i> (Grunow) Cleve	CBAC	<i>Navicula recens</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	NRCS
<i>Caloneis silicula</i> (Ehrenberg) Cleve	CSIL	<i>Navicula reichardtiana</i> Lange-Bertalot	NRCF
<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrenberg	CPED	<i>Navicula rostellata</i> Kützing	NVRO
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	CPLA	<i>Navicula salinarum</i> Grunow	NSAL
<i>Craticula buderii</i> (Hustedt) Lange-Bertalot	CRBU	<i>Navicula slesvicensis</i> Grunow	NSLE
<i>Craticula subminuscula</i> (Manguin) C.E.Wetzel & Ector	ESBM	<i>Navicula tripunctata</i> (O.F.Müller) Bory	NTPT
<i>Ctenophora pulchella</i> (Ralfs ex Kützing) D.M.Williams & Round	FPUL	<i>Navicula trivialis</i> Lange-Bertalot	NTRV
<i>Cyclotella atomus</i> Hustedt	CATO	<i>Navicula veneta</i> Kützing	NVEN
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing	CMEN	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützing) W.Smith	NACI
<i>Cyclotella ocellata</i> Pantocsek	COCE	<i>Nitzschia acidoclinata</i> Lange-Bertalot	NACD
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W.Smith	CSOL	<i>Nitzschia amphibia</i> Grunow	NAMP
<i>Cymbella affinis</i> Kützing	CATG	<i>Nitzschia bryophila</i> (Hustedt) Hustedt	NIBR
<i>Cymbella aspera</i> (Ehrenberg) Cleve	CASP	<i>Nitzschia capitellata</i> Hustedt	NCPL
<i>Cymbella helmckeii</i> Krammer	CHLM	<i>Nitzschia communis</i> Rabenhorst	NCOM
<i>Diadema confervacea</i> Kützing	DCOF	<i>Nitzschia commutata</i> Grunow	NICO
<i>Diploneis ovalis</i> (Hilse) Cleve	DOVA	<i>Nitzschia dissipata</i> (Kützing) Rabenhorst	NDIS
<i>Diploneis pseudovalis</i> Hustedt	DPSO	<i>Nitzschia dubia</i> W.Smith	NDUB
<i>Diploneis</i> Ehrenberg ex Cleve sp.	DIPS	<i>Nitzschia fonticola</i> (Grunow) Grunow	NFON
<i>Encyonema mesianum</i> (Cholnoky) D.G.Mann	ENME	<i>Nitzschia frustulum</i> (Kützing) Grunow	NIFR
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse) D.G.Mann	ENMI	<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch	NIGR
<i>Encyonema silesiacum</i> (Bleisch) D.G.Mann	ESLE	<i>Nitzschia hantzschiana</i> Rabenhorst	NHAN
<i>Encyonopsis microcephala</i> (Grunow) Krammer	ENCM	<i>Nitzschia inconspicua</i> Grunow	NINC
<i>Eolimna minima</i> (Grunow) Lange-Bertalot	EOMI	<i>Nitzschia intermedia</i> Hantzsch ex Cleve & Grunow	NINT
<i>Epithemia turgida</i> (Ehrenberg) Kützing	ETUR	<i>Nitzschia liebetruthii</i> Rabenhorst	NLBT
<i>Eumotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt	EBIL	<i>Nitzschia linearis</i> W.Smith	NLIN
<i>Eumotia formica</i> Ehrenberg	EFOR	<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	NPAL
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	FCAP	<i>Nitzschia palea</i> var. <i>debilis</i> (Kützing) Grunow	NPAD
<i>Fragilaria gracilis</i> Østrup	FCGR	<i>Nitzschia paleacea</i> (Grunow) Grunow	NPAE
<i>Fragilaria rumpens</i> (Kützing) G.W.F.Carlson	FCRU	<i>Nitzschia perminuta</i> Grunow	NIPM
<i>Fragilaria vaucheriae</i> (Kützing) J.B.Petersen	FCVA	<i>Nitzschia recta</i> Hantzsch ex Rabenhorst	NREC
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	GACU	<i>Nitzschia tubicola</i> Grunow	NTUB
<i>Gomphonema affine</i> Kützing	GAFF	<i>Nitzschia valdecostata</i> Lange-Bertalot & Simonsen	NVLK
<i>Gomphonema angustatum</i> (Kützing) Rabenhorst	GANG	<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve	PMIC
<i>Gomphonema angustum</i> C.Agardh	GANT	<i>Pinnularia subcapitata</i> W.Gregory	PSCA
<i>Gomphonema clavatum</i> E.Reichardt	GCVT	<i>Placoneis elginensis</i> (W.Gregory) E.J.Cox	PELG
<i>Gomphonema clavatum</i> Ehrenberg	GCLA	<i>Planothidium frequentissimum</i> (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	PLFR
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg	GGRA	<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot	PTLA
<i>Gomphonema insigne</i> W.Gregory	GINS	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot	RABB
<i>Gomphonema micropus</i> Kützing	GMIC	<i>Sellaphora bacillum</i> (Ehrenberg) D.G.Mann	SEBA
<i>Gomphonema minutum</i> (C.Agardh) C.Agardh	GMIN	<i>Sellaphora pupula</i> (Kützing) Mereschkovsky	SPUP
<i>Gomphonema olivaceum</i> (Hornemann) Ehrenberg	GOLI	<i>Sellaphora seminum</i> (Grunow) D.G.Mann	NSEM
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing	GPAR	<i>Stauroneis anceps</i> Ehrenberg	STAN
<i>Gomphonema pumilum</i> (Grunow) E.Reichardt & Lange-Bertalot	GPUM	<i>Stauroneis phoenicenteron</i> (Nitzsch) Ehrenberg	SPHO
<i>Gomphonema sarcophagus</i> W.Gregory	GSAR	<i>Surirella angusta</i> Kützing	SANG
<i>Gomphonema tergestinum</i> (Grunow) Fricke	GTER	<i>Surirella brébissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot	SBRE
<i>Gomphonema truncatum</i> Ehrenberg	GTRU	<i>Surirella minuta</i> Brébisson ex Kützing	SUMI
<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützing) Rabenhorst	GYAC	<i>Surirella ovalis</i> Brébisson	SOVI
<i>Halamphora montana</i> (Krasske) Levkov	AMMO	<i>Tabularia fasciculata</i> (C.Agardh) D.M.Williams & Round	TFAS
<i>Halamphora veneta</i> (Kützing) Levkov	AVEN	<i>Thalassiosira lacustris</i> (Grunow) G.R.Hasle	THLA
<i>Lemnicola hungarica</i> (Grunow) Round & Basson	LHUN	<i>Tryblionella apiculata</i> W.Gregory	TAPI
<i>Luticola mutica</i> (Kützing) D.G.Mann	LMUT	<i>Tryblionella hungarica</i> (Grunow) Frenguelli	THUN
<i>Mayamaea permissa</i> (Hustedt) K.Bruder & Medlin	MAPE	<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal	FUAC
<i>Melosira varians</i> C.Agardh	MVAR	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	UULN
<i>Meridion circulare</i> (Greville) C.Agardh	MCIR		

Függelék 2. táblázat: A teljes algaközösség elemzésén alapuló vizsgálatok során (II.-III.) a mintákban talált taxonok listája: 68 taxon (40 faj, 28 nemzetség).

Taxon neve	
<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kützinger) Czarneck	<i>Gyrosigma acuminatum</i> (Kützinger) Rabenhorst
<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerheim	<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kützinger) Rabenhorst
<i>Amphora</i> Ehrenberg ex Kützinger sp.	<i>Korshikoviella</i> P.C.Silva sp.
<i>Amphora pediculus</i> (Kützinger) Grunow	<i>Lepocinclis acus</i> (O.F.Müller) B.Marin & Melkonian
<i>Anabaena</i> Bory de Saint-Vincent & Flahault sp.	<i>Lepocinclis spirogyroides</i> B.Marin & Melkonian
<i>Anomoeoneis sphaerophora</i> Pfitzer	<i>Limnothrix</i> M.-E.Meffert sp.
<i>Aphanocapsa</i> C.Nägeli sp.	<i>Limnothrix redekei</i> (Goor) Meffert
<i>Aphanothece</i> C.Nägeli sp.	<i>Melosira varians</i> C.Agardh
<i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenberg) Simonsen	<i>Meridion circulare</i> (Greville) C.Agardh
<i>Caloneis</i> Cleve sp.	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thuret) Komárková-Legnerová
<i>Centrales</i> sp.	<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová
<i>Centrtractus belenophorus</i> (Schmidle) Lemmermann	<i>Monoraphidium tortile</i> (West & G.S.West) Komárková-Legnerová
<i>Characium</i> A. Braun sp.	<i>Navicula</i> Bory sp.
<i>Chlamydomonas</i> Ehrenberg sp.	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kützinger) W.Smith
<i>Chlorella</i> Beyerlinck [Beijerinck] sp.	<i>Nitzschia</i> Hassall sp.
<i>Chroococcus</i> Nægeli sp.	<i>Pandorina morum</i> (O.F.Müller) Bory
<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs	<i>Peridinium</i> Ehrenberg sp.
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	<i>Pinnularia</i> Ehrenberg sp.
<i>Cryptomonas</i> Ehrenberg sp.	<i>Pinnularia microstauron</i> (Ehrenberg) Cleve
<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützinger	<i>Plagioselmis lacustris</i> (Pascher & Ruttner) Javornický
<i>Cymatopleura solea</i> (Brébisson) W.Smith	<i>Plagioselmis nannoplantica</i> (Skuja) G.Novarino
<i>Desmodesmus communis</i> (E.Hegewald) E.Hegewald	<i>Planctolyngbya limnetica</i> (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	<i>Planothidium lanceolatum</i> (Brébisson ex Kützinger) Lange-Bertalot
<i>Encyonema</i> Kützinger sp.	<i>Pseudanabaena</i> Lauterborn sp.
<i>Epithemia</i> Kützinger sp.	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot
<i>Euglena</i> Ehrenberg sp.	<i>Stauroneis</i> Ehrenberg sp.
<i>Euglena texta</i> (Dujardin) Hübner	<i>Surirella brebissonii</i> Krammer & Lange-Bertalot
<i>Eumotia bilunaris</i> (Ehrenberg) Schaarschmidt	<i>Surirella</i> Turpin sp.
<i>Eumotia</i> Ehrenberg sp.	<i>Trachelomonas intermedia</i> P.A.Dangeard
<i>Eumotia formica</i> Ehrenberg	<i>Trachelomonas volvocina</i> (Ehrenberg) Ehrenberg
<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	<i>Trachelomonas volvocinopsis</i> Sviridov
<i>Gomphonema acuminatum</i> Ehrenberg	<i>Trachelomonas woywickii</i> Koczwara
<i>Gomphonema</i> Ehrenberg sp.	<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère
<i>Gymnodinium</i> F.Stein sp.	<i>Zygnema</i> C.Agardh sp.