

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Szélsőséges időjárási események hatása
bevonatalkotó algaközösségek összetételére és
diverzitására**

Lukács Áron

Témavezetők:

Dr. Bácsi István

Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2022

Doktori (PhD) értekezés tézisei

**Szélsőséges időjárási események hatása
bevonatalkotó algaközösségek összetételére és
diverzitására**

Lukács Áron

Témavezetők:

Dr. Bácsi István

Dr. Bácsiné Dr. Béres Viktória



DEBRECENI EGYETEM

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2022

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).

Annak ellenére, hogy az éghajlatváltozás folyamata, 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). Ezen változások nyomán az extrém időjárási események gyakoriságának növekedése figyelhető meg. A csapadék mennyisége térben és időben egyaránt egyre egyenetlenebbül oszlik el világszerte (pl.: heves esőzések, valamint hosszú száraz periódusok) (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 vízszintesökkenés, vagy akár a kiszáradás. Ezek a jelenségek a kisvízfolyásokat, méretükből adódóan, nagyobb mértékben fenyegetik. Az utóbbi évtizedekben többek között a globális éghajlatváltozás miatt az időszakos vízfolyások aránya jelentős mértékű növekedést mutat (Messenger et al., 2021), így ezek vizsgálata elengedhetetlen a jövőbeli vízügyi és természetvédelmi kezelések megalapozásához.

A kisvízfolyásokban a mederfelületre vonatkoztatott víztérfogat kisebb, mint a nagyobb vízfolyások esetében, így itt a felületeken élő bevonatalkotó élőlények szerepe is hangsúlyosabb. Ezen élőhelyeken az egyik legjelentősebb elsődleges termelők a bevonatalkotó algák, melyek egyben a táplálékhálózatban is jelentős szerepet töltenek be (Robson et al., 2008; Robson és Matthews, 2004).

Felmerül a kérdés, hogy a szélsőséges időjárási viszonyok által előidézett vízjárási események milyen hatást gyakorolnak az algaközösségek szerkezetére ezekben a vízfolyásokban. Mivel a változó környezeti feltételekhez az algák különböző funkcionális jellegeik révén képesek adaptálódni, ezért a közösség szerkezetéről a taxonómiai alapokon nyugvó és a jelleg alapú vizsgálatok is fontos információkat szolgáltatnak.

A fitobenton vizsgálatának egy speciális típusát képviselik a kolonizációs kísérletek, ahol lehetőség van a közösség szerkezetében 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).

1.1. A vizsgálatok leírása

Tanulmányaink alapjául egy alföldi időszakos kisvízfolyáson, a Tócon végzett kolonizációs kísérlet szolgált. Vizsgálataink középpontjában az egyes jellegek, valamint az azokból létrehozott kombinált csoportosítási rendszerek, illetve a jelleg alapú funkcionális diverzitás metrikák időbeli változásának nyomon követése és környezeti változókval való összefüggésének feltárása állt.

A kolonizációs kísérletsorozat alatt olyan nem várt, extrém időjárási események történtek, melyek mentén két jól elkülöníthető időszakra lehetett tagolni a vizsgálat teljes időtartamát. A vízfolyás vízjárásának fluktuációja alapján így egy közepes zavarással- és egy erős zavarással jellemezhető periódust különítettünk el, melyeknek hatásán az erős fizikai zavarás hatására rekolonizációs folyamat indult el a bentikus algaközösségben.

1. Első vizsgálatunkban a bevonatalkotó kovaalga közösség szerkezetét elemeztük. Összevetettük, hogy a kovaalga ökológiai guildek és a sejtméret kategóriák, valamint az ezek kombinációjával újonnan létrehozott kombinált ökomorfológiai funkcionális csoportok hogyan képesek megjeleníteni a kovaalga közösség szerkezetének változásait a kolonizáció során változó környezeti feltételek mellett.

2. A kovaalgák általában nagy arányban találhatók meg a fitobentonban, mellettük azonban számos más taxonómiai csoport is képviselteti magát, így kizárólagos vizsgálatukkal nem kapható holisztikus kép a bevonatalkotó algaközösség szerkezetéről. Ezért második vizsgálatunkban a teljes bentikus algaközösséget vettük górcső alá önálló jelleg kategóriák és az azokból képzett kombinált trait csoportok időbeli változását nyomon követve.

3. Harmadik vizsgálatunkban az extrém időjárási események közösségformáló hatására fókuszáltunk és arra kerestük a választ, hogy a különböző diverzitásmetrikák (taxonómiai alapú, filogenetikai, valamint funkcionális diverzitás) hogyan változnak a kolonizáció közepesen zavart és erősen zavart periódusaiban.

1.2. Hipotézisek

1. A kovaalga alapú elemzésekkel kapcsolatban megfogalmazott feltételezéseink:

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

(ii) Az újonnan létrehozott, húsz kategóriából álló kombinált öko-morfológiai csoportosítás elég robusztus ahhoz, hogy a környezeti változókkal olyan szoros összefüggést adjon, mint maguk a kovaalga taxonok.

2. A teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálatával kapcsolatban megfogalmazott feltételezéseink:

(i) Erős összefüggést feltételeztünk az önálló jelleg kategóriák és a környezeti változók között a kolonizáció különböző zavarási intenzitással jellemezhető időszakokban a nem kovaalga taxonok vizsgálatokba történő bevonásával.

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

3. A diverzitásmetrikák változásai és a kolonizáció különböző zavarással jellemezhető periódusai közötti összefüggésekkel kapcsolatban hipotéziseinket a köztes zavarási elmélet mentén (Connell, 1978) fogalmaztuk meg:

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

(ii) Feltételeztük azt is, hogy a vízjárásban 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.

2. Anyag és módszer

2.1. Mintavétel és feldolgozás

A kolonizációs kísérletre 2014.03.15.-2014.06.06. között került sor, Debrecen – Józsa fölött a Tóció felső szakaszán. Mesterséges aljzatként egységes méretű falapocskákat használtunk. A falapocskákat három sorban egymás mögé felfűzve helyeztük el a folyásiránnyal párhuzamosan. 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).

Minden mintavétel alkalmával a helyszínen vízmélységet (cm), vízsebességet (m/s), valamint pH-t, víz hőmérsékletet ($^{\circ}\text{C}$), oxigén telítettséget (%), oldott oxigéntartalmat (mg/l), vezetőképességet ($\mu\text{S}/\text{cm}$) és redoxpotenciált (mV) mértünk. Ezen kívül laboratóriumi elemzésre 20 ml vízmintát gyűjtöttünk, melyekből 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.

A kovaalga alapú elemzésekhez a bentikus algaminták feltárása és a tartós preparátum készítése az MSZ EN 13946 (2003) szabvány szerint történ. A preparátumokat 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 teljes algaközösség vizsgálatán alapuló tanulmányainkhoz a feltáratlan minták vizsgálata, az egyedek számolása és határozása, ülepítőkamrában történt. A számolásnál és határozásnál a fitoplankton vizsgálatoknál ajánlott MSZ EN 15204 (2006) szabványt tekintettük mérvadónak. A mintában található taxonokat fordított mikroszkóppal (Leica DMIL), 400 $\times$ -os nagyításon azonosítottuk.

2.2. Adatelemzés és értékelés

A mikroszkópos munka során azonosított taxonokat traitekbe, valamint az általunk létrehozott kombinált csoportokba soroltuk:

1. A kovaalga alapú vizsgálatban a taxonokat ökológiai guildekbe (alacsony profilú, magas profilú, mozgékony és planktonikus - Passy, 2007 módosítva Rimet és Bouchez, 2012) és sejtméret kategóriákba (5 kategória - Berhon et al., 2011), valamint a belőlük képzett 20 kombinált öko-morfológiai funkcionális csoportokba soroltuk (B-Béres et al., 2016).

2. A teljes algaközösség önálló jelleg szerinti csoportosításába az előbb említett 5 sejtméret kategóriát, 3 életforma típust (egysejtű, koloniális és fonalas - Rimet és Bouchez, 2012), 3 mobilitási kategóriát (nem mobilis, lassan mozgó, gyorsan mozgó), valamint az aljzathoz való rögzülés erőssége szerint elkülönített 3 kategóriát (erősen, közepesen és gyengén rögzülő) vontuk be. A négy önálló jelleg kategóriáit kombinálva, a nem értelmezhető kombinációk kiszűrését követően, 56 kombinált trait csoportot hoztunk létre (Lukács et al., 2018).

3. A diverzitás alapú vizsgálatokban két taxonómiai alapon nyugvó diverzitást (fajszám, effektív Shannon-H - Jost, 2006), egy filogenetikai diverzitás metrikát (D(T) - Chao et al., 2014) és négy funkcionális diverzitás metrikát (funkcionális- gazdagság, egyenletesség, divergencia és diszperzió – Mason et al., 2005; Laliberté és Legendre, 2010) alkalmaztunk. Kiszámításukhoz a teljes algaközösség önálló jelleg kategóriáit (lásd fentebb, 2.) vettük alapul.

A kovaalga alapú vizsgálatban az egyes mintákban fellelhető közösségek és a környezeti tényezők közötti kapcsolatok elemzéséhez, valamint a legjelentősebb abiotikus tényezők kiválasztásához főkomponens analízist használtunk. A legjelentősebb környezeti tényezők és az algaközösségek több szempontból vizsgált összetétele (taxonómiai összetétel, ökológiai guildek, sejtméret, öko-morfológiai kombinált csoport) közötti kapcsolat elemzéséhez pedig kanonikus korrespondencia analízist használtunk. Annak ellenőrzésére, hogy a közösség összetétele eltérést mutat-e a véletlenszerű mintázattól, Monte-Carlo permutációs tesztet alkalmaztunk.

A második vizsgálatban a környezeti tényezők és a teljes algaközösség összetétele közötti kapcsolatok elemzéséhez, valamint a legjelentősebb környezeti tényezők kiválasztásához szintén főkomponens analízist használtunk. A teszt alapján kiválasztott környezeti tényezők és az algaközösség összetétele (életforma típusok, sejtméret, rögzülés erőssége, mobilitás, valamint a kombinált trait csoportok) közötti összefüggéseket pedig redundancia analízissel teszteltük. A közösség véletlenszerű mintázattól való eltéréseinek tesztelésére ebben az esetben is Monte-Carlo permutációs tesztet alkalmaztunk.

A harmadik vizsgálatban a közepesen- és erősen zavart periódusok elkülönítése a vízmélység és a vízsebesség adatok alapján történt, melyek értékeit nagyban befolyásolták az időjárási körülmények, elsősorban pedig a napi csapadék mennyisége, ezért csapadék adatokat kértünk az OMSZ-tól. A hidrológiai változók ingadozásának mértékét a következőképpen teszteltük: Kiszámítottuk a vízmélység értékeinek terjedelmét (range) és szórását, valamint az egyes mintavételek közötti vízsebesség értékek eltéréseinek abszolút értékeit a két időszakra. Annak a kalkulációjára, hogy a számított értékek milyen mértékben különböznek a két periódusban, egy utas ANOVA-t használtunk. Szintén egy utas ANOVA-val teszteltük a különböző diverzitás metrikák eltéréseinek mértékét a közepesen- és az erősen zavart periódusok között. 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. Az elemzéseket a kolonizáció két időszakára külön-külön végeztük el. Hogy elősegítsük a közösség taxonómiai- és jellegösszetételének értelmezhetőségét az közepesen- és erősen zavart periódusokban, két főkomponens analízist is végeztünk. Ezen elemzésekhez a taxonok relatív gyakoriságát, valamint a jellegek súlyozott átlagát (CWM) alkalmaztuk.

3. Eredmények és diszkusszió

3.1. 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. A harmadik vizsgálatunk keretein belül vízjárási adatok alapján elkülönítettünk egy közepesen- és egy erősen zavart periódust a vizsgálati időtartam alatt. Fontos kihangsúlyozni, hogy az abiotikus tényezők jelentősebb változásokat az erősen zavart periódusban mutattak.

3.2. Kovaalga alapú vizsgálat

Első vizsgálatunkban konkrétan a bentikus kovaalga közösségben bekövetkező változásokat vizsgáltuk, taxonómiai, jelleg, illetve általunk létrehozott kombinált ökomorfológiai funkcionális csoportok szintjén. Azt feltételeztük, hogy még a kevés kategóriából álló jellegek, úgy, mint az ökológiai guildek 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 guildeken és sejtméret kategóriákon belül az egyes taxonok esetenként eltérő irányú változásokat mutattak a környezeti változók mentén, ezért nem volt megfigyelhető markáns

mintázat sem a guildek, sem a sejtméret kategóriák arányainak változásában a kísérletsorozat ideje alatt.

A kolonizáció során az alacsony profilú guild aránya a zavarás hatására kialakult rekolonizációs időszakban megnőtt és nem mutatott szoros összefüggést a környezeti változókkal. A szakirodalom szerint egy kolonizációs folyamat során a magas profilú guildbe tartozó taxonok gyakoriságának növekedése várható (Passy, 2007; Stenger-Kovács et al., 2013). Esetünkben a guild gyakorisága az időben kismértékű csökkenést mutatott, mivel a guild néhány tagja a kísérleti összeállítás kihelyezése közbeni bolygatás miatt leszakadt a már meglévő érett bevonatból és kiüledett az alzatainkra, így már az első napon karakterisztikus volt a közösségben és negatív korrelációt mutatott az idővel. A mozgékony guildbe tartozó taxonok képesek aktívan változtatni a pozíciójukat a biofilmben, így kiválasztva a számukra leginkább megfelelő mikrohabitatot (Passy, 2007). Ezért a kolonizációs folyamat során a guild arányának növekedése várható. Eredményeink nem ezt mutatták. A guild egyes tagjai szintén a kísérleti összeállítás kihelyezése közbeni bolygatásnak köszönhetően az érett bevonatból leszakadva nagy egyedszámban jelent meg a kezdeti időszakban, valamint az erősen zavart időszakig meg is tudtak maradni a közösségben. A heves esőzés hatására azonban a közösség erőteljesen átalakult, a mozgékony profilú guild aránya jelentősen lecsökkent.

A sejtméret kategóriák esetében a hipotézisünk csak részben igazolódott be. Szignifikáns összefüggést figyeltünk meg az egyes kategóriák és a környezeti változók között, azonban a közepes méretkategóriák nem korreláltak egyértelműen a környezeti változókkal. Ez annak köszönhető, hogy ezekben a sejtméret kategóriákban számos eltérő igényű faj található. A kis és nagyméretű taxonok környezeti változók mentén történő elválása meglehetősen szembetűnő volt. A zavarás növekedésének hatására új kolonizációs periódus indult be, melyben néhány kisméretű pionír taxon gyakorisága növekedett meg. A legnagyobb sejtméretű taxonok kezdeti nagy aránya pedig a kísérletsorozat folyamán lecsökkent. Ennek oka szintén abban keresendő, hogy a nagyméretű taxonok kiüledtek a kezdeti bolygatást követően, azonban a zavarás felerősödésével már nem tudtak nagy arányban jelen lenni a bevonatban.

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

3.3. A teljes bevonatalkotó algaközösség vizsgálata

A második vizsgálatunkban már a teljes bevonatalkotó algaközösségben bekövetkező változásokat követtük nyomon, az első vizsgálathoz 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 elemzésekre való bevonásával (pl.: fonalas zöldalgák megjelenése a kolonizációs kísérlet első, stabil vízjárású periódusában).

Az egyes életforma típusok egyértelműen elkülönültek a környezeti tényezők mentén. Míg az egysejtű taxonok a vízhőmérséklettel és az idővel mutattak pozitív korrelációt, valamint negatívan korreláltak a vízmélységgel és vízsebességgel, addig a koloniális és fonalas taxonok ezzel ellentétes tendenciát mutattak. A koloniális kategória a nitrát-tartalommal, illetve a fonalas kategória a vízmélységgel korrelált pozitívan. Az egysejtű kategória negatív korrelációja a vízmélységgel azzal magyarázható, hogy az erősen zavart periódus második felében a vízfolyás elkezdett kiszáradni. Az egysejtű taxonok azonban képesek a kiszáradás, vagy vízkivétel hatására újonnan keletkező mikrohabitatokban megtelepedni (Lange et al., 2016). A koloniális és fonalas kategóriák arányának időbeli változása látszólagosan ellentmond az ide tartozó taxonokkal kapcsolatos általános ismereteinknek, mivel azok 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 ellentmondás feloldására elmondható, hogy a koloniális és fonalas taxonok a Tócióban a kísérlet indításakor az érett bevonatból szakadtak le a bolygatás hatására és ülepedtek ki a kolonizáció kezdetén kihelyezett aljzatokra (Ács és Kiss, 1993). Továbbá, fontos megemlíteni azt is, hogy a kolónia és fonál felépítésének összetettsége jelentősen meghatározza, hogy egy adott taxon mennyire képes alkalmazkodni a zavart környezethez, ahogy azt eredményeink is bizonyították (Passy, 2002)

A rögzülés erőssége szerinti három kategória szintén 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. Lange és munkatársai (2016) 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 közösség szerkezet

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 szintén egyértelmű elkülönülést mutattak a környezeti változók mentén. A nagyméretű csoportok, valamint a vízmélység és a vízsebesség között erős és szembetűnő összefüggés volt megfigyelhető. A taxonok sejtméretének jelentős szerepe van a kolonizációban, hisz mind a kiüledésükre és mind a terjedésükre hatással van (Ács és Kiss, 1993). A nagyméretű bentikus taxonok, súlyukból adódóan gyorsan ki tudnak ülededni, ha a körülmények ezt lehetővé teszik. 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.

Hasonlóan a többi jelleghez, a mobilitás alapján elkülönített kategóriák közösségen belüli aránya és a környezeti változók között egyértelmű összefüggést találtunk. 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).

Habár az önálló jelleg kategóriák minden esetben jól elkülönültek a környezeti változók mentén, mivel kevés számú kategóriából állnak, ezért nem mutattak minden esetben szoros összefüggést velük. 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.

3.4. Diverzitás alapú vizsgálatok

Harmadik vizsgálatunkban azt elemeztük, hogy a két különböző zavarással jellemezhető időszak alatt megmutatkozó közösségszerkezetbeli eltérések milyen diverzitásbeli különbségeket okoznak. Faj- és jelleg alapú metrikák változásait vizsgáltuk a kolonizáció közepes- valamint erős zavarással jellemezhető időszakaiban. Feltételeztük, hogy metrikától függetlenül a diverzitás a közepesen zavar időszakban magasabb lesz, mint az erősen zavar időszakban. Ezt a feltételezést az eredményeink csak részben támasztották alá. A várakozásoktól eltérően a két időszakban a faj alapú metrikák közül a fajszám nem mutatott szignifikáns eltérést a két periódus között. Szintén a várttal ellentétben a funkcionális diverzitás metrikák közül csupán két metrika, a funkcionális divergencia és a funkcionális diszperzió volt szignifikánsan nagyobb a közepesen zavar időszakban.

A hipotézisünk nem igazolódott be, az eredmények azonban rávilágítottak arra, hogy a zavarás hatására sem a fajszámra, sem a funkcionális gazdagságra nem gyakorolt jelentős hatást. Ez arra utal, hogy a zavar körülményeket okozó időjárási szélsőségek még úgy sem voltak képesek kárt okozni a rendszer funkcionalitásában, hogy a vizsgált vízfolyásra csupán kis fajkészlet jellemző. 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). A funkcionális divergencia értékei az erősen zavar periódusban szignifikánsan magasabbak voltak, mint a közepesen zavar időszakban, ami azt jelzi, hogy a jellegek szélsőségei felé tolódott el a közösségszerkezet (Mason et al., 2005). Ezzel összhangban a funkcionális diszperzió szignifikánsan lecsökkent a zavarás hatására, jelezve ezzel, hogy néhány trait dominanciájának irányába mozdult a közösség (Laliberté és Legendre, 2010). Ezzel együtt a filogenetikai diverzitás értékei is lecsökkentek, ami közelrokon taxonok térnyerésére utal, más nagyobb algacsoport rovására. Taxonok tekintetében ez bizonyos fajok dominanciájának növekedésében mutatkozik meg, jellegek tekintetében pedig úgy értelmezhető, hogy a közösségszerkezet 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 zavar állapotok taxonok eltűnéséhez, a filogenetikai diverzitás

csökkenéséhez vezethet, végül akár bizonyos jellegek is kiveszhetnek a közösségből, ami pedig a funkcionális diverzitás csökkenéséhez vezethet.

4. Új tudományos eredmények

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)..

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).

Mozgékony és sejt méret – 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 sejt méret tehát szelekciós előnyt jelent zavart környezetben (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021).



Nyilvántartási szám: DEENK/493/2021.PL
Tárgy: PhD Publikációs Lista

Jelölt: Lukács Áron
Doktori Iskola: Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola
MTMT azonosító: 10060004

A PhD értekezés alapjául szolgáló közlemények

Magyar nyelvű tudományos közlemények hazai folyóiratban (2)

1. **Lukács, Á.**, Dobronoki, D.: Kovaalga közösség kolonizációs vizsgálata egy alföldi kis vízfolyásban.
Hidrol. Közlöny. 95 (5-6), 45-48, 2015. ISSN: 0018-1323.
2. **Lukács, Á.**, Rausz, Á., Uzonyi, Á., Dobronoki, D.: Ökológiai és taxonómiai csoportosítások alkalmazhatósága alföldi vízfolyások kovaalga összetételének értékelésében.
Hidrol. Közlöny. 95 (5-6), 49-52, 2015. ISSN: 0018-1323.

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (3)

3. **Lukács, Á.**, Bácsi, I., Kókai, Z., Borics, G., Várbiro, G., Krasznai, E., B-Béres, V.: Strong influence of climatic extremes on diversity of benthic algae and cyanobacteria in a lowland intermittent stream.
Ecohydrology. 14 (4), 1-13, 2021. ISSN: 1936-0584.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/eco.2286>
IF: 2.843 (2020)
4. **Lukács, Á.**, Kókai, Z., Török, P., Bácsi, I., Borics, G., Várbiro, G., Krasznai, E., Tóthmérész, B., B-Béres, V.: Colonisation processes in benthic algal communities are well reflected by functional groups.
Hydrobiologia. 823 (1), 231-245, 2018. ISSN: 0018-8158.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-018-3711-z>
IF: 2.325
5. B-Béres, V., **Lukács, Á.**, Török, P., Kókai, Z., Novák, Z., Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I.: Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream.
Ecol. Indic. 64 (1), 31-38, 2016. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.031>
IF: 3.898





További közlemények

Idegen nyelvű tudományos közlemények külföldi folyóiratban (2)

6. Kókai, Z., Borics, G., Bácsi, I., **Lukács, Á.**, Tóthmérész, B., Csépes, E., Török, P., B-Béres, V.:
Water usage and seasonality as primary drivers of benthic diatom assemblages in a lowland reservoir.
Ecol. Indic. 106, 1-10, 2019. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105443>
IF: 4.229
7. B-Béres, V., Török, P., Kókai, Z., **Lukács, Á.**, Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I.: Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems.
Ecol. Indic. 82, 183-188, 2017. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.007>
IF: 3.983

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora: 17,278

A közlő folyóiratok összesített impakt faktora (az értekezés alapjául szolgáló közleményekre): 9,066

A DEENK a Jelölt által az iDEa Tudóstérbe feltöltött adatok bibliográfiai és tudásmetriai ellenőrzését a tudományos adatbázisok és a Journal Citation Reports Impact Factor lista alapján elvégezte.

Debrecen, 2021.11.16.



Short thesis for the degree of doctor of philosophy (PhD)

**Impact of extreme weather events on the
composition and diversity of benthic algal
assemblages**

by Áron Lukács

Supervisors:

István Bácsi PhD

Viktória Bácsiné Béres PhD



UNIVERSITY OF DEBRECEN

Juhász-Nagy Pál Doctoral School

Debrecen, 2022

1. Introduction

"The Alps have not had permanent snow and ice since the 2040s." - writes geologist and climate scientist James Powell in his book "The 2084 Report: An oral history of the great warming" (2020), in which he interviews scientists, academics and political leaders about the events of global climate change in the not too distant future. Although the impact of climate change is much more complex, the change itself is inevitable (IPCC, 2014).

Climate change, including a part of the current warming, is a natural process, but human activity has accelerated and intensified the Earth's climate change on an unprecedented scale for not seen in millions of years (Past Interglacials Working Group of PAGES, 2016). These changes have led to an increase in the frequency of extreme weather events. Precipitation is becoming increasingly unevenly distributed in both space and time around the world (Pendergrass and Knutti, 2018).

In surface waters, the most obvious manifestations of extreme weather events are floods and significant water level declines or even drying up. These phenomena pose a greater threat to small watercourses because of their size. The proportion of intermittent watercourses has increased significantly in recent decades in the context of global climate change, so their study is essential for planning and constructing future water management and conservation.

Small watercourses have a smaller volume of water per surface area than larger watercourses, therefore the role of benthic organisms is more important here. Benthic algae are one of the most important primary producers in these habitats and also play an important role in the food web (Robson et al., 2008; Robson and Matthews, 2004).

The question arises as to how the impact of changes of water supply induced by extreme weather events affect the structure of algal communities in watercourses. As algae are able to adapt to changing environmental conditions through their different morphological and functional characteristics, taxonomic- and trait-based studies provide important information on community structure.

Colonisation experiments represent a special type of phytobenthos study, where it is possible to observe the changes in community structure over time. These changes are manifested in both the taxonomic and trait compositions of the community (B-Béres et al., 2014; Lukács et al., 2018; Stenger-Kovács et al., 2013). The response of populations to environmental changes is quite unpredictable in such a community where many species with similar needs coexist. In contrast, the selection advantages of morphological or functional traits are much more predictable (Berthon et al., 2011; Larson and Passy, 2012; Passy, 2007). For this reason, changes in taxonomic

composition are relatively difficult to predict due to the interactions between species with similar needs, whereas changes in functional composition of the community are considered to be more deterministic (Passy and Larson, 2011).

1.1 Description of the studies

Our studies were based on a colonisation experiment in an intermittent lowland watercourse, the Tóció. We focused on revealing ecologically relevant relationships during colonisation. Single traits, combined groups and trait-based diversity metrics were used in analyses.

During the colonisation experiment, extreme weather events were observed in the sampling area, dividing the study period into two distinct periods. Based on the fluctuations of the water flow in the watercourse, an intermediately disturbed and a highly disturbed periods were distinguished, at the boundary of which a recolonisation process was initiated in the algal community due to the disturbance.

1. In our first study, we analysed the structure of benthic diatom assemblages. We compared how diatom ecological guilds, cell size categories and their combinations represent changes in the structure of assemblages under changing environmental conditions during the colonisation.

2. Diatoms are generally found in high proportions in phytobenthos, but other algal groups are also represented in the assemblages. Thus, a holistic picture of the structure of the phytobenthon assemblage cannot be obtained by examining diatoms alone. Therefore, in our second study, the entire benthic algal assemblage was studied.

3. In our third study, we focused on the impact of extreme weather events and aimed to answer how different diversity metrics (taxonomic, phylogenetic and functional diversity) change during intermediately and highly disturbed periods of colonization.

1.2. Hypotheses

1 Our hypotheses about diatom guilds, cell size categories and combined eco-morphological functional groups were the followings:

(i) Even single traits with a few categories, such as diatom guilds and cell size categories, are able to describe structural changes in benthic diatom assemblages during colonization, i.e., as colonization progresses, each category will differentiate along environmental variables.

(ii) The newly created combined eco-morphological groups with twenty categories is robust enough to provide as strong correlation with environmental variables as the diatom taxa themselves.

2 In examining the whole benthic algal assemblage, we hypothesized that different trait-based grouping systems would be able to capture changes during colonization to different extents:

(i) We hypothesized a strong correlation between single trait categories and environmental variables during differently disturbed periods of colonization by including non-diatom taxa in the study.

(ii) We also hypothesized that changes in community structure would be better captured by the use of combined trait groups than by single trait categories themselves.

3 We developed our hypotheses about the relationship between changes in diversity metrics and differently disturbed periods along the intermediate disturbance theory (Connell, 1978):

(i) We hypothesized that disturbances of intermediate frequency or intensity would maximize diversity, regardless of its level (taxonomic, functional and phylogenetic diversity).

(ii) We also hypothesized that extremes in flow shift the trait composition of benthic algal assemblages towards extreme trait values, and thus affect functional diversity more strongly than taxonomic and phylogenetic diversity measures.

2. Material and methods

2.1 Sampling and processing

The colonisation experiment was carried out between 15.03.2014 and 06.06.2014 in the Tóció above Debrecen - Józsa. Uniformly sized wooden plates were used as semi-artificial substrates. The wooden plates were placed in three rows, one plate behind the other, parallel to the flow. At each sampling, three wooden plates were removed from the experimental set-up, one per row, and the scraped coating was preserved with an acetate-free Lugol's solution (ISO EN 13946:2003).

At each sampling, water depth (cm), water velocity (m/s), pH, water temperature (°C), oxygen saturation (%), dissolved oxygen content (mg/l), conductivity ($\mu\text{S}/\text{cm}$) and oxidation reduction potential (mV) were measured in situ. In addition, 20 ml of water samples were collected for laboratory analysis and measured for nitrite (NO_2^- ; mg/l - ISO 1484-13:2009), nitrate (NO_3^- ; mg/l - ISO 1484-13:2009), ammonium (NH_4^+ ; mg/l - ISO 7150-1:1992) and phosphate (PO_4^{3-} ; mg/l - ISO 260-20:1980) using standard photometric methods.

For diatom analyses, the digestion of benthic algal samples and the preparation of the permanent slides were carried out according to MSZ EN 13946 (2003). The slides were examined under a light microscope (Leica DMRB) at 1000-1600 $\times$ magnification using oil immersion lens. Valve counting was performed according to MSZ EN 14407 (2004). At least 400 valves per sample were identified and recorded.

For our studies based on the analysis of the whole benthic assemblage, the examination of undigested samples and the counting and identification of individuals was performed in a sedimentation chamber. For counting and identification, the standard MSZ EN 15204 (2006) recommended for phytoplankton studies was considered as the authoritative standard. Taxa in the sample were identified using a reverse microscope (Leica DMIL) at 400 $\times$ magnification.

2.2. Data analysis and evaluation

Based on the results obtained by microscopic analysis, the taxa were classified into traits and into the combined groups that we created:

1. Diatom ecological guilds (low profile, high profile, motile and planktic - Passy, 2007 modified by Rimet and Bouchez, 2012) and cell size categories (5 categories - Berhon et al., 2011) and the newly created 20 combined eco-morphological functional groups were used in the diatom-based analysis (B-Béres et al., 2016).

2. The aforementioned 5 cell size categories, 3 life form types (unicellular, colonial and filamentous - Rimet and Bouchez, 2012), 3 mobility categories (non-mobile, slow-moving, fast-moving) and 3 categories of strength of attachment to the substrate (strongly, moderately and weakly attached) were included in the grouping of the whole phytobenthos assemblage. Combining the categories of the four independent traits, and after filtering out combinations that were not interpretable, we created 56 combined trait groups (Lukács et al., 2018).

3. For diversity-based analyses, we applied two taxonomic-based diversity metrics (number of taxa, effective Shannon-H - Jost, 2006), one phylogenetic diversity metric (D(T) - Chao et al., 2014) and four functional diversity metrics (functional-richness, evenness, divergence and dispersion - Mason et al., 2005; Laliberté and Legendre, 2010). For their calculation, we used the individual trait categories of the whole phytobenthos assemblages (see 2 above).

In the diatom-based analysis, we used principal component analysis to analyse the relationships between the assemblages and environmental factors in each sample and to select the most significant abiotic factors. In addition, canonical correspondence analysis was used to analyse the relationship between the most significant environmental factors and the composition of the assemblages, which was investigated from several perspectives (taxonomic composition, ecological guilds, cell size, eco-morphological combined group). To check whether the composition of the assemblages differed from the random pattern, a Monte-Carlo permutation test was used.

In the second study, principal component analysis was also used to analyse the relationships between environmental factors and the composition of the whole algal community and to select the most significant environmental factors. The relationships between the environmental factors selected by the test and the composition of the assemblages (life form types, cell size, attachment strength, mobility, and combined

trait groups) were tested by redundancy analysis. Again, a Monte-Carlo permutation test was used to test the deviation of the community from a random pattern.

In the third study, the intermediately and highly disturbed periods were separated on the basis of water depth and water velocity data. The values of these parameters were strongly influenced by weather conditions, especially daily precipitation, and therefore precipitation data were retrieved from the OMSZ. The extent of variability in the hydrological variables was tested as follows: the range and standard deviation of the water depth values and the absolute values of the variation in water velocity values between sampling times were calculated for the two periods. To calculate the extent to which the computed values differ between the two periods, we used one-way ANOVA. Also, a one-way ANOVA was used to test the extent of the differences in the various diversity metrics between the intermediately and highly disturbed periods. To explore the correlations between environmental factors and the indices, we used Pearson's correlation test. The same procedure was used to explore the relationships between the indices (index-index). The analyses were carried out separately for the two periods of colonisation. To facilitate the interpretation of the taxonomic and trait composition of the assemblage in the intermediately and highly disturbed periods, we performed two principal component analyses. For these analyses, we used the relative abundance of taxa and the weighted mean of traits (CWM).

3. Results and discussion

3.1 Changes in environmental factors

For the 12 abiotic variables measured, except for phosphate content and water velocity, some trend in their variation was observed during the experiment. In our third study, we separated an intermediately and a highly disturbed period based on water flow data. It is important to stress that abiotic factors showed more pronounced changes during the highly disturbed period.

3.2. Diatom-based study

In our first study, we focused on the changes in the benthic diatom community at a taxonomic, trait, and combined eco-morphological functional group levels. We hypothesized that even traits with few categories, such as ecological guilds and cell size categories, would be able to reflect changes in the composition of the diatom community, so that each category would be well separated along environmental

variables over time. This hypothesis is not supported by our results. Within guilds and cell size categories, some taxa showed different directional changes along environmental variables, and therefore no distinct pattern was observed in the variation of proportions of either guilds or cell size categories during the study period.

The proportion of low-profile guild increased during the recolonization period following disturbance and did not show a strong correlation with environmental variables. Literature suggests that an increase in the abundance of taxa belonging to the high profile guild is expected during a colonization process (Passy, 2007; Stenger-Kovács et al., 2013). In our case, guild abundance showed a slight decrease over time, as some members of the guild detached from the pre-existing mature biofilm (because of disturbance caused by the deployment of the experimental set-up) and settled on our substrates. Taxa belonging to the motile guild are able to actively change their position in the biofilm, thus selecting the microhabitat most suitable for them (Passy, 2007). Therefore, an increase in the proportion of motile guild is expected during the colonisation process. Our results did not exactly show this. Though, some guild members appeared in large numbers during the initial period due to the detachment from the mature biofilm during the deployment of the experimental setup, and were able to persist in the assemblage until the highly disturbed period. However, the structure of the assemblage was strongly transformed by the heavy rainfall, with the proportion of mobile guild members significantly reduced.

Our hypothesis was only partially confirmed for the cell size categories. We observed a significant correlation between each category and environmental variables, but medium size categories were not clearly significantly correlated with environmental variables. This may be due to the large number of species with different needs in these cell size categories. The separation of small and large taxa along environmental variables was quite striking. As disturbance increased, a new colonization period was initiated, with an increase in the abundance of some small pioneer taxa. This was also due to the fact that large taxa settled out after the initial disturbance, but could no longer be present in high proportions in the biofilm as disturbance increased.

As the combined eco-morphological grouping system has high resolution, it was assumed that it would be closely correlated with environmental variables in a similar way to the taxonomic analysis. This hypothesis was supported by our results. The separation of guilds by cell size categories allowed the detection of significant correlations between environmental factors and taxa of different cell sizes within a guild. Although the classification into ecological guilds is based on similar needs of

individual taxa, the needs of taxa may differ to some extent within a guild. These differences were explored using groups created by combining the two traits.

3.3. Study of the whole benthic algal assemblage

In our second study, we examined the whole benthic algal assemblage, using taxonomic, individual trait and trait-based combined groupings as in the first study. We hypothesized that the inclusion of non-diatom taxa in the analyses would result in a strong correlation between trait categories and environmental variables. Our results, however, only partially supported this hypothesis.

Processes in the biofilm became more transparent and interpretable by including non-diatom taxa in the analyses e.g.: appearance of filamentous green algae in the first period of the colonisation experiment with stable water flow.

The different life forms were clearly differentiated along environmental factors. While unicellular taxa showed a positive correlation with water temperature and time, and a negative correlation with water depth and water velocity, colonial and filamentous taxa showed the opposite trend. The colonial category was positively correlated with nitrate content and the filamentous category with water depth. The negative correlation of the unicellular category with water depth can be explained by the fact that the watercourse started to dry up in the second half of the highly disturbed period. Unicellular taxa, however, are able to colonise newly formed microhabitats as a result of drying or water abstraction (Lange et al., 2016). The temporal variation in the proportion of colonial and filamentous categories appears to contradict our general knowledge of the taxa involved, as they are most abundant in communities under conditions of low nutrient levels and low physical disturbance (Berthon et al., 2011; Law et al., 2014; Marcel et al., 2017; Stenger-Kovács et al., 2013). To resolve this contradiction it has to stress, that colonial and filamentous taxa in the Tóció were found to have detached from the mature biofilm at the start of the experiment due to disturbance caused by the deployment of the experimental setup and have settled onto our substrates (Ács and Kiss, 1993). Furthermore, it is important to note that the complexity of colony and filament structure significantly determines the ability of a given taxa to adapt to a disturbed environment (Passy, 2002).

Three categories of attachment strength were also separated along environmental variables. The strongly attached group showed a strong positive correlation with colonisation time. In contrast, the moderately attached group was positively correlated with nitrate content, while the weakly attached group was positively correlated with water velocity and water depth. Lange et al. (2016) pointed out that certain factors,

such as stability of flow conditions and nutrient supply, may have a significant influence on the relationship between water velocity and attachment strength. Our results also clearly suggest that stability, or lack of stability of flow conditions play a significant role in formation of community structure. While the weakly attached group was most abundant at stable water depth and water velocity during the initial phase of the experiment, highly fluctuating flow conditions during the rainy and dry periods led to an increase in the proportion of strongly attached forms. The proportion of moderately attached taxa was mainly determined by nutrient content rather than water flow.

Cell size categories also showed a clear separation along environmental variables. Strong correlation was found between large sized groups, water depth and water velocity. The cell size of taxa plays an important role in colonisation, as it affects both their settlement and dispersal (Ács and Kiss, 1993). Large benthic taxa, due to their weight, can colonise rapidly if conditions allow them. In contrast, small taxa can survive in highly disturbed habitats (B-Béres et al., 2014, 2016; Kókai et al., 2015; Stenger-Kovács et al., 2013). Consistent with the findings above, our results have clearly shown that the colonisation success of taxa of different sizes depends primarily on the stability of the environment, and in particular on the stability of flow conditions.

Similar to the other traits, we found a clear correlation between the proportion of mobility categories within the community and environmental variables. The ability to move is also one of the most efficient traits for benthic algae to avoid unfavourable conditions and to select the most suitable microhabitat in the biofilm (Passy, 2007), and therefore the tolerance to disturbance of taxa belonging to the different mobility categories is also different (Passy and Larson, 2011). Similar to other authors, our results suggest that high levels of physical disturbance are most tolerated and indicated by taxa with reduced mobility (slow-moving category) (Marcel et al., 2017).

Although the single trait categories were in all cases well separated along the environmental variables, they did not always show a strong correlation with these variables, since they are composed of a small number of categories.. This phenomenon can be explained by the contrasting changes 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.

3.4. Diversity-based studies

In our third study, we analysed how differences in community structure cause differences in diversity in two differently disturbed periods.. We examined changes in taxa- and trait-based metrics during periods of intermediate and high disturbance. 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 among the species-based metrics did not show significant differences 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.

Our hypothesis was not confirmed, but the results showed that neither number of taxa nor functional richness was significantly affected by disturbance. This suggests that the weather extremes that caused the disturbance were not able to damage the functionality of the system even though the studied watercourse was characterised by a small species pool. This suggests that the changes that occurred during the study were not strong enough to 'filter out' the functional roles played by individual species or groups of species from the community (Valdivia et al., 2017). This result illustrates that high functional redundancy allows a system to maintain its functionality even in the presence of stochastic processes such as species or higher taxonomic group loss (Biggs et al., 2020; Yachi and Loreau, 1999). Values of functional divergence were significantly higher in the highly disturbed period than in the intermediately disturbed period, indicating a shift in community structure towards the trait extremes (Mason et al., 2005). In line with this, functional dispersion was significantly reduced under disturbance, indicating that the community shifted towards the dominance of some traits (Laliberté and Legendre, 2010). At the same time, phylogenetic diversity values were also reduced, indicating the dominance of closely related taxa at the expense of other major algal groups. In terms of taxa, this is reflected in an increase in the dominance of certain species, and in terms of traits, it can be interpreted as a shift in community structure towards the extremes.

The changes observed during the study 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 the 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.

4. New scientific results

The importance of flow conditions

We pointed out that flow conditions play a crucial role in the colonisation of benthic algal assemblages in an intermittent lowland stream. The composition of the community was also influenced by nutrient content, but the most significant changes were caused by changes in flow regime.

At the beginning of the study, large algae detached from the mature biofilm in the watercourse during the deployment of the experimental setup. These specimens were able to settle out on our substrates due to stable flow conditions and shallow water depths. Conversely, at the beginning of the highly disturbed period, disturbance by rainfall caused a significant fraction of the biofilm to detach from the surface of the experimental substrates, providing an opportunity for the proliferation of small ruderal pioneer taxa (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018).

Occurrence of extreme trait values in response to disturbance

Our results also revealed that during the highly disturbed period, the diversity of the community decreases and the proportion of extreme trait values increases significantly.

Results from both trait and diversity-based studies showed that a single disturbance first caused the community composition to become unstable, and then, as the frequency and intensity of disturbance increased (heavy rainfall, drying up), the proportion of groups with extreme trait values and trait combinations increased substantially (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021).

Relationship of mobility and cell size with intensity of disturbance

The proportion of mobile taxa showed an increase in both periods, except for the destabilisation of the community. In the initial phase of the experiment, under stable flow conditions, larger sized mobile taxa were predominant, whereas under highly disturbed conditions, small sized mobile species were more abundant. This supports the idea that small cell size contributes to selection advantage in disturbed environments (B-Béres et al., 2016; Lukács et al., 2018, 2021).



Registry number: DEENK/493/2021.PL
Subject: PhD Publication List

Candidate: Áron Lukács
Doctoral School: Pál Juhász-Nagy Doctoral School of Biology and Environmental Sciences
MTMT ID: 10060004

List of publications related to the dissertation

Hungarian scientific articles in Hungarian journals (2)

1. **Lukács, Á.**, Dobronoki, D.: Kovaalga közösség kolonizációs vizsgálata egy alföldi kis vízfolyásban.
Hidrol. Közöny. 95 (5-6), 45-48, 2015. ISSN: 0018-1323.
2. **Lukács, Á.**, Rausz, Á., Uzonyi, Á., Dobronoki, D.: Ökológiai és taxonómiai csoportosítások alkalmazhatósága alföldi vízfolyások kovaalga összetételének értékelésében.
Hidrol. Közöny. 95 (5-6), 49-52, 2015. ISSN: 0018-1323.

Foreign language scientific articles in international journals (3)

3. **Lukács, Á.**, Bácsi, I., Kókai, Z., Borics, G., Várbíró, G., Krasznai, E., B-Béres, V.: Strong influence of climatic extremes on diversity of benthic algae and cyanobacteria in a lowland intermittent stream.
Ecohydrology. 14 (4), 1-13, 2021. ISSN: 1936-0584.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1002/eco.2286>
IF: 2.843 (2020)
4. **Lukács, Á.**, Kókai, Z., Török, P., Bácsi, I., Borics, G., Várbíró, G., Krasznai, E., Tóthmérész, B., B-Béres, V.: Colonisation processes in benthic algal communities are well reflected by functional groups.
Hydrobiologia. 823 (1), 231-245, 2018. ISSN: 0018-8158.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1007/s10750-018-3711-z>
IF: 2.325
5. B-Béres, V., **Lukács, Á.**, Török, P., Kókai, Z., Novák, Z., Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I.: Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream.
Ecol. Indic. 64 (1), 31-38, 2016. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.031>
IF: 3.898





List of other publications

Foreign language scientific articles in international journals (2)

6. Kókai, Z., Borics, G., Bácsi, I., **Lukács, Á.**, Tóthmérész, B., Csépes, E., Török, P., B-Béres, V.:
Water usage and seasonality as primary drivers of benthic diatom assemblages in a lowland reservoir.
Ecol. Indic. 106, 1-10, 2019. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105443>
IF: 4.229
7. B-Béres, V., Török, P., Kókai, Z., **Lukács, Á.**, Krasznai, E., Tóthmérész, B., Bácsi, I.: Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems.
Ecol. Indic. 82, 183-188, 2017. ISSN: 1470-160X.
DOI: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.07.007>
IF: 3.983

Total IF of journals (all publications): 17,278

Total IF of journals (publications related to the dissertation): 9,066

The Candidate's publication data submitted to the iDEa Tudóstér have been validated by DEENK on the basis of the Journal Citation Report (Impact Factor) database.

16 November, 2021



5. Irodalomjegyzék/References

- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. <https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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 mintaelőkészítéséhez.
- 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 (Ütemöhl - technika).
- MSZ ISO 7150-1. (1992). Az ammónium meghatározása vízben. Manuális spektrofotometriás módszer.
- 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.
- 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>
- 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
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012). 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>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>