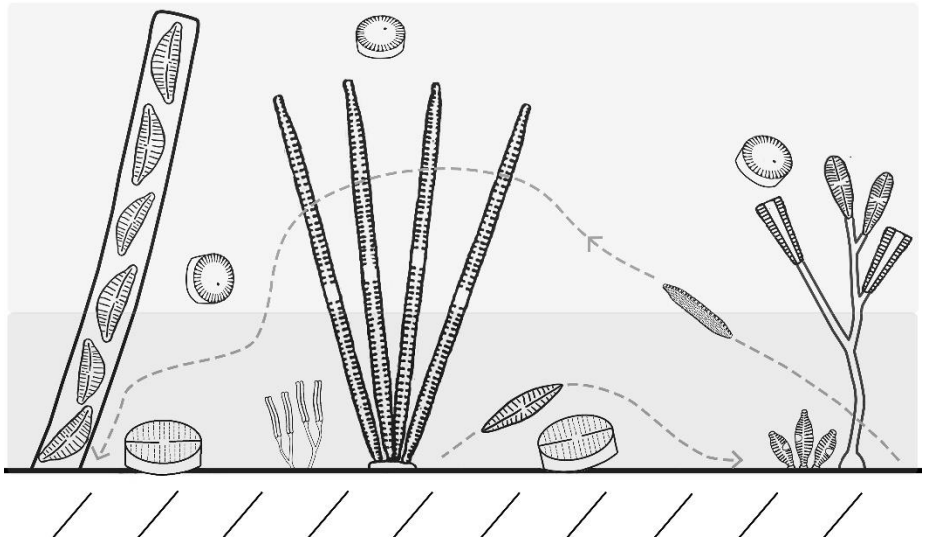
MTA Doktori Értekezés

MINTÁZAT ÉS FUNKCIÓ:

BENTIKUS KOVAALGÁK FAJ- ÉS JELLEGALAPÚ KÖZÖSSÉGI ELEMZÉSEI



Stenger-Kovács Csilla

Veszprém

2023

TARTALOMJEGYZÉK

ELŐSZÓ 1
AZ ÉRTEKEZÉS FELÉPÍTÉSE 3
A BEMUTATOTT TANULMÁNYOKBAN ÁLTALÁNOSAN ALKALMAZOTT MÓDSZEREK 5
Mintavétel 5
Kovaalga minták roncsolása és feldolgozása 5
Guildek és jellegek 6
Vízkémiai mérések 7
I. ÉDESVÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK KOVAALGÁI: A KOVAALGA KÖZÖSSÉG ÖSSZETÉTELÉT MEGHATÁROZÓ TÉNYEZŐK VÍZFOLYÁSOKBAN 8
I.1 A patakok rendűségének hatása az epilitikus kovaalgák diverzitására 8
Bevezetés 8
Anyag és módszer 9
Eredmények 10
Értékelés 13
I.2 A kovaalga ökológiai guildek, mint az időben változó környezeti tényezők és bolygatások indikátorai 17
Bevezetés 17
Kutatási koncepció 18
Anyag és módszer 20
Eredmények 22
Értékelés 28
Következtetések 33
I.3. A tájhasználat hatása a vízfolyások bentikus kovaalgáira: hagyományos és funkcionális elemzések 35
Bevezetés 35
Anyag és módszer 37
Eredmények 40
Értékelés 46
Következtetés 49
II. SZIKES VÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK KOVAALGÁI: A KOVAALGA KÖZÖSSÉG ÖSSZETÉTELÉT MEGHATÁROZÓ TÉNYEZŐK SZIKES TAVAKBAN 51
II.1. Eltűnő világ: Közép-Európai szikes tavak kovaalga összetétele 51
Bevezetés 51
Anyag és módszer 54
Eredmények 56

Értékelés 61
II.2 A hagyományos diverzitás indexek és a taxonómiai távolság tesztelése a Kárpát-medencei szikes tavak bentikus kovaalga közösségeiben 67
Bevezetés 67
Anyag és módszer 69
Eredmények 71
Értékelés 76
Következtetés 81
II.3 A bentikus kovaalgák jellegalapú elemzéseinek továbbfejlesztése: Jelleg- és fajalapú indexek kidolgozása 82
Bevezetés 82
Anyag és módszer 85
Eredmények 87
Értékelés 97
Következtetések 102
II.4 Funkcionális diverzitás indexek alkalmazása a környezeti változások hatásának megértéséhez szikes tavakban 104
Bevezetés 104
Anyag és módszer 106
Eredmények 109
Értékelés 116
Következtetések 119
ÖSSZEGZÉS ÉS KITEKINTÉS 120
Az elért eredmények összefoglalása – Édesvízi ökoszisztémák 120
Az elért eredmények nemzetközi környezetbe helyezése – Édesvízi ökoszisztémák 121
Az elért eredmények összefoglalása – Szikes vízi ökoszisztémák 122
Az elért eredmények nemzetközi környezetbe helyezése – Szikes vízi ökoszisztémák 123
Rövid kitekintés 125
A KUTATÁSOKAT TÁMOGATÓ PROJEKTEK 127
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS 128
IRODALOMJEGYZÉK 129
TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE 168
ÁBRAJEGYZÉK 169
MELLÉKLETEK 172

ELŐSZÓ

A kovaalgák, az algák egyik egyedülálló csoportját alkotják, melyek több mint 165 millió éve jelentek meg a Földön (Girard et al., 2020). A mikrométeres tartományba eső méretük ellenére számos ökológiai funkciót látnak el a felszíni vizekben. Széles körben elterjedt elsődleges termelők (Wetzel, 1990), a földi oxigéntermelés 20-25%-át biztosítják (Seckbach és Gordon, 2019), az anyag- és energiaforgalomban kiemelkedő szerepük van, mint ahogy táplálékforrásként és aljzatstabilizálóként is fontos funkciókat látnak el (B-Béres et al., 2023). Jelenleg közel 12 000 fajukat ismerjük (Guiry, 2012), de fajszámukat 30 000 és 100 000 közé becslik (Mann és Vanormelingen, 2013). A bentikus kovaalgák ökológiai szempontú kutatása sokáig háttérbe szorult (Round et al., 1990), ezen a területen jelentős eredmények csak az elmúlt évtizedben születtek (e.g. Soininen és Teittinen, 2019). A kovaalgák rendkívül érzékenyek a környezeti változók széles körére (például a tápanyagok, szalinitás, pH), így kiválóan indikálják a környezetben bekövetkező változásokat (Brabecz és Szoszkiewicz, 2006). Az Európai Unió Víz Keretirányelv (VKI; EC Parliament and Council, 2000) bevezetésével számos fitobentoszra (elsősorban bentikus kovaalgákra) vonatkozó kutatás indult el, hogy különböző módszereket dolgozzanak ki a felszíni vizek ökológiai állapotának becslésére. Egy másik nemzetközi egyezmény (UNEP, 2011) további kutatásokat szorgalmazott a témában, a biodiverzitás csökkenésének megállítása érdekében, amely a lokális emberi tevékenységeknek és a klímaváltozásnak köszönhetően soha nem látott mértékű (Barnosky et al., 2011). E két nemzetközi törekvés megköveteli tudásunk jelentős bővítését a közösségek és ökoszisztémák környezeti változásokra adott válaszáról (Péru és Dolédec, 2010) és alapjaiban meghatározta a közelmúlt, és meghatározza a jelen kutatási irányait is.

Az elindult kovaalga kutatások többségének központjában a faj, mint taxonómiai egység, továbbá a fajok környezeti paraméterekkel való kapcsolata állt (pl. Potapova, 2011). Ennek a fajközpontú megközelítésnek azonban számos korlátja van: idő- és költségigényes, továbbá magas szintű taxonómiai szakértelmet követel, hogy a félrehatározásokat és az ezzel járó hibás eredményeket és következtetéseket elkerüljük. Nem beszélve arról, hogy az egyes ökorégiók különböző fajkészlettel rendelkeznek, így az összehasonlító elemzések lehetőségei is korlátozottak.

Az ökológiai és a biodiverzitás kutatásokban komplex, több irányú megközelítésre lenne szükség annak érdekében, hogy meghatározzuk azokat az ökológiai és evolúciós folyamatokat,

mely a közösségszerkezet és a biodiverzitás mintázatok kialakulásáért felelősek (Swenson, 2011).

A forrásfelhasználáson és a bolygatásra való érzékenységen alapuló ökológiai guildek (Passy, 2007a) és a fajok morfológiai, fiziológiai vagy fenológiai sajátságai, azaz a jellegek (Violle et al., 2007) alkalmazása megbízható módszerek lehetnek (Stevenson et al., 2010). Ezek a megközelítések a fajok ökológiai és biológiai fontosságát hangsúlyozzák (Schneider et al., 2017). Amíg a múltban az ökológusok fő feladata a fajok és az élőhely jellemzők közötti kapcsolat feltárása volt, addig napjaink nagy kihívása, hogy megtaláljuk a kapcsolatot a jellegek és az élőhely jellemzői között, továbbá meghatározzuk, hogy az egyes jellegeknek mi a funkciója és milyen szerepet töltenek be az ökoszisztéma működésében (Abonyi et al., 2018a). A hagyományos taxonómiai módszerekkel szemben a jellegalapú megközelítés a közösségszerveződés általános érvényű megértését teszi lehetővé (Flynn et al., 2011). A kovaalga guildek ökológiai információt hordozó, könnyen mérhető jellegekkel (pl. sejtméret, a hossz/szélesség arány) való társítása (B-Béres et al., 2016) pedig tovább segítheti a kovaalgák és a környezet kapcsolatáról, az ökoszisztémák működéséről szerzett ismereteink elmélyítését és kibővítését, mely biztosíthatja felszíni vizeink jó ökológiai állapotának megőrzését és a szükséges beavatkozások tervezését.

AZ ÉRTEKEZÉS FELÉPÍTÉSE

Az értekezés a kutatásaim azon részét tartalmazzák, melyek különböző vízi ökoszisztémák bentikus kovaalga összetételét, diverzitás mintázatát meghatározó fő környezeti tényezők megismerését célozták meg faj- és/vagy jellegalapú elemzésekkel, és a kovaalga ökológia és a bioindikáció területén új elméleti és gyakorlati eredményekhez vezettek. Az értekezésben először bemutatom az ezekben a vizsgálatokban általánosan alkalmazott módszereket, majd ezt követi az értekezés két nagy fejezete. Az első fejezet az édesvízi ökoszisztémákra (folyóvizek) vonatkozó, míg a második fejezet a szikes tavakra vonatkozó vizsgálatokat tartalmazza.

A folyóvizek bentikus kovaalga összetételét, diverzitását meghatározó mesterváltozók megismerésére irányuló munkámat az alábbi három publikációban közölt eredményeimre alapozva mutatom be:

- **Stenger-Kovács, C**., Tóth, L., Tóth, F., Hajnal, É., Padisák, J. (2014a): Stream order-dependent diversity metrics of epilithic diatom assemblages. HYDROBIOLGIA 721: 67-75.
- **Stenger-Kovács, C**., Lengyel, E., O. Crossetti, L., Üveges, V., Padisák, J. (2013): Diatom ecological guilds as indicators of temporally changing stressors and disturbances in the small Torna-stream, Hungary. ECOLOGICAL INDICATORS 24: 138-147.
- **Stenger-Kovács C**., Lengyel E., Sebestyén V., Szabó, B. (2020a): Effects of land use on streams: traditional and functional analyses of benthic diatoms. HYDROBIOLOGIA 847: 2933-2946.

Ezekben ismertetem, hogy a vízfolyások rendűsége hogyan hat a kovaalgák fajdiverzitására, a kovaalga ökológiai guildek mely időben változó környezeti változók indikátorai lehetnek és a bolygatások hogyan hatnak rájuk. Végül a vízi ökoszisztémákra egyik legsúlyosabb veszélyt jelentő tájhasználat hatásáról adok betekintést faj- és jellegalapú módszerekkel.

A szikes tavakra vonatkozó fejezet a következő négy közleményen alapul:

- **Stenger-Kovács, C.**, Lengyel, E., Buczkó, K., Tóth, M. F., Crossetti, O. L., Pellinger, A, Zámbóné Doma, Zs., Padisák, J. (2014b): Vanishing world: alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. INLAND WATERS 4: 383-396.
- **Stenger-Kovács, C.**, Hajnal, É., Lengyel, E., Buczkó, K., Padisák, J. (2016): A test of traditional diversity measures and taxonomic distinctness indices on benthic diatoms of soda pans in the Carpathian basin. ECOLOGICAL INDICATORS 64: 1-8.
- **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.
- **Stenger-Kovács, C.**, Lengyel, E., Buczkó, K., Padisák, J., Korponai, J. (2020b): Trait-based diatom functional diversity as an appropriate tool for understanding the effects of environmental changes in soda pans. ECOLOGY AND EVOLUTION 10: 320-335

Az első publikáció a még eddig feltáratlan szikes tavi kovaalga fajösszetételt mutatja be, majd a hagyományos diverzitási indexek mellett a taxonómiai távolság diverzitás indexet teszteltem a szikes tavak állapotának jelzésére. Ezt követően új faj- és jellegalapú kovaalga index fejlesztését mutatom be, melyek alkalmasak a szikes tavak ökológiai állapotának becslésére mind a biomonitorzásban mind a természetvédelemben. Az utolsó téma a jellegalapú elemzésekre és azok továbbfejlesztésére összpontosít, melyekben a funkcionális diverzitás mutatók alkalmazásának lehetőségeibe nyújtok betekintést a szikes tavakban bekövetkező környezeti hatások jelzésére.

A BEMUTATOTT TANULMÁNYOKBAN ÁLTALÁNOSAN ALKALMAZOTT MÓDSZEREK

MINTAVÉTEL

A vízfolyásokban az epilitikus kovaalgák mintavétele az európai módszert követte (Kelly et al., 1998; CEN, 2003), a vízfolyás sodorvonalából 3-5 db kő szubsztrátról történt a mintavétel. A szikes tavak esetén a kovaalga mintákat a tavakra jellemző természetes szubsztrátról (iszap és makrofita) gyűjtöttük King et al. (2006) és Kelly et al. (2009b) ajánlásainak megfelelően. A mintavétel időpontját és gyakoriságát a tómeder vízellátottsága határozta meg. A mintavétel az 5-10 cm-es vízmélységű helyeken – a tó "litorális" részén – történt, ahol nem volt fénylimitáció. Az epifitikus kovaalgákat fogkefével, míg az epipelikusokat pipettával (~10 cm^3-es mennyiséget) gyűjtöttük (Cochero et al., 2013). A kovaalga mintákat etanollal tartósítottuk és a mintákat HCl-val ~7-8 pH értéken tartottuk, hogy elkerüljük a szilícium-dioxid vázak feloldódását.

KOVAALGA MINTÁK RONCSOLÁSA ÉS FELDOLGOZÁSA

A fitobentosz mintákat forró hidrogén-peroxidos módszerrel (CEN, 2003; Ács és Kiss, 2004) roncsoltuk, majd homogenizáltuk és egy cseppjüket Zrax© vagy Pleurax® gyantába ágyaztuk. A kovaalga fajokat fénymikroszkópos (Zeiss Axio Imager A1, Planapokromát DIC objektív) és pásztázó elektronmikroszkópos (Hitachi S-2600N) vizsgálatokkal azonosítottuk. A fajok és a faj alatti szintek határozása az aktuális (a minták feldolgozásának időpontjában) rendszertani útmutatók alapján történt (Krammer, 2000, 2002, 2003; Lange-Bertalot, 2001; Levkov, 2009; Lange-Bertalot et al., 2011; Bey és Ector, 2013; Hofmann et al., 2013; Levkov et al., 2013; Stenger-Kovács és Lengyel, 2015). Több projekt, több éves adatait felhasználó vizsgálatokban (Stenger-Kovács et al., 2020a) a nevezéktant frissítettük és harmonizáltuk (AlgaBase; Guiry és Guiry, 2018, 2019). A relatív gyakoriságok meghatározásához mintánként minimum 400 valvát számoltunk le.

GUILDEK ÉS JELLEGEK

A Stenger-Kovács et al. (2013, 2014b) publikációkban a taxonok guildekbe sorolása Passy (2007a) és Rimet és Bouchez (2011) munkái alapján történt. Cox (1996) leírásai alapján pedig további 11 nemzetséget soroltunk be ökológiai guildekbe (Stenger-Kovács et al., 2013): a *Delicata* és *Rhoicosphenia* nemzetséget a magas profilú guildbe, a *Caloneis, Cymatopleura, Epithemia, Frustulia, Hantzschia, Hippodonta, Pinnularia, Stauroneis, Surirella* nemzetségeket a mozgó guildbe. A későbbi tanulmányokban (Stenger-Kovács et al., 2018, 2020a, b) a fajokat az időközben megjelent új irodalmaknak megfelelően négy ökológiai guildbe (három a Passy [2007a] által definiált guild és a negyedik a Rimet és Bouchez [2012b] által elkülönített planktonikus guild) soroltuk. Majd az összes taxont két morfológiai jelleg, a sejtméret (öt morfológiai kategória; Rimet és Bouchez, 2012b) és a hossz-szélesség arány (hat morfológiai kategória; Tapolczai et al., 2017) szerint is csoportokba soroltuk (**1. táblázat**). Majd a guildeket nemcsak a sejtmérettel (B-Béres et al., 2016), hanem a hossz-szélesség aránnyal is kombináltunk, így összesen 39 ökomorfológiai csoportot hoztunk létre. A szikes tavakban található fajok sejtméretére vonatkozó adatok (hosszúság, szélesség, vastagság) saját méréseinkből származnak (Stenger-Kovács és Lengyel, 2015): minden taxon esetén ~20 valvát mértük meg, az így kapott hossz-, szélesség- és vastagság értékeket átlagoltuk és ezeket felhasználva számoltuk ki a sejttérfogatot Hillebrand et al. (1999) szerint. Az L/W kategóriák közötti különbségeket is teszteltük ANOVA-val és poszthoc Tukey teszttel, $p=0,05$ szignifikancia szinten (**I. melléklet**).

Guildek	**Jellegek**	
	sejtméret (S)	**hossz/szélesség arány (L/W)**
magas profilú ökológiai guild	S1 <100 μm^3	LW1 <2
alacsony profilú ökológiai guild	100 $\mu m^3 \leq$ S2 <300 μm^3	2 ≤ LW2 <4
mozgó guild	300 $\mu m^3 \leq$ S3 <600 μm^3	4 ≤ LW3 <6
planktonikus guild	600 $\mu m^3 \leq$ S4 <1500 μm^3	6 ≤ LW4 <12
	S5 ≤ 1500 μm^3	12 ≤ LW5 <20
		LW6 ≥20

***1. táblázat**: Az elemzésekben alkalmazott guildek és jellegek.*

VÍZKÉMIAI MÉRÉSEK

A kovaalga mintavétellel párhuzamosan terepen HQD40d Hach Lange multiméterrel mértük a vízben a vezetőképességet, a pH-t, az oldott oxigén tartalmat (DO), az oxigéntelítettséget (DO%) és a hőmérsékletet. A többi vízkémiai változót laboratóriumban elemeztük UV/VIS spektrofotometriás (SO_4^{2-}, NO_2^-, NH_4^+, SRP: oldott reaktív foszfor, SRSi: oldott reaktív szilícium és TP: összes foszfor) és titrimetriás (KOI: kémiai oxigén igény, HCO_3^- és CO_3^{2-}) módszerrel (APHA, 1998; Wetzel és Likens, 2000). A Cl^- és NO_3^- tartalmat HQ40d Hach Lange multiméterrel, ISENO3181és ISECI181 ionspecifikus szondákkal határoztuk meg. Az összes szervetlen nitrogént (TN) a NO_2^--N, és NH_4^+-N és a NO_3^--N tartalom összegeként számoltuk ki. A huminanyagok mennyiségét Cuthbert és del Giorgio (1992) szerint határoztuk meg, a barna szín intenzitását platina (Pt) egységekben adtuk meg.

I. ÉDESVÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK KOVAALGÁI: A KOVAALGA KÖZÖSSÉG ÖSSZETÉTELÉT MEGHATÁROZÓ TÉNYEZŐK VÍZFOLYÁSOKBAN

I.1 A PATAKOK RENDŰSÉGÉNEK HATÁSA AZ EPILITIKUS KOVAALGÁK DIVERZITÁSÁRA

BEVEZETÉS

A felszíni vizek mérete az egyik legfontosabb tényező, mely a vizes ökoszisztémák szerkezetét és funkcióját meghatározza. A méretüket azonban mind terepen mind geoinformációs rendszerek segítségével viszonylag bonyolult meghatározni (Hughes et al., 2011). A Strahler által kifejlesztett hierarchikus osztályozási rendszer, a folyóvizek rendűsége (Strahler, 1957) a vízfolyás méretének jó mérőszáma lehet a biológiai vizsgálatokban (Miyamoto et al., 2011) és a természetvédelmi tervezésben (Higgins et al., 2005) regionális és globális szinten is. Egy vízfolyás rendűségéből következtetni lehet a vízgyűjtő méretére, a forrástól való távolságra és az éves átlagos vízhozamra is (Hughes et al., 2011). A rendűség a vízfolyás hasonló tulajdonságú szegmenseinek elkülönítésére is alkalmas lehet, így jól magyarázza a vele szoros összefüggésben lévő ökológiai állapotot, továbbá a közösségi összetétel és a diverzitás mintázatait több élőlénycsoport (makrogerinctelenek [e.g. Pringle, 1985], fitoplankton [Gamier et al., 1995], halak [McCormick et al., 2000] makrofita [Dunn et al., 2011]) esetén is. Az USA-ból ismert néhány tanulmány, mely a vízfolyás mérete, rendűsége és a kovaalga összetétel és morfológiai növekedési formák közötti kapcsolatot vizsgálta (Cushing et al., 1983; Molloy, 1992). Európában azonban ilyen típusú vizsgálatokat nem végeztek, annak ellenére, hogy a kovaalgák (mint a fitobentosz domináns elemei) vizsgálata kiemelt szerepet kapott a kovaalga összetétel és az eutrofizáció, illetve a szerves szennyezés közötti kapcsolat megértésében (Pan et al., 1996; Rott et al., 1998) különösen a Víz Keretirányelv (EC, 2000) bevezetése után. Potapova és Charles (2002) kimutatta, hogy a vízfolyás mérete az egyik legfontosabb tényező, amely a folyóvízi kovaalga összetételt meghatározza, hiszen a közösség szerkezetében bekövetkező változásokat nemcsak a kémiai (pl. alapkőzet, tájhasználat, szennyezések), hanem a morfológiai (fizikai) tényezők is magyarázzák (Molloy, 1992; Leira és Sabater, 2005). A kovaalgák alkalmasak lehetnek ezen morfológiai faktorok változásának nyomon követésére nagy térbeli skálán is (Kutka és Richards, 1996).

A vízfolyások rendűsége egy olyan általános, leíró paraméter, ami a vízi élőhelyek fizikai jellemzőit összegezi. Keveset tudunk azonban a kovaalgák és a rendűség kapcsolatáról, különösen nagyobb vízgyűjtő, táj vagy ökorégió szinten, mely alapjául szolgálhat a VKI ökológiai állapot becslésének.

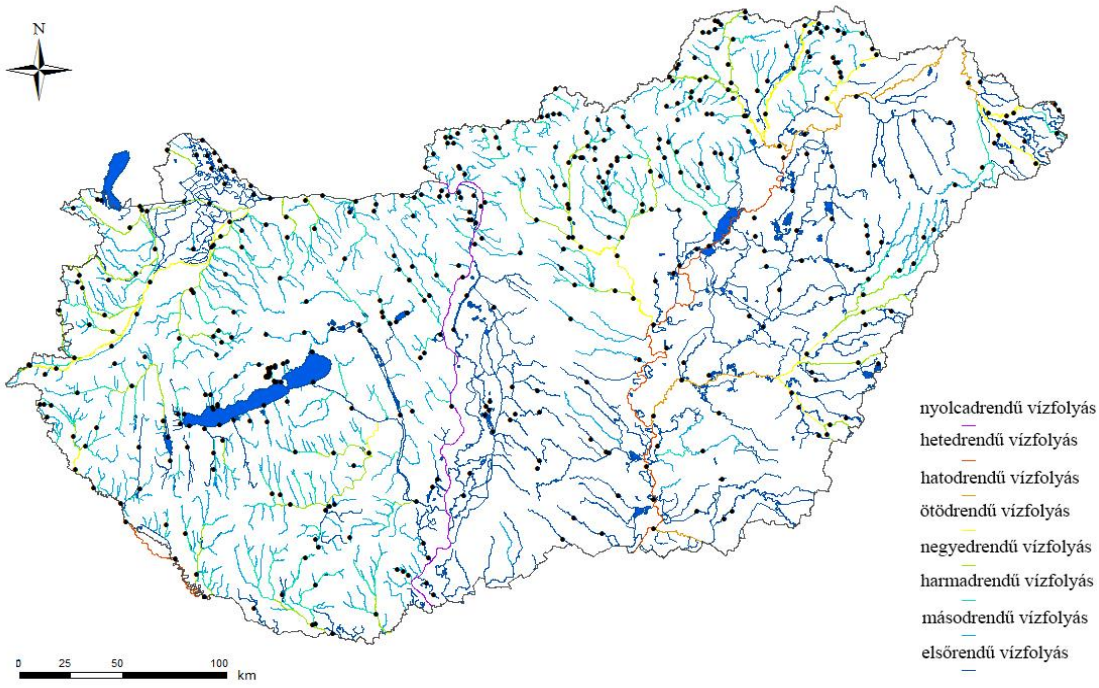
Ebben a tanulmányban a Pannon Ökorégió vízfolyásainak kovaalga diverzitását (fajszám, Shannon diverzitás és egyenletesség) vizsgáltuk a vízfolyások rendűségének függvényében. Pozitív, lineáris kapcsolatot feltételeztünk a diverzitás metrikák és a vízfolyások rendűsége között, és azt vártuk, hogy egy adott rendűségű vízfolyásra jellemző fajszám és diverzitás értékek állapíthatók meg, melyek jól jelzik a vízfolyás hidromorfológiai tulajdonságát.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A kovaalga adatok különböző forrásokból származtak: az ECOSURV Projectből (www-1), a Pannon Egyetem Limnológia Tanszékén született diplomadolgozatokból (pl. Kiss, 2004; Kovács, 2006) és további kutatásainkból (pl. Pór et al., 2000; Kovács et al., 2004, 2005), melyeket a PERIDAT adatbázisban gyűjtöttünk össze (Hajnal et al., 2010). Összesen 683 mintavételi helyet vontunk be az elemzésekbe. A diverzitás számolásához a széles körben használt Shannon-Weaver formulát (Shannon és Weaver, 1949) alkalmaztuk. A mintavételi helyek pontos beazonosítása után ArcView GIS geoinformációs rendszerben (Rostetter, 2009) EOV koordináták segítségével meghatároztuk a vízfolyások Strahler rendűségét (Gordon et al., 1994). A rendűség pontos meghatározását azonban csak 506 esetben tudtuk elvégezni (**1. ábra**), melyek 357 különböző mintavételi helyhez és 189 vízfolyáshoz tartoztak (az ismétlődő mintavételi helyek száma 1-25 között változott, az átlag és az átlagtól való eltérés [SD] = 1,47±1,81 volt).

Az adatok csoportosítását és gradiens menti változását önszerveződő módszerrel (SOM) végeztük, MATLAB SOM Toolbox szoftver segítségével (Vesanto és Alhoniemi, 2000). A teszthez 117 random módon kiválasztott mintát használtunk a különböző rendűségű (1-től 8-ig) mintavételi helyekről (1. rendű: 41 minta, 2. rendű: 22 minta, 3. rendű: 27 minta, 4. rendű: 8 minta, 5. rendű: 3 minta, 6. rendű: 2 minta, 7. rendű: 3 minta, 8. rendű: 11 minta). A Kohonen típusú önszervező térkép segítségével (hexagonál topológia, kiegyenlített maszk használatával) a diverzitás metrikák és a vízfolyások tápanyag tartalmának (NH_4^+, NO_2^-, NO_3^- és TP) változását vizsgáltuk a vízfolyások rendűsége mentén. A diverzitás és a rendűség közötti összefüggés leírására kevert lineáris modelleket használtunk R szoftver (R 2.11.0; R Core Team, 2010) környezetben. A rendűség hatását lineáris regresszióval modelleztük. Az azonos

vízfolyásból és azonos mintavételi helyről származó, nem független mintákat hierarchikus random faktor segítségével vettük figyelembe. Tukey post hoc tesztet alkalmaztunk az eltérő rendűségű minták páronkénti összehasonlítására.



***1. ábra**: A vizsgált mintavételi helyek.*

EREDMÉNYEK

A vizsgált hazai folyóvizeket az elsőtől a nyolcadrendű vízfolyás kategóriákig soroltuk be. A mintavételi helyek többsége első (317) és másodrendű (128) volt. A magasabb rendű folyóvizek száma kisebb volt. A nyolcadrendű mintavételi helyek 11 helyszínnel (a mintavételi helyek 2,2%-a) képviseltették magukat, melyek kizárólag a Duna különböző szakaszairól származtak (**2. táblázat**).

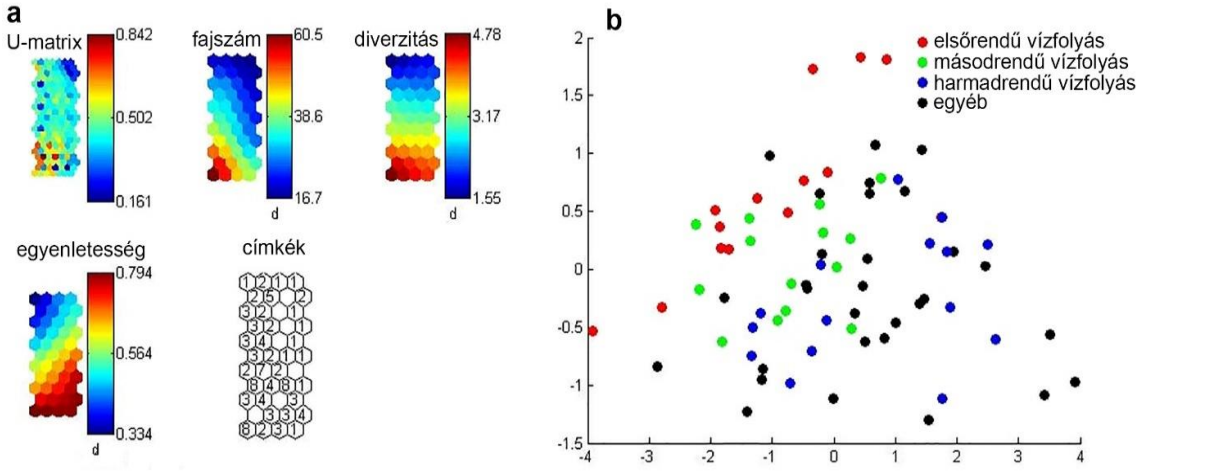
Az elsőrendű patakok átlagos fajszáma 23 ± 7 volt (átlag ± szórás), a nyolcadrendű mintavételi helyeké 44 ± 16 volt. Az átlagos diverzitás az elsőrendű folyókban 2,73 ± 0,67 volt, mely fokozatosan emelkedett, míg el nem érte a nyolcadrendű vízfolyások 3,75 ± 0,81 értékét. Az egyenletesség 0,48 ± 0,05 (ötödrendű) és 0,73 ± 0,27 (másodrendű) között változott (**2. táblázat**). Az önszerveződő térkép (u_matrix) nem mutatja egyértelműen a diverzitás adatok rendűség szerinti csoportosulását, viszont jól jelzi a fajszám és diverzitás gradiens menti változását (térképméret 11*5, végső kvantálási hiba q_0 = 0,368, végső topográfiai hiba T_0= 0,013) (**2. a ábra**). Az egyenletességi értékek nem mutatnak összefüggést a vízfolyások

rendűségével (**2. a ábra**). A vizsgált metrikák rendűség gradiens menti változása azonban jól kimutatható (**2. b ábra**).

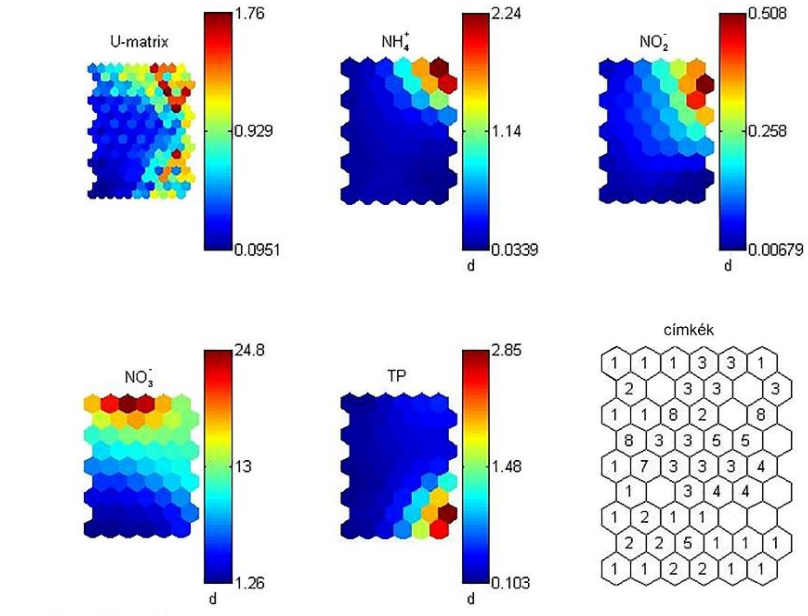
Rendűség	Mintavételi helyek száma	Arányuk az összes mintavételi helyhez viszonyítva (%)	Fajszám ± SD	Diverzitás ± SD	Egyenletesség ± SD
1.	317	62,6	23 ±7	2,73 ± 0,67	0,63 ± 0,14
2.	128	25,3	28 ± 7	2,95 ± 0,69	0,73 ± 0,27
3.	33	6,5	35 ± 8	3,21 ± 0,76	0,56 ± 0,15
4.	8	1,6	33 ± 5	3,14 ± 0,71	0,61 ± 0,14
5.	3	0,6	34 ± 14	3,27 ± 0,93	0,48 ± 0,05
6.	2	0,4	34 ± 10	3,11 ± 0,12	0,62 ± 0,03
7.	4	0,8	43 ± 6	3,61 ± 0,9	0,66 ± 0,14
8.	11	2,2	44 ± 16	3,75 ± 0,81	0.69 ± 0,11
Összesen	506	100			

***2. táblázat**: A Pannon ökorégió eltérő rendűségű vízfolyásainak jellemzői.*

A vízkémiai adatok önszerveződő térképei nem mutattak sem csoportosulást, sem rendűség menti változást (térképméret 11 * 5, végső kvantálási hiba q_0 = 0,465, végső topográfiai hiba t_0 = 0,009) (**3. ábra**).



***2. ábra**: Önszerveződő térkép **a)** a fajszám, diverzitás és egyenletesség adatok alapján és **b)** ezek főkomponens vetülete.*



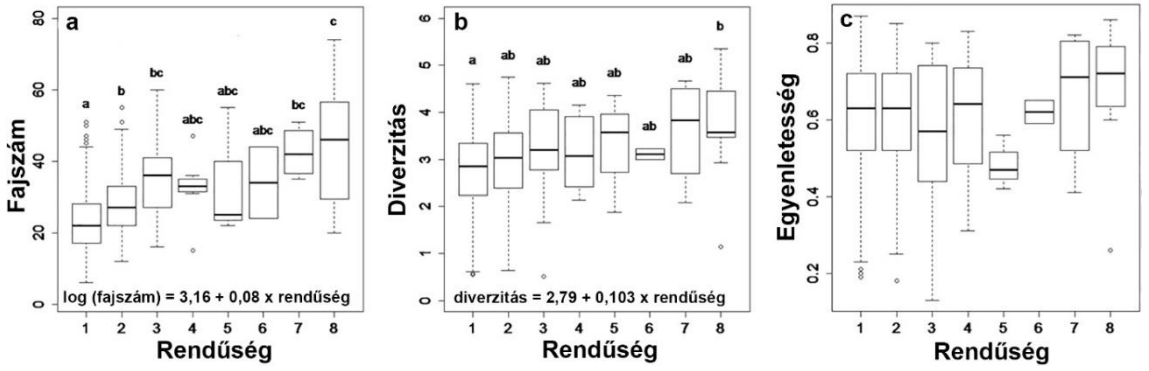
***3. ábra**: A vízfolyások NH_4^+, NO_2^-, NO_3^-, TP adatai és a rendűség alapján készített önszerveződő térképek.*

A kevert, lineáris modellek azt mutatták, hogy a fajok száma szignifikánsan nőtt a vízfolyások rendűségének növekedésével (**3. táblázat**). A rendűség egységnyi növekedésével átlagosan 8%-os fajszámnövekedést figyeltünk meg (**4. a ábra**). A post hoc tesztek azt mutatták, hogy az elsőrendű patakokban szignifikánsan kevesebb faj fordult elő, mint a 2., 3., 7. és 8. rendű patakokban, és a 2. rendű patakokban kevesebb faj volt, mint a nyolcadrendű patakokban (**4. a ábra**). Továbbá marginális, nem szignifikáns különbséget találtunk a 2. és 3. rendű vízfolyások között (p = 0,052).

	érték	SE	DF	t-érték	p-érték
Log (fajszám)	0,080	0,016	148	5,081	0
diverzitás	0,103	0,035	148	2,970	0,0035
egyenletesség	-0,001	0,006	148	-0,0995	0,921

***3. táblázat**: A kevert lineáris modellek eredményei (SE: átlag szórása, DF: szabadsági fokok száma).*

A vízfolyások rendjének egységnyi növekedése a Shannon diverzitás 10,3%-os növekedésével járt (**3. táblázat**; **4. b ábra**) átlagosan. A post hoc tesztek azt mutatták, hogy az alacsonyabb rendű vízfolyások diverzitása szignifikánsan alacsonyabb volt, mint a magasabb rendű vízfolyásoké (**4. b ábra**). Marginális, nem szignifikáns különbséget találtunk az 1. és a 3. rendű (p = 0,053) és a 2. és 8. rendű vízfolyások között (p = 0,061).



***4. ábra**: A rendűség és **a)** a fajszám, **b)** a diverzitás és **c)** az egyenletesség közötti kapcsolat. (A boxplotok feletti betűk jelzik a Tukey post hoc teszt eredményeit (az azonos betűvel szereplő csoportok között nincs szignifikáns különbség, míg a különböző betűk a szignifikánsan különböző csoportokat jelölik). Az egyenletek az adatok regressziós illeszkedését mutatják.)*

Az egyenletesség nem függött a patakok rendűségétől (**3. táblázat**; **4. c ábra**). Ezt tapasztaltuk akkor is, amikor a két legnagyobb rendűségű csoportot hasonlítottuk össze az összes többi kategóriával (különbség e két csoport között: b ± SE = 0,061 ± 0,049, p = 0,219).

ÉRTÉKELÉS

Az olyan mérőszámokat, mint a fajszám és diverzitás gyakran használják a közösségek térbeli és időbeli mintázatainak leírására (Borics et al., 2012) és funkciójuk jobb megértésére. Gray (2000) szerint azonban újra kell értékelni, hogy ezek a diverzitás indexek önmagukban alkalmasak-e a környezeti változások kimutatására, mert ha igen, akkor ezek használatával gyorsan és komplexen tudnánk megítélni a felszíni vizek ökológiai állapotát (Blanco et al., 2012) a Víz Keretirányelvnek megfelelően.

A folyók folytonosságának koncepciója (River Continuum Concept) (Vannote és Sweeney, 1980) a vízfolyás szakaszokat méret és elhelyezkedés szerint különbözteti meg folyásirány mentén, így a folyó folytonosságban elfoglalt hely mérésére szolgál. A vízfolyás rendűsége viszonylag könnyen meghatározható és vizualizálható. A vízgyűjtő terület és a vízhozam a Strahler rendűséggel nő (Hughes és Omernik, 1983; Hughes et al., 2011), így hasznos eszköznek bizonyul a vízgyűjtők osztályozásában és jól alkalmazható a tájhasználat vízgyűjtőn belüli eloszlásának leírására is (Miyamoto et al., 2011). A folyásirány mentén a legalacsonyabb rendű vízfolyástól (kis patak) a legnagyobb rendű vízfolyásig (hatalmas folyó) számos biológiai változás figyelhető meg, amelyek az energiabeviteli mintázathoz kapcsolódnak. A nagy folyókban a szénforgalom hossza is nagyobb (Naiman et al., 1988), a fogyasztók (pl. a makrogerinctelenek) funkcionális csoport összetétele pedig alapvetően a rendelkezésre álló tápanyag jellegétől függ. Az alacsonyabb rendű patakokban a heterotróf

források dominálnak, a közepes rendű vízfolyásokban az energia bevitel és annak varianciája lehet a legnagyobb (minimális árnyékolástól a bőséges napfényig és a durva partikulált szerves anyagtól [CPOM] a jelentős mennyiségű finom partikulált szerves anyagig [FPOM]), mely biodiverzitási csúcsot hozhat létre (Allan, 2001). A kérészek és az álkérészek esetén a diverzitáscsúcsot a 4. és 5. rendű vízfolyásokban találták, melyet a forrástól a torkolatig történő fizikai változásokkal és vízgyűjtő geomorfológiájával magyaráztak (Crunkilton és Duchrow, 1991). A haranggörbe alakú produktivitás-diverzitás összefüggést (Huston, 1999) univerzálisnak feltételezték, mivel a magasabb tápanyag koncentrációknál kialakuló anoxia megakadályozhatja a diverzitás további növekedését. Az FPOM-hoz kapcsolódó éves átlagos légzési ráta, a szerves anyag %-os mennyisége, és a klorofill tartalom egyértelmű, szignifikáns növekedést mutattak a vízfolyások rendűségével egészen a 6. rendű folyókig, ezt követően pedig enyhén csökkentek (Naiman, 1983). A kovaalga fajok és nemzetségek száma szintén haranggörbe alakú mintázatot mutat a pH mentén (Schneider et al., 2013).

Minshall et al. (1983) a kovaalgák esetén a haranggörbe, vagy a közel haranggörbe mintázatot sem tudták kimutatni a folyók rendűsége mentén. Rott et al. (1998) azonban világos fajösszetételbeli mintázatot találtak a rendűség mentén a Grand folyóban, az ökológiai állapotnak megfelelően: a vízfolyás felső része (2-4. rendű) a tiszta vizű szakaszokat foglalja magába, ezt követi az erősen változó zavarosságú középső szakasz, majd az alsó szakasz (5-6. rend), ahol a folyóra nagy kiülepedés jellemző. A megművelt területekről érkező mellékfolyók a vízi ökoszisztémákat oxidált nitrogénben gazdagítják, a városi szennyvizek pedig foszforral és ammóniummal (Rott et al., 1998), így a patakok növekvő rendűségével párhuzamosan a trofikus szintjük is növekszik (Vilbaste és Truu, 2003; Morgan és Kline, 2011). A kovaalga fajszám és diverzitás folyásirány menti növekedését Szabó et al. (2004) is megfigyelték, mely összefüggést a 4.-6. rendű (Seyfer és Wilhm, 1977) illetve az 1.-5. rendű folyóvizek (Vilbaste és Truu, 2003) esetében is kimutatták. Többváltozós elemzésekkel igazolták, hogy a patak rendűsége az egyik legfontosabb változó, mely a kovaalga összetételt meghatározza (Vilbaste és Truu, 2003). Molloy (1992) hasonló eredményeket kapott a Kentucky folyórendszer három folyójában (1.-5. rendű vízfolyásokig). E folyók közül kettőben a Shannon diverzitás nőtt a forrástól a torkolatig, és a harmadik folyóban a torkolatnál volt a legmagasabb a diverzitás. Eredményeink összhangban vannak ezekkel a kisebb rendűség skálán történt megfigyelésekkel és az eredeti feltételezésünkkel, miszerint ökorégió szinten egyértelmű, szignifikáns pozitív kapcsolat van a két diverzitás mérőszám (fajszám és Shannon diverzitás) és a rendűség között 1.-8. rendű vízfolyások esetén. A fajszám és a diverzitás egyértelműen nő a vízfolyások növekvő rendűségével.

Bár a kovaalga közösségekben a fajok számának és sokféleségének növekedése a folyásirány mentén általános jelenségnek tűnik, a bolygatások és azok gyakorisága erősen módosíthatják ezt a mintázatot (Cardinale et al., 2005). Ezt jól mutatja Robinson et al. (1994) tanulmánya, melyben 4 éven át vizsgálták a vízfolyások fajszámát és diverzitását egy erdőtűz után. A vízgyűjtő leginkább érintett területein lehetett tapasztalni a legnagyobb változásokat a kovaalga összetételben, amelyek már olyan szintűek voltak, hogy az összefüggés a patakok rendje és a diverzitása között nem volt kimutatható.

A kovaalga diverzitás és a produktivitás közötti összefüggés feltárásával kapcsolatos eredmények nem mutatnak egységes képet: Archibald (1972) lineáris negatív, Lavoie et al. (2008) pedig pozitív kapcsolatot találtak a diverzitás és a tápanyagok mennyisége között, ahogy Schneider et al. (2013) is a fajgazdagság és az TP között. Bellinger et al. (2006) viszont hasonlóan a jelen kutatáshoz, nem találtak szignifikáns kapcsolatot közöttük. A kovaalga diverzitás és a produktivitás közötti kapcsolat máig tisztázatlan, ami valószínűleg vagy az összetett környezeti hatásoknak köszönhető vagy annak, hogy a tápanyagokon kívüli változók határozzák meg a kovaalgák diverzitását (Soininen, 2009). Ez az oka annak, hogy egyes szerzők nem javasolják ezeket az indexeket a felszíni vizek ökológiai állapotának értékelésére (Blanco et al., 2012). Azt azonban látni kell, hogy nagyobb földrajzi léptékben, ahol a tápanyagellátottság széles skálán mozoghat, egyértelmű összefüggés van a diverzitás és a produktivitás között (Soininen, 2009). Globális léptékben azonban a történelmi tényezők a nemzetségek számában megfigyelt földrajzi mintázatokat sokkal jobban magyarázzák, mint az aktuális környezeti tényezők (Vyverman et al., 2007).

A második feltételezésünket, hogy konkrét fajszámok és diverzitás értékek jellemzőek egy adott rendűségű vízfolyásra eredményeink nem támasztották alá. Az azonban világos, hogy a diverzitás értékek az alacsonyabb és a magasabb rendű patakokban eltérőek. A kovaalga fajszám és diverzitás alacsonyabb a kis méretű, természetközeli állapotú patakokban, ahol gyors a szervetlen nitrogén felvétele és annak átalakulása (Peterson et al, 2001), és amelyek nagyfokú érzékenységet mutatnak a tápanyagterhelésre és az emberi beavatkozásokra (USEPA, 2000). A közepes (negyed- és ötödrendű) méretű patakok kovaalga diverzitás értékei kevésbé szórnak, mint az alacsonyabb rendű helyeké (Vilbaste és Truu, 2003), és értékeik a jelen vizsgálat szerint nem különböznek szignifikánsan sem az alacsonyabb sem a magasabb rendű vízfolyásokétól. A nagy folyók kovaalga összetétele azonban lényegesen eltér a kisebb patakokéitól (Winter és Duthie, 2000), mivel a nagy folyók vízkémiai összetétele nemcsak a vízgyűjtő alapkőzetének megfelelően alakul, hanem az intenzívebb és kiterjedtebb tájhasználat is módosítja, mely tényezők kovaalgákra gyakorolt hatása komplex és nehezen elkülöníthető (Rimet et al., 2004).

Ezekben a magasabb rendű vízfolyásokban az élőhely mérete, a diffúz szennyezés (Harrel et al., 1967) és a változatos, nagyobb mennyiségben rendelkezésre álló táplálék (Lotrich, 1973) is változatosabb élővilágot hoz létre más élőlénycsoportok (halak és makrogerinctelenek) esetén is (Seyfer és Wilhm, 1977).

A Víz Keretirányelv a felszíni vizek védelmét szabályozza, egységes ökológiai alapokon. Az állapotértékelés során a tagállamok bevonhatnak olyan hidrológiai és geológiai tényezőket, amelyek hatással vannak az élővilágra (Kelly et al., 2009a), de figyelembe kellene venni az ökoszisztémák szerkezetének és funkciójának tér- és időbeli változását is (Kelly et al., 2009b). A hazai tipológia nem veszi figyelembe a patakrendűséget, sem mint hidrológiai tényezőt, sem mint térbeli gradienst, de figyelembe veszi a vízgyűjtő terület nagyságát. A nagyobb vízgyűjtővel rendelkező folyók valószínűleg magasabb rendűek is, ezért ezek az adatok egymásnak megfeleltethetők és figyelembe vehetők a biológiai elemzések során. A biomonitorozó rendszerekben a vízfolyás rendűsége fontos tipológiai paraméter, amely befolyásolja a kovaalga fajszámot és diverzitást, így további kiegészítő paramétere lehet az ökológiai állapot értékelésnek. A rendűség ismeretében biomonitorozó programok tervezése során el lehetne kerülni az alacsonyabb rendű vízfolyások túl- és a magasabb rendűek alulmintázását (Hughes et al., 2011). Egyenletes és nagyszámú mintavétel a különböző rendűségű vízfolyásokban lehetővé tenné, hogy meghatározzuk egy adott rendűségű vízfolyás jellegzetes diverzitás értékeit, ha az elemzésekből kizárjuk vagy minimalizáljuk azokat a vízfolyásokat/mintavételi helyeket, ahol tápanyagterheléssel, szerves és toxikus szennyezéssel, vagy hidromorfológiai módosítással kell számolni. Ha ezt meg tudjuk tenni, akkor az eredmények összehasonlíthatóak lesznek (Kelly et al., 2009a), nemcsak egy ökorégión belül, hanem európai szinten is, hasonló mintavételi módszer mellett (Kelly et al., 2012).

I.2 A KOVAALGA ÖKOLÓGIAI GUILDEK, MINT AZ IDŐBEN VÁLTOZÓ KÖRNYEZETI TÉNYEZŐK ÉS BOLYGATÁSOK INDIKÁTORAI

BEVEZETÉS

A tápanyagok mennyisége, a fény és más fizikai és kémiai paraméterek (pl. hőmérséklet, pH, ionösszetétel) kulcsfontosságú változók a vízi ökoszisztémákban, melyek térben és időben egyaránt változnak és jelentős hatással vannak a kovaalga közösségekre (Lavoie et al., 2008; Smucker és Vis, 2011). Ezen paraméterek változását természetes folyamatok és antropogén hatások irányítják. A hosszú távon fennálló szélsőséges értékekhez (stressz) a fajok evolúciósan tudnak alkalmazkodni (pl. a hő- vagy só toleráns fajok kialakulása). A bolygatások viszont másképpen hatnak. Reynolds et al. (1993) definíciója szerint "a bolygatások olyan nem biotikus, sztochasztikus események, melyek elkülöníthető, hirtelen változásokat okoznak a közösség összetételében, és amelyek belülről vezérelt folyamatokkal akadályozzák az önszerveződést és az ökológiai egyensúly kialakulását; az ilyen eseményeket úgy értelmezzük, mint amelyek pl. az időjárás közvetítésével az algák generációs idejének skáláján hatnak". Így a bolygatások (tipikus példák az árvizek vagy az időszakos szennyezések a folyókban) váratlanul, hirtelen jelennek meg, rövid ideig tartanak és az élőlények nem tudják elkerülni őket vagy védekezni ellenük. Az adaptáció viszont lehetséges közösségi szinten, azaz a bolygatásra adott válasz közösségi szinten nyomon követhető.

A fitoplankton, makrofita és kovaalga kutatásban a növekedési formák és életstratégiák ökológiai jelentőségét már az 1970-1980-as években felismerték (Margalef, 1978; Littler és Littler, 1980; Hudon, 1983). A bentikus algafajok növekedési formáit a fajok ökológiai sikere szempontjából alapvető jelentőségű tulajdonságok alapján – a fajok alakja, tapadási típusa, a bevonatban történő elhelyezkedése és mozgékonysága – csoportokba sorolták. Ezek a csoportok olyan taxonómiailag lazán rokon fajokat foglalnak magukba, amelyek hasonló élőhelyet használnak és ugyanazért az erőforrásért versenyeznek (Hudon és Bourget, 1981; Hudon és Legendre, 1987). A kovaalga kutatások azonban az elmúlt időszakban nagyrészt fajközpontúak voltak, az egyes fajok optimumának és toleranciájának meghatározására összpontosítottak és céljuk a fajok előfordulása és a környezeti paraméterek közötti kapcsolat meghatározása volt (pl. Gómez és Licursi, 2001; Potapova, 2011). Hosszú idő elteltével azonban újra felismerték a növekedési formák jelentőségét (Steinman et al., 1992; Carrick és Steinmann, 2001) és Passy (2007a) három kovaalga ökológiai guildet különített el (alacsony profilú, magas profilú és mozgó) a forrásfelhasználásuk és a stresszhez való alkalmazkodásuk alapján. Ezeknek a morfológiai alapon elkülönített csoportoknak és a bentikus közösség fizikai

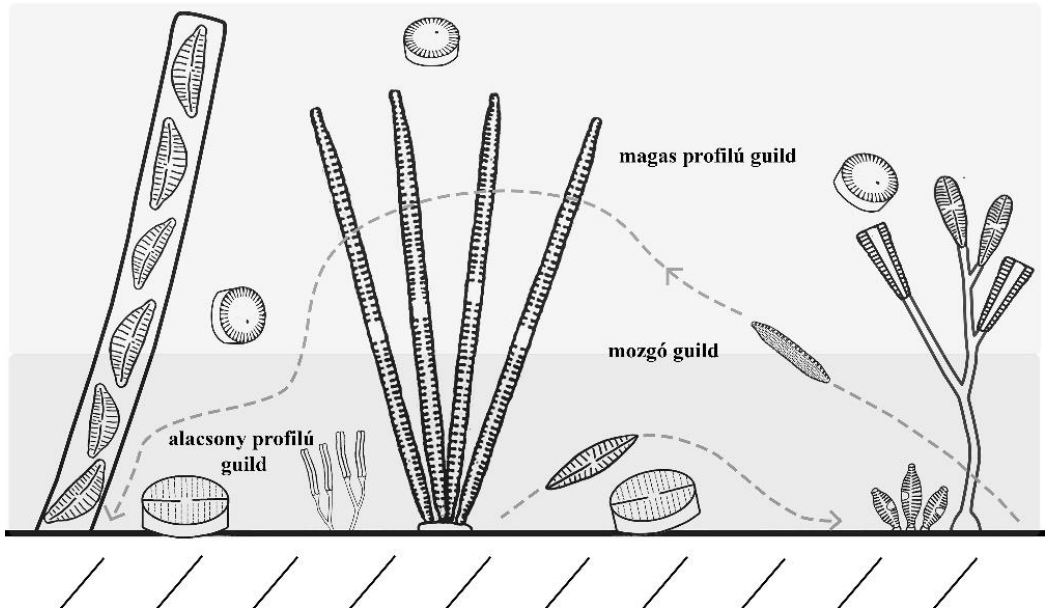
szerkezetének környezeti paraméterekre adott válaszát már korábban is vizsgálták (Wang et al., 2005). A Passy által definiált guildektől viszont azt várták, hogy az egyes guildek majd különbözőképpen reagálnak a vízfolyások tápanyagtartalmára és áramlási sebességére (Smucker és Vis, 2010), így jó indikátorai lehetnek a folyóvizek ökológiai állapotának (Passy, 2007a). Hamarosan már kísérleteket is végeztek a peszticidszennyezésre (Rimet és Bouchez, 2011) és a különböző intenzitású legelésre (Lange et al., 2011) adott válaszuk tanulmányozására is.

A kovaalga ökológusok között folyamatos vita folyik a szükséges minimális határozandó taxonómiai szintről. Egyes tanulmányok hangsúlyozzák a fajszintű határozás fontosságát az összes ökológiai információ megőrzése érdekében (pl. Kociolek és Witkowski, 2005), míg mások (pl. Wunsam et al., 2002; Rimet és Bouchez, 2012a) amellett érvelnek, hogy a nemzetség szintű taxonómiai felbontás is megfelelő. E vitának egy lehetséges megoldása az, hogy a rendszertani felbontásnak a vizsgálat céljának kell megfelelnie (Ellis, 1985). A biomonitorozó programokban olyan idő, munka és költséghatékony módszerekre van szükség, amelyek nem veszélyeztetik az eredmények megbízhatóságát és értelmezhetőségét, továbbá maximalizálják az élőlényközösség válaszaiból kinyerhető információkat (Lavoie et al., 2009). A guild szintű besorolás ilyen célra való alkalmazása ígéretesnek tűnik.

KUTATÁSI KONCEPCIÓ

Ha SWOT elemzést alkalmazunk a Passy (2007a) által leírt ökológiai guildekre, akkor minden guildet jellemezhetünk erősségei (E; az adott guild előnyben van a többi guilddel szemben), gyengeségei (GY; a guild hátrányban van többi guildhez képest), lehetőségei (L; a guildnek esélye van a sikerességének javítására) és veszélyei (V; a külső a környezet olyan elemei, amelyek veszélyeztethetik a guild sikerességét) alapján, az élőbevonatban elfoglalt helyzetüknek megfelelően. A SWOT elemzés (**4. táblázat**) szerint az alacsony profilú guild (amely az élőbevonat alsó rétegét alkotja) (**5. ábra**) a források oldaláról folyamatos tápanyag- és energialimitációnak van kitéve a felette lévő réteg (magas profilú guild) miatt. Ebből fakadóan jól tűri a források kimerülését (E) és ellenáll az olyan bolygatásoknak is, mint amilyenek az árvizek (E). A rendelkezésre álló tápanyagok és az árnyékolás viszont korlátozza a guildet (V). Ezzel szemben a fitobentosz legfelső rétegét alkotó magas profilú guildet (**5. ábra**) veszélyeztetik a bolygatások (például legelés vagy az áradások) (GY, V), de a forráslimitáció erre a csoportra kevéssé jellemző (E) különösen akkor, ha a kolóniák kis méretű sejtekből állnak (L). A mozgó guild (**5. ábra**) tagjai nem érzékenyek sem a forráslimitációra, sem a zavarásra (E) és a bevonat belsejében képesek mozogni (L), hogy kiválasszák a

legmegfelelőbb helyet az aktuális szükségleteiknek megfelelően. Mivel ennek a guildnek a tagjai nem rögzülnek (GY), ki vannak téve a bolygatásoknak és az áradások könnyen lemossák őket (V). A bolygatással szembeni rezisztenciájuk azonban függhet a fitobentosz struktúrájától. Ebben a tanulmányban a célunk, hogy megvizsgáljuk a három ökológiai guild válaszát a különböző stresszfaktorokra és a bolygatásra. Passy (2007a) munkájában ennek a kapcsolatnak a feltárását térbeli gradiens mentén végezte, mi pedig az időbeli válaszokat vizsgáltuk standardizált módszerrel (állandó mintavételi helyen azonos szubsztrát alkalmazásával).



***5. ábra**: A vizsgált három ökológiai guild*

	Erősség (E)	Gyengeség (GY)	Lehetőség (L)	Veszély (V)
Magas profilú guild	Elhelyezkedésük lehetővé teszi a fény és a tápanyok könnyű elérését	Ki vannak téve a legelésnek és az áramlás nyíró hatásának	Kis szubsztrátfelületek kihasználása; a kis fényintenzitáshoz/tápanyagokhoz való hozzáférés	Hirtelen bolygatás
Alacsony profilú guild	Nagy áramlási sebességgel és árvizekkel szembeni ellenállás	Az aljzat felületének nagysága (a populáció növekedése hely limitált)	Bolygatások utáni regenerálódás	A magas profilú fajok által kialakított szint árnyékolást és korlátozott tápanyaghozzáférést eredményez
Mozgó guild	Helyváltoztatásra való képesség	Rögzülés hiánya	Helyváltoztatásra való képesség	Az áramlás sebességének növekedése

***4. táblázat**: A három kovaalga ökológiai guild SWOT elemzése.*

Hipotéziseink a következők voltak:

i) A bentikus kovaalgák guild alapú ökológiai elemzései alkalmasak lehetnek az időben változó környezeti változások jelzésére.

ii) A tápanyagtartalom (Si-, N- és P-formák) időbeli és szezonális változásaira a következő választ várjuk: a magas profilú guild aránya a tápanyag elérhetőségének növekedésével nő, ellentétben az alacsony profilú guilddel, amelynek növekedése a csökkenő tápanyagellátottsággal várható. A mozgó guild esetében egyértelmű összefüggés nem várható.

iii) Egyéb tényezők (hőmérséklet, vezetőképesség, Cl^-, pH, KOI, DO, oxigéntelítettség) esetén: az alacsony és magas profilú guildek érzékenyebbek ezen időben és szezonálisan változó faktorokra, szemben a mozgó guilddel. A feltételezett érzékenységi sorrend a következő: magas profilú, alacsony profilú és a mozgó ökológiai guild.

iv) Az esőzésekre és árvizekre, mint bolygatásra adott várható válaszreakciók a következők: az esőzések által okozott áradások csökkentik a fény elérhetőségét, ami az alacsony profilú guildnek kedvez. A mozgó és a magas profilú guild tagjai lesznek a legérzékenyebbek a megnövekedett vízhozamra, így ezeknek a guildeknek a relatív abundanciája csökkenni fog az áradások hatására. Az alacsony profilú guild tolerálja ezt a hatást, ami a guildek közötti, arányosan magasabb abundanciáját fogja eredményezni.

ANYAG ÉS MÓDSZER

Torna-patak (hossza: 51 km) és vízgyűjtő területe (498 km^2) egy elnyúlt területen helyezkedik el Magyarország kelet-nyugati tengelye mentén, az ország nyugati részén. A hazai tipológia rendszer szerint a Torna-patak meszes hidrogeokémiájú, durva alapkőzetű, dombvidéki patak (5. típus) (www-2). Éghajlata mérsékelten nedves kontinentális. A vízgyűjtő évi középhőmérséklete 10,3 ˚C, az év meleg időszakának átlaghőmérséklete (áprilistól szeptemberig) 17 ˚C, míg a hideg időszakban (októbertől szeptemberig) 3,7 ˚C (www-3). Az átlagos éves hőmérsékletingadozás 21,5 ˚C. Az éves csapadékmennyiség 670-700 mm (Gergely et al., 2001). A mintavételi hely Devecser városában (N 47˚ 06 63, E 17˚ 26 11) helyezkedett el, ahol a folyó kiegyenesített, trapéz alakú betonmederben fut. A part menti zóna növényzete kaszált, fák nincsenek.

***6. ábra**: A kihelyezett mészkőlapok a Torna-patakban.*

A Torna-patakban a vizsgálatokat 2008. február és 2010. április között végeztük. Szubsztrátként közel természetes, sterilizált (H_2O_2 kezelés + UV + magas hőmérséklet), süttői mészkőlapokat (100mm × 100mm × 30mm) használtuk, amelyek megfelelnek a patak alapkőzetének (mészkő). A mészköveket a patak sodorvonalába helyeztük ki és rögzítettük (évente 120 mészkőlapot) (**6. ábra**). Az első kihelyezést 2008. áprilisában, a másodikat pedig 2009. áprilisában végeztük. A kolonizációs fázisban (az első négy hétben) 2-3 naponta, majd ezt követően hetente vettünk mintát egy véletlenszerűen kiválasztott kőről. 2008 és 2010 között összesen 112 kovaalga és vízmintát gyűjtöttünk.

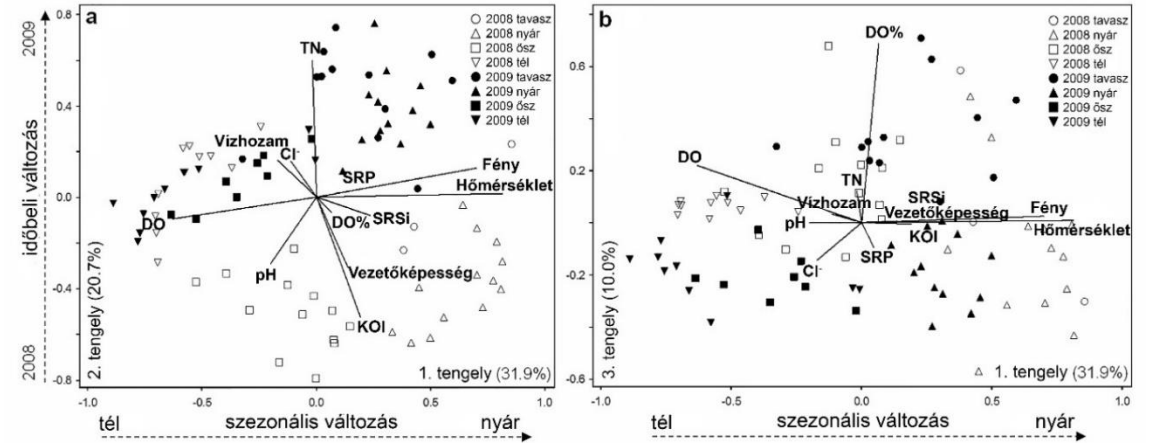
A mintavételi hely fényviszonyait US-SQS/L gömbi kvantum-mikroérzékelővel (Heinz Walz GmbH) és hozzá csatlakoztatott adatgyűjtővel (LI-1400, Licor, USA) határoztuk meg. A vízoszlop fénykioltási együtthatóját, k (m^{-1}) az aljzaton és a víz felszínén végzett párhuzamos mérésekből számoltuk ki a Lambert-Beer-függvény segítségével (Kirk, 1994). Egy közeli helyszínen (Szentkirályszabadján) mért teljes napi globálsugárzás adatait a Magyar Meteorológiai Szolgálat bocsátotta rendelkezésünkre. A globálsugárzási adatok és a fénykioltási együttható ismeretében becsültük a patakmederbe érkező fénymennyiséget. A szubsztrát felszínére érkező fénymennyiséget (mol m^{-2} d^{-1}) az óránkénti besugárzások összegeként számoltuk ki napkeltétől napnyugtáig. Az egyhetes átlagos besugárzási értékeket és a napi vízhozam adatokat (melyet a Vízügyi Minisztérium bocsátott rendelkezésünkre) használtuk fel a különböző diatóma ökológiai guildekkel való korrelációk kiszámításához.

Főkomponens-elemzést (PCA) végeztünk i) a Torna-patak környezeti változói által mutatott fő tendenciák kimutatására (a környezeti paraméterek azonos skálára hozásával), és ii) a biológiai adatok (kovaalga fajok relatív gyakoriságai) variabilitásának vizsgálatához, ahol a relatív abundancia adatokat log (x + 1) értékkel transzformáltuk. A fő abiotikus tényezők és a diatóma fajok együttes elemzését kanonikus korreszpondencia analízissel (CCA) végeztük - az előzőekhez hasonlóan transzformált adatokkal - PCOrd 4.1. szoftver segítségével (McCune és efford, 1999). A statisztikai elemzésekbe csak azon mintavételi alkalmakat vontuk be (82 párhuzamos minta), amikor már az érett bevonat kialakult a szubsztrátokon (így elkerülve a kezdeti kolonizációs fázist). A fajok és guildek diverzitását a Shannon-függvény segítségével, a Spearman rangkorrelációt R szoftver környezetben számoltuk ki (R 2.11.0; R Core Team, 2010). A szignifikancia szintek meghatározása szekvenciális Bonferroni módszerrel (Motulsky, 1995) történt.

EREDMÉNYEK

A Torna-patak környezeti paramétereinek időbeli változásai

A főkomponens elemzés (PCA) alapján a környezeti változók magyarázták az adatok változékonyságának 62,6%-át a három tengelyen. Az első tengely mentén a legfontosabb változók a hőmérséklet (r = 0,901), a fényintenzitás (r = 0,836) és az oldott oxigén (r = -0,794) voltak. A második tengely esetében az összes nitrogén (TN) (r = 0,772), KOI (r = -0,724) és a vezetőképesség (r = -0,553), a harmadik tengely mentén pedig az oxigéntelítettség (DO%) (r = 0,828) (**7. ábra**) volt meghatározó. Az első tengely mentén szezonális (tél-nyár), míg a második ordinációs tengely mentén évek közötti változást figyeltünk meg. A PCA diagramon a 2008-as minták a tengely negatív oldalán, míg a 2009-es minták magasabb TN, Cl^- és vízhozam értékekkel a pozitív oldalán találhatók meg. A harmadik tengely mentén jól elkülönültek a 2009 tavaszából származó, magas oxigéntelítettségű minták. A környezeti paraméterek szezonális átlagait és szórásértékeit az **5. táblázat** tartalmazza.



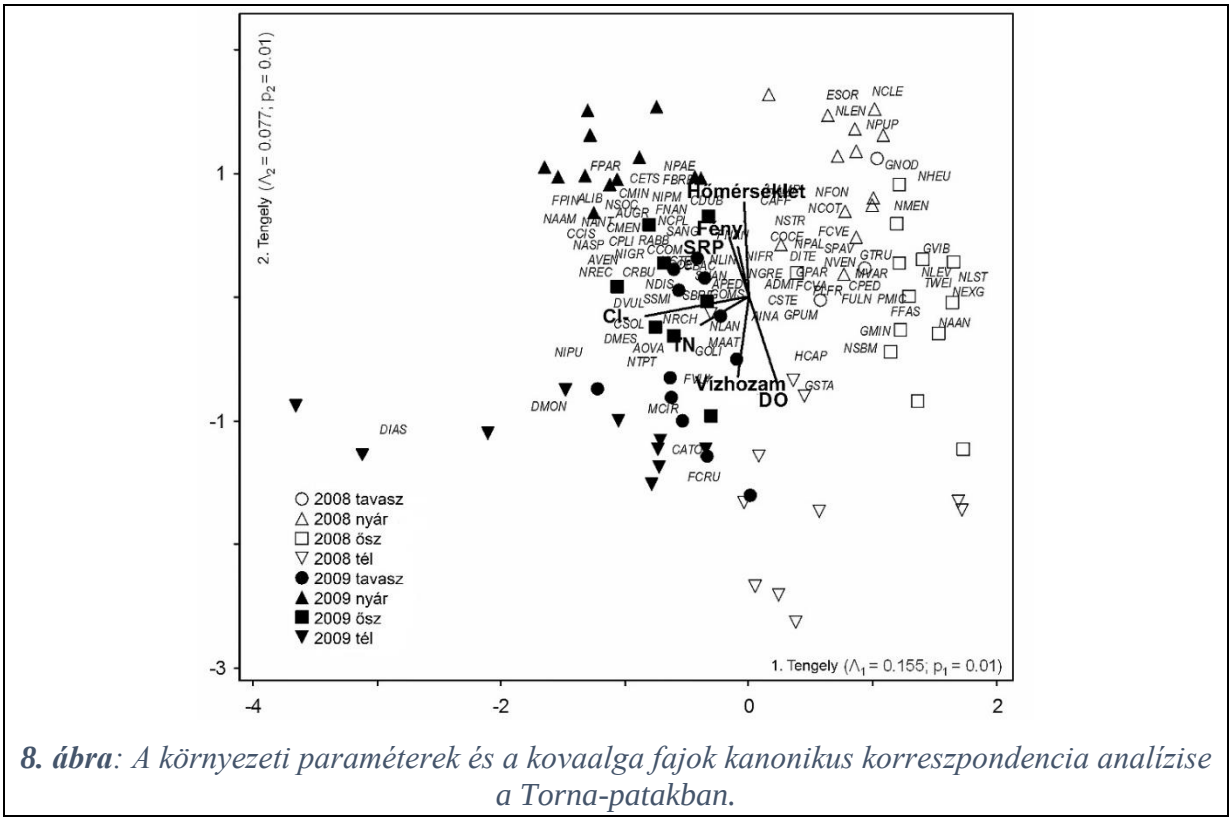
7. ábra: A Torna-patak környezeti változóinak főkomponens elemzései ***a)*** *az 1. és 2. tengely mentén, illetve* ***b)*** *az 1. és 3. tengely mentén.*

év, évszak		DO (mg l^{-1})	DO (%)	hőmérséklet (°C)	pH	fényintenzitás (µmol m^2 d^{-1})	vízhozam (m^3 s^{-1})	TN (mg l^{-1})	KOI (mg l^{-1} O_2)	SRP (µg l^{-1})	SRSi (mg l^{-1})	Cl^- (mg l^{-1})	vezetőképesség (µS cm^{-1})
2008. tavasz	**átlag**	**11,1**	**109,3**	**13,4**	**8,1**	**9137**	**0,48**	**1,49**	**5,54**	**23,93**	**2,95**	**6,91**	**1536**
	SD	1,2	12,1	3,2	0,2	1459	0,07	0,80	3,66	33,50	1,23	1,10	108
2008. nyár	**átlag**	**8,3**	**96,4**	**21,6**	**8,0**	**7391**	**0,44**	**1,50**	**13,40**	**23,71**	**5,11**	**7,21**	**1669**
	SD	0,7	6,1	2,4	0,1	1642	0,08	0,60	5,60	13,41	1,42	2,14	217
2008. ősz	**átlag**	**10,8**	**107,9**	**14,3**	**8,0**	**2704**	**0,39**	**3,43**	**14,27**	**21,83**	**6,11**	**8,69**	**1309**
	SD	0,7	7,2	2,8	0,2	1174	0,05	0,38	4,61	13,87	0,68	2,24	260
2008-2009. tél	**átlag**	**11,5**	**92,7**	**5,1**	**8,0**	**1174**	**0,73**	**32,47**	**1,81**	**21,71**	**4,24**	**12,15**	**1332**
	SD	0,5	2,1	1,8	0,1	664	0,25	2,93	1,83	14,26	0,96	3,67	172
2009. tavasz	**átlag**	**10,0**	**98,3**	**13,2**	**7,8**	**6944**	**0,75**	**77,05**	**2,01**	**19,12**	**4,50**	**14,63**	**1135**
	SD	0,5	4,7	2,9	0,1	2619	0,16	1,44	2,24	9,72	0,38	1,50	112
2009. nyár	**átlag**	**8,7**	**97,0**	**19,5**	**7,7**	**6845**	**0,49**	**34,75**	**1,73**	**32,45**	**4,83**	**20,27**	**1075**
	SD	0,7	6,1	1,9	0,2	1817	0,1	0,04	0,66	9,58	0,53	6,01	84
2009. ősz	**átlag**	**9,8**	**94,6**	**12,9**	**7,9**	**2262**	**0,39**	**20,24**	**1,66**	**21,80**	**4,12**	**25,24**	**1041**
	SD	0,6	3,5	3,0	0,1	1139	0,04	0,05	0,28	3,90	0,72	2,39	46
2009-2010. tél	**átlag**	**11,5**	**90,3**	**4,2**	**8,2**	**995**	**0,52**	**17,58**	**2,86**	**15,99**	**2,86**	**28,27**	**1054**
	SD	0,8	2,2	2,1	0,1	613	0,08	0,15	0,65	4,49	0,99	1,87	30
2010. tavasz	**átlag**	**10,3**	**94,0**	**10,3**	**8,0**	-	**1,09**	**21,05**	**4,46**	**14,53**	**3,65**	**37,97**	**1017**
	SD	1,1	4,0	2,9	0,1	-	0,75	0,06	1,93	3,58	0,50	6,10	64

5. táblázat: A Torna-patakban mért fzikai és kémiai paraméterek 2008 és 2010 között.

A környezeti paraméterek és a kovaalga guildek kapcsolata

Kanonikus korreszpondencia elemzést (CCA) végeztünk azzal a hét abiotikus változóval, melyek a legszorosabb korrelációt mutatták a PCA első két tengelyével, hogy elkerüljük a redundáns változókat, és kiválogassuk azokat, amelyeknek ökológiai jelentősége lehet a kovaalga guildek szempontjából. A kovaalga fajok sajátértékei 0,155 és 0,077 között változtak az első két tengelyen (**8. ábra**). A Pearson-féle korreláció a környezeti paraméterek és a fajok között mindkét tengely esetében magas volt (r = 0,889 és r = 0,753), mely erős kapcsolatot jelent az abiotikus változók és a fajok eloszlása között. A Monte Carlo-teszt (999 permutáció; p <0,05) azt mutatta, hogy az 1. és 2. tengely mentén az adatok rendeződése statisztikailag szignifikáns (p = 0,01), nem véletlenszerű. A kanonikus koefficiens értéke rámutatott arra, hogy az első tengely mentén a Cl^- (-1,0086) és a fényintenzitás (-0,250) voltak a legfontosabb változók, míg a második tengely mentén a hőmérséklet (0,582) és a vízhozam (-0,486). A környezeti változók és a diatóma fajok közötti kapcsolatot vizsgálva a Cl^- (-0,989) és a TN (-0,426) voltak a legfontosabb változók, míg a második tengelyen a hőmérséklet (0,810) és az oldott oxigén (-0,733).



***8. ábra**: A környezeti paraméterek és a kovaalga fajok kanonikus korreszpondencia analízise a Torna-patakban.*

A CCA diagram alapján megállapítható, hogy a fajok az első tengely mentén az éves gradienst (2008→2009), majd ezt követően a második tengely mentén az évszakos változást

(nyár→tél) (**8. ábra**) jelezték. A magas profilú guild néhány képviselője, mint például a *Gomphonema vibrio* Ehrenberg (GVIB), *Gomphonema truncatum* Ehrenberg (GTRU), *Melosira varians* C. Agardh (MVAR), *Fragilaria fasciculata* (C. Agardh) Lange-Bertalot (FFAS), *Ulnaria ulna* (Nitzsch) P. Compére (FULN), *Diatoma tenuis* Agardh (DITE), *Gomphonema parvulum* (Kützing) Kützing var. *parvulum* (GPAR), *Fragilaria capucina* var. *vaucheriae* (Kützing) Lange-Bertalot (FCVA) és *Gomphonema pumilum* (Grunow) Reichard és Lange-Bertalot (GPUM) az egyes tengely pozitív oldalán rendeződtek alacsony Cl^- és TN értékeket indikálva a 2008-as mintavételi egységekből. A guild más képviselői (*Fragilaria nanana* Lange-Bertalot [FNAN], *Aulacoseira granulata* (Ehrenberg) Simonsen [AUGR], *Staurosirella pinnata* Ehrenberg [FPIN], *Pseudostaurosira parasitica* (W. Smith) Morale [FPAR]) viszont pozitív kapcsolatot mutattak az SRP-vel, a hőmérséklettel és a fényintenzitással, mely minták főként 2009. nyaráról származtak. A *Diatoma vulgaris* Bory (DVUL), *Diatoma mesodon* (Ehrenberg) Kützing (DMES) és a *Diatoma moniliformis* Kützing (DMON) (melyek szintén a magas profilú guild tagjai) a magasabb Cl^- és TN értékek köré rendeződtek.

Az alacsony profilú guildet figyelembe véve, egyes fajok a magasabb hőmérsékletnél, fényintenzitásnál és SRP-nél voltak megfigyelhetők [különösen a *Cymbella affinis* Kützing (CAFF), *Cyclotella ocellata* Pantocsek (COCE), *Cyclostephanos dubius* (Fricke) Round (CDUB), *Cyclotella comta* Kützing (CCOM)], míg mások (az *Amphora ovalis* (Kützing) Kützing [AOVA] *Meridion circulare* (Gréville) C. Agardh [MCIR], *Amphora inariensis* Krammer [AINA] és *Cyclotella stelligera* Cleve és Grunow [CSTE]) a 2. tengely negatív oldalán elhelyezkedő téli mintákban alacsony SRP-t, de megemelkedett vízhozamot, TN és Cl^- koncentrációt jeleztek.

A mozgó guild képviselői nem mutattak egyértelmű mintázatot az abiotikus paraméterek mentén.

A Spearman-féle rangkorreláció és a Bonferroni-Holmes-korrekció alapján az alacsony profilú ökológiai guild négy, a magas profilú guild három környezeti változóra volt érzékeny. Válaszuk a hőmérsékletre és az oxigéntelítettségre hasonlóak voltak. A magas profilú guild szorosabb kapcsolatot mutatott a vezetőképességgel, ugyanakkor a Bonferroni korrekciót követően a korreláció nem volt szignifikáns (**6. táblázat**). A mozgó ökológiai guild szignifikáns kapcsolatot mutatott nyolc különböző fizikai és kémiai paraméterrel (**6. táblázat**), ezek a korrelációk erősebbek voltak (**6. táblázat**), mint a másik két guildnél, kivéve a KOI-t. A mozgó guild kimondottan érzékeny volt a Cl^- ion és a vízhőmérséklet változásaira (**6. táblázat**). Mindegyik guild reagált az oxigéntelítettség változására, a mozgó guilddel ellentétben az

alacsony és a magas profilú guild az erősen telített időszakokat részesítette előnyben (**6. táblázat**). Ugyan a szekvenciális Bonferroni módszert alkalmazva a vízhozam nem volt hatással a kovaalga ökológiai guildekre, azonban a korrekció alkalmazása nélkül szembetűnő, hogy a növekvő vízhozam csökkenti a magas profilú guild arányát (r = -0,23) a mozgó guild javára (r = 0,25) (**6. táblázat**). A tápanyagok közül a TN negatív, a SRSi pozitív hatással volt a mozgó guild gyakoriságára. A magas profilú guild mennyiségét növelheti a magasabb tápanyagtartalom (SRP és SRSi), szemben az alacsony profilú guilddel, melynek mennyisége magasabb SRP és TN tartalom mellett csökkenhet. A magasabb fényintenzitás kedvez az alacsony profilú guildnek, így a napsütéses időszakok tovább növelhetik ezen guild arányát. Ezzel szemben a mozgó guild az alacsonyabb fényintenzitású időszakokban volt jellemző (**6. táblázat**).

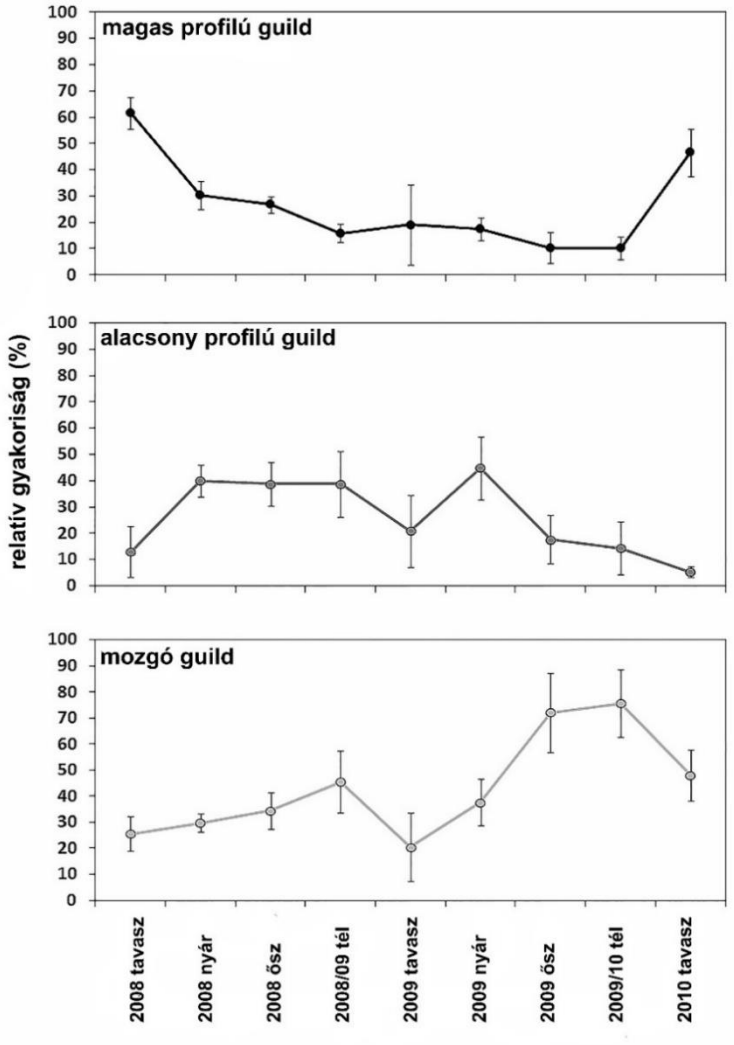
Változók	Alacsony profilú guild	Magas profilú guild	Mozgó guild	Guilddiverzitás	Fajdiverzitás
hőmérséklet	**0,35**	**0,43**	**-0,55**	**0,55**	**0,52**
DO	-0,16	*-0,25**	*0,32**	*-0,25**	*-0,25**
DO%	**0,36**	**0,35**	**-0,45**	**0,52**	**0,46**
KOI	**0,40**	0,12	**-0,36**	**0,36**	*0,22**
vezetőképesség	*0,25**	*0,34**	**-0,41**	**0,39**	0,12
pH	-0,05	-0,06	0,05	-0,08	-0,13
SRP	*-0,25**	*0,27**	-0,15	0,03	*0,29**
TN	*-0,27**	0,12	**0,41**	**-0,58**	-0,23
SRSi	0,02	*0,33**	**-0,39**	**0,42**	**0,47**
Cl^-	*0,28**	**-0,53**	**0,6**	**-0,56**	**-0,37**
fényintenzitás	**0,43**	*0,27**	**-0,44**	**0,40**	*0,23**
vízhozam	-0,05	*-0,23**	*0,25**	**-0,38**	**-0,50**

***6. táblázat**: Spearman rang korrelációk a guildek, guilddiverzitás, fajdiverzitás és a környezeti változók között.*
(dőlt betű: szignifikáns korreláció, p <0,5; félkövér: a Bonferroni korrekció utáni szignifikáns korreláció).

A guilddiverzitás szignifikáns korrelációt mutatott kilenc környezeti paraméterrel, míg a fajdiverzitás csak öttel. A guilddiverzitás a TN-nel (r = -0,58) és a Cl^- ionnal (r = -0,56) mutatta a legszorosabb összefüggést, míg a faji diverzitás a vízhőmérséklettel (r = 0,52) és a

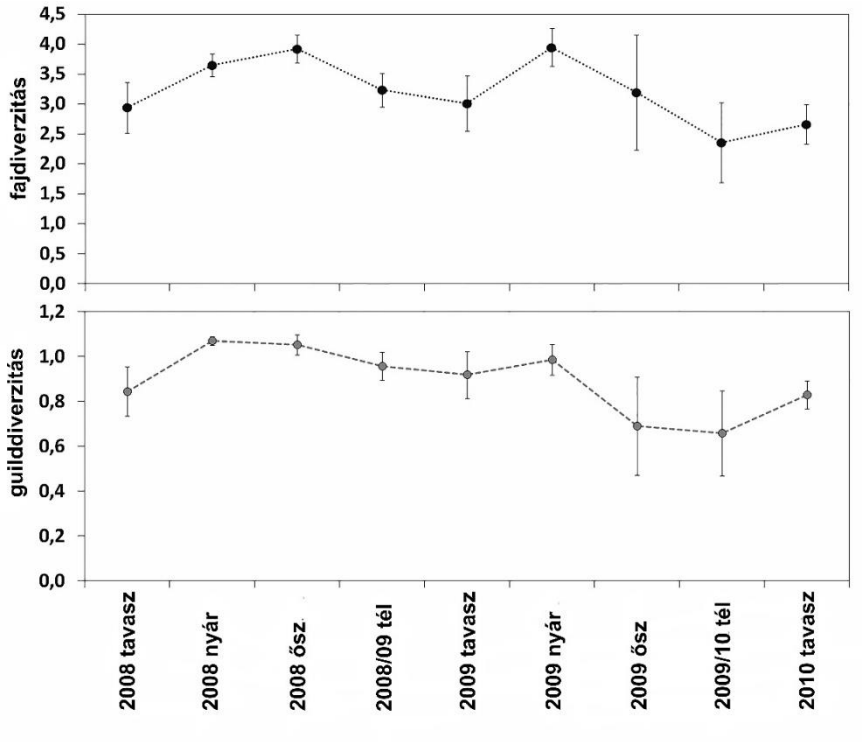
vízhozammal (r = -0,50). A növekvő fényintenzitás elsősorban a guilddiverzitás növekedésének kedvezett, míg a nagyobb vízhozam a guild- és fajdiverzitást is csökkentette (**6. táblázat**).

A három guild relatív abundanciájának szezonális változásai mindkét évben viszonylag egységes képet mutattak. Tavasztól nyárig a magas profilú guild aránya csökkent, míg az alacsony profilú és a mozgó guild aránya növekedett. Nyártól őszig az alacsony és a magas profilú guildek aránya csökkent és a mozgó guildbe tartozó fajok relatív abundanciája nőtt. Ez a trend ősztől télig tovább folytatódott, 2008-ban azonban a magas profilú guild nem mutatott jellegzetes változásokat. Téltől tavaszig a magas profilú guild növekedni kezdett, az alacsony és a mozgó guild aránya csökkent (**9. ábra**). A magas profilú guild dominanciája tavasszal volt jellemző, míg nyáron az alacsony profilú guilddé. Ősszel és főként télen a mozgó guild dominált (**9. ábra**).



***9. ábra**: A három ökológiai guild évszakos relatív gyakorisága (átlag és szórás) a vizsgált két egymás követő évben.*

Általánosságban megállapítható, hogy a guildek átlagos diverzitása nyáron volt a legmagasabb (1,07 [2008] és 0,99 [2009]), míg a legalacsonyabb tavasszal (0,85 [2008] és 0,67 [2009]) és télen (0,96 [2008]). és 0,66 [2009]). Az átlagos fajdiverzitás és fajszám hasonló képet mutattak: a legmagasabb fajdiverzitás és fajszám nyáron (diverzitás: 3,7 [2008] - 3,9 [2009] és fajszám: 27 [2008] - 36 [2009]) illetve ősszel (diverzitás: 3,9 [2008] és fajszám: 32 [2008-2009]) volt megfigyelhető. A szezonális guild- és fajdiverzitás, valamint a fajszámok változásai is viszonylag egyértelmű mintázatot mutattak: tavasztól nyárig a guilddiverzitás növekedett és nyáron érte el a legmagasabb értékeit. Nyártól télig a guilddiverzitás folyamatosan csökkent. Tél és tavasz között azonban a guilddiverzitás változásának iránya a két egymást követő évben eltérő volt. A fajdiverzitás és fajszám tekintetében hasonló tendenciákat figyeltünk meg egy kiugró értékkel: mindkét diverzitás mérőszám ellentétesen változott nyár és ősz között a vizsgált két évben (**10. ábra**).



***10. ábra**: Az évszakos faj- és guilddiverzitás (átlag és szórás) a vizsgált két egymás követő évben.*

ÉRTÉKELÉS

A Torna-patakot különböző természetes és antropogén hatások érik. Ez utóbbiak közé tartoznak a szennyező anyagok, a tájhasználat miatti tápanyagterhelés és a hidromorfológiai módosítások (csatorna kiegyenesítése, kibetonozása, az áramlási sebesség megváltozása, az áramlás

változékonyságának csökkentése). A környezeti paraméterek közül a hőmérséklet, a fényintenzitás, a DO, a TN, a KOI és a vezetőképesség voltak a legfontosabb fizikai és kémiai változók, amelyek szezonális és éves változásokat mutattak a patakban. E tényezők szezonális és éves ingadozásának köszönhetően (Hameed, 2003) a Torna-patak kovaalga összetétele is változott. A CCA szerint, a Cl^-, a fényintenzitás, a hőmérséklet, a vízhozam, a TN és DO voltak a legfontosabb környezeti tényezők, amelyek meghatározták a kovaalga fajösszetételt a Torna-patakban éves és szezonális mintázatot létrehozva.

A Cl^- kulcsfontosságú szerepét már korábbi tanulmányok is kimutatták (Napolitano et al., 1994; Potapova és Charles, 2003; Smucker és Vis, 2010; Bere és Tundisi, 2011). A megnövekedett Cl^- koncentráció nemcsak az egyes kovaalga fajok növekedésére és fejlődésére van negatív hatással (Videau et al., 1980), hanem a biomasszára és az elsődleges termelésre is. A Cl^- gátolja a karbon-anhidráz enzim aktivitását a fotoszintézisben (Dionisio-Sese és Miyachi, 1992). A klorid toleráns szervezetek más környezeti tényezőkkel szemben is toleránsak (Dickson et al., 1977). A Cl^- koncentráció nagyon magas volt a Torna-patak vizsgált szakaszán (az évszakos átlag 6,9-38 mg l^{-1}), összehasonlítva a patak felső szakaszával, ahol az éves átlagos Cl- koncentráció < 2,4 mg l^{-1} (nem publikált adatok), vagy más hazai természetes patakkal (pl. Koloska, Pécsely), melyeknek a felső szakaszán a Cl^- koncentráció 4-8 mg l^{-1} volt (Kiss et al., 2004).

A patak vezetőképessége is magas (szezonális átlag: 1017-1669 µS cm^{-1}) volt, ami jelentős ionkoncentrációra utal, pl. Cl^- -ra, annak ellenére, hogy a Torna-patak egyik mellékfolyójában a vezetőképesség szezonális átlaga csak 774-935 µS cm^{-1} volt (nem publikált adatok), és a Torna felső szakaszán a vezetőképesség éves átlaga is 726 µS cm^{-1} alatt volt (Kovács et al., 2011). A vezetőképesség az egyik legfontosabb tényező, amely meghatározza a folyóvízi kovaalga összetételt (Pan et al., 1996; Kovács et al., 2006; Frankovich et al., 2006; Bere és Tundisi, 2011), amit a Torna-patakban is megfigyelhettünk. A kovaalga közösség kimondottan érzékeny a vezetőképesség változásaira (Potapova és Charles, 2003; Lane és Brown, 2007), amely tükrözheti a vízgyűjtő terület geológiáját, a tenger közelségét (Rimet et al., 2007; Chaïb et al., 2011) vagy az olyan antropogén hatásokat, mint az ipari szennyvíz, a műtrágyahasználat vagy télen az utak sózása (Fore és Grafe, 2002; Smucker és Vis, 2009). A talajerózió, a kommunális és mezőgazdasági szennyvizek is növelik a folyók vezetőképességét (Leland, 1995), éppen ezért a felszíni vizek ionkoncentrációja a mezőgazdasági illetve a városi területek mentén növekszik (Bere és Tundisi, 2011). Ez a jelenség a másodlagos szalinizáció, amely az emberi tevékenységeknek köszönhető, és napjainkban az egyik legfontosabb felszíni vízszennyezési forma (Williams, 1999; Ziemann és Schulz, 2011; Cunillera-Montcusí et al.,

2022), ami a kovaalgák közösségi összetételére (Stenger-Kovács et al. 2023a) és ökofiziológiai folyamataira (Stenger-Kovács et al., 2023b) is jelentős hatással van. A Torna-patak alapkőzete nem indokolja a természetesen magas vezetőképességet, tehát ez emberi hatásnak tulajdonítható.

A kovaalga ökológiai guildek érzékenyebbek voltak a Cl^- -ra, mint a vezetőképességre. A magas profilú guild negatív, míg a mozgó guild pozitív indikátora volt a Torna-patak magas Cl^- koncentrációjának. Az utóbbi guildből például a *Nitzschia recta* Hantzsch ex Rabenhorst és a *N. gracilis* Hantzsch bizonyult Cl^- toleráns taxonnak, míg a *G. parvulum, U. ulna,* mint a magas profilú guild tagjai voltak érzékenyek erre az ionra, és az alacsonyabb Cl^- koncentrációt jelezték. Ebből is következik, hogy a befolyó szennyvizek mennyiségének növekedésével a mozgó formák aránya nő, míg a magas profilú (felálló és a hosszú nyéllel rögzülő fajoké csökken (Smucker és Vis, 2010). A *Nitzschia paleá*t (Kützing) W.Smith (mozgó faj) domináns taxonként írták le (Dickson et al., 1977) erősen szennyezett helyekről, amelyeknek magas volt a Cl^- tartalma. Ebben a vizsgálatban azonban ez a faj csak szubdomináns volt (átlagos relatív gyakoriság 1-3%). A kovaalga közösség guild- és fajdiverzitása csökkent a víz Cl^- koncentrációjának növekedésével, hasonlóan a kétéltűek fajdiverzitásához (Sadowski, 2002), ahogy a fitoplanktont alkotó fajok száma is erős negatív kapcsolatot mutatott a vezetőképességgel (Padisák et al., 2003; Padisák és Naselli-Flores, 2021).

A faji összetételt a tápanyagok koncentrációja is meghatározza (Stevenson et al., 2008). A Torna-patakban a kovaalga ökológiai guildek relatív abundanciája is változott az SRP, TN és SRSi gradiensek mentén. A nitrátot toleráló taxonok a mozgó ökológiai guild képviselői voltak, amelyek egyébként az alacsony hőmérsékletet is jelezték, mint pl.a *Frustulia vulgaris* (Thwaites) De Toni, *Navicula tripunctata* (O.F.Müller) Bory és a *Nitzschia pusilla* Grunow. Ez a mozgó guild mutatta a legerősebb korrelációt a TN-nel és SRSi-vel, de nem mutatott korrelációt az SRP-vel. Ennek az oka az lehet, hogy mi csak egyféle szubsztrátról (mészkő) vettünk mintát, a mozgásra képes kovaalga fajok erős kapcsolatát a N-nel és a P-ral pedig csak több élőhelyről, különböző szubsztrátumokról történő mintavétel esetén tudták kimutatni (Smucker és Vis, 2010). Télen és tavasszal a hóolvadások és az általuk okozott árvizek hatásaként (Smucker és Vis, 2011) megnövekedett TN koncentrációnak köszönhetően N toleráns kovaalga közösség volt jellemző. Vizsgálatunkban az alacsony profilú guild aránya nőtt a TN és az SRP koncentráció csökkenésével, amit más megfigyelések is alátámasztanak, azaz az alacsony profilú guild az alacsony tápanyagtartalmú, forráshiányos területeken (Passy, 2007a; Lange et al., 2011) domináns. Az alacsony profilú guild nem volt érzékeny az SRSi-tartalomra, azonban a guild egy tagja, az *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki a

Si-tartalom pozitív indikátora egy korábbi tanulmányunk szerint (Stenger-Kovács et al., 2006). Ezzel a csoporttal ellentétben a magas profilú guild a vízfolyások alsó szakaszaira, a forrásban gazdag (Lange et al., 2011), eutróf területekre jellemző (Passy, 2007a). Vizsgálatunk alátámasztotta ezt az eredményt, mivel a magas profilú guild aránya magasabb volt a nagyobb SRP és SRSi tartalmú időszakokban. Az is ismert, hogy megfelelő mértékű áramlás csökkenti a tápanyagszegény határrétegeket az epilitikus közösség felett (Borchardt, 1996; Stevenson et al., 2006), amely kedvezően befolyásolja a magas profilú kovaalgák felszaporodását. Egy vastag bevonatban azonban, ahol a sejtek nagyon sűrűn helyezkednek, tápanyagszegény helyek jöhetnek létre a bevonaton belül (Borchardt, 1996; Tuchman, 1996; Stevenson et al., 2006) hiszen a tápanyagok nem tudnak bediffundálni. Ezek az élőhelyi tulajdonságok kedvezhetnek az alacsony profilú guildnek.

A perifiton éves dinamikáját és a kovaalga közösségek visszatérő mintázatát (Shamsudin és Sleigh, 1994) a biotikus és az abiotikus tényezők szezonális változásai határozzák meg. A tavaszi és a téli időszakokban a fényintenzitás és hőmérséklet is jóval alacsonyabb, mint más évszakokban (Chen et al., 2010) és a makrogerinctelenek aktivitása is jellemzően alacsony (Power, 1992; Pék et al., 2010). A hőmérséklet emelkedésével azonban aktivitásuk nő és így képesek mérsékelni az évszakoknak köszönhető változásokat (Abe et al., 2007). A szezonalitás kulcsszerepet játszott a Torna-patak kovaalga közösségében is. Az ökológiai guildek relatív abundanciái és a guilddiverzitás is évszakosan változtak. A változó hőmérséklet és az ehhez kapcsolódó oldott oxigén határozták meg a fajösszetételt és a különböző kovaalga ökológiai guildek arányát. A magasabb hőmérséklet és a vele együtt járó alacsonyabb oldott oxigén koncentráció indikátorai a magas profilú (pl. *Fragilaria nanana*) és az alacsony profilú guildek (pl. *Cymbella affinis*) voltak. A magas profilú guild vált dominánssá tavasszal a kolonizációs fázisban, a növekvő vízhőmérsékletet jelezve. A hosszú nyéllel rögzülő, magas profilú guildbe tarozó taxonok (*Fragilaria, Gomphonema*) megjelenése és növekvő relatív gyakorisága, valamint a mozgásra képes taxonok (*Navicula*) a szukcesszió első fázisaiban való megjelenését korábbi tanulmányokban is megfigyelték (Ács, 1998; Hameed, 2003). A magas profilú guildbe tartozó kovaalgák sokkal inkább az epilitikus élőhelyeken találhatók meg (Smucker és Vis, 2010), mint amilyenek az általunk alkalmazott kőszubsztrátumok, míg a mozgó és nem rögzült fajok gyakrabban fordulnak elő a többféle élőhelyet/szubsztrátumot tartalmazó mintákban (Smucker és Vis, 2010). Mind a három ökológiai guild érzékeny volt a hőmérsékletre, különösen a mozgó ökológiai guild, amely a hideg vízhőmérsékletet preferálta. Az alacsony profilú guild pozitívan, míg a mozgó guild negatívan reagált a KOI növekedésére, ami azt jelenti, hogy ezek a guildek jó indikátorai

lehetnek a víz oxigénszintjének, melynek változása a szerves anyagok bomlási intenzitásával van összefüggésben.

A környezeti tényezők szezonális és éves ingadozása, melyek a kovaalga összetételt meghatározzák a Föld szinte minden területén jellemző, de ezek a változások, a globális klímaváltozás hatására fokozódnak. Magyarországon 2008-ban és 2009-ben az időjárás szokatlan volt. Nyáron, ősszel és télen heves esőzések fordultak elő, amikor is a csapadékmennyiség kétszerese, de volt olyan hónap, amikor három-négyszerese is volt a tavasszal tapasztaltaknak. A nyártól télig tartó időszakban az ismétlődő árvizek miatt csökkent a magas profilú guild aránya, ami jól mutatja a vízáramlás nyíró hatásával szembeni érzékenységét (Biggs és Thomsen, 1995; Yang et al., 2009). Nyárra az alacsony profilú ökológiai guild (amelyet a szubsztráthoz szorosan rögzülő fajok alkotnak) vált dominánssá, hiszen a felette lévő réteget (magas profilú guildet) a nagy vízhozam lemosta, így az epiliton vastagságát is csökkentette, melyen a nagyobb fényintenzitás könnyebben áthatolt és elérte az algamátrix mélyebb rétegeit (Dodds, 1992). Ezekben a közösségekben az alacsony profilú taxonok – mint a *Cocconeis* vagy a *Cymbella* (Poff et al., 1990) – fajok uralkodtak. Ezek a formák azonban valószínűleg olyan fiziológiai mechanizmusokkal rendelkeznek, amelyek lehetővé teszik számukra, hogy az alsó rétegekben, alacsony fényviszonyok mellett is képesek legyenek túlélni és fennmaradni (Hill, 1996; Lange et al., 2011). Ez a csoport, az elhelyezkedéséből fakadóan valószínűleg jobban tudja hasznosítani még a kevesebb fényt is, mint a magas profilú guild, továbbá jobban ellenáll az árvíz lemosó hatásának is (Francoeur és Biggs, 2006). A téli időszakban az alacsonyabb hőmérsékletnek köszönhetően a mozgó fajok elérték relatív abundanciájuk csúcsát, hiszen ez a guild valószínűleg olyan fajokat foglal magában, amelyek a hideghez alkalmazkodtak, így az alacsonyabb vízhőmérséklet és az alacsonyabb fényintenzitás egyaránt kedvezhetett a növekedésüknek. Ennek a kérdésnek a tisztázásához azonban ökofiziológiai vizsgálatokra van szükség. A mozgó guild tagjai fototaxis révén szabályozhatják az elhelyezkedésüket. Késő ősszel és télen fénykitettségüket maximalizálni tudják úgy, hogy a felszíni rétegbe mozognak, nagy áramlásoknál azonban a bevonat mélyebb rétegeibe bújnak, így minimalizálják relatív abundanciájuk csökkenését. Kőszubsztráton kialakult bevonatban napszakos, függőleges vándorlásról még nem számoltak be a szakirodalomban, de az ilyen vándorlások a vastag epilitikus közösségekben egyértelműen kedveznének a mozgó kovaalga fajoknak (Hill, 1996).

A Torna-patakban az alacsony profilú guild legfontosabb erőssége a nagy vízhozammal szembeni ellenálló képessége (E) és a DO-tól és az SRSi-től (E) való függetlensége. Nagy vízhozamú időszakokban ez a guild a fénysugárzást sokkal hatékonyabban hasznosította (L),

viszont a magas SRP és TN tartalom nem kedvezett neki (V). A magas profilú guild közvetlen hozzáférése néhány fontos forráshoz (SRP, SRSi, fény) (E) lehetővé tette, hogy a patakvízben lévő elérhető források kiváló indikátora legyen, szemben a többi guilddel. A magas profilú guild továbbá érzékeny volt a magas Cl^- koncentrációra és a megnövekedett vízhozamra (GY, V), ellentétben a mozgó guilddel, mely Cl^- toleránsnak mutatkozott (E). A mozgó guild pozitív kapcsolatot mutatott a vízhozammal, ami azt jelenti, hogy képesek változtatni a helyüket a bevonatban, így kerülvén el a lemosódást (E, L). A források közül a növekvő SRSi és fényintenzitás csökkentette a mozgó guild relatív abundanciáját (V).

A diverzitás a vízfolyások ökoszisztéma folyamatainak fontos indikátora (Biggs és Smith, 2002). A Shannon-féle diverzitás, a leggyakrabban alkalmazott diverzitás mérőszám. Az ökológiai diverzitást azonban jobban jellemezhetjük, ha jól megválasztott (értelmes) tulajdonságokat használunk a diverzitás index számolásához, így a taxonómiai egységek (fajok) helyett pl. ökológiai stratégiákat (Standovár és Primack, 2001). A guildek alkalmazása megfelelhet ennek a kívánalomnak. Ebben a tanulmányban a guild- és a fajdiverzitás szezonális változásai hasonlóak voltak, kivéve a nyártól őszig tartó időszakot, amikor is a két egymást követő évben egymásnak ellentmondó eredményeket kaptunk. A guilddiverzitás kilenc, a fajdiverzitás pedig öt környezeti paraméterrel mutatott összefüggést, de csak a guilddiverzitás jelezte egyértelműen a megemelkedett TN és vezetőképességet, mely a feljebb fekvő település (Ajka) kommunális és ipari szennyvízből származhatott. Éppen ezért a guilddiverzitás nyomonkövetése jó választási lehetőség lehet az ökológiai állapot nyomonkövetésére is. Amennyiben sztenderd szubsztrátumról (pl. kő) gyűjtjük a mintákat, akkor ezeknek az adatoknak a felhasználásával számított diverzitás értékek összehasonlíthatók (Potapova és Charles, 2005) nemcsak a vízfolyásokon belül, hanem a vízfolyások között is (Burkholder, 1996). Többféle szubsztrát alkalmazása (Smucker és Vis, 2010) illetve más hatások (hidromorfológiai módosítás) (Strayer, 2006) azonban módosíthatják a megfigyelt diverzitás értékeket, amelyeket figyelembe kell venni.

KÖVETKEZTETÉSEK

A kovaalga ökológiai guildek látszólagos egyszerűségük ellenére, jelentős ökológiai információt hordoznak ahhoz, hogy a környezeti változásoknak kiváló indikátorai legyenek. A guilddiverzitás szignifikáns korrelációt mutatott számos környezeti paraméterrel, ezért a biológiai sokféleség becslésének jó mérőszáma lehet. Az alacsony profilú guild alacsony SRP és TN tartalmú időszakokban dominált. Ezzel szemben a magas profilú guild a forrásban gazdag (SRP és SRSi) időszakokban, míg a mozgó guild mutatta a legerősebb korrelációt a szervetlen

TN vagy SRSi, de nem mutatott összefüggést az SRP-vel. A várakozásokkal ellentétben a környezeti paraméterekkel való szignifikáns korrelációk száma magasabb és erősebb volt a mozgó guild esetén. A mozgó guild érzékenyebb volt a hőmérsékletre, vezetőképességre, Cl^--ra, DO-ra és az oxigéntelítettségre, mint a magas profilú (kevésbé érzékeny) vagy az alacsony profilú (legkevésbé érzékeny) guildek.

A nyáron domináló, alacsony profilú guild bolygatásokra adott válasza összetett volt: tavasszal és nyáron a növekvő fényintenzitás kedvezett a növekedésének. Bár az árvizes időszakokban a növekvő zavarosság csökkentette a beeső fényt, a fény hozzáférhetősége az alacsony profilú guild számára kedvezőbb volt, mivel a felette lévő magas profilú guild relatív gyakoriságát az árvíz jelentősen csökkentette. Az alacsony profilú guild rögzülési formájának köszönhetően sokkal nagyobb ellenállást mutatott a megnövekedett vízhozamokkal és árvizekkel szemben, mely lehetővé tette egy nyári csúcs elérését. Hipotézisünkkel ellentétben az árvíz nem csökkentette a mozgó guild arányát, sőt mennyiségük nagyobb volt a nagyobb vízhozamú időszakokban. A három ökológiai guild és a guilddiverzitás egyértelmű, kiszámítható szezonális mintázatot és tendenciát mutatott. A magas profilú guild tavasszal, az alacsony profilú guild nyáron, míg a mozgó guild télen vált dominánssá. A guilddiverzitás nyáron volt a legnagyobb és a legkisebb télen, illetve a tavaszi kolonizációs fázisban.

I.3. A TÁJHASZNÁLAT HATÁSA A VÍZFOLYÁSOK BENTIKUS KOVAALGÁIRA: HAGYOMÁNYOS ÉS FUNKCIONÁLIS ELEMZÉSEK

BEVEZETÉS

A természetes ökoszisztémák többségét az antropogén tevékenység és/vagy az éghajlatváltozás veszélyezteti, melynek eredménye a biológiai sokféleség gyors és folyamatos változása (pl. Butchart et al., 2010) illetve a még soha nem látott mértékű fajkihalás (Barnosky et al., 2011). A vízfolyások az e hatásoknak leginkább kitett ökoszisztémák közé tartoznak (Dudgeon et al., 2006). Éppen ezért rendkívül sürgős, hogy megértsük és megbecsüljük az antropogén hatások természetes ökoszisztémákra gyakorolt hatását, ami ennek megfelelően a jelenlegi kutatások középpontjába áll.

A NAWQA (National Water Quality Assessment program) az Egyesült Államokban, a SASS (South Africa Scoring System) Dél-Afrikában és a WFD (Water Framework Directive) az Európai Unióban számos kutatási projektet támogatott annak érdekében, hogy meghatározzák a legfontosabb környezeti változókat, amelyek a felszíni vizek ökológiai állapotát alakítják. Regionális szinten (vízgyűjtők, ökorégiók) az éghajlat, a geológia, a hidrogeológia és az antropogén tevékenységek együttesen határozzák meg a vízfolyások helyi környezeti paramétereit, mint amilyen pl. az áramlási sebesség, a vízhőmérséklet vagy a kémiai paraméterek (Stevenson et al., 1996). A vízgyűjtőket ért számos emberi tevékenység közül a mezőgazdasági tevékenység és az urbanizáció (Allan, 2004) világszerte komoly és halmozott veszélyt jelentenek a vízi ökoszisztémák dinamikájára és állapotára (Richards et al., 1996; Grimm et al., 2008), jelentős diverzitás csökkenést okozva (Li et al., 2020). Az erdők és a természetes gyepek mezőgazdasági területté alakítása az intenzív növényvédőszer-gyomirtószer- és műtrágyahasználat miatt a vízgyűjtő területek leromlásához vezetnek. Ezen kívül a vízfolyások szabályozása, a vizes élőhelyek lecsapolása, a vízszennyezés, a patakmedrek eróziója és a vízkészletek csökkenése további környezeti és ökológiai problémákat okoznak (Hoorman et al., 2008). A lakott, nagyobb népsűrűséggel rendelkező területekről az ipari és háztartási szennyvizek bevezetése, a parti zóna átalakítása (Docile et al., 2016) a vízi életközösségek diverzitás csökkenéséhez és homogenizálódásához vezethet (Barnum et al., 2017). A városok területének globális növekedése (Seto et al., 2011) a víz számára átjárhatatlan felületek (pl. utak, tetők, parkolók) jelentős növekedéséhez vezetett (Walsh et al., 2004). Az ilyen mesterséges felületek gyorsítják a lefolyást, következésképp módosítják a víz körforgását (Sterling et al., 2013). Az egyre kiszámíthatatlanabbá váló viharok

és szélsőséges időjárási események pedig megkönnyítik a mérgező anyagok és tápanyagok felszíni vizekbe jutását (Wang et al., 1997).

A viszonylag nagy vízgyűjtővel rendelkező sík- és dombvidéki kisvízfolyások aránytalanul nagy mértékben kitettek az emberi tevékenység (tájhasználat) hatásainak, mivel az alacsonyabb tengerszint feletti magasságokon a víz tartózkodási ideje hosszabb (Stoate et al., 2001), a kis víztérfogat pedig nem teszi lehetővé a beérkező szennyező anyagok megfelelő mértékű hígulását (Borics et al., 2016). Ezek a vízfolyás típusok tehát sérülékenyebbek és vízgyűjtő szintű vizsgálatuk nem tűr halasztást (Qu et al., 2018).

A vízi élőlények (halak, makrogerinctelenek, kovaalgák; pl. Hering et al., 2006) jól jelzik a vízgyűjtő tulajdonságait és degradációs szintjét (Walsh és Wepener, 2009). A kovaalgák a vízgyűjtő területen folyó tájhasználatnak különösen jó indikátorai (Dahm et al., 2013) és kiválóan jelzik az eutrofizáció (Bellinger et al., 2006), az urbanizáció (Newall és Walsh, 2005) és a szervetlen szennyezések (Dela-Cruz et al., 2006) mértékét is. Számos tanulmány vizsgálta már a különböző élőlénycsoportok (például a halak [pl. Wang et al., 1997; Tóth et al., 2019], makrogerinctelenek [Sponseller et al., 2001; Jonsson et al., 2017], kovaalgák [pl. Leland, 1995; Walsh és Wepener, 2009; Teittinen et al., 2015; Oeding et al., 2018]) együttes vagy egyedi válaszát a tájhasználatra. Az összehasonlító tanulmányok közül néhány (Dahm et al., 2013; Tolkkinen et al., 2016) a kovaalga közösségek nagyobb érzékenységére és erősebb válaszára hívta fel a figyelmet (Mangadze et al., 2016). E korábbi kovaalga vizsgálatok hagyományos, fajalapú közösségi elemzések voltak. Nagy számuk ellenére azonban, a tájhasználat folyóvízi ökoszisztémákra gyakorolt komplex hatásának és az így lejátszódó ökológiai folyamatoknak a megértése továbbra is nagy kihívást jelent (Pan et al., 2004; Allan, 2004). Az új ökológiai módszerek, megközelítések fejlesztése és alkalmazása lehetővé tenné az édesvízi ökoszisztémákkal kapcsolatos ismeretek bővítését és megértését, védelmük, kezelésük és helyreállításuk érdekében (Vörösmarty et al., 2010).

A funkcionális, jellegalapú megközelítés új módját jelentheti e folyamatok feltárásának. E módszer számos előnnyel rendelkezik, hiszen a jellegek azonosítása könnyebb és gyorsabb, mint a fajszintű határozás. Alkalmazása ökorégióktól független, így sokkal robusztusabb, ökológiailag jól értelmezhető ismereteket (pl. Dolédec és Statzner, 2008; Flynn et al., 2011) ad a fajalapú módszerekkel szemben. A funkcionális megközelítés különböző, ökológiai információt hordozó jellegeit használja a fajoknak, így pontosabb ismeretet nyújt az ökoszisztéma funkcióról, és képes növelni a közösség környezeti tényezők által megmagyarázott varianciáját (Abonyi et al., 2018b; Stenger-Kovács et al., 2020b). Az elmúlt években több tanulmány foglalkozott a tájhasználat hatásának funkcionális elemzésével

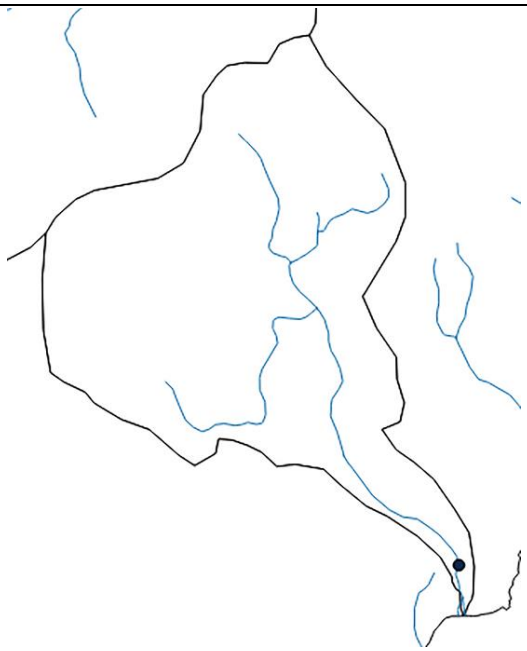
makrogerinctelen (Barnum et al., 2017) és fitoplankton közösségekben (Qu et al., 2018), ahol szemben a kovaalgákkal (pl. Berthon et al., 2011; Novais et al., 2014) már régi hagyománya van ennek a megközelítésnek (pl. Wallace és Webster, 1996; Reynolds et al., 2002).

Fő célunk az volt, hogy vízgyűjtő szinten megvizsgáljuk a tájhasználat és az azzal összefüggő környezeti változók hatását a kovaalga közösségek faj- és jellegalapú összetételére. Továbbá, hogy meghatározzuk ezek relatív hozzájárulását (egyedüli és együttes hatások) a közösségek magyarázott varianciájához mind a faj- és jellegösszetétel, mind pedig faj- és a funkcionális gazdagság tekintetében. További elemzésekben pontosítjuk a tájhasználati formák és a jellegek közötti, valamint a tájhasználati formák és a faj- és funkcionális gazdagság közötti kapcsolatot. Az urbanizáció vízgyűjtő szintű hatása mellett a helyi hatásait is vizsgáljuk, ezért összehasonlítjuk a bentikus kovaalga közösségeket, a faj- és funkcionális diverzitást a településen belüli, a település alatti és a lakott településtől távoli mintavételi helyeken.

Feltételeztük, hogy szoros kapcsolat áll fenn a környezeti változók és a tájhasználati formák között, és ezek jelentősen befolyásolják a kovaalga közösségek összetételét vízgyűjtő szinten, azaz a közösségek varianciájának magyarázott részaránya nagy lesz. Úgy gondoltuk, hogy a faj- és jellegösszetétel, valamint a faj- és funkcionális diverzitás varianciáját is elsősorban a környezeti változók és a vízgyűjtőn lévő tájhasználat együttesen határozza meg. Feltételeztük továbbá, hogy a tájhasználati formák indikátoraiként több kovaalga jelleget is tudunk majd azonosítani, ahogy a funkcionális- és fajgazdagság is alkalmas lesz a tájhasználat hatásának jelzésére. Valószínűnek tartottuk, hogy a településeken koncentrálódó szennyező anyagok miatt az urbanizáció helyi hatása erősebb lesz, mint ami vízgyűjtő szinten tapasztalható.

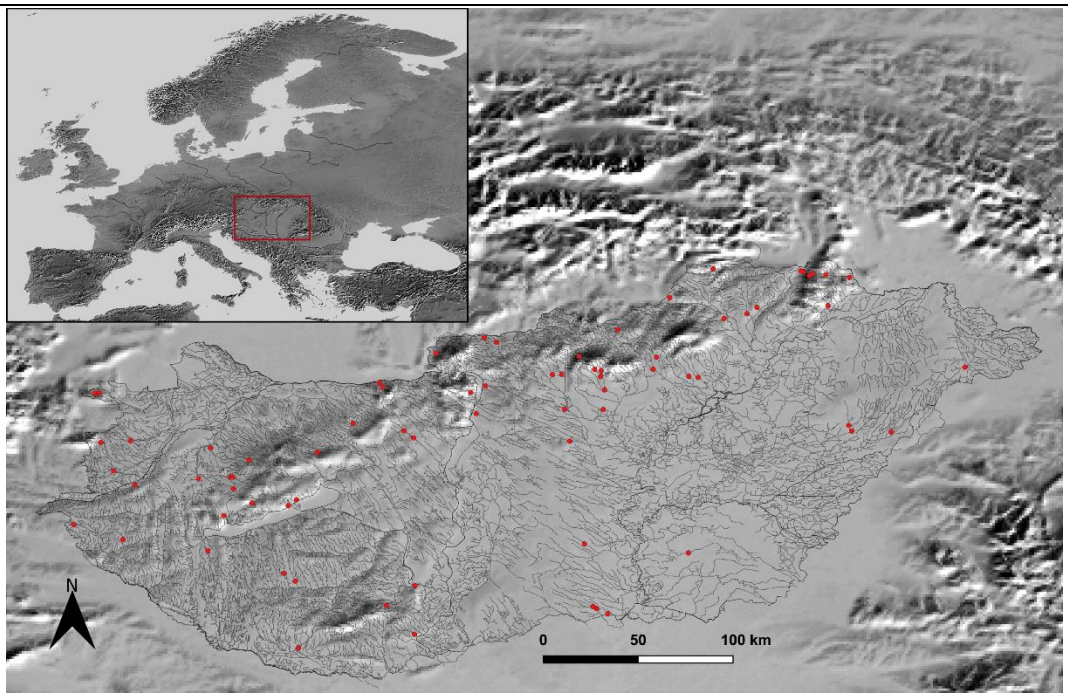
ANYAG ÉS MÓDSZER

A kezdeti adatbázisunk 334 adatsort tartalmazott, amelyek több projektből származtak: i) az ECOSURV projektből (226 hely) (www-1) és ii) a Pannon Egyetem Limnológia Tanszékének kutatási projektjeiből (2004-ben felmért 46 vízfolyás és 2010-ben vizsgált 64 vízfolyás adatai). A mintavételi helyeket a vízgyűjtőn belüli elhelyezkedésük alapján választottuk ki. Ezek azok a mintavételi helyek voltak, melyek a vízfolyás alsó szakaszának végén helyezkedtek el, így mintegy összegzik és megjelenítik a teljes vízgyűjtőn bekövetkező hatásokat (**11. ábra**).



***11. ábra**: Az ideális mintavételi hely a vízfolyásban és annak vízgyűjtőjén. (Mintavételi hely az Örvényesi-séden 2010-ben.).*

Összesen 75 ilyen ideális mintavételi helyet tudtunk felhasználni elemzéseinkhez, melynek térképét a **12. ábra** mutatja. A mintavételi helyek adatait (vízfolyás neve, kódja, a mintavétel dátuma, GPS koordináták és a tengerszint feletti magasság) a **II. melléklet** tartalmazza. A mintavételi ponthoz kapcsolódó vízgyűjtők lehatárolása vektor alapú digitális térképpel történt.



***12. ábra**: A 75 mintavételi hely a Kárpát-medence vízfolyásaiban.*

A vízgyűjtőkön lévő tájhasználati formák %-os arányát 2006-os (2004-es adatokra) és 2012-es (2010-es mintákra) Corin digitális térképpel (1: 100 000) ("Copernicus 2020") és Quantum GIS (2.18.3 verzió) szoftverrel határoztuk meg. A legkisebb térképészeti egység 25 ha, a térkép geometriai pontossága 100 m-nél kisebb volt. Öt különböző tájhasználati kategóriát különítettünk el: 1) mesterséges felszínek, 2) mezőgazdasági területek, 3) erdők és közel természetes területek, 4) vizes élőhelyek és 5) víztestek.

Főkomponens-elemzést (PCA) végeztünk a helyi környezeti változók és a vízgyűjtőn lévő különböző tájhasználati formák mintázatának feltárására. Redundancia elemzéseket alkalmaztunk a környezeti változók és a tájhasználat hatásának kimutatásra a kovaalga faj- és (RDA_1) és jellegalapú összetételére (RDA_2). Lineáris modelleket (LM) építettünk a jellegek és a tájhasználati formák, illetve a fajszám, a funkcionális gazdagság (A funkcionális gazdagság a funkcionális diverzitás fő összetevője, amely definíció szerint azokat a funkcionális niche helyeket jelenti, melyeket a fajok a közösségekben elfoglalnak; Villèger et al., 2008) és a tájhasználat közötti kapcsolat tisztázására. Variancia particionálás (Borcard et al., 1992) segítségével határoztuk meg a környezeti változók és a tájhasználati formák egyedüli és együttes hatását a közösségek faj- és jellegalapú összetételére ($VarPart_1$, $VarPart_2$), valamint a fajszámra és a funkcionális gazdagságra ($VarPart_3$, $VarPart_4$). A variancia particionálás előtt a faj- és jellegalapú közösségi összetételt meghatározó legfontosabb környezeti változók és tájhasználati formák ($p < 0,05$) leválogatására szűkített RDA-modelleket hoztunk létre egyenkénti beléptetéses módszerrel, ahol a szignifikancia szint meghatározása ANOVA-val történt. A faj- és a funkcionális gazdagság esetében a legfontosabb változókat szintén beléptetéses módszerrel határoztuk meg, ahol Akaike (AIC) információs kritérium alapján választottuk ki a legkisebb AIC-értékkel rendelkező lineáris modellt. A szűkített RDA-kat mindkét magyarázó adatmátrixon (környezeti változók és a tájhasználati formák) külön-külön hoztuk létre. Nem metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) alkalmaztuk az urbanizáció fajösszetételre és jellegösszetélre vonatkozó helyi hatásainak vizsgálatára ($NMDS_1$ és $NMDS_2$). Három esetet vizsgáltunk: amikor a mintavételezés i) pontosan a településen történt, ii) a település alatt, legfeljebb 1 km-re a folyásirány mentén, vagy iii) messze (1 km-nél távolabb) a településtől. A számításokat a közösségek távolsági mátrixán, Bray-Curtis indexszel végeztük. A különbségek és hasonlóságok kimutatására a közösségi elemzéseknél ANOSIM-ot, a faj- és a funkcionális gazdagság esetében pedig Kruskal-Wallis-tesztet alkalmaztunk.

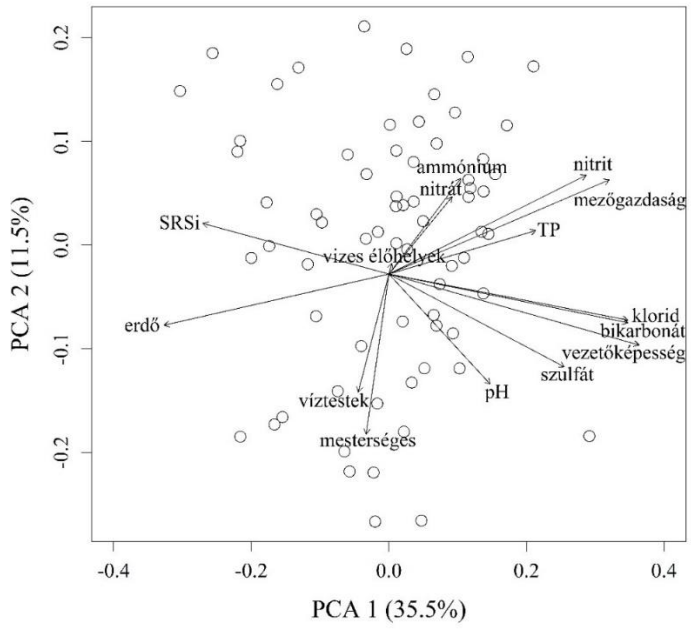
Az elemzéseket megelőzően a normál eloszlás biztosításához a környezeti adatokat transzformáltuk (vezetőképesség, SRSi: $y^{0,333}$; HCO_3^-: $y^{0,5}$; SO_4^{2-}, NO_2^-, NO_3^-: $y^{0,25}$; NH_4^+, TP: $y^{0,111}$, Cl^-: ln[y+1]), és mind a környezeti mind a tájhasználati adatokat sztenderdizáltuk (0

átlagra és 1 SD-re), hogy azonos skálán tudjuk őket összehasonlítani. A kovaalgák relatív gyakorisági adataira Hellinger transzformációt alkalmaztunk. A statisztikai elemzéseket R szoftverrel (R 3.5.1; R Core Team, 2018), "vegan" (Oksanen et al., 2018) és "MASS" (Ripley et al., 2013) csomagokkal végeztük, a többváltozós elemzésekhez stepAIC függvényt használtunk. A funkcionális gazdagság számolásához 'FD' csomagot (Laliberté és Legendre, 2010) és 'dbFD' függvényt alkalmaztunk.

EREDMÉNYEK

Tájhasználati formák és a kapcsolódó környezeti változók

A PCA elemzésben az első két tengely 47%-ban magyarázta a környezeti változók és a tájhasználati formák varianciáját. A PC_1-es tengely a teljes variancia 35,5%-át magyarázta, és a legfontosabb környezeti tényezők ezzel a tengellyel korreláltak, melyek a következők voltak: vezetőképesség (r = 0,88), Cl^- (r = 0,84), HCO_3^- (r = 0,84) és NO_3^- (r = 0.70). A tájhasználati formák közül a mezőgazdasági terület aránya (%) erős, pozitív korrelációt mutatott (r = 0,78) ezzel a tengellyel, míg az erdő erős negatív korrelációt (r = - 0,80). A PC_2-es tengely az összvariancia 11,5%-át magyarázta és a mesterséges felületekkel (r = - 0,63), a vízfelszínnel (r = - 0,46) valamint a pH-val (r = - 0,63) (**13. ábra**) mutatott összefüggést.

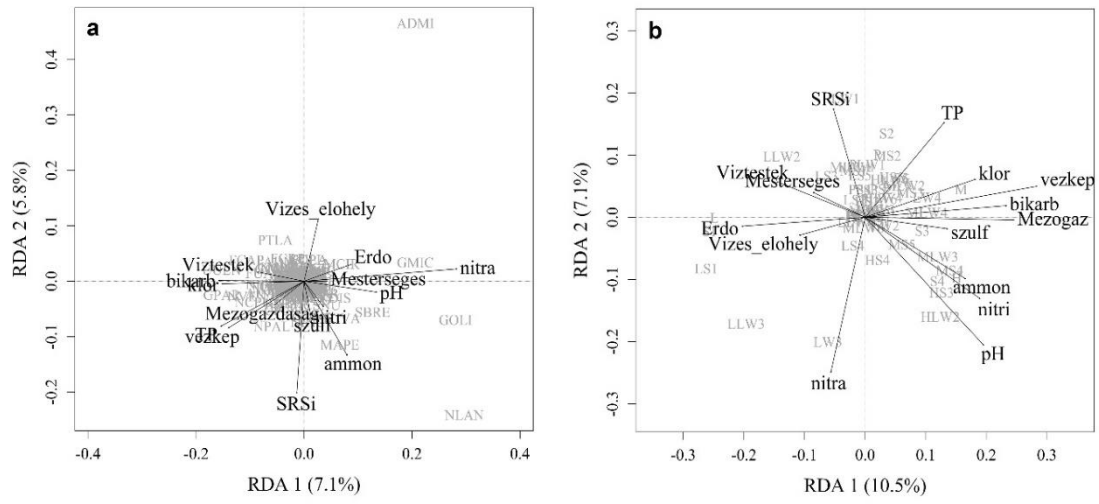


***13. ábra**: A vizsgált vízfolyások környezeti paraméterein és a tájhasználati formákon alapuló főkomponens analízis eredménye.*

A környezeti változók és a tájhasználat hatása a bentikus kovaalga közösségekre

Fajalapú redundancia elemzések

A fajösszetétel alapján az 1. tengely mentén (magyarázott variancia: 7,1%) jól elkülönültek azok a vízgyűjtők, amelyeket túlnyomórészt mezőgazdasági területek magas bikarbonát és szulfát tartalommal jellemeztek azoktól a vízgyűjtőktől, amelyeket főként erdők uraltak (**14. a ábra**). A 2. tengely mentén (magyarázott variancia: 5,8%), a vízfolyások kovaalga közösségei az SRSi gradiens mentén váltak el (**14. a ábra**). A teljes RDA modell esetében 15 magyarázó változó (környezeti és a tájhasználati) volt szignifikáns ($p < 0{,}001$), ennek ellenére az első két tengely által magyarázott variancia meglehetősen alacsony volt (12,9%). A mezőgazdasági terület nagyobb arányát, a magasabb tápanyag- és iontartalmat a *Navicula lanceolata* Ehrenberg [NLAN], *Gomphonema olivaceum* (Hornemann) Ehrenberg, [GOLI], *Planothidium lanceolatum* (Brébisson ex, Kützing) Lange-Bertalot [PTLA], *Surirella brebissoni* Krammer & Lange-Bertalot [SBRE] és *Nitzschia palea* [NPAL] indikálta. A *Gomphonema micropus* Kützing [GMIC] és a *Meridion circulare* [MCIR] a magas nitrát koncentrációt jelezték egyértelműen (**14. a ábra**).



14. ábra: a) *RDA1: a kovaalga fajösszetétel, a környezeti paraméterek és a tájhasználati adatok redundancia elemzése;* ***b)*** *RDA2: a kovaalga jellegösszetétel, a környezeti paraméterek és a tájhasználati adatok redundancia elemzése.*
(Rövidítések: ammon: ammónium, nitra: nitrát, nitri: nitrit, Mezogaz: mezőgazdaság, bikarb: bikarbonát, klor: klorid, vezkep: vezetőképesség, szulf: szulfát.)

Jellegalapú redundancia elemzések

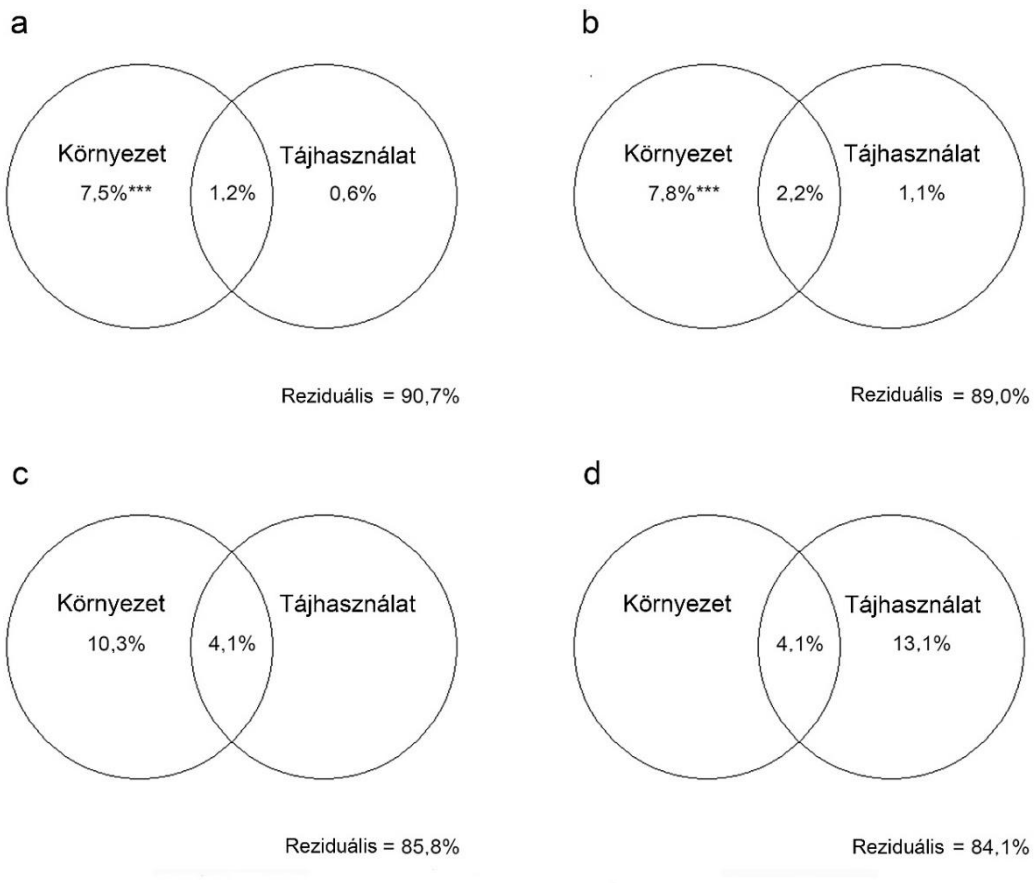
A jellegösszetétel alapján, az 1. tengely mentén (magyarázott variancia: 10,5%) a mezőgazdasági területek által dominált vízgyűjtők mintavételi helyei jól elkülönültek azoktól a mintavételi helyektől, melyek vízgyűjtőjén főként erdők, vizes élőhelyek és víztestek voltak jellemzők. A 2. tengely mentén (magyarázott variancia: 7,1%) a mintavételi helyek a viszonylag magas nitrát- és SRSi-tartalom szerint csoportosultak (**14. b ábra**). A teljes RDA-modell szignifikáns volt ($p < 0,001$), de a két első tengely mentén a magyarázott variancia meglehetősen alacsonynak bizonyult (17,6%). Az erdő és a vizes élőhelyek magas arányát az alacsony profilú ökológiai guild (L) és a kisebb fajok (S1), illetve ezek kombinációja (LS1) jelezte. Az LW3 jelleg a megnövekedett nitrát koncentrációt indikálta. A HLW2 ökomorfológiai csoport a magas pH-jú helyekre volt jellemző, míg a nitritet és az ammóniumot elsősorban a magas profilú és a mozgó guild jelezte, közepes (HS3) és nagyobb méretű (HS4, MS4) fajokkal. A megemelkedett ion és TP koncentrációjú mezőgazdasági területeket az LW4 és S3 morfológiai jellegek és a mozgó fajok jelezték. Az LW1 jelleg egyértelműen a magas SRSi-tartalmú mintavételi helyekre volt jellemző (**14. b ábra**). A közepes méretű, alacsony profilú (LS3) és kis LW-aránnyal (LLW2) rendelkező fajok az elsősorban víztestekkel és mesterséges felületekkel borított vízgyűjtőkön voltak jellemzők.

Variancia particionálás

A környezeti tényezők egyénkénti beléptetése után az egyszerűsített RDA modellben a vezetőképesség, pH, HCO_3^-, SO_4^{2-}, NO_2^-, NO_3^- és SRSi voltak a legfontosabb változók ($p < 0,05$), melyek a kovaalga fajok összetételét meghatározták. A tájhasználati formák közül csak a mezőgazdasági területnek volt szignifikáns hatása ($p < 0,05$) a fajösszetételre. A variancia particionálás alapján az előzőekben kiválasztott környezeti paraméterek egyedüli hatása (7,5%) volt szignifikáns, ellentétben a tájhasználat egyedüli hatásával (0,6%). A környezeti változók és a tájhasználati formák együttes hatása alacsony volt (1,2%): egyhatoda a környezeti paraméterek egyedüli hatásának (**15. a ábra**). Hasonló eredményeket kaptunk a jellegalapú összetétel esetén is, melynek varianciája elsősorban a leválogatott, szignifikáns környezeti változók (vezetőképesség, pH, NO_2^- és SRSi) egyedüli hatásával (7,8%) függött össze. A tájhasználat egyedüli hatása - nevezetesen a mezőgazdasági területek aránya (%), mely az egyetlen szignifikáns tájhasználati forma volt - a megmagyarázott variancia szempontjából elhanyagolhatónak tekinthető. A környezeti paraméterek és a tájhasználat együttes hatása is

viszonylag alacsony volt (2,2%), a környezeti változók egyedüli hatásának egyharmada (**15. b ábra**).

A fajgazdagság varianciáját is elsősorban a környezeti változók, mint például a TP és az ammónium (10,3%) egyedüli hatása okozta, míg a tájhasználat (a vizes élőhelyek és az erdők területének aránya) egyedüli hatásaként megjelenő variancia ~ 0 volt. A környezeti tényezők és a tájhasználat közös hatása a variancia kisebb hányadát (4,1%) magyarázta (**15. c ábra**). A funkcionális gazdagságban megjelenő variancia viszont elsősorban (13,1%) a tájhasználat (mezőgazdasági terület és az erdő) egyedüli hatásának köszönhető, a magyarázott variancia egy kisebb hányadát (4,1%) azonban a környezeti változók és a tájhasználat közös hatása is magyarázza (**15. d ábra**). A közösségek és a gazdagság változatosságát csak részben magyarázták a kiválasztott változók, a bemutatott modellek mindegyikében a reziduumok viszonylag magasak voltak (**14., 15. ábra**).



15. ábra**: A variancia particionálás eredményei **a)** a fajok relatív gyakorisága, **b)** a jellegek relatív gyakorisága, **c)** a fajgazdagság, és **d)** a funkcionális gazdagság (p <0,001) esetén. (A magyarázott közösségi varianciákat a korrigált R2 értékekből számítottuk. A magyarázatlan varianciát a reziduálisok mutatják.)*

A tájhasználati formák és a jellegek, faj és funkcionális gazdagság közötti kapcsolat

Az RDA alapján kiválasztott jellegek esetében az illesztett lineáris modellek azt mutatták, hogy a mezőgazdasági területek kiterjedése (%) szignifikáns hatással van az M, LW4 és S3 (r = 0,32, p <0,01) jellegekre és ez a kapcsolat a jellegek és azok kombinációjának (M, LW4, S3, MLW4, MS3) együttes használata esetén erősebb volt (r = 0,38, p <0.001). A korreláció az erdő kiterjedése (%) és az egyszerű jellegek (L, S1; r = 0,25, p <0,05) között azonban némileg erősebb volt, mint kombinációjukkal együtt (L, S1, LS1; r = 0,23, p <0,05). A lineáris modellben a víztestek, a mesterséges felületek aránya (%) és az LLW2 jelleg közötti kapcsolat is szignifikáns volt (r = 0,26, p <0,05) (**7. táblázat**). Az illesztett LM-ek alapján a mezőgazdasági területnek (%) szignifikáns, pozitív hatással volt (r = 0,26, p <0,05) a funkcionális gazdagságra, míg az erdőterületeknek (%) szignifikáns, negatív hatása volt (r = -0,35, p <0,01) mind a faj-, mind pedig a funkcionális gazdagságra (**7. táblázat**).

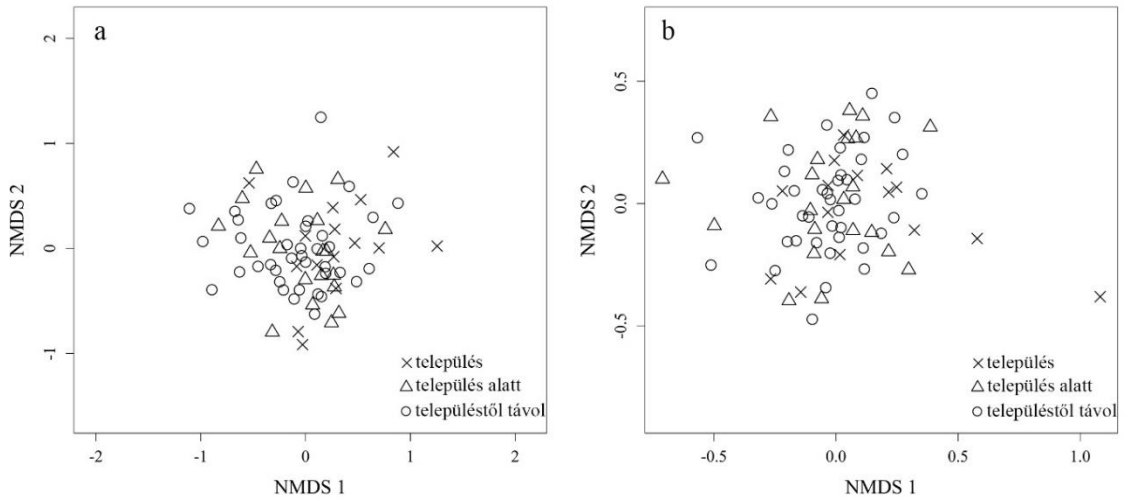
Magyarázó tájhasználati formák	Jellegek és diverzitás	Becslés	SE	t	r	p
Mezőgazdaság	M+LW4+S3	0,034	0,01	2,97	0,32	<0,01
	M+LW4+S3+MLW4+MS3	0,059	0,02	3,47	0,38	<0,001
	Funkcionális gazdagság	0,001	0	2,43	0,26	<0,05
Erdő	L+S1	0,037	0,02	2,3	0,25	<0,05
	L+S1+LS1	0,053	0,02	2,18	0,23	<0,05
	Funkcionális gazdagság	-0,001	0	-3,26	-0,4	<0,01
	Fajgazdagság	-10,03	3,23	-3,1	-0,4	<0,01
Víztestek+Mesterséges felületek	LLW2	0,042	0,02	2,38	0,26	<0,05

***7. táblázat**: A tájhasználati formák és a jellegek, diverzitások közötti kapcsolatok feltárására kifejlesztett lineáris modellek statisztikai paraméterei.*

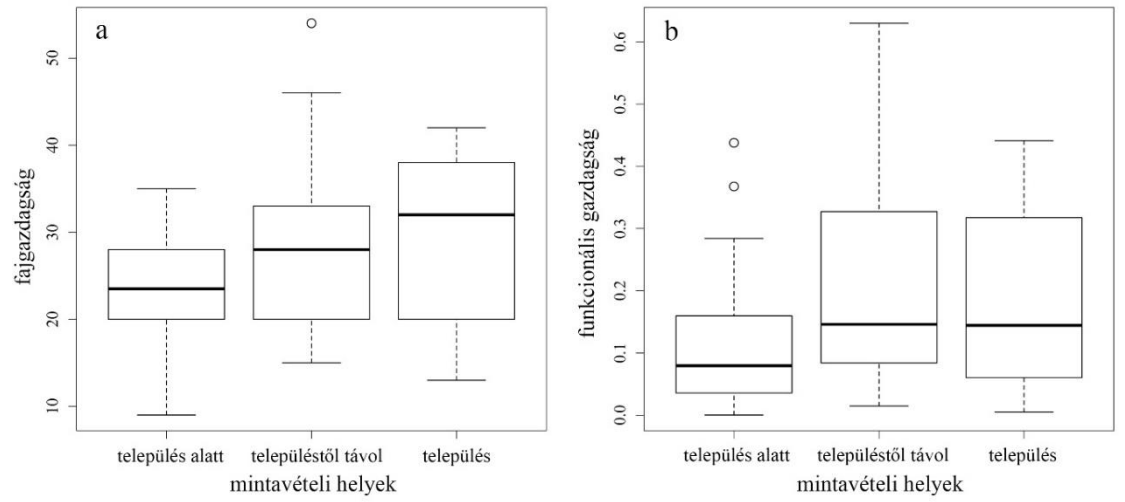
Az urbanizáció helyi hatásai

Az NMDS elemzések szerint a településektől vett távolság nem befolyásolta jelentősen a kovaalga közösség összetételét, sem a fajalapú (ANOSIM R = 0,044, p = 0,16; **16. a ábra**), sem a jellegalapú elemzésekben (ANOSIM R = 0,048, p = 0,14; **16. b ábra**). A Kruskal- Wallis-

teszt alapján sem a fajgazdagság (p = 0,19), sem a funkcionális gazdagság (p = 0,14) nem különbözött szignifikánsan a településektől különböző távolságban lévő mintavételi helyek között (**17. ábra**).



***16. ábra**: A bentikus kovaalga minták **a)** fajalapú (NMDS1: Bray-Curtis index, stressz: 0,24) és **b)** jellegalapú (NMDS2: Bray-Curtis index, stressz: 0,21) NMDS analízise.*



***17. ábra**: A kovaalgák **a)** fajgazdagsága és **b)** funkcionális gazdagsága a településen, a település alatt 1 km-en belül és a településtől távol (>1 km).*

ÉRTÉKELÉS

Általános megállapítások

A vízgyűjtő szintű tájhasználat a szociológiai és ökológiai kölcsönhatások együtteseként jelenik meg, amely függ a gazdasági és technológiai fejlettség szintjétől, de az éghajlat és a sztochasztikus események (például árvizek és erdőtüzek) is alakíthatják azt (Hughes et al., 2016). Magyarországon a mezőgazdasági és az ipari fejlődés, valamint az urbanizáció intenzívebbé válása a huszadik század közepére nyúlik vissza, mely folyóink ökológiai állapotának jelentős romlását (különösen a Tisza mellékfolyóinál) idézte elő (Borics et al., 2016).

Vízfolyásaink Víz Keretirányelvvel összhangban lévő, vízgyűjtő-szintű elemzése hatékony eszköznek bizonyult a legfontosabb közvetlenül (környezeti változók) és közvetetten (tájhasználati formák) ható változók azonosítására, melyek a kovaalga közösségek összetételét is alakítják ezekben a komplex ökoszisztémákban. A kulcsváltozók, mint a vezetőképesség, pH, N formák, SRSi, mezőgazdasági területek aránya, a kovaalgák faj- és jellegösszetételét egyaránt meghatározták. A fajalapú elemzések rámutattak a HCO_3^- és a SO_4^{2-} koncentráció fontosságára is, de a jellegalapú elemzések magyarázó ereje nagyobb volt, mint azt korábbi tanulmányokban is tapasztalták (Abonyi et al., 2018b; Stenger-Kovács et al., 2020b). A természetes eredetű hatások mellett (mint például az alapkőzet típusa) a tájhasználatnak is jelentős hatása (vízminőség romlás) van a felszíni vizekre (Pacheco és Fernandes, 2016). Ebben a tanulmányban a mezőgazdasági terület növekedésével magasabb vezetőképességet (főként magasabb Cl^- és HCO_3^- tartalmat) és NO_3^- koncentrációt tudtunk kimutatni, amint ezt Amerikában a 90-es években (Leland, 1995) tapasztalták a másodlagos szikesedés és trágyázás következményeként. Az erdők arányának növekedésével azonban ellentétes tendenciát figyeltünk meg. Az egyes vízgyűjtőkön a kovaalga faj- és jellegösszetételt, valamint a fajgazdagságot elsősorban a helyi környezeti változók határozták meg, másodsorban pedig a környezeti paraméterek és a tájhasználati formák együttes hatása. Ez ellentétben áll néhány korábbi tanulmány eredményeivel, melyekben tavi fitoplankton közösségeket (Qu et al., 2018) és boreális folyóvizek kovaalgáit (Teittinen et al, 2015) vizsgálták, ahol a közösségek magyarázott varianciájában környezeti paraméterek és a tájhasználati formák együttes hatása a meghatározó. Ami viszont egyértelmű, hogy a vízfolyásokban a kovaalga közösségek faj- (Blinn és Bailey, 2001; Teittinen et al., 2015) és jellegösszetétele (e tanulmány alapján) különbözik a főként erdők által és a főként mezőgazdasági területek által borított vízgyűjtők között. Ezen túlmenően a funkcionális gazdagság varianciáját elsősorban a tájhasználat

egyedüli hatása okozza, mely jól mutatja az emberi tevékenységnek természetre gyakorolt hatását, mely az ökológiai problémákon túl súlyos társadalmi konfliktusokat is generálhat (Valera et al., 2016).

Vizsgálatunkban a modellek magyarázó ereje gyenge volt, a varianciák nagy része magyarázatlanul maradt, mely valószínűleg számos olyan nem mért környezeti változónak köszönhető, amelyek fontos szerepet játszhatnak a közösségek összetételének alakulásában (Leibold és Chase, 2018). Továbbá olyan ható tényezők is közre játszhatnak, mint a demográfiai sztochaszticitás (amikor a születési és halálozási rátában bekövetkező változások vezetnek a fajok relatív abundanciájának térbeli és időbeli sodródásához) és az élőhely foltok sztochaszticitása (amikor a fajnak véges lehetősége van arra, hogy a még üres élőhely foltokat elfoglalja és onnan bármikor eltűnhet). Ezenkívül a reziduális variancia olyan látens varianciát is tartalmazhat, amely a fajok közötti kapcsolatokból eredő varianciából származhat, és amely akár a teljes variancia 50%-át is kiteheti (Leibold és Chase, 2018). Ki kell emelni azonban, hogy a faj- és a funkcionális gazdagság esetén a magyarázott variancia aránya nagyobb volt, amely a környezeti változásokra adott erősebb válaszukat támasztja alá (Heino et al., 2010) szemben a faj- és jellegalapú közösségi szerkezettel.

A kovaalgák jellegeinek funkcionális válasza

Természetes állapotú, csak kis mértékben bolygatott vízgyűjtőkön a nagy kiterjedésű erdők biztosítják az egészséges ökoszisztémák fennmaradását (Bunn et al., 1999). A kiterjedt növényzet miatt azonban jelentős az árnyékolás, ezért a vízfolyások alapvetően heterotróf ökoszisztémák (Uieda és Motta, 2007). Ezekben a közel természetes állapotú vízfolyásokban az alacsony profilú kovaalga ökológiai guild és kis sejtméretű fajok (<100 μm^3) voltak jellemzőek. A kis méretű fajok dominanciáját és egyszerű közösségi struktúrát találtak egy erdősített hegyoldalon végzett kísérletes vizsgálatban is (Cibils-Martina et al., 2017). Az alacsony profilú guild jól jelzi az alacsony tápanyagellátottságot (Novais et al., 2014) – mely ezekre a vízfolyásokra jellemző – a bevonat alsó rétegében elfoglalt helye miatt (Passy, 2007a). Az erdős területek csökkenésével és a mezőgazdasági területek növekedésével a fénymennyiség nő. Ezzel párhuzamosan a víz ion- és tápanyagtartalma is emelkedik az intenzív öntözésnek és műtrágyázásnak köszönhetően. Ráadásul a vízgyűjtőn folyó mezőgazdasághoz kötődő tevékenységek növelik a folyómedrek zavarosságát és feliszapolódását (Bahls, 1993). Ezeknek az összetett változásoknak a hatására, olyan bentikus kovaalga közösség alakult ki, melyben a mozgó ökológiai guild és a közepes méretű (300-600 μm^3), lineáris-lándzsa alakú

(mint a *Navicula* és *Nitzschia* fajok) fajok dominálnak. A nagyobb fényintenzitás ugyanis a nagyobb méretű fajoknak kedvez, hiszen a fényért való versengés ilyen körülmények között nem kíván erős árnyékadaptáltságot (Lange et al., 2011). A nagyobb zavarosság és az iszaposodás azonban csökkentik a bejutó fény mennyiségét, melynek hatására a közepes méretű, lineáris-lándzsás alakú fajok jelentek meg és váltak dominánssá. A mezőgazdaság testméretet módosító hatását a bentikus rovaroknál is megfigyelték (Krynak és Yates, 2020), habár ennek pontos mechanizmusát még nem sikerült feltárni. A lineáris-lándzsás alak fényantennaként működhet, ami a szükséges mennyiségű napfényhez való hozzáférést (Stenger-Kovács et al., 2018), míg a mozgásra való képesség a legmegfelelőbb fényellátottságú habitatok kiválasztását teszi lehetővé (Passy, 2007a) zavaros, tápanyagban dús környezetben (Soininen et al., 2016; Tapolczai et al., 2017). Ez a környezeti szűrés a mezőgazdaság homogenizáló hatását okozza, amelyet már erősen lúgos vízfolyások kovaalga közösségében kimutattak (Pillsbury et al., 2019).

Az alacsony profilú guild és az LW2 hossz-szélesség arányú fajok jól jelzik a víz- és a mesterséges felületek megnövekedett arányát. Az alacsony profilú guild dominanciája elsősorban tápanyagszegény környezetben fordul elő (Stevenson et al., 2006). A vízfelületek számának növekedése úgy tűnik, hogy ezen fajok terjedését segíti. A mesterséges (vizet át nem eresztő) felszínek pedig valószínűleg tovább támogatják e fajok terjedését az elfolyások felgyorsításával (Sterling et al., 2013), illetve a helyi erózióbázis nagyon rövid idő alatt történő elérésével. Ezek a folyamatok új utat nyithatnak meg az ilyen jelleggel bíró invazív fajok terjedése előtt is. Az *Amphora, Planothidium, Achnanthidium, Reimeria* és a *Halamphora* nemzetségbe tartozó taxonok taroznak ide, amelyeknek alakja és az aljzathoz való rögzülési módja lehetővé teszi, hogy könnyebben megtelepedjenek a már kialakult bevonatban. Ezen fajok kissé megnyúlt sejtjei ugyanis a csúcsi részükkel, a szubsztráttal párhuzamosan vagy arra merőlegesen kapcsolódnak és az így kialakult erős kötődéssel ellen tudnak állni a nagy vízáramlás nyíró hatásának (Tapolczai et al., 2017), így tartósan meg tudnak telepedni.

A faj- és a funkcionális gazdagság válasza

A kovaalga közösségek funkcionális gazdagsága hasonlóan a makrogerinctelenek funkcionális gazdagságához (Moore és Palmer, 2005) növekszik azokon a vízgyűjtőkön, ahol a mezőgazdasági területek kiterjedése nagyobb. Ezekben a degradált ökoszisztémákban a magasabb tápanyagkoncentráció lehet felelős (Wang et al., 1997) a funkcionális gazdagság növekedéséért. Azt azonban meg kell jegyezni, hogy a mezőgazdasági területek növekedése

eredményezheti a fajgazdagság csökkenését is, például halak esetében a patakmederben található homogenizált és burjánzó makrovegetációnak köszönhetően (Tóth et al., 2019). Az erdők arányának növekedésével ugyanakkor mind a kovaalga faj-, mind a funkcionális gazdagság is csökkent, mivel az erdős területeken a növényzet képes visszatartani a vizet, a hordalékot és a tápanyagokat, így egy erősen kontrollált környezet (árnyékolás és stabil vízháztartás) alakul ki a vízfolyások felső szakaszán, mely alacsonyabb diverzitású kovaalga közösség kialakulásához vezet (Blinn és Bailey, 2001).

Az urbanizáció helyi és vízgyűjtő szintű hatásai

A vízgyűjtő léptékű, egyszerűsített RDA-modellek nem mutatták ki az urbanizáció (számszerűsítve a mesterséges felületek arányának) hatását sem a kovaalga fajösszetételre sem a jellegösszetételre. Ennek az oka az lehet, hogy a vizsgált vízgyűjtőkön még viszonylag alacsony mértékű az urbanizáció (átlagosan: 1,5%) a mezőgazdasági területekhez képest (átlagosan: 55,3%), ami valószínűleg nem volt elég ahhoz, hogy a vízi közösségek homogenizálódásához vezessen, ami már világszerte ismert jelenség az urbanizát területeken (pl. McKinney, 2006). Az urbanizáció közvetlen, helyi hatása szintén elhanyagolható volt: nem módosította sem a faj-, sem a jellegösszetételt. A bentikus kovaalgák valószínűleg kevésbé érzékenyek a mesterséges felületekre (pl. beton felület a csatornázott patakokban), hiszen ezek a természetes kövekhez hasonló, semleges felületet biztosítanak számukra. Ezzel ellentétes eredményt mutattak ki makrogerincteleneknél (Barnum et al., 2017), amelyeknek trofikus szerkezetét módosíthatja a csatornázott patakmeder, mivel a benne található szerves törmelék mérete eltérhet a természetes mederben találhatóétól (Docile et al., 2016). A kovaalgák faj- és funkcionális gazdagsága sem volt érzékeny erre a helyi antropogén hatásra, hasonlóképpen az ausztrál patakok kovalgáinak fajgazdagságához, mely az urbanizációs gradiens mentén következetlenül változott, és változása inkább a tápanyagokkal volt összefüggésben (Sonneman et al., 2001).

KÖVETKEZTETÉS

A mezőgazdasági tevékenység és az urbanizáció a természetes élőhelyek átalakításának legsúlyosabb formái, amelyek jelentős mértékben hatnak az édesvízi ökoszisztémákra és funkciókra. Magyarországon a mezőgazdaságnak jelentős hatása van a síkvidéki, alacsony rendűségű vízfolyások kovaalga közösségére, szemben az urbanizációval, melynek hatása még elhanyagolható mind helyi mind pedig vízgyűjtő szinten. Az urbanizáció fokozódásával

azonban a mesterséges felületek aránya nőni fog és ezzel egyidejűleg a kedvezőtlen hatás előre jelezhető. Az antropogén tájátalakítások mellett pedig az éghajlatváltozás hatásaival is számolnunk kell, mely további veszélyt jelent vizeink ökológiai állapotára. Mindez azt jelenti, hogy a természetes, még bolygatatlan ökoszisztémák karakterisztikus jellegösszetételének és diverzitásának megőrzése alapvető fontosságú mind a természetvédelem mind pedig a jövőnk szempontjából.

II. SZIKES VÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK KOVAALGÁI: A KOVAALGA KÖZÖSSÉG ÖSSZETÉTELÉT MEGHATÁROZÓ TÉNYEZŐK SZIKES TAVAKBAN

II.1. ELTŰNŐ VILÁG: KÖZÉP-EURÓPAI SZIKES TAVAK KOVAALGA ÖSSZETÉTELE

BEVEZETÉS

Az endoreikus, sós tavak jellemzően kicsik (<50 ha) és sekélyek (<1 m). Összességében azonban nagy területet borítanak (a teljes globális vízkészlet 0,006%-a; Williams, 1986) és térfogatuk sem különbözik jelentősen az édesvizű tavakétól (0,007%; Shiklomanov, 1990; Williams, 1993). Elsősorban a száraz és félszáraz régiókra jellemzőek (Williams, 2002), de a Föld más területein is megtalálhatók. Fizikai és kémiai tulajdonságaikat a helyi geomorfológia, a medence jellemvonásai (Dargám, 1994), a geokémia (Simon et al., 2011), a párolgás és a csapadék (Langbein, 1961) együttesen határozzák meg. A tavak viszonylag zárt rendszerek a folyóvízi vagy a szárazföldi ökoszisztémákhoz képest, ezért rendkívül jó indikátorai a környezetben bekövetkező változásoknak (Gottschalk és Kahlert, 2012). A sós tavak kimondottan érzékenyek az éghajlatváltozásra (pl. csapadékeloszlás megváltozása, UV-sugárzás növekedése) és a vele együtt járó, egyre inkább kiszámíthatatlan időjárási eseményekre. A még viszonylag kis eltérések is nagymértékű, akár visszafordíthatatlan változásokat okoznak a sós tavak természetes állapotában (Hammer, 1990). A tavak efemer jellegéből fakadóan, a tavak sótartalma széles spektrumban változik és alacsony diverzitású közösségek alakulnak ki (Moss, 1994).

A sós tavak jelentős (gazdasági és nem gazdasági) értéke ellenére csak néhány áll intenzív védelem alatt (Williams, 1993). Az éghajlatváltozás és a vízgyűjtőn folyó emberi tevékenység (a vizek elterelése, a csatornázás vagy a túlzott felszíni és felszín alatti vízkivétel) nemcsak a tavak "jó" ökológiai állapotát veszélyezteti, de a fennmaradásukat is (Williams, 2002). A Kárpát-medencében a szikes tavaknak a 90%-a található védett területen (nemzeti parkokban); ezen kívül minden egyes szikes tó *ex lege* védelem alatt áll. A Pannon szikes sztyeppék és mocsarak (Natura 2000 területek) különösen veszélyeztetettek a talajvízszint süllyedése, az időszakos tavaszi árvizek elmaradása és a környező területek túlzott becsatornázása miatt (VGT, 2009). Az elmúlt évtizedekben ezeknek a jellegzetesen alkalikus élőhelyeknek a száma csökkent Magyarországon és a szomszédos Ausztriában is, így

előfordulásuk mára lényegében csak két régióra, a Duna-Tisza közére és a Fertő-Hanság régióra korlátozódik (Boros, 1999). Hasonló jelenséget, a sós tavak eltűnését figyelték meg Mexikóban és Spanyolországban is (Alcocer és Escobar, 1990). Az előrejelzések szerint ezeknek a szezonálisan feltöltődő sós vizeknek a száma 2025-re az emberi tevékenységnek és az éghajlatváltozásnak köszönhetően jelentősen csökkenni fog (Williams, 2002).

A kovaalgák sós és alkalikus sós vizekben is előfordulnak (De Deckker, 1988). A bentikus kovaalgák jelentős mennyiségben találhatók meg a kelet-afrikai sós tavakban (Gasse, 1986a), ahol elegendő fény áll rendelkezésükre (Tuite, 1981). Egy bolíviai sós tóban az algák biomasszájának a legnagyobb részét kovaalgák tették ki (Servant-Vildary, 1984) és romániai antroposzalin tavakban is (Ionescou et al., 1998) az azonosított alga taxonok fele kovaalga volt. A jelentőségük ellenére azonban kevés ökológiai tanulmány készült a sós tavak kovaalgáiról. Az első tanulmányok florisztikai jellegűek voltak (Hustedt, 1959; Grunow, 1862) és a későbbiekben is hasonló munkák jelentek meg (pl. Grimes és Rushforth, 1982; Sabbe et al., 2003). Eurázsiában csak szórványos vagy publikálatlan adatok állnak rendelkezésre a sós tavak diatómáiról, szemben az Egyesült Államokkal, Dél-Amerikával, Afrikával és Ausztráliával (Williams, 1986), ahol miután felismerték, hogy a kovaalgák jól alkalmazhatók a környezeti változások indikátoraiként, intenzív kutatásokat indítottak el az 1980-as és 1990-es években (pl. Hammer et al. 1983; Platt Bradbury et al., 1988; Blinn, 1991). A legtöbb sós tavi kovaalga vizsgálat paleolimnológiai tanulmány volt (pl. Gasse et al., 1997; Reed, 1998), hiszen a kovaalga összetétel segítségével (proxyként) a múltbeli vízszintváltozást, a sótartalmat, a jégtakaró változásait is lehet rekonstruálni (Spaulding és McKnight, 1999; Fritz et al., 2010). A recens bentikus és planktonikus kovaalgák ökológiai vizsgálatai azonban szórványosak, nemcsak Európában (Buczkó és Padisák, 1987; Padisák és Dokulil, 1991, 1994; Buczkó és Ács, 1996-1997; Nagy és Péterfi, 2008), hanem más kontinenseken is (Sze és Kingsbury, 1972; Blinn, 1993).

A kovaalgák elterjedését Bhattacharyya és Volcani (1980) elmélete szerint a sótartalom csak közvetetten befolyásolja a szilícium-dioxid vázak vastagságának (Tuchmann et al., 1984) és a vázon lévő a pórusméretek módosításával (Leterme et al., 2013). A sejtek felszíne és a pórusméret is csökken alacsonyabb sótartalom mellett (Vrieling et al., 2007; Leterme et al., 2010), ami a tápanyagok sejtmembránon keresztüli transzportjára és más fiziológiai folyamatokra (Fritz et al., 2010) is hat. A környezeti tényezőkben bekövetkezett változások jelentősen módosíthatják a kovaalga vázak pórusainak morfológiáját is (Trobajo et al., 2004), ahogy a sótartalom is (Trobajo et al., 2011). A kovaalgáknak ez a morfológiai plaszticitása magyarázatot adhat az ökológiai sikerükre még szélsőséges környezetben is (Leterme et al.,

2013). Néhány kovaalgafaj bizonyos ionokhoz kötődik (pl. a *Cymbella pusilla* Grunow a HCO_3^- -hoz, a magasabb szénigénye miatt, vagy a *Chaetoceros elmorei* Boyer a SO_4^{2-} -hoz; Saros és Fritz, 2002). Ezt a specializációt fiziológiai vagy fiziokémiai folyamatok határozzák meg, mivel a magas sótartalom ökofiziológiailag kizárja az ozmoregulációs mechanizmussal nem rendelkező fajokat és a hozzájuk kapcsolódó jellegeket (De Deckker, 1988). Az ionkoncentrációtól függő elterjedést nem tanulmányozták részletesen (Saros és Fritz, 2000), így a kovaalga kutatások egyik legújabb irányvonala, hogy mennyiségi adatok elemzésével megértsék a fajok és a sótartalom közötti kapcsolatot (Potapova, 2011).

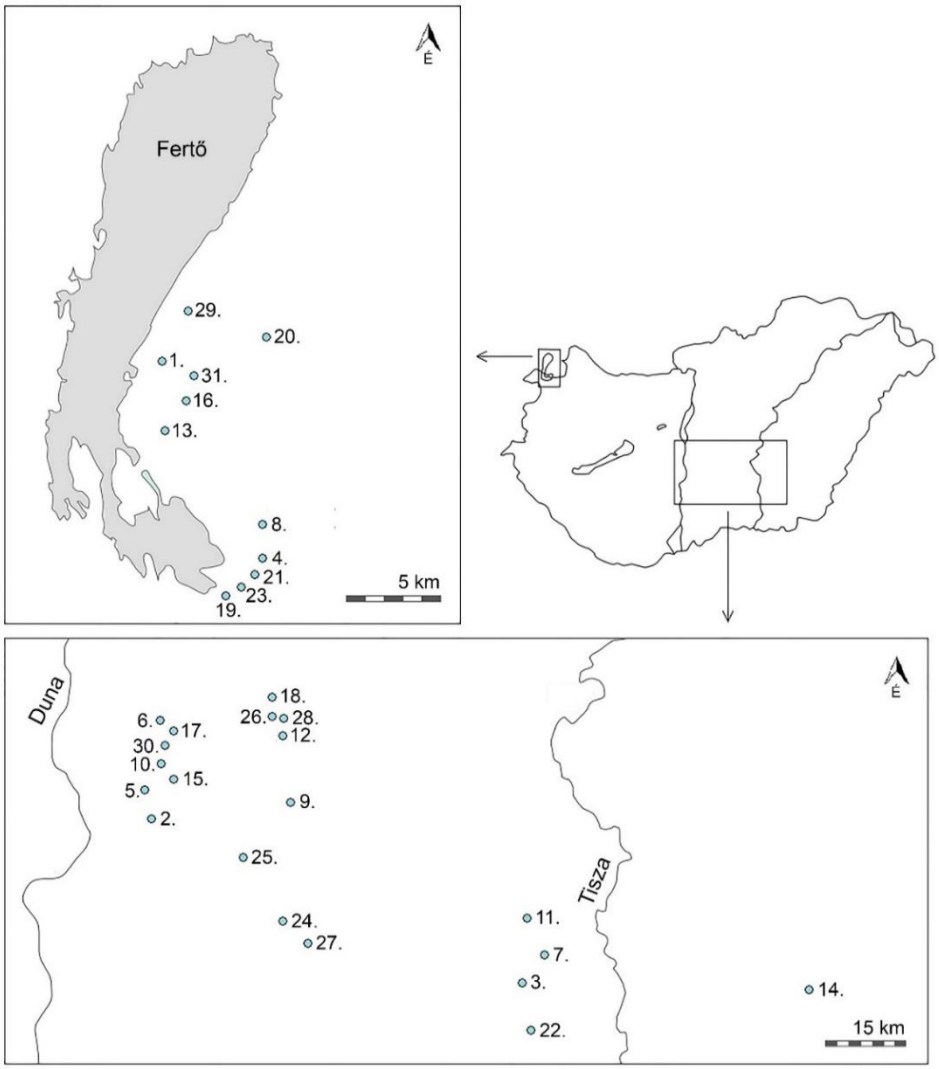
Magyarországon a kovaalga tanulmányok főként a három legnagyobb, sekély, sós tavunkra összpontosítottak, mint a Velencei-tó (felszíne 2600 ha, átlagos vízmélység 1,5 m), a Fertő (felszíne 30 900 ha, átlagos mélysége 0,7-1,5 m), és a Szelidi-tó (360 ha terület, átlagos vízmélység 3,5 m.) (Pantocsek, 1912; Donászy et al., 1959; Szemes, 1959; Buczkó, 1986; Ács et al., 1991). Számos algológiai (főként fitoplankton) vizsgálatot végeztek ezekben a szikes tavakban (pl. Kiss, 1976; Padisák, 1999; Fehér és Schmidt, 2003; Fehér, 2010), de csak néhány tanulmány foglalkozott a kovaalga flórájukkal, sok csak florisztikai szinten (Grunow, 1860, 1863; Cholnoky, 1929; Uherkovich, 1965, 1969, 1970; Kiss, 1971, 1974, 1975, 1978; Schmidt és Fehér, 1996). A szikes tavak tudományos és természetvédelmi értékeinek, jelentőségének felismerésével a közelmúltban számos tanulmány készült, melyek a tavak hidrogeológiájával (Simon et al., 2011), vízkémiájával (Boros, 1999; Boros et al., 2014, 2017, 2020; Boros és Kolpakova, 2018; Lameck et al., 2023), baktérium (Rusznyák et al., 2011; Borsodi et al., 2013; Korponai et al., 2015, 2019; Szabó et al., 2020; Csitári et al., 2022; Márton et al., 2023), pikoplankton (Somogyi et al., 2010, 2011, 2012, 2022; Kürthy et al., 2012; Pálffy et al., 2014), zooplankton (Horváth et al., 2014, 2022; Tóth et al., 2014; Lukić et al., 2020), makrogerinctelen (Horváth et al. 2013a, b; Cozma et al., 2020) és vízimadár (Boros et al., 2006a, 2008; Boros et al., 2023) közösségeivel foglalkoztak. A bentikus kovaalga közösségre és ökológiájukra vonatkozó ismeretek azonban továbbra is ritkák maradtak. A szikes tavak vízkémiai és biológiai jellemzőinek ismerete ökológiai alapot biztosítana a megfelelő kezelésükhöz és lehetővé tenné a bentikus diatómák, mint bioindikátorok alkalmazását az ökológiai állapotuk és az éghajlatváltozás hatásainak becslésében.

Ebben a tanulmányban a célunk az volt, hogy meghatározzuk a kis, sekély vizű szikes tavak i) fizikai és kémiai jellemzőit és ii) kovaalga összetételét, amelyek a Kárpát-medence két különböző régiójában (Fertő-Hanság és Duna-Tisza köze) találhatók; illetve azonosítsuk iii) a kovaalga közösségek összetételét leginkább meghatározó környezeti változókat ezekben a

különleges vizekben; továbbá iv) irányelveket adjuk az ökológiai és természetvédelmi kezelésükhöz.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A vízkémiai minták és a bentikus kovaalgák vizsgálatára 31 kis, sekély, szikes tóból három különböző évben (2006, 2008, és 2012) gyűjtöttünk mintákat, melyek a Kárpát-medence két különböző részéből, a i) Fertő-Hanság (FH; Ausztria és Magyarország) és ii) a Duna-Tisza köze (DT; Magyarország; **18. ábra**; **8. táblázat**) területeiről származnak.



***18. ábra**: A vizsgált szikes tavak a Fertő-Hanság és a Duna-Tisza régióban.*

Szikes tavak	Régió	GPS koordináták		Minták száma	Év	Évszak
1. Albersee*	FH	47° 46.449 N	16° 46.177 E	2	2008	T
2. Bába-szék	DT	46° 44.431 N	19° 09.019 E	5	2006, 2008	T, Ő
3. Bíbic-tó	DT	46° 28.105 N	19° 58. 487 E	1	2006	T
4. Borsodi-dűlő	FH	47° 40.891 N	16° 50.401 E	13	2008, 2012	T, Ő, TÉ
5. Böddi-szék	DT	46° 45.389 N	19° 08.373 E	4	2006, 2008	T, NY
6. Büdös-szék	DT	46° 51.577 N	19° 10.943 E	1	2006	T
7. pusztaszeri Büdös-szék	DT	46° 32.465 N	20° 15.815 E	1	2006	T
8. Cikes	FH	47° 41.763 N	16° 50.459 E	3	2008	T
9. Csárda-szék	DT	46° 45.326 N	19° 27.394 E	1	2006	T
10. Fehér-szék	DT	46° 48.284 N	19° 11.159 E	1	2006	T
11. Fülöp-szék	DT	46° 55.447 N	19° 99.420 E	1	2006	T
12. Hattyús-szék	DT	46° 52.522 N	19° 26.350 E	1	2006	T
13. Herrnsee	FH	47° 44.609 N	16° 46.210 E	3	2008	T
14. kardoskúti Fehértó	DT	46° 28.245 N	20° 37.819 E	4	2006, 2008	T, NY
15. Kelemen-szék	DT	46° 47.504 N	19° 10.591 E	4	2006, 2008	T
16. Kirchsee	FH	47° 45.443 N	16° 47.299 E	3	2008	T
17. Kisréti-tó	DT	46° 86.790 N	19° 19.360 E	1	2006	T
18. Kondor-tó	DT	46° 53.471 N	19° 25.068 E	1	2006	T
19. Legény-tó	FH	47° 39.793 N	16° 48.802 E	12	2008, 2012	T, Ő, TÉ
20. Neubruch*	FH	47° 47.162 N	16° 50.655 E	3	2008	T
21. Nyéki-szállás	FH	47° 40.623 N	16° 49.970 E	7	2006, 2008	T, NY, Ő
22. Ősze-szék	DT	46° 24.612 N	19° 59.418 E	1	2006	T
23. Paprét	FH	47° 39.943 N	16° 49.597 E	6	2008, 2012	T, Ő
24. pirtói Nagy-tó	DT	46° 31.623 N	19° 28.189 E	1	2006	T
25. Sárkány-tó	DT	46° 44.481 N	19° 23.216 E	1	2006	T
26. Szappan-szék	DT	46° 53.471 N	19° 25.068 E	1	2006	T
27. Szarvas-tó	DT	46° 32.774 N	19° 29.012 E	1	2006	T
28. Szívós-szék	DT	46° 52.751 N	19° 26.467 E	1	2006	T
29. Untersee*	FH	47° 48.096 N	16° 47.051 E	3	2008	T
30. Zab-szék	DT	46° 50.150 N	19° 10.112 E	6	2008	Ő
31. Zicklacke*	FH	47° 46.075 N	16° 46.870 E	3	2008	T
Σ 31	Σ 2			Σ 96	Σ 3	Σ 4

***8. táblázat**: A vizsgált szikes tavak (* = Ausztria), régiójuk (FH = Fertő- Hanság, DT = Duna-Tisza köze), GPS koordinátájuk, a minták száma, valamint a mintavétel éve és évszaka (T = tavasz, NY = nyár, Ő = ősz, TÉ = Tél).*

Welch-próbát alkalmaztuk annak vizsgálatára, hogy i) a tavak vízkémiai tulajdonságai különböznek-e a két régióban (FH és DT) illetve, hogy a ii) guildek mennyisége fajszám és relatív abundancia alapján mutat-e elkülönülést az összes mintában vagy a régiókban külön-külön. A fajok abundancia értékeit és a relatív előfordulási gyakoriságot felhasználva (Legendre és Legendre, 1998) indikátorfaj elemzést (IndVal; Dufrêne és Legendre, 1997)

végeztünk az FH és a DT régiók jellemzésére és elkülönítésére. A modellépítés során a redundancia elemzés egyenkénti beléptetési módszerét (RDA; Blanchet et al., 2008) használtuk a magyarázó paraméterek számának csökkentésére és azon változók azonosítására, amelyek a legjelentősebb hatást gyakorolják a kovaalgák közösségi összetételére. A környezeti paraméterek beléptetési sorrendjét az Akaike információs kritérium (AIC) alapján, $p < 0,05$ értékekkel határoztuk meg. Az egyes változók elkülönülésének vizsgálata ANOVA permutációs teszttel (permutációk = 199, $p < 0,05$) történt. Az RDA elemzések előtt a fajok relatív gyakoriság adatait Hellingert-transzformáltuk (Legendre és Legendre, 1998), hogy csökkentsük a leggyakoribb fajok hatását, ami egy javasolt módszer a mennyiségi adatok többváltozós elemzésénél, ahol az adattábla számos nulla értéket tartalmaz (Legendre és Gallagher, 2001). Kizártuk az elemzésekből azokat a ritka fajokat, amelyek három mintavétel helynél kevesebbszer fordultak elő, illetve azokat a fajokat, amelyeknek relatív gyakorisága kisebb volt, mint 5% a teljes adathalmazban. A környezeti változókat is transzformáltuk (lásd a **9. táblázat**ot), az egyes változókra vonatkozó legmegfelelőbb transzformációt választottuk ki, hogy biztosítsuk az adatok normális eloszlását. Minden statisztikai elemzést R szoftver környezetben végeztünk (R 2.11.0; R Core Team, 2010), a modellépítéshez "vegan" csomagot (Oksanen et al. 2012) használtunk.

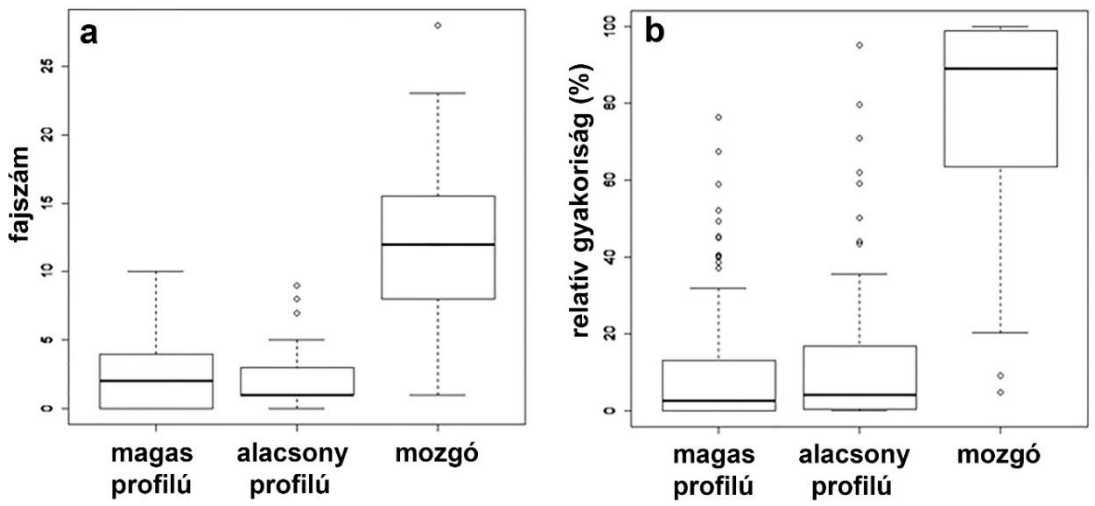
EREDMÉNYEK

A tavak átlagos vezetőképessége >4000 µS cm^{-1} volt, a mért maximális vezetőképesség pedig 17600 µS cm^{-1}. Minden tó lúgos volt, átlagos pH-értékük 8,9. Az anionok közül a bikarbonát volt a legnagyobb mennyiségben jelen (HCO_3^-, átlagos koncentrációja 941 mg l^{-1}), amelyet a szulfát (SO_4^{2-}, átlag: 735 mg l^{-1}), majd a klorid (Cl^-, átlag: 226 mg l^{-1}) követett. Az oldott tápanyagok (N és P formák) koncentrációja, de különösen a TP koncentrációja magas volt (átlag: 1989 µg L^{-1}). A vízhőmérséklet 5,3 és 36 °C között változott a levegő hőmérséklet szezonális és napi ingadozásának megfelelően. A vízre általában oxigén túltelítettség volt jellemző (átlag: 112%), az átlagos KOI 43 mg l^{-1}volt (**9. táblázat**). A tavak kémiai és fizikai jellemzőinek összehasonlítása (Welch-teszt alapján) során a következő eredményeket kaptuk: a HCO_3^- ($p < 0,001$), Cl^- ($p = 0,009$) ionok, a Pt szín ($p = 0,025$) és a KOI ($p = 0,013$) nagyobb volt a DT tavaiban (**9. táblázat**). Az FH-ban az SO_4^{2-} koncentráció ($p < 0,001$) és az oxigéntelítettség (135%, $p = 0,010$; **9. táblázat**) volt magasabb a DT régió tavaihoz képest.

			Duna-Tisza köze (n=34)				Fertő-Hanság (n=25)				Welch-teszt
változók	mértékegység	transzformáció	átlag	SD	min	max	átlag	SD	min	max	p-érték
vezetőképesség	µs cm^{-1}	x'=ln(x+1)	**4697**	3808	520	17,6	**4318**	2716	1765	13650	ns
pH		-	**8,9**	0,4	8,1	9,7	**8,9**	0,4	8,3	9,4	ns
SO_4^{2-}	mg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**118,9**	140	0	731	**616,4**	593,8	91,9	2433	**<0,001**
HCO_3^-	mg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**1182,4**	508,4	435	2092	**700,3**	326,5	291,3	1866,6	**<0,001**
Cl^-	mg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**325,9**	374,5	0,9	1568,9	**125,5**	181,4	3,4	819,4	**0,009**
Pt szín	mg Pt^{-1}	-	**525**	276,2	243,1	926,9	**96,6**	72,7	40,9	352,2	**0,025**
NH_4^+	mg l^{-1}	x'=arcsin($x^{0,5}$)	**2,5**	6,8	0	32,7	**2,5**	5,4	0	25,9	ns
NO_3^-	mg l^{-1}	x'=$(x/100)^{0,5}$	**1,8**	2	0,3	9,9	**1**	1,7	0	7,6	ns
SRP	µg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**661,9**	831,6	10	2985	**354,8**	449,9	6,3	1530	ns
TP	µg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**2064,9**	3954,4	50	21760	**1913,1**	3249,4	43,9	14720	ns
SRSi	mg l^{-1}	x'=ln(x+1)	**5,4**	5,5	0,1	29,6	**4,1**	2,8	0,2	12,2	ns
hőmérséklet	°C	-	**18,6**	6,4	5,3	36	**21,7**	9,2	7,4	35,4	ns
DO%	%	-	**89,8**	44,4	1,2	184,2	**135**	71,8	18,1	293,9	**0,01**
KOI	mg l^{-1} O_2	x'=ln(x+1)	**59,6**	71,4	6	423	**26,4**	18,3	0	72	**0,013**

***9. táblázat**: A Duna-Tisza köze és a Fertő-Hanság régió szikes tavainak fizikai és kémiai paraméterei, és azok összehasonlítása Welch-teszttel. (ns = nem szignifikáns)*

A domináns fajok a *Nitzschia* és *Navicula* nemzetségek tagjai voltak, melyek a mozgó ökológiai guildbe tartoznak. A 174 azonosított fajból 107 volt mozgó, 37 magas profilú és 30 az alacsony profilú guildbe tartozott. Hasonló fajszámot találtunk a két régióban, az FH régióban 120 fajt (81 mozgó, 21 alacsony profilú és 18 magas profilú), míg a DT-ben 112 fajt azonosítottunk (68 mozgó, 13 alacsony profilú és 31 magas profilú; **19. ábra**). A különböző ökológiai guildekben lévő fajszámok (**19. a ábra**) és a fajok relatív gyakorisága (**19. b ábra**) alapján, statisztikailag szignifikáns különbségeket találtunk a magas profilú és a mozgó guild között ($p < 0{,}001$), valamint az alacsony profilú és a mozgó guild között ($p < 0{,}001$) az egyes régiókban, illetve az összes mintát figyelembe véve (**19. ábra**). Nem találtunk szignifikáns különbséget a magas- és az alacsony profilú guildek között.



***19. ábra**: A különböző ökológiai guildek boxplotjai **a)** a fajszám és a **b)** a fajok relatív gyakorisága alapján.*

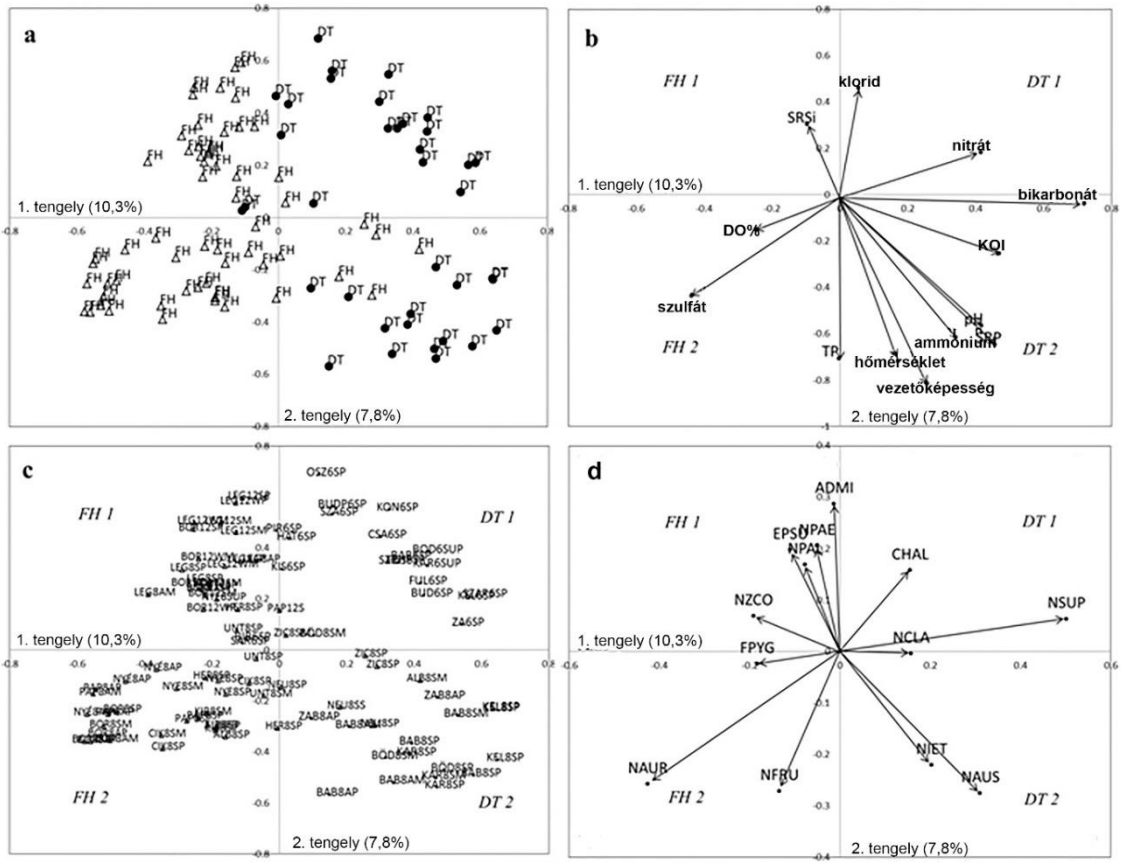
Az indikátorfajok elemzés alapján öt indikátorfaj volt jellemző a DT régióra (**10. táblázat**), amelyek közül a *Nitzschia fonticola* (Grunow) Grunow és a *Mayamaea atomus* var. *permitis* (Hustedt) Lange-Bertalot rendelkeztek a legnagyobb indikátorértékkel (IndVal = 25,9 és 20,7). Az FH régióban azonosított 16 indikátorfaj közül a *Navicymbula pusilla* (Grunow) Krammer, *Anomoeoneis sphaerophora* Pfitzer, *Nitzschia solita* Hustedt és a *Rhoicosphenia abbreviata* (C.Agardh) Lange-Bertalot esetében volt a legnagyobb az indikátorérték (IndVal = 46,3, 41,2, 33,3 és 33,3; **10. táblázat**).

régió	faj	leíró	átlagos relatív gyakoriság	indikátor érték (IV)	p
Duna-Tisza	*Fistulifera saprophila*	(Lange-Bertalot & Bonik) Lange-Bertalot	0,39	9,50	0,03
	Fragilaria famelica	(Kützing) Lange-Bertalot	0,07	13,00	0,02
	Mayamaea atomus var. *permitis*	(Kützing) Lange-Bertalot	0,67	20,70	0,02
	Nitzschia communis	Rabenhorst	0,16	18,40	0,02
	Nitzschia fonticola	(Grunow) Grunow	0,37	25,90	0,01
Fertő-Hanság	*Amphora libyca*	Ehrenberg	0,12	16,70	0,01
	Anomoeoneis sphaerophora	Pfitzer	0,58	41,20	0,01
	Cocconeis placentula var. *lineata*	(Ehrenberg) van Heurck	0,02	11,10	0,05
	Cyclotella meneghiniana	Kützing	0,60	16,70	0,01
	Cymbella cymbiformis	C.Agardh	0,05	11,10	0,06
	Gyrosigma sp.	Hassal	0,29	20,40	0,01
	Hippodonta capitata	(Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin and Witkowski	0,06	12,30	0,05
	Hippodonta hungarica	(Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin and Witkowski	0,17	14,80	0,03
	Navicula salinarum	Grunow	0,24	22,20	0,01
	Navicymbula pusilla	(Grunow) K.Krammer	0,51	46,30	0,01
	Nitzschia elegantula	Grunow	0,28	22,20	0,01
	Nitzschia salinarum	Grunow	0,03	11,10	0,05
	Nitzschia solita	Hustedt	0,34	33,30	0,01
	Rhoicosphenia abbreviata	(C.Agardh) Lange-Bertalot	0,86	33,30	0,01
	Stauroneis wislouchii	V.S.Poretzky & Anisimova	0,09	16,70	0,01
	Surirella peisonis	Pantocsek	0,08	18,80	0,02

***10. táblázat**: A Duna-Tisza köze és a Fertő-Hanság régió legjelentősebb indikátorfajai a relatív gyakorisági adatok felhasználásával végzett indikátorfaj-elemzések (IndVal) alapján.*

Az RDA elemzés szerint a két régió (**20. a** és **20. c ábra**) az 1. tengely mentén (10,3%; **20. b ábra**) a HCO_3^-, SO_4^{2-}, KOI és NO_3^- tartalomnak köszönhetően vált szét. A 2. tengely mentén (9,8%) a minták csoportosulása főként a Cl^- és a TP koncentráció alapján történt (**20. b ábra**). A DT régió mintái is elkülönültek: az egyik csoportba (DT1) olyan minták tartoztak, amelyeknek magasabb volt a NO_3^- és Cl^- koncentrációja (**20. c ábra**), ellentétben a másik csoporttal (DT2), amelyet a magasabb vezetőképesség, SRP, TP, NH_4^+ koncentráció, pH és hőmérséklet jellemzett (**20. b ábra**). A DT1 csoportban a *Nitzschia supralitorea* Lange-Bertalot és a *Craticula halophila* (Grunow) D.G. Mann domináltak, míg a DT2 csoportban a *Nitzschia austriaca* Hustedt és a *Nitzschia etoshensis* Cholnoky volt jellemző (**20. d ábra**). Az FH

régióban szintén két csoportot tudtunk megkülönböztetni. Az 1. csoport (FH1) nagy Cl^- és SRSi koncentrációval (**20. b ábra**) valamint az *Entomoneis paludosa* var. *subsalina* (Cleve) Krammer, *Nitzschia palea, N. paleacea* (Grunow) Grunow, *N. constricta* (Gregory) Grunow és az *Achnanthidium minutissimum* fajokkal (**20. d ábra**) volt jellemezhető.



***20. ábra**: A vízkémiai és a fajok relatív gyakorisági adatain alapuló redundancia elemzések (RDA), melyek kiemelik **a)** a régiók (Fertő-Hanság = FH; Duna-Tisza köze = DT); **b)** a magyarázó változók; **c)** a minták (első 3 betű = a tó nevének kezdőbetűi; szám = a mintavétel mintavétel éve, a következő betű a mintavétel évszaka [S = tavasz, SU = nyár, A = ősz, W = tél]; az utolsó betű az aljzat típusa [P = makrofita, M = iszap]); és **d)** a domináns fajok fontosságát.*
(ADMI = Achnanthidium minutissimum, CHAL = Craticula halophila, EPSU = Entomoneis paludosa. var. subsalina, FPYG = Fallacia pygmaea, NAUR = Nitzschia aurariae, NAUS = Nitzschia austriaca, NZCO = N. constricta, NIET = N. etoshensis, NFRU = N. frustulum, NPAL = Nitzschia palea, NPAE = N. paleacea, NSUP = Nitzschia supralitorea.)

A 2. csoportba (FH2) a nagyobb SO_4^{2-} tartalmú és oxigéntelítettségű minták tartoztak (**20. b ábra**), ahol a *Nitzschia aurariae* Cholnoky, *N. frustulum* (Kützing) Grunow in Cleve & Grunow és *Fallacia pygmaea* (Kützing) A.J. Stickle & D.G. Mann (**20. d ábra**) dominált. Az egyenkénti beléptetéssel egyszerűsített RDA modellben, a 13 környezeti tényező közül 12 változó maradt meg (csak az SRP esett ki), melyeknek szignifikáns hatása volt a kovaalga

összetételre. A környezeti változók jelentősége csökkenő sorrendben a következő volt: vezetőképesség, HCO_3^-, SO_4^{2-}, hőmérséklet, KOI, TP, pH, oxigéntelítettség, NH_4^+, SRSi, NO_3^- és Cl^-.

ÉRTÉKELÉS

Vízkémia

A vezetőképességi értékek (maximum 17 600 µS cm^{-1}), amelyeket ezekben a szikes tavakban mértünk, nem érték el a korábban publikált maximális értékeket (>30 000 µS cm^{-1}; Schmidt és Fehér, 2003). Az összes ion koncentráció, amit a vezetőképességi adatokból számoltunk Boros és Vörös (2010) alapján, 416 (ami édesvíznek felel meg, Hammer 1986) és 14 080 mg l^{-1} között (átlagosan 3606 mg l^{-1}) változott, ami a hyposzalin kategóriába esik (Hammer, 1986). A tengervízzel ellentétben az ionösszetételben a HCO_3^-, SO_4^{2-}, és Cl^- ionok domináltak. Ezeknek az ionoknak a koncentrációja jelentősen változik a párolgás során a víz betöményedésével (Eugster és Jones, 1979). Az egyes tavak sajátos ionösszetételét pedig a feláramló talajvíz kémiai összetétele határozza meg (Simon et al., 2011), melynek hatása sokkal lényegesebb a szikes tavak esetében, mint az édesvízi tavaknál, amelyek vizüket elsősorban befolyókból nyerik (Comín et al., 1999). A DT régióban a HCO_3^- volt a legnagyobb koncentrációban jelen, ami megfelel a szikes tavak többségére jellemző nátrium-bikarbonát (Na^+-HCO_3^-) típusnak (Boros és Vörös, 2010). Az FH régióban ezzel ellentétben, a SO_4^{2-} anion magasabb koncentrációja volt jellemző. KOI és Pt szín értékek következetesen magasabbak voltak a DT régióban, melyek az allochton szerves anyagok (makrofita, ürülék) bomlásának köszönhetők (V.-Balogh et al., 2009, 2010). A tavakra oxigén túltelítettség volt jellemző az algák fotoszintetikus aktivitása miatt, hiszen a mintavételezés napközben történt. Azt azonban tudjuk, hogy ezeknek a tavaknak az oxigéntelítettsége éjszaka kimondottan alacsony (16%, Vörös és Boros, 2010) lehet és az oxigéntelítettség jelentős napi ingadozása (telített és telítetlen állapotok váltakozása) figyelhető meg a nagyobb produktivitású tavakban (Wetzel, 1983). Az oxigéntelítettség magasabb volt az FH régióban (maximum 294%), bár nem érte el a Kelemen-székben (DT régió) regisztrált 499%-os maximumot (Vörös és Boros, 2010).

Kovaalga összetétel

A Kárpát-medence két régiójának szikes tavaiban a *Nitzschia* és a *Navicula* fajok voltak a leggyakoribbak. Ezek a fajok jellemzőek és dominánsak a kontinentális (athalassic) sós tavakban is (Gasse, 1986a, b; Servant-Vildery és Roux, 1990; Blinn, 1993; Tibby et al., 2007;

Blanco et al., 2013). Ez a két nemzetség a mozgó ökológiai guild képviselője, mely szignifikánsan nagyobb arányban fordultak elő, mint a magas vagy alacsony profilú guild. Ezeknek a fajoknak akár átmenetileg, akár tartósan túl kell élniük és alkalmazkodniuk kell a szikes tavakban található különleges körülményekhez (Oren, 1998), mint például a nagy sótartalomhoz, a nagyfokú zavarossághoz (Secchi-átlátszóság csak néhány centiméter; Horváth et al., 2014), magas tápanyag koncentrációhoz, nagy napi hőmérséklet-ingadozáshoz (Vörös és Boros 2010), valamint tavak efemer jellegéhez (Cognetti és Maltagliati, 2000). Ilyen környezetben a mozgó ökológiai guildnek versenyelőnye van mind az alacsony, mind a magas profilú guilddel szemben. A zavarosság növekedésével (Alvial et al., 2008), így a csökkenő víz alatti fényintenzitással tovább nő ennek a guildnek az aránya (Stenger-Kovács et al., 2013). Ráadásul olyan árnyéktűrő taxonok tartoznak ide, mint a *Nitzschia* fajok, melyek fotoadaptációs paramétere (I_k) alacsony (Padisák, 2003). Ezen túlmenően a mozgó guild elsősorban az eutróf és/vagy nagy szervesanyag-tartalmú élőhelyeket kedveli, szennyezett vizekben és/vagy tápanyagban gazdag élőhelyeken szaporodik el (Passy, 2007a), mint amilyenek az általunk vizsgált szikes tavak is. Az IndVal-elemzések alapján az indikátor fajok többek között a DT régióra a *Nitzschia communis* Rabenhorst és az FH régióra az *Anomoeoneis sphaerophora* voltak. Az *A. sphaerophora* indikálta az FH régióban található kimondottan szikes tavakat, a magas pH-érték és bikarbonát-tartalom jelzésével (Blinn, 1993). A *Cyclotella meneghiniana* Kützing (szintén az FH régió indikátora) jól ismert példája azoknak a fajoknak, amelyek ökofiziológiailag alkalmazkodtak a magas sótartalomhoz (De Deckker, 1988), mivel képesek ozmoregulátorok (mint például a prolin) szintézisére. A sótartalom növekedésével bennük a prolin szintézis aránya és a nitrogénigény is növekszik (Schobert, 1974). A Kelet-afrikai lúgos, sós tavakban a leggyakoribb faj az *Anomoeoneis sphaerophora* volt a Centrales és *Navicula* fajok mellett (Tuite, 1981). A *Nitzschia communis* (a DT régió indikátora) Észak-Amerika nyugati területein található sós tavi élőhelyek 63%-ában volt jelen, ahol a legmagasabb fajlagos vezetőképességi indexszel rendelkezett és a legnagyobb ionerősséget tolerálta (Blinn, 1993).

Általánosságban megállapítható, hogy a két régió indikátorfajai nemcsak a magas vezetőképességet (pl. a *Nitzschia fonticola* a DT és a *Nitzschia salinarum* az FH esetében), hanem a magas tápanyagtartalmú környezetet is jelezték (pl. *Fistulifera saprophila* a DT esetében, *Hippodonta capitata* az FH esetében). Ezeknek a tavaknak a magas tápanyagszintje nem feltétlenül, s nem is elsősorban az antropogén szennyezés következménye. Legtöbbjüket mezőgazdasági terület veszi körül, melyeket a partjukig művelnek, Ezen felül azonban e kis tavakat több tízezer madár látogatja (Harper et al., 2003; Boros et al., 2006b, 2016, 2021; Horváth et al., 2013b), továbbá körülöttük lévő területeken endemikus szürkemarhák (*Bos*

primigenius) és bivalyok (*Bubalus bubalis*) aktív tartása folyik. Ezek az emlős- és madárpopulációk ürülékükkel jelentősen növelik a tápanyagkoncentrációt (Oduor és Schagerl, 2007) a tavakban. Az átlagos TP koncentráció ennek köszönhetően nyolcszor magasabb (1989 μg L^{-1}), mint ami az ökorégió édesvízi tavaiban tapasztalható (~225 μg l^{-1}), míg az átlagos NO_3^- koncentráció (1,4 mg l^{-1}) kétszeresen haladja meg az édesvízi tavakéit (Pannon Egyetem, Limnológia Tanszékének adatbázisa alapján, publikálatlan adatok). Ennek megfelelően ezek a tápanyagforrások könnyen elérhetőek, az értük folyatott fajok közötti kompetíció jelentéktelen vagy minimális (Oduor és Schagerl, 2007).

A kovaalga összetételt meghatározó fő tényezők

Az RDA analízis alapján a két régió mindegyikében két alcsoportot tudtunk elkülöníteni a HCO_3^- koncentrációknak alapján. A DT régió DT2 alcsoportjába a szinte érintetlen szikes tavak (kardoskúti Fehértó, Böddi-szék, Bába-szék, Kelemen-szék) tartoztak, amelyek zavaros vizű tavak, nagy szuszpendált szervetlen szilárd anyag tartalommal (Boros, 1999; Váradi és Fehér, 2010). Vezetőképességük, pH-értékük és a tápanyagtartalmuk (NH_4^+, SRP és TP) a legmagasabb a vizsgált tavak közül. Ezen tavak ökológiai állapota a legjobb, mivel a legközelebb állnak a természetesnek tekinthető állapothoz. Ebben a csoportban a *Nitzschia austriaca* és a *Nitzschia etoshensis* volt domináns. A DT1 alcsoport (pl. Fülöp-szék, Büdös-szék, Csárda-szék, Ősze-szék) magasabb Cl^- és NO_3^- koncentrációval jellemezhető, mely a 2006-ban gyűjtött mintákat tartalmazza, ami meteorológiailag egy kivételes év volt. 2006 tavaszán nagy mennyiségű csapadék esett, mely sok helyen árvizet okozott, emiatt a vezetőképesség alacsonyabb, míg a NO_3^- koncentráció a szokásosnál magasabb volt a környező mezőgazdasági területekről történő lefolyás miatt. A tavak azonban megőrizték sós jellegüket, a halofil fajok, mint például a *Nitzschia supralitorea* és a *Craticula halophila* domináltak. Mindazonáltal, az ionösszetételben és a domináns taxonokban bekövetkezett változások egyértelműen jelezték a szélsőséges időjárási viszonyokat. A DT területén lévő egyes tavak kisebb területűek (pl.: Szappan-szék, pusztaszeri Büdös-szék) a két régió többi tavához képest, ami kevesebb vízimadarat és alacsonyabb TP-t eredményezett.

Az FH régió szikes tavaira az alacsonyabb HCO_3^- tartalom jellemző. Az FH2 alcsoportba tartozó tavak (pl. Cikes, Pap-rét, Nyéki-szállás, Herrnsee, Albersee) jellemzője a magasabb vezetőképesség és a SO_4^{2-} ion dominanciája. A kovaalga fajok között a halofil fajok uralkodnak, mint pl. *Nitzschia frustulum* és *N. aurariae*. Az FH1 alcsoportban (Borsodi-dűlő, Legény-tó) a SO_4^{2-} mellett magasabb Cl^- és SRSi tartalom volt jellemző, a vezetőképesség és

az TP koncentráció azonban alacsonyabb volt. Az FH1 alcsoportba többnyire a Borsodi-dűlőből származó minták tartoztak, amely a nemzeti park egyik élőhely rekonstrukciós területe. A vízszintet erősen szabályozták az aktuális természetvédelmi kezelés céljától függően: 1) a vándormadarak érdekében a terület elárasztása és/vagy 2) a víz lecsapolása történt a kialakított csatornarendszeren keresztül, hogy alkalmas területet biztosítsanak a szürkemarhák és a bivalyok legeltetéséhez. Az intézkedésnek megfelelően a víz fizikai és kémiai jellemzői jelentősen megváltoztak. Egy másik példa ebből a csoportból a Legény-tó, amely folyamatos kapcsolatban áll a csatornarendszerrel, amely állandó vízszintet biztosít, így a tó szikes jellegét jelentősen módosítja. Az alacsonyabb TP koncentráció az FH1 alcsoportban annak köszönhető, hogy az itt található minták nagy része téli mintavételből származik, amikor a vízszint különösen magas volt és a vándorló vízimadár populációk mennyisége eddigre már csökkent.

A redukált RDA modellben a kovaalga közösségek összetételét magyarázó legfontosabb változók fontossági sorrendben a következők voltak: vezetőképesség, HCO_3^-, SO_4^{2-}, hőmérséklet, KOI, TP, pH, oxigéntelítettség, NH_4^+, SRSi, NO_3^-, és Cl^-. Törökországi sós tavakban a hőmérséklet, a karbonát, vezetőképesség, pH, szilícium-dioxid, lúgosság és SRP voltak a legfontosabb környezeti tényezők, amelyek magyarázták a kovaalga összetétel és a kozmopolita, alkalinitásra széles toleranciával rendelkező fajok dominanciájának változását (Koçer és Şen, 2012). A statisztikailag legjelentősebb környezeti tényezők a vezetőképesség (HCO_3^- vagy SO_4^{2-}) és a hőmérséklet voltak. Williams (2002) szerint a vezetőképesség és az ionösszetétel határozza meg az élővilág összetételét, és ezek a változók jól magyarázták a kanadai tavak kovaalga összetételbeli különbségeit (Wilson et al., 1994) is.

A hőmérséklet az egyik legfontosabb tényező, amely a sós tavak fennmaradását meghatározza (Williams, 2002), ugyanúgy, ahogy a jelen tanulmányban azonosított kovaalga összetételt is. Az éghajlati forgatókönyvek jelentős, 6 °C-os hőmérsékletemelkedést jeleznek előre Közép-Európában (Szépszó, 2008), amelyhez a csapadékeloszlás megváltozása és az egyre gyakoribb szélsőséges időjárási események (nagy árvizek, hőhullámok és aszályok) fognak társulni (Moss et al., 2009). Hogy az emelkedő hőmérsékletnek vagy a tartósan magasabb nyári vízhőmérsékletnek milyen hatása lesz a kovaalga közösségekre, még nem ismert. Néhány tanulmány szerint a 34,2 °C-ot meghaladó hőmérsékleten, a kovaalga dominanciát felváltja a zöldalgák dominanciája (Patrick, 1971; Hickman, 1982), vagy azoknak a nyáron domináns epipelikus kovaalga fajoknak az aránya nő meg, amelyek magasabb hőmérsékletet igényelnek a gyors sejtosztódásukhoz, szemben azokkal melyek a hideg évszakokban dominánsak (Eloranta, 1982; Admiraal et al., 1984).

Mivel a magas pH-érték (8,1-9,4) ezen tavak egyik fő jellemzője, a kovaalga összetételre gyakorolt hatását nem lehet elhanyagolni. Habár a kovaalgák savas-semleges tavakban érzékenyebbek a pH megváltozására, mint lúgos tavakban (Blinn, 1993), a kovaalga közösség pH-ra adott válasza ezekben a tavakban is egyértelmű volt. Mind a pH, mind az oxigén koncentráció hatással van az algák tápanyagellátottságára a hiper-eutróf tavakban (Søndergaard et al., 1990). A tápanyagszintnek azonban kevésbé fontos szerep jutott a vizsgált szikes tavakban, szemben a kenyai Rift-völgyben található tavakkal, ahol a környezeti tényezők fontossági sorrendje a NO_3^-, a vezetőképesség, a foszfor és a fény volt (Oduor és Schagerl, 2007).

Összefoglalva megállapítható, hogy a Kárpát-medence szikes tavainak kovaalgái kiváló indikátorai a klímavezérelt környezeti változóknak, mint a sótartalomnak, az ionösszetételnek (Saros és Fritz, 2002), a hőmérsékletnek, továbbá azoknak az antropogén tevékenységeknek, amelyek akár természetvédelmi célokat is szolgálhatnak.

A szikes tavak kezelése

A folyószabályozás előtt a Duna és a Tisza áradásai táplálták a DT kis szikes tavait. Jelenleg azonban kizárólag a csapadék és a felszínalatti vizek biztosítják a tavak vízellátását. A DT-ben a vízhiány (VGT, 2009) az éghajlatváltozás és az emberi beavatkozások (vizek szabályozása, túlzott lecsapolás, a talajvíz túlzott kiszivattyúzása) miatt már régóta nyilvánvaló (VGT, 2009). Napjainkban a helyzet azonban kritikus. A tavak területe jelentősen csökkent, egyes tavak teljesen vagy részben kiszáradtak (pl. Szappan-szék), melynek hatására az élővilág sokfélesége csökkent.

Sürgősen fel kell mérni ezeknek a tavaknak az értékeit, azonosítani kell a veszélyeztető tényezőket és javaslatokat kell megfogalmazni a kezelésükre és megőrzésükre vonatkozó intézkedésekre (Williams, 2002). A DT és az FH régiók tavai a Ramsari Egyezmény által nyilvántartásba vett tavak, amelyek Natura 2000 területen találhatóak, ennek ellenére ezeket a szikes tavak nagy részét nem jelölték ki a Víz Keretirányelvnek (EC, 2000) megfelelő monitorozásra, mivel területük ritkán haladja meg az 50 hektárt. Ez a döntés megkérdőjelezhető, hiszen a szikes tavak jelentősége nem ítélhető meg csupán a méretük alapján.

A mezőgazdasági módszerek megváltoztatása, a potenciális, tápláló vizek visszatartásának megszüntetése és a természetes vízjárás megőrzése biztosíthatja ezen élőhelyek fennmaradását (VGT, 2009). Ugyanakkor a természetes felszín alatti vízforrások

helyett a mesterségesen bevezetett (édes) vizek a tavak kiédesüléséhez vezetnének és tönkretennék e szikes tavak élővilágát.

Az FH-ban régióban a szikes tavak kezelését elsősorban vízi madarak védelmét (Comín et al., 1999) illetve szürkemarhák állományainak fenntartását (Korner, 2012) szolgáló élőhelyrekonstrukciós tevékenység határozta meg, amely a régió tavainak különleges szikes jellegének elvesztéséhez vezetett. A szikes tavak és különleges tulajdonságuk megőrzését, csak olyan természetvédelmi kezeléssel lehet megőrizni, amely úgy biztosítja a természetes vízborítást, hogy szimulálja a szezonálisan és az évközben tapasztalható (Talling, 2001) természetes vízszint-ingadozásokat (Williams, 2002). A természetes szikesedési folyamatok hiánya ugyanis számos florisztikai és faunisztikai változáshoz vezethet a zárt medencéjű tavakban (Fritz et al., 2010). A jellemző sós vízi kovaalga fajok teljesen hiányoznak az FH1-es tavakból, csupán egyetlen domináns faj *(Entomoneis paludosa* var. *subsalina*) jelzi az eredeti, feltételezhető állapotot. Az FH1-ben alcsoportban egy másik faj, a *Nitzschia palea* jelenléte is megnyugtató, mivel ezt a fajt is a sós tavak jellegzetes fajaként említi az irodalom (Blinn, 1993) amellett, hogy édesvizekben és szennyvizekben is gyakori fajnak tekinthető (Hofmann et al., 2013). A domináns *Achnanthidium minutissimum* azonban különböző pH-értékekű és trofikus szintű (Hofmann et al., 2013) egyértelműen ionszegény vizekre jellemző (van Dam et al., 1994; Kovács et al., 2006).

A FH régió területén található két szikes tó (Neubruch és Zicklacke Ausztriában) azonban jobban hasonlított a DT régió tavaihoz, mivel bikarbonát tartalmuk és KOI-ük is nagyobb volt, mint ami az FH régióra jellemző. E két tó állapotbecslésének és értékelésének a DT régióban alkalmazott módszert kell követnie.

Az emberi tevékenység sós tavakra gyakorolt veszélyei és hatásai különleges igényeket támasztanak a fenntartható gazdálkodással szemben. A kezelési tervek kidolgozása nehéz, mivel az édesvízi tavakhoz képest kevés a tudásunk és a tapasztalunk ezekről a tavakról (De Bernardi et al., 1996). Az azonban nyilvánvaló, hogy mind helyi, mind nemzetközi kezelési tervre és védelemre van szükség e szikes tavak természetes jellegének megőrzéséhez. A hidrológiai mintázatban tapasztalható különbségek erősen meghatározzák a sótartalom szezonális és hosszú távú változásait (Williams, 2002), amit a kezelésük során figyelembe kellene venni.

II.2 A HAGYOMÁNYOS DIVERZITÁS INDEXEK ÉS A TAXONÓMIAI TÁVOLSÁG TESZTELÉSE A KÁRPÁT-MEDENCEI SZIKES TAVAK BENTIKUS KOVAALGA KÖZÖSSÉGEIBEN

BEVEZETÉS

A szikes tavak – ahogy a vizenyős területek (wetland) és az időszakos vizek is különleges ökoszisztémák (Pullin, 2002) – egyedi fajkészlettel és környezeti paraméterekkel rendelkeznek (Van Dyke, 2008). A sós tavak medencéje zárt (Fritz et al., 2010), emiatt nagy a hidrológiai érzékenységük (Hammer, 1990; Zacharias és Zamparas, 2010). Az éghajlatváltozás és a közvetlen vízgyűjtőn zajló emberi tevékenység kedvezőtlen vízdinamikát eredményez, mely nem csak az ökológiai állapotukat (Williams, 2002), hanem a létezésüket is veszélyezteti (Alcocer és Escobar, 1990). Az elmúlt évtizedekben számos ilyen élőhelytípus tűnt már el (Hammer, 1990; Shiklomanov, 2000) és az előrejelzések szerint a sós tavak száma 2025-re jelentősen fog csökkenni (Williams, 2002), emiatt természetvédelmi jelentőségük kétségtelen (Boix et al., 2001; Collinson et al., 1995; Tóth et al., 2014). A Kárpát-medence HCO_3^- dominanciájú, időszakos szikes tavai jól elkülöníthetőek a NaCl dominanciájú, sós tavaktól. Fizikai és kémiai jellemzőik (Boros et al., 2014; Stenger-Kovács et al., 2014b) amint élővilágúk a baktériumok (Rusznyák et al., 2011; Borsodi et al., 2013), a pikoplankton (Pálffy et al., 2014), a bentikus diatómák (Stenger-Kovács et al., 2014b), a zooplankton (Horváth et al., 2014), a makrogerinctelenek (Horváth et al., 2013a) és vízimadarak (Boros et al., 2008) alapján is egyedülálló. A szikes tavakra jellemző a természetesen magas vezetőképesség (átlag: 5500 µS cm^{-1}, a maximális érték elérheti 76000 µS cm^{-1}; Boros et al., 2014) és pH (átlagosan 9,4; Boros et al., 2014). Rendkívül zavarosak, a Secchi-átlátszóságuk csak néhány cm (Horváth et al., 2014). A növényi tápanyagformák (N és P) koncentrációja nagy (az átlagos TP koncentrációjuk nyolcszor nagyobb, mint az ökorégió édesvízi tavaié), aminek természetes okai vannak: a vízi madarak ezrei pihennek és táplálkoznak ezeken a tavakon, továbbá a nemzeti parkok által fenntartott állatállomány (szürkemarha) ürüléke tovább növeli a tápanyag mennyiségét (Stenger-Kovács et al., 2014b). A természetvédelem aktív élőhelyrekonstrukciós tevékenységet végez számos ilyen típusú tavon, melynek elsődleges célja a vízimadár populációk fenntartása (Boros et al., 2008; Comín et al., 1999).

Közép-Európa szikes tavai egyenként is sajátos kovaalga flórával rendelkeznek (Lengyel et al., 2012). A kovaalgák, mint indikátorszervezetek jól alkalmazhatóak a szikes tavak ökológiai állapotának értékelésére, mivel a kovaalga összetétel és a víz fő limnológiai változói (vezetőképesség, domináns anionok, hőmérséklet) között erős korrelációt lehetett kimutatni (Stenger-Kovács et al., 2014b). A kovaalgák generációs ideje rövid, így azonnal

jelezni tudják a hidrológiai folyamatok által meghatározott főbb limnológiai jellemzők kedvezőtlen változását, ezért korai riasztórendszerként való alkalmazásuk a természetvédelemben is javasolt (Stenger-Kovács et al., 2014b).

A diverzitásmintázatok és az ökológiai folyamatok jellemzésére különböző diverzitási mutatók (pl. ritkaság, fajgazdagság, taxondiverzitás, filogenetikai diverzitás mérőszámai) állnak rendelkezésre (Winter et al., 2013). Amint azt számos szerző hangsúlyozza (pl. Harper és Hawksworth, 1994) a biodiverzitás nem egyenértékű a faji sokféleséggel: több, mint csupán a fajszám. A biológiai sokféleség sokkal inkább a taxonómiai, genetikai, ökológiai, történeti és filogenetikai sokféleség összességének tekinthető (Van der Spoel, 1994). Éppen ezért a filogenetikai diverzitást és különösen a közösségalapú diverzitás mérőszámokat (Winter et al., 2013), mint a funkcionális és evolúciós diverzitás helyettesítőit többször javasolták már természetvédelmi- (Srivastava et al., 2012; Winter et al., 2009) és környezeti monitorozási (Warwick és Clarke, 1998) célokra. A szakemberek azonban nem rendelkeznek megfelelő információval arról, hogy mely metrikák milyen természetvédelmi célokra alkalmazhatóak, és mely esetekben adhat plusz információt a filogenetikai diverzitás mérése a hagyományos diverzitás metrikákhoz képest (Winter et al., 2013), holott a regionális léptékű természetvédelmi tervezésben egyre nagyobb hangsúlyt kap a biodiverzitás különböző mérőszámainak figyelembevétele is (Heino et al., 2005).

Ebben a tanulmányban célunk az volt, hogy teszteljük a kovaalga-alapú diverzitás mérőszámok természetvédelmi és limnológiai alkalmazhatóságát a szikes tavak ökológiai állapotának jelzésére. Ezért megadjuk a diverzitás-mérőszámok értéktartományát a különböző állapotú szikes tavakra, valamint a diverzitásmutatókat meghatározó fő környezeti változókat. A taxonómiai struktúrában bekövetkező változások kimutatására és az ökológiai változások feltárására két hagyományos diverzitás-mérőszámot (fajgazdagság és Shannon diverzitás), valamint két közösségalapú, nem DNS-szekvencia alapú filogenetikai diverzitás metrikát (átlagos taxonómiai távolság [AvTD] és annak varianciáját [VarTD]) (Warwick és Clarke, 1996) választottuk. Az átlagos taxonómiai távolság információt nyújt a talált fajok törzsfán szereplő rokonsági fokáról egy adott közösségben, varianciája pedig megmutatja, hogy egy adott faj mennyire alul- vagy felülreprezentált a mintában. A közösség két, véletlenszerűen kiválasztott faja közötti átlagos taxonómiai út hossza (közeli vagy távoli rokonságban álló fajok) és annak varianciája összefüggésben lehet az antropogén hatások és a stressz mértékével (Warwick és Clarke, 1996, 1998).

Feltételeztük, hogy a filogenetikai diverzitás mérőszámai az ökológiai és evolúciós mechanizmusoknak köszönhetően sokkal jobban jelzik a szikes tavak limnológiai paramétereit,

ezért a bentikus kovaalgákon alapuló taxonómiai távolság (TD) indexek gazdagítani fogják az ezekben a különleges vízi környezetekben alkalmazott, modern természetvédelmi gyakorlatot.

ANYAG ÉS MÓDSZER

A Kárpát-medence szikes tavaiból 2006 és 2012 között gyűjtöttünk bentikus kovaalga- és vízmintákat. A vizsgált tavak többsége nemzeti parkok védett területein fekszik, zárt medencével rendelkeznek, így vízkészletük alapvetően két forrásból származik: a felszín alatti magas sótartalmú vizekből és a csapadékból. A tavak sótartalma, mely összefüggésben van az ökológiai állapotukkal is, igen széles skálán mozoghat. A természetes állapotú szikes tavak nagy sótartalmúak, kisebb sótartalom jellemzi az aktív természetvédelmi tevékenység alatt álló tavakat és kimondottan alacsony sótartalmúak a leromlott állapotban lévő tavak (**11. táblázat**). Egy szikes tavat természetes állapotúnak (első típus) tekintünk, ha természetes eredetű és jelentős emberi beavatkozás (pl. vízkivétel, édesvíz bevezetés) nem tapasztalható. Számos olyan szikes tó (második típus) létezik, amelyek az elmúlt évtizedekben élőhely-rekonstrukció eredményeként jöttek létre.

Tavak	Állapot	Mintaszám	Tavak	Állapot	Mintaszám
Ágasegyházi-rétek	D	1	Kurjan-tó	D	1
Akasztói-rétek	D	1	Lázár-tó	D	1
Albersee	T	2	Legény-tó	ATT	12
Bába-szék	T	5	Neubruch	T	3
Bíbic-tó	D	1	Nyéki-szállás	ATT	7
Borsodi-dűlő	ATT	10	Orgoványi-rétek	D	2
Böddi-szék	T	5	Ősze-szék	T	2
Büdös-szék	T	1	Pap-rét	ATT	6
Cikes	ATT	3	pirtói Nagy-tó	D	1
Csárda-szék	T	1	pusztaszeri Büdös-szék	T	1
Fehér-szék	T	1	Sárkány-tó	T	1
Fülöp-szék	T	1	Szappan-szék	T	1
Hattyús-szék	D	1	Szarvas-tó	D	1
Herrnsee	T	3	Szívós-szék	D	1
kardoskúti Fehértó	T	5	Újlakói-rétek	T	1
Kelemen-szék	T	5	Untersee	T	3
Kirchsee	T	3	Vörös-mocsár	D	1
Kisréti-tó	D	1	Zab-szék	T	7
Kondor-tó	D	1	Zicklacke	T	3
Kolon-tó	D	1			

***11. táblázat**: A 2006 és 2012 között vizsgált szikes tavak (39), állapotuk (T: természetes, ATT: aktív természetvédelmi tevékenység alatt, D: leromlott) és a minták száma.*

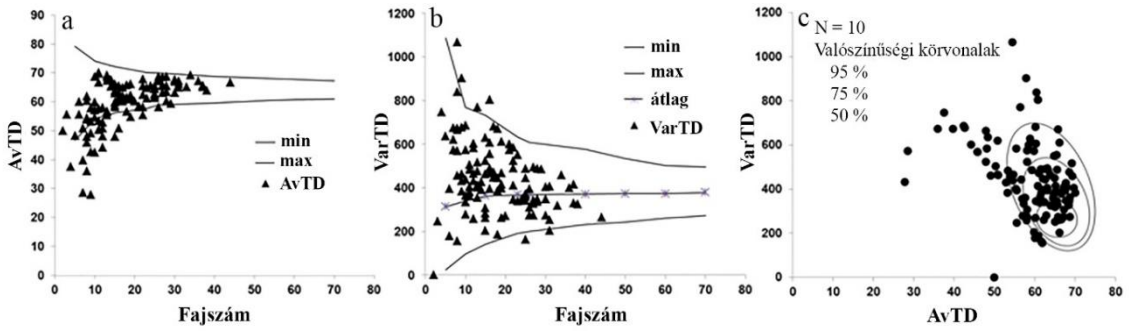
Vízszintjüket és sótartalmukat a természetvédelmi tevékenység erősen szabályozza a megépített csatornarendszeren keresztül, amelyet azért építettek, hogy megfelelő mennyiségű vizet biztosítsanak a vízimadaraknak (elárasztják a területet), vagy éppen ellenkezőleg, száraz területet a legelő szürkemarhák vagy bivalyok számára (leeresztik a területről a vizet). Ezek a csatornák az esővízből, a környező területekről beszivárgó és ide befolyó vizekből vagy közvetlenül az átlagosan magasabb vízállású Fertőből (a régió egyik legnagyobb, de a szikesekhez képest kevésbé sós, sekély tava) nyerik a vizüket. A harmadik típus a leromlott állapotú tavak csoportja, mely olyan tavakat foglal magába, amelyek az elmúlt évszázadban tipikus szikes víztestek voltak, de az emberi beavatkozások miatt elvesztették fő élőhely jellemzőiket (nyílt vízfelület, kis növényborítottság, szezonális kiszáradás, magas sótartalom, nátrium- és bikarbonát dominancia; Boros et al., 2013).

A kovaalgák hét szintű taxonómiai osztályozása (osztály, rend, család, nemzetség, faj, változat és forma) Spaulding et al. (2010) munkája alapján történt. A hagyományos diverzitási mérőszámokat (a fajgazdagságot és a Shannon diverzitást), valamint a filogenetikai diverzitási mérőszámokat (TD) (Warwick és Clarke, 1996, 1998) is kiszámítottuk. Az átlagos taxonómiai távolság (AvTD) és annak varianciájának (VarTD) számolásához a saját “taxonomic_dist” szoftvert (http://www.arek.uni-obuda.hu/~hajnale/software/) használtunk, melyet kimondottan ehhez a tanulmányhoz fejlesztettük ki és az adatbázisunkon teszteltünk. A program egyaránt képes .csv és .xlsx fájl formátumok olvasására és dinamikusan bővíthető taxon listát tartalmaz. A taxonómiai távolságok kiszámolásához szükséges egyenlet (mind az AvTD mind a VarTD esetében) az adott tanulmányban talált fajszámot és a taxonómiai fán a két faj közötti út hosszát veszi figyelembe az egyes taxonómiai szintek közötti állandó lépéshossz (=1) alkalmazásával (Warwick és Clarke, 1996, 1998). A taxonómiai távolsághoz kapcsolódó elemzéseket randomizációs teszttel egészítettük ki, hogy összehasonlítsuk a Kárpát-medencében előforduló kovaalga fajkészletben (133 minta, 229 faj) megfigyelt és várt értékeket. A randomizációs teszthez 1000 véletlenszerű részhalmazt hoztunk létre a 229 fajt tartalmazó fajkészletből, ahol a részhalmazok fajszáma n = 5, 10, 15, 23, 26, 40, 50, 60, 70 volt. Ezután meghatároztuk az AvTD és VarTD 95%-os konfidencia intervallumát (**21. a-c ábra**). Mivel az AvTD értéke függ a határozás szintjétől és a taxonómiai fa alkalmazott szintjeinek számától, az ebben a tanulmányban közzétett értékek nem hasonlíthatók össze közvetlenül más tanulmányokéval, azokat előbb egységes skálára kell hozni. 100-as skálán például egy ötszintű taxonómiai fa alkalmazható (faj [1. szint], nemzetség [2. szint], család [3. szint], alrend [4. szint], rend [5. szint]) az egység 20 (100/5). Ha a számított AvTD = 82, akkor a taxonómiai távolság 4,1-es (82/20) szintű, ami alrend szintet jelent, s ez már egyértelmű és összehasonlítható.

A hagyományos diverzitásmutatók és a taxonómiai távolságok közötti kapcsolat feltárására lineáris modelleket dolgoztunk ki. Egyirányú ANOVA és Tukey-féle post hoc tesztet használtunk annak vizsgálatára, hogy a szikes tavakra legjellemzőbb környezeti változók (vezetőképesség és pH) és a diverzitás mérőszámok eltérőek-e a különböző állapotú kis, szikes tavakban. A diverzitás mérőszámok és a környezeti változók kapcsolatának elemzésére Spearman-féle rangkorrelációt alkalmaztunk, 39 szikes tóból származó 107 minta felhasználásával. A szignifikáns változók alapján többváltozós lineáris modelleket fejlesztettünk ki minden egyes metrika esetében. A teljes modellt beléptetéses módszerrel, a p-értékek alapján egyszerűsítettük, hogy kiválasszuk a különböző diverzitásokat meghatározó legfontosabb változókat. A teljes és az egyszerűbb modellek erősségének hasonlóságát F-próbával ellenőriztük. Az egyszerűsített modellekben a diverzitást meghatározó fő változók hatásának összehasonlítására parciális együtthatókat számoltunk. A statisztikai elemzéseket R szoftver környezetben végeztük (R. 2.15.2.; R Core Team, 2012).

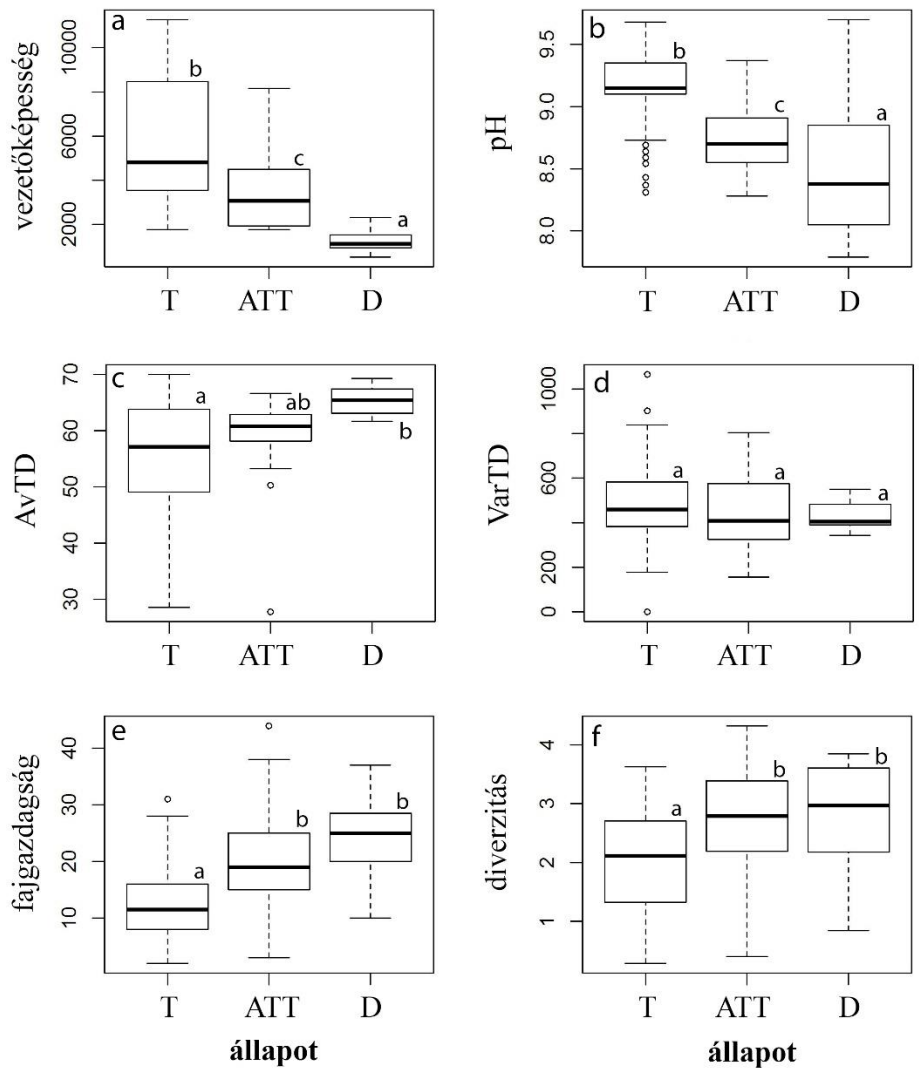
EREDMÉNYEK

Mintáinkban a fajgazdagság 2 és 44 között változott (átlag és szórás: 17 ± 9). A Shannon diverzitás átlaga 2,4 volt, 0,28 minimális és 4,33 maximális értékkel. Az AvTD átlaga 58 ± 8,5 volt (28 és 70 között változott), a VarTD 464 ± 163 (156-1066). Amint az AvTD ábra mutatja (**21. a ábra**), a mintáink átlagos AvTD értéke nem tér el a várakozástól, de az AvTD értékek 23%-a a 95%-os konfidencia intervallum alatt van (**21. a ábra**) az alacsony fajgazdagságú (5 és 20 közötti) mintáknál. Az AvTD átlagértéke 64, ami a törzsfán 4,5 szintű távolságnak felel meg. A VarTD értékek általában az elméleti átlagérték felett vannak (a minták 66%-a átlag érték feletti), és néhány érték a regionális fajkészletből származtatott 95%-os konfidencia intervallum felett és alatt is van (**21. b ábra**). A szórásdiagram azt mutatja, hogy az alacsonyabb AvTD-értékek gyakran nagyobb VarTD értékekkel járnak együtt, különösen az alacsony fajszámú minták esetében (**21. c ábra**).



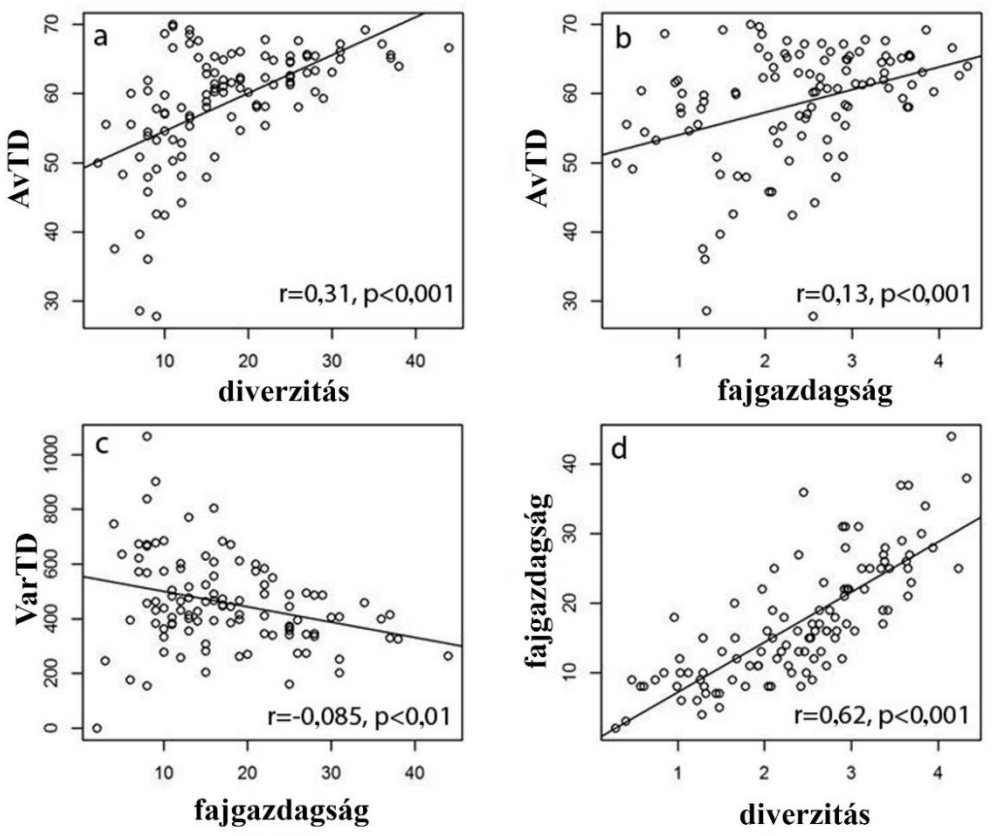
***21. ábra**: **a)** Az AvTD eltérése az elméleti átlagtól és a 95%-os konfidencia intervallumok. Az AvTD minden értékének a konfidencia intervallumon belül kell lennie, feltételezve azt a nullhipotézist, hogy minden minta a teljes fajlistából véletlenszerűen kiválasztott fajokat tartalmaz. **b)** A VarTD eltérése az elméleti átlagtól és a 95%-os konfidencia intervallumok. A VarTD minden értékének a konfidencia intervallumon belül kell lennie, feltételezve azt a nullhipotézist, hogy minden minta a teljes fajlistából véletlenszerűen kiválasztott fajokat tartalmaz. **c)** A szimulált VarTD és AvTD párok szórásdiagramja.*

A különböző szintű emberi hatásoknak kitett tavak fő változóinak (vezetőképesség és pH) összehasonlításakor szignifikáns különbségeket találtunk. Az érintetlen tavakra jelentősen magasabb vezetőképesség és magasabb pH volt jellemző (**22. a** és **22. b ábra**). Ezek a paraméterek alacsonyabbak voltak az élőhely rekonstrukció alatt álló tavakban, de értékeik még mindig jelentősen magasabbak voltak, mint a degradált tavakban (**22. a** és **22. b ábra**). A VarTD értékei a különböző ökológiai állapotú tavakban nem különböztek egymástól (**22. d ábra**). Az AvTD azonban jelentősen különbözött az érintetlen és a degradált tavak között. Az élőhely rekonstrukciós tevékenység alatt álló tavak AvTD értékei azonban nem különültek el a másik két típusétól (**22. c ábra**). Az érintetlen tavak fajgazdagsága és Shannon diverzitása egyértelműen elkülönült a többi tóétól, míg az élőhely rekonstrukciós területen lévő medencék és a sós jellegüket elvesztett tavak hagyományos diverzitás mérőszámai között nem találtunk szignifikáns különbséget (**22. e** és **f ábra**).



***22. ábra**: A különböző állapotú (T: természetes; ATT: aktív természetvédelmi tevékenység alatt álló; D, degradált) szikes tavak és **a-b)** fő limnológiai változóinak és **c-f)** a diverzitás mérőszámainak boxplotjai.*
(A betűk a Tukey-féle post hoc tesztek eredményeit mutatják: az azonos betűvel jelölt csoportok nem különböznek, míg a különböző betűvel jelölt csoportok szignifikánsan különböznek egymástól.)

Az illesztett lineáris modellek alapján a vizsgált diverzitás mutatók között szignifikáns korrelációt találtunk (**23. a-d ábra**), egy kivétellel: a VarTD és a Shannon diverzitás között nem találtunk összefüggést.



***23. ábra**: A diverzitás mutatók közötti lineáris modellek.*

	AvTD	VarTD	fajgazdagság	Shannon diverzitás
NO_2^-	ns	**-0,23**	**0,2**	ns
NH_4^+	**-0,46**	**0,31**	**-0,75**	**-0,27**
NO_3^-	**-0,28**	ns	ns	ns
TP	**-0,64**	**0,36**	**-0,53**	**-0,26**
SRSi	ns	ns	**0,3**	ns
SO_4^{2-}	ns	ns	ns	ns
Cl^-	ns	**-0,31**	**0,27**	**0,25**
hőmérséklet	**-0,35**	**0,37**	**-0,61**	**-0,46**
vezetőképesség	**-0,5**	**0,26**	**-0,63**	**-0,38**
O_2 telítettség	**-0,2**	ns	**-0,25**	**-0,21**
pH	**-0,55**	**0,21**	**-0,6**	**-0,46**

***12. táblázat**: Spearman-féle rangkorreláció a diverzitási mutatók és a környezeti változók között (p <0,05).*

A Spearman-féle rangkorrelációk alapján a faji diverzitás mutatott a legtöbb (11-ből 9) környezeti változóval szignifikáns korrelációt (**12. táblázat**), míg a másik három diverzitás mutató csak hét tényezővel. A hőmérséklet, a vezetőképesség, a pH, a TP és a NH_4^+ valamennyi

diverzitás metrikával korrelált, ellentétben a SO_4^{2-} -tal, amely egyikkel sem. Csak az AvTD mutatott szignifikáns korrelációt a NO_3^- -tal, mint ahogy a Shannon diverzitás az SRSi-vel. A VarTD volt az egyetlen metrika, mely nem volt érzékeny az oxigéntelítettség változására (**12. táblázat**).

A hét és kilenc változót tartalmazó eredeti modellekből beléptetéses eljárással három és két változót tartalmazó egyszerűsített lineáris modelleket kaptunk (**13. táblázat**). Az AvTD-t és a VarTD-t főként a tápanyagok, az AvTD-t a pH, a VarTD-t pedig a hőmérséklet határozta meg (**13. táblázat**). Fontossági sorrendben a vezetőképesség, a hőmérséklet és a pH befolyásolta leginkább kovaalga közösségek fajgazdagságát, míg a Shannon diverzitás esetében a legfontosabb környezeti tényező a pH volt, amelyet a Cl^- és a vezetőképesség követett (**13. táblázat**).

Lineáris modellek		**F**	**p**	**parciális r**
Modell (AvTD)				
	TP	18,95	<0,001	-0,3692
	NH_4^+	11,85	<0,001	-0,3161
	pH	15,72	<0,001	-0,3857
Modell (VarTD)				
	NH_4^+	13,76	<0,001	0,2694
	hőmérséklet	7,09	<0,01	0,261
Modell (fajgazdagság)				
	vezetőképesség	70,08	<0,001	-0,3458
	hőmérséklet	14,69	<0,001	-0,2832
	pH	4,62	<0,05	-0,2143
Modell (Shannon diverzitás)				
	vezetőképesség	18,19	<0,001	-0,2529
	pH	8,64	<0,01	-0,3122
	Cl^-	6,83	<0,05	0,2656

***13. táblázat**: A diverzitás mérőszámai és a környezeti változók közötti egyszerűsített többváltozós lineáris modellek a parciális korrelációs együtthatókkal.*

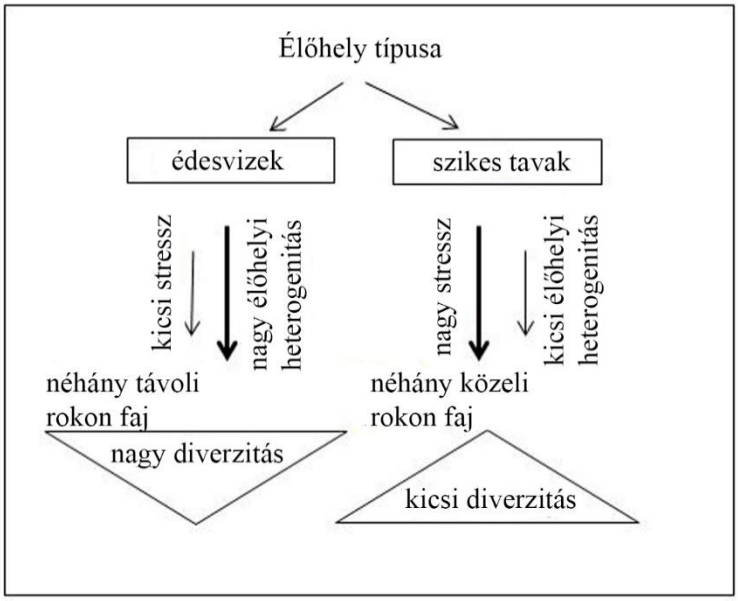
ÉRTÉKELÉS

Különböző ökoszisztémák diverzitás mutatói – természetes változatosság

A szikes tavak fajszáma és Shannon diverzitása is lényegesen alacsonyabb, mint amit a régióban található édesvízi tavakban (Stenger-Kovács et al., 2007) és folyóvizekben (Stenger-Kovács et al., 2014a), valamint Európa más részein található vizekben tapasztaltak (Springe et al., 2006; Catalan et al., 2009; Leira et al., 2009; Ognjanova-Rumenova et al., 2009; Gottschalk és Kahlert, 2012). Más élőlénycsoportok esetén ez a jelenséget szintén megfigyelték (Abellán et al., 2006; Catalan et al., 2009; Horváth et al., 2014). Az édesvizű patakokban a vezetőképesség és/vagy a tápanyagtartalom növekedésével csökkenő kovaalga diverzitás és taxonvesztés tapasztalható (Kókai et al., 2015). A természetes állapotú szikes tavakban – ahol jelentős a fizikai és kémiai stressz – a hagyományos metrikák és az AvTD is alacsonyabb volt, hasonlóan a zooplanktonhoz (Horváth et al., 2014), a gerinctelenekhez és a halegyüttesekhez (Petchey et al., 2004). A szikes tavak várható AvTD-je 64 volt a teljes fajlista 95%-os valószínűségi intervallumából véletlenszerűen kiválasztott minták alapján (lásd a 20. ábrát). Ez átlagosan 4,5 távolsági szintet jelent a törzsfán két random módon kiválasztott faj között, ami a nemzetség és a család között található félúton. A különböző tanulmányok törzsfáinak taxonómiai távolság értékeit egy skálára hozva nyilvánvalóvá vált, hogy a szikes tavakban a diatómák AvTD-je kisebb, mint az ír édesvízű állóvizeké (AvTD-je rend szintű volt) (Leira et al., 2009) vagy más folyóvízi élőhelyeké (közel a család szinthez; Heino et al., 2005) (**14. táblázat**). Ez a különbség még hangsúlyosabb volt a VarTD (400) esetében, amely az édesvízi tavakban (Leira et al., 2009) tapasztalt értékeknek csak a felét tette ki és mintegy 20%-a volt a folyóvizekben (Campbell et al., 2008) megfigyelt értékeknek (**14. táblázat**). (Meg kell jegyezni azonban, hogy a VarTD értéke nagymértékben függ a fajkészlettől is). Ezek az adatok jól mutatják, hogy a környezeti tényezők (Abellán et al., 2006; Heino et al., 2007; Marchant, 2007) és az élőhelytípusok (Leira et al., 2009) jelentősen befolyásolhatják az AvTD-t a különböző kontinentális vizekben. Az édesvízi rendszerekben jóval kisebb stressz éri az élőlényeket a sós vízi ökoszisztémákhoz képest, ami a TD indexek és a hagyományos diverzitás mérőszámok növekedésében mutatkozik meg (**24. ábra**).

AvTD	VarTD	élőlények	élőhely típusok	irodalom
a nemzetség és a család közt félúton	400	kovaalgák	szikes tavak	jelen tanulmány
rend szint	760-860	kovaalgák	édesvízi tavak	Leira et al., 2009
családhoz közel	1900	kovaalgák	vízfolyások	Cambell et al., 2008
alrend	na	bogarak	vízfolyások	Heino et al., 2005
család és szupercsalád között	500	vízi bogarak	sós tavak	Abellán et al., 2006
rend és osztály között	480	fonálférgek	tenger	Clarke és Warwick, 2001
rend és osztály között	na	puhatestűek, rákok	tenger	Ellingsen et al., 2005
rend és osztály között	na	fonálférgek	tenger	Leonard et al., 2006

***14. táblázat**: A jellemző AvTD és VarTD értékek különböző élőlénycsoportok és élőhelytípusok esetén (na: nincs adat).*



***24. ábra**: A különböző stresszintenzitás és az élőhelyi heterogenitás hatása édesvizekben és szikes tavakban.*

Vízibogarak esetében az AvTD (a család és a szupercsalád között) és a VarTD (500) az Ibériai-félsziget délkeleti részének sós tavaiban volt a legalacsonyabb (Abellán et al., 2006), de még így is magasabb volt, mint amit a közép-európai szikesek esetén tapasztaltunk. A tengeri ökoszisztémákban a bentikus közösségek más tagjainak (Mollusca, Crustacea, Nematoda) AvTD-je a rend és az osztály szintek között mozgott (Clarke és Warwick, 2001; Ellingsen et al., 2005; Leonard et al., 2006) (**15. táblázat**). A nagyon sekély (átlagos mélység ~26 cm; Boros et al., 2014) szikes tavakban a litorális és a pelágikus zóna nem különíthető el, ellentétben a nagyobb vízmélységű sós tavakkal és tengerekkel. Az utóbbiak nagyobb élőhelyi diverzitással

rendelkeznek, így számos olyan kovaalga fajnak adhatnak otthont, amelyek például a víztestből ülepednek ki és így gazdagítják a fitobentoszban található közösségeket, ezáltal növelhetik a TD értékeket (Kõiv és Kongro, 2005; Leira et al., 2009) (**24. ábra**). Általánosságban megállapítható, hogy egy élőlényegyüttes taxonómiai készlete kulcsszerepet játszik az ökoszisztéma stabilitásának fenntartásában (Tilman, 1996), különösen változó környezetben vagy antropogén hatás alatt. Egy erőteljesen stresszes környezetben – mint amilyenek a szikes tavak, ahol az élőhely heterogenitás kicsi – csak néhány, egymással szoros rokonságban álló faj dominanciája jellemző (**24. ábra**). Az ilyen típusú vízi ökoszisztémákban a természetvédelmi megőrzés fő céljának a kevésbé változatos, alacsony fajgazdagságú közösségek fenntartását kell tekinteni. E cél eléréséhez alapvető limnológiai ismeretekre van szükség, miszerint a szikesek jellegzetes fizikai és kémiai változóit és a természetes hidrológiai ciklust kell biztosítani (Stenger-Kovács et al., 2014b).

Különböző ökológiai állapotok kovaalga diverzitás értékei

A természetes környezeti tényezők és az antropogén tevékenységek jelentős hatást gyakorolnak az élővilágra, ami a kialakuló biodiverzitásban tükröződik (Abellán et al., 2006; Heino et al., 2006, 2007; Marchant, 2007). A biológiai sokféleségre gyakorolt emberi hatások azonosítása és értelmezése kulcsfontosságú, tekintettel arra, hogy a különböző élőlényegyüttesek emberi hatásokra adott válaszai nem egységesek (Abellán et al., 2006). A szikesek főbb karakterisztikus limnológiai változói (vezetőképesség, pH) (Boros et al., 2014; Stenger-Kovács et al., 2014b) jelentősen különböznek az antropogén hatás gradiense mentén (~bolygatatlan → rekonstruált → degradált területek). A diverzitás indexek azonban nem mutattak egyértelmű elkülönülést a különböző állapotú tavak között. Az érintetlen szikes tavakban a hagyományos diverzitás mutatók (fajgazdagság és Shannon diverzitás) és az AvTD hasonló tendenciát mutatott: jelentősen alacsonyabbak voltak, mint a rekonstruált és a degradált területeken, ellentétben számos tengeri vizsgálattal (pl. Piepenburg et al., 1997; Hall és Greenstreet, 1998; Warwick és Light, 2002). Ez az eredmény rávilágít arra, hogy az olyan emberi tevékenység, amely módosítja a tavak hidrológiai ciklusát (például csatornákon keresztül), jelentősen megváltoztatják a tavak limnológiai paramétereit is, még akkor is, ha az ilyen beavatkozások természetvédelmi célokat szolgálnak (Stenger-Kovács et al., 2014b). A természetvédelmi tevékenységek hatása a kovaalga összetételre olyan jelentős volt, hogy a kezelt tavak hagyományos diverzitás mutatói nem különböztek a degradáltakéitól. A kezelt tavak AvTD értékei sem az érintetlen, sem a degradált helyekétől nem különültek el szignifikánsan. A

Kárpát-medencei szikesekben (különösen a Fertő-Hanság térségben) a természetvédelmi tevékenység módszere erősen megkérdőjelezhető, és kevéssé hatékony, ahogy azt a zooplankton közösségek is jelezték (Tóth et al., 2014). Ezek a tevékenységek a kiépített csatornarendszeren keresztül leginkább a vízimadarak és a fenntartott állatállomány (szürkemarhák, bivalyok) igényeit szolgálják (megfelelő területek a pihenéshez és táplálkozáshoz). Nem veszik figyelembe viszont a limnológiai és hidrológiai jellemzőket és azok természetes változékonyságát, annak ellenére, hogy ez kulcsfontosságú lenne ezeknek tavaknak és élővilágúknak a megőrzésében, melyek világszerte a legveszélyeztetettebb ökoszisztémák közé tartoznak (Williams, 2002).

A kovaalga diverzitás változása különböző környezeti változók mentén

A szikesek tavak különálló, izolált rendszerek (Horváth et al., 2013a), amelyek között valódi, fizikai kapcsolat nincs, de funkcionálisan mégis kapcsolódnak. Ezekben a tavakban jól vizsgálható a környezeti változók közvetlen hatása (Horváth et al., 2013a), mivel az algafajok közötti verseny elhanyagolható, minthogy azok elsősorban a stressztűrésük alapján szelektálódnak. A vizsgált diverzitás mérőszámok közül három hasonló tendenciát mutatott (a fajgazdagság, a Shannon diverzitás és az átlagos taxonómiai távolság növekedett) az emberi hatás gradiense mentén, hasonlóan Rogers et al. (1999) tanulmányához. Mivel e mérőszámok között szignifikáns korrelációt találtunk, feltételezhető, hogy az AvTD nem ad a hagyományos indexek által nyújtott ismereten felül további információt, mint, ahogy azt más tanulmányok alapján vártuk volna (e.g. Von Euler és Svensson, 2001; Heino et al., 2005).

Valamennyi vizsgált diverzitásmutató egyértelmű összefüggést mutatott a környezeti változókkal (Heino et al., 2005). Az egyszerűsített modellekből kiderült, hogy a hagyományos diverzitásmutatóknak és a taxonómiai távolság mérőszámainak a környezeti változókra adott válasza alapvetően különbözik. Annak ellenére, hogy a tápanyagok perifitonra gyakorolt hatása kisebb az eutróf tavakban, mint az oligotróf tavakban (Vadeboncoeur és Steinman, 2002), a kovaalgák TD-je elsősorban a tápanyagokkal korrelált, ahogy azt már más vizsgálatokban is kimutatták (Warwick és Clarke, 1998; Heino et al., 2005; Leira et al., 2009). Így a taxonómiai távolság diverzitás indexek alkalmazását olyan típusú tavak esetében javasoljuk, ahol az ökológiai állapot alapvetően a trofitási szinttől függ (édesvízi tavak), illetve olyan esetekben, amikor fajgazdagság változása a trofitás mentén nem egyértelmű (Blanco et al., 2012).

Édesvízi tavakban a tápanyag terhelés növekedésével a taxonómiai diverzitás növekedése tapasztalható, ami aztán a trofikus spektrum végén néhány távoli rokon faj

dominanciájához vezet (Leira et al., 2009). Ezzel ellentétben a vizsgált eu-hipertróf szikes tavakban csak kevés közeli rokonságban álló, oligopóliummal rendelkező faj volt jellemző. A szikesek természetes okból (vízimadarak és az emlősök ürüléke; Stenger-Kovács et al., 2014b) rendelkeznek magas tápanyagtartalommal. Éppen ezért az olyan általánosan mért paraméterek, mint a TP nem informatívak az ökológiai állapotukra vonatkozóan. Néhány közösségi jellemző azonban, mint a fajgazdagság és a Shannon diverzitás jól jelzik a szikesek megőrzendő limnológiai jellemzőit (vezetőképesség, pH, Cl^-), így alkalmasak az állapotuk becslésére is. A fajgazdagság volt a legérzékenyebb a vezetőképesség változására, míg a Shannon diverzitás a pH-ra. Az AvTD negatív kapcsolatot mutatott a pH-val, hasonlóan a Bryophyta-hoz, melyek AvTD-je is lúgos vizekben csökken a savas vizekben tapasztaltakéhoz képest (Heino et al., 2005). A VarTD a tápanyagon kívül a hagyományos mérőszámokhoz hasonlóan a hőmérséklet indikátoraként alkalmazható, ami fontos lehet, ha az éghajlatváltozásból származó változásokra gondolunk (Williams, 2002).

Warwick és Clarke (1996, 1998) szerint a taxonómiai távolság mérőszámainak környezeti változókra adott válasza hasonló: értékeik az antropogén hatások (pl. tápanyagterhelés) növekedésével csökkennek. Rövid időskálán azonban más mintázatot találtak, amikor a közösség zavaró eseményre (pl. hirtelen tápanyagterhelésre) vonatkozó gyors reakcióit vizsgálták. Ebben az esetben, a hirtelen változáshoz alkalmazkodni képes fajok több különböző taxonómiai szintről kerültek ki, így közösségre nagyobb taxonómiai távolság volt jellemző (Leira et al., 2009). A szikes tavakban a két TD metrika válasza ellentétes volt, míg az AvTD nagy stressz hatására csökkent, addig a varianciája nőtt a távolabbi rokon taxonok megjelenése miatt. Ez azt jelenti, hogy ehhez a különleges környezethez hosszú időskálán nézve csak néhány nemzetség (főként a *Nitzschia* és a *Navicula* spp.) tudott alkalmazkodni, de ezeket a nemzetségeket több faj képviseli, ami alacsony AvTD-t eredményez. Különböző kládok eltérő diverzifikációs potenciállal rendelkeznek (Sanderson és Donoghue, 1996), és egyes családok jobban képesek alkalmazkodni, majd diverzifikálódni bizonyos környezetekben, mint mások (Abellán et al., 2006).

A szikes tavakban a taxonómiai távolság hasznos eszköznek bizonyult a környezeti változások mértékének és ütemének becslésére (Leonard et al., 2006) és ezek a különböző indexek a szárazföldi és más vízi környezetekhez hasonlóan a biodiverzitás különböző aspektusait tudják megragadni (Hall és Greenstreet, 1998; Rogers et al., 1999). A szikesekben a taxonómiai távolság mutatói által jelzett tápanyagtartalmak nem voltak felhasználhatók ökológiai állapotuk és természetvédelmi értékeik becslésére. Néhány esetben azonban (különösen a pH-ra és a hőmérsékletre adott válaszuk tekintetében) a különböző

diverzitásmutatók hasonló információt szolgáltattak. Az AvTD azonban érzékenyebb és robusztusabb mutatója volt a pH-nak, ahogy azt DeNicola és Kelly (2014) is kimutatták, ami a morfológiai hasonló fajok határozási problémáinak elkerülésével magyarázható (Rimet és Bouchez, 2012a; Keck et al., 2016).

KÖVETKEZTETÉS

A biológiai sokféleség hatékony becslésének több különböző indexen kellene alapulnia (Heino et al., 2005), ezért jelentős törekvés van az eszköztár bővítésére (Winter et al., 2013). Minthogy a filogenetikai diverzitás mérőszámok közül a taxonómiai távolságot széles körben alkalmazták tengeri ökoszisztémákban az antropogén hatás megbízható mérőszámaként (pl. Piepenburg et al., 1997; Rogers et al., 1999), feltételeztük, hogy ezek sikeresen alkalmazhatók lesznek más sós felszíni vizekben is, mint amilyenek a szikes tavak. Az alkalmazott mutatók közül a hagyományos diverzitás indexek alkalmasak a szikes tavak ökológiai állapotának követésére és a természetvédelmi értékének becslésére. A pH-át azonban az AvTD pontosabban, megbízhatóbban jelezte, mint a hagyományos indexek. Azokban a szikesekben, ahol rendkívül nagy a stressz, közeli rokon fajok oligopóliuma alakulhat ki, éles ellentétben az édesvízi tavakban tapasztaltakkal (Leira et al., 2009). A természetes limnológiai és hidrológiai jellemzők megőrzése és a kovaalga közösségek alacsony diverzitásának fenntartása lehetőséget biztosít az éghajlatváltozás hatásainak enyhítésére és az ahhoz való alkalmazkodásra (Colls et al., 2009). A kovaalgák határozása azonban gyakran nehézségekbe ütközik, különösen a morfológiailag nagyon hasonló fajok esetében, ami a kovaalgákkal foglalkozó ökológusoknak jelentős problémát jelent (Rimet és Bouchez, 2012a; Keck et al., 2016). A taxonómiai távolság indexek diverzitás mérésekbe való bevonásával elkerülhetnénk a félrehatározások okozta problémát. A taxonómiai távolság számítása azonban egyelőre a Linné-féle osztályozáson alapul, amely nem tükrözi a valódi törzsfát (Ellingsen et al., 2005). Az eredmények azonban javulhatnak a jövőben, ha az "összevont" (pl. *Cymbopleura, Naviculadicta*) nemzetségek további felosztása megtörténik és a DNS szekvenciákon alapuló törzsfa a kovaalgákról is a rendelkezésünkre áll majd.

II.3 A BENTIKUS KOVAALGÁK JELLEGALAPÚ ELEMZÉSEINEK TOVÁBBFEJLESZTÉSE: JELLEG- ÉS FAJALAPÚ INDEXEK KIDOLGOZÁSA

BEVEZETÉS

Kontinentális sós vizek a Föld minden részén előfordulnak. Európában kiterjedt, sós tóvidékek találhatók még például Franciaországban, Spanyolországban, Szerbiában és Németországban is. Magyarországon – az eurázsiai sztyeppövezet nyugati peremvidékén – szintén nagy területeken találhatók sós tavak, (1 000 000 ha; Szabó, 1997) melyek két nagy hidrológiai medencében koncentrálódnak: a Duna-Tisza közén, valamint a Fertőt körülvevő területeken. Az ilyen tavak kialakulásának általános, limnológiai magyarázata, hogy a vízgyűjtőn a csapadék és a párolgás hosszú távon kiegyenlítik egymást, ami a karbonátos alapkőzeten lúgosodáshoz vezet (Kalff, 2002). A Kárpát-medencében található kontinentális, sós tavakat a csapadék mellett a mély víztartó rétegekből származó sós víz is táplálja (Mádl-Szőnyi és Tóth, 2009). Ezek a tavak a Föld biodiverzitásnának gyöngyszemei és fontos refúgiumként szolgálnak a biológiai sokféleség megőrzésében (pl. Pálffy et al., 2014; Tóth et al., 2014). Ökológiai szempontból e tavak szélsőséges környezeti jellemzőkkel rendelkező élőhelyek (Boros et al., 2017), melyek többszörös stresszt jelentenek a bennük élő élővilág számára. A legtöbbjük késő nyárra teljesen kiszárad; mások csak a ~10-12 éves mezoklimatikus ciklusokhoz igazodóan (Padisák, 1998). Az állandó vízborítás inkább kivétel, mint általános jelenség. Amikor medencéjük feltöltődik vízzel lúgosak (pH: ~9-10) és sósak (vezetőképességük ~3000 és ~60 000 μS cm^{-1} közötti tartományban mozoghat) és a lebegő, szervetlen részecskéknek köszönhetően nagyon zavarosak (Secchi átlátszóságuk csak néhány centiméterben mérhető) (Boros et al., 2017). A vándormadarak legfontosabb pihenő- és fészkelőhelyei, így a vízimadarak által okozott foszforterhelés (guanó) tartósan magas TP koncentrációt eredményezhet (Stenger-Kovács et al., 2014b). Az ilyen élőhelyek csak alacsony diverzitású életközösségek kialakulását teszik lehetővé (Padisák et al., 2006; Horváth et al., 2014; Stenger-Kovács et al., 2016), mivel a jelentős környezeti szelektivitás miatt a stresszhez legjobban alkalmazkodott taxonok élnek csak túl. A biotikus kölcsönhatások szerepe a közösség szerkezetének kialakításában csak kisebb jelentőséggel bír; az élőlény közösségeket főként a fizikai környezet szabályozza (García et al., 1997).

Számos fajalapú kovaalga indexet dolgoztak már ki a felszíni vizek ökológiai állapotértékeléshez. Ezek többségét folyóvizekre fejlesztették ki és tesztelték, melyeket az "OMNIDIA" szoftverben gyűjtöttek össze (pl. IPS, IBD, EPI-D; Lecointe et al., 1993). Ezek közül az indexek közül néhányat tavak ökológiai állapotának becslésére is alkalmaztak (Kelly

és Whitton, 1995; Blanco et al, 2004; Kelly et al., 2006, 2014; Bolla et al., 2010) az Európai Víz Keretirányelv (EC, 2000) követelményeinek megfelelően. Kimondottan tavakra kifejlesztett kovaalga indexek azonban csak a közelmúltban jelentek meg és kevésbé gyakoriak (Jüttner et al., 2010). Európában az első trofikus kovaalga indexet (TI) (Hofmann, 1999) német tavakra dolgozták ki, amelyet Németországban a VKI-nek megfelelően alkalmaznak is (Schaumburg et al., 2004). Ez az index a vizek lúgosságát és a trofitását veszi figyelembe. Magyarországon a trofikus kovaalga indexet (TDIL) sekély, édesvízi tavakra fejlesztették ki (Stenger-Kovács et al., 2007). Az utóbbi időben azonban egyre több kovaalga-alapú, tavakra vonatkozó ökológiai elemzés jelenik meg (Crossetti et al., 2013; Kahlert és Gottschalk, 2014; Rimet et al., 2016) főként édesvízi és brakkvizi élőhelyekről (pl. Gell et al., 2002; Wang et al., 2006; Della Bella et al., 2007). Ezek az indexek azonban, leginkább az emberi szennyezés (szennyvíz, ipari szennyezés, téli útsózás) következtében fellépő magas sótartalom jelzésére alkalmasak. Ugyanez vonatkozik a "Halobitás indexre" is (Ziemann et al., 1999), amelyet a közelmúltban hazai szikes tavakra inverz skálán alkalmaztak (Ács et al., 2015). Ennek az indexnek a megbízhatósága azonban kétséges, mivel fajkészlete csak kevés olyan fajt tartalmaz, ami a szikeseinkben is megtalálható. Ha a fent említett indexek bármelyikét természetesen nagy iontartalmú élőhelyeken (mint például a szikes tavak) alkalmazzák, akkor következetesen rossz ökológiai állapotot jeleznek (Stenger-Kovács et al., 2007). Paradox módon azonban a legnagyobb veszélyt ezekre a tavakra az idegen vízgyűjtőkből származó mesterséges édesvízpótlás jelenti, amely a sótartalom csökkenését és rendelkezésre álló kovaalga indexek alapján az ökológiai állapot „javulását" jelentené. Ebben az összefüggésben a Sodic Conductivity Index for Lakes (SCIL; Ács, 2007) nagy előrelépést jelentett, mivel képes a nagy, sekély, kissé alkalikus szikes tavak állapotát megbízható módon becsülni. Ennek ellenére ökológiai és természetvédelmi szempontból is jelentős igény mutatkozott egy megbízható kovaalga index kifejlesztésére a kis területű, nagy vezetőképességű tavakra (Stenger-Kovács et al., 2014b; Lengyel et al., 2016; Bolgovics et al., 2017), melyek a Kárpát-medence térségének jellegzetes táji elemei (Boros et al., 2013).

A guildek és morfológiai jellegek, melyek a taxonok hasonló élettani és funkcionális jellemzőin alapulnak, megbízható megközelítést jelenthetnek (Stevenson et al., 2010) a hagyományos taxonómiai-alapú indikáció kiegészítésére (Lange et al., 2011). Globális szinten a kovaalga fajösszetétel jelentősen eltérhet az egyes régiók között, a guild összetétel viszont nagymértékben átfedhet. Ennek megfelelően a jellegalapú megközelítésekkel összehasonlíthatjuk a különböző taxonómiai összetételű kovaalga közösségeket. A kovaalga

guild összetételt a környezeti tényezők erősen meghatározzák, ezért ezzel a megközelítéssel a globális környezeti változásokra adott válaszokat is vizsgálhatjuk (Soininen et al., 2016).

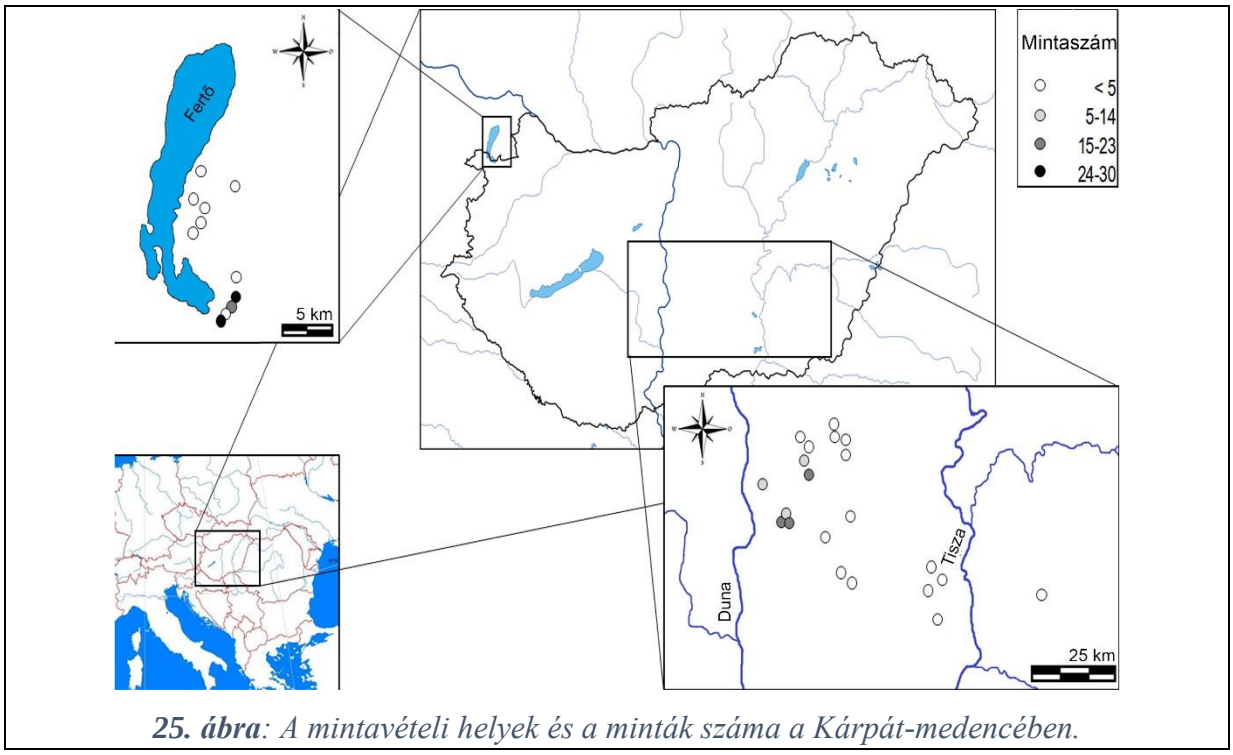
A fitoplankton ökológiában a jellegalapú megközelítések elterjedését követően (pl. Salmaso és Padisák, 2007; Kruk et al., 2010) jellegalapú ökológiai állapotbecslési módszereket dolgoztak ki bentikus kovaalgákra is (pl. B-Béres et al., 2017; Tapolczai et al., 2017). Jelenleg a kovaalgáknál a jellegalapú elemzéseket elsősorban folyóvizekben alkalmazzák (Novais et al., 2014; Lange et al., 2016; Trábert et al., 2017), ahol elsősorban a kovaalgák jellegalapú ökológiai csoportjainak és a környezeti tényezők (például a tápanyagok, szerves szennyezés, legelés, áramlási sebesség) kapcsolatait vizsgálják (pl. Berthon et al., 2011; Lange et al., 2016; Soininen et al., 2016; Tapolczai et al., 2017). Tavi bentikus algákat ezzel a megközelítéssel csak nagyon kevés tanulmányban vizsgáltak (Gottschalk és Kahlert, 2012; Rimet et al., 2016; Riato et al., 2017; Zorzal-Almeida et al., 2017).

Ebben a munkánkban a célunk az volt, hogy i) kidolgozzunk egy fajalapú bentikus kovaalga indexet a kicsi, sekély, szikes tavakra; ii) adaptáljuk és tovább finomítsuk a széles körben alkalmazott kovaalga ökológiai guild koncepciót a szikes tavak kovaalgáira, annak érdekében, hogy azonosítani tudjuk a releváns, egyértelmű ökológiai funkcióval rendelkező jellegeket (pl. morfológiai); és végül iii) egy olyan jellegalapú kovaalga indexet fejlesszünk ki, amely helyettesítheti a taxonómiai-alapú, nyilvánvaló korlátokkal rendelkező megközelítést. Az elemzésekben a vezetőképesség gradiens mentén dolgozunk – hiszen a vezetőképesség a szikes tavak legjellemzőbb környezeti paramétere –, melynek mentén a fajok és a funkcionális jellegek összetételbeli változásai lényeges ökológiai alkalmazkodást tükrözhetnek, s melyen keresztül a hozzájuk kapcsolódó ökológiai funkciókat is azonosítani tudjuk.

Hipotéziseink a következők voltak: i) a fajalapú indexünk megbízhatóbb becslést ad a szikes tavak ökológiai állapotára vonatkozóan, mint a nagyobb területű, kisebb vezetőképességű szikes tavakra kifejlesztett SCIL index; ii) a kovaalga ökológiai guildek és jellegek (morfológiai jellemzők) jelentősen változnak a vezetőképesség mentén, így jól jelzik majd a természetes és a degradált állapotokat; iii) a jellegalapú kovaalga index ugyanolyan jó, vagy még alkalmasabb a kis szikes tavak ökológia állapotának becslésre, mint a fajalapú kovaalga index.

ANYAG ÉS MÓDSZER

2006 és 2015 között összesen 338 párhuzamos fitobentosz és vízkémiai mintát gyűjtöttünk a Kárpát-medence 33 kis szikes tavából (**25. ábra**).



***25. ábra**: A mintavételi helyek és a minták száma a Kárpát-medencében.*

A fajalapú kovaalga index kifejlesztésének első lépéseként átviteli függvényt alkalmaztunk azon fajok optimumának és toleranciájának meghatározására (Birks, 2010), amelyek relatív gyakorisága az egyes mintákban >3% volt. A legjobb korreláció elérése érdekében súlyozott átlag módszert és inverz regressziót alkalmaztunk. A modell megalkotása 187 véletlenszerűen kiválasztott mintával történt, majd az így elkészült modellt 151 mintával teszteltük a C^2 program 1.5. verziójának segítségével (Juggins, 2007). A módszer hibáját (RMSEP) közvetlenül a kalibrációs adatsorból számítottuk. Az optimum és tolerancia értékek alapján azokat a fajokat, melyek legalább 3 mintában jelen voltak, indikátor (1-6) és érzékenységi értékekkel (1-3) láttuk el az alábbi séma szerint:

Indikátor értékek:

1: ha a faj vezetőképességre vonatkozó optimuma ≤1999 µS cm^{-1};

2: 2000-2999 µS cm^{-1};

3: 3000-3999 µS cm^{-1};

4: 4000-4999 µS cm^{-1};

5: 5000-5999 µS cm^{-1};

6: ≥6000 µS cm^{-1}.

Érzékenységi értékek:

1 (érzékeny): ha a faj vezetőképességre vonatkozó toleranciája ≤499 µS cm^{-1};

2 (kevésbé érzékeny) 500-999 µS cm^{-1};

3 (toleráns): ≥1000 µS cm^{-1}.

A fajalapú kovaalga-index (DISP: Diatom index for Soda Pans) számításához a Zelinka és Marvan (1961) egyenletet alkalmaztuk, ahol a_i=az i taxon relatív gyakorisága, s_i=az i taxon érzékenységi értéke és v_i=az i taxon indikátor értéke.

$$DISP = \frac{\sum_{i=1}^{n} a_i s_i v_i}{\sum_{i}^{n} a_i v_i}$$

A DISP értékei 1 és 6 között mozognak, ahol a nagyobb DISP érték jobb ökológiai állapotot jelez.

A kovaalga indexeket (SCIL=Sodic Conductivity Index [Ács, 2007] és DISP) a DilStore szoftverrel (Hajnal et al., 2009) számoltuk ki. A kovaalga index értékei és a vezetőképesség közötti kapcsolatot Pearson-féle korrelációval vizsgáltuk.

A 15 kovaalga guild és a morfológiai jellemzők (**1. táblázat**) ordinációjához nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) és Bray-Curtis disszimilaritási indexet alkalmaztunk. Az NMDS segítségével megvizsgáltuk, hogy az egyes jellegek alkotnak-e ökológiai csoportokat, azaz hasonló ökoszisztéma funkciókkal rendelkeznek-e. Ehhez egy *faj x minta* (n = 338) adatmátrixot készítettünk, melyet *jelleg x minta* bináris adatmátrixszá alakítottunk át. A kovaalgák relatív gyakoriságának Hellinger-transzformációja után, 187 véletlenszerűen kiválasztott mintán redundancia elemzést (RDA) végeztünk, hogy feltárjuk a kapcsolatot a környezeti tényezők és az előzőleg meghatározott ökológiai csoportok (G_1 ….G_N) között. Egy másik RDA-elemzést is futtattunk a szikes tavakra legjellemzőbb ökológiai csoportok jellegösszetétel adatain, hogy azonosítsuk azokat a jellegeket, melyek a magas vezetőképességre és ezáltal a kiváló vagy jó ökológiai állapotra jellemzőek. Az így azonosított jellegeket ezután a vezetőképességi gradiens mentén teszteltük általánosított additív modellek (GAM) segítségével, melyekben Gauss eloszlást és azonossági funkciót alkalmaztunk. A GAM jól használható ökológiai adatok elemzésére (Austin, 1987), mivel alkalmas az ökológiai csoportok és jellegek magyarázó változókra (jelen esetben a vezetőképességre) adott releváns válaszainak azonosítására (Suarez-Seoane et al., 2002). A statisztikai elemzéseket az R programban végeztük (R.3.1.2.; R Core Team, 2014) a "vegan" (Oksanen et al., 2017) és 'mgcv' (Wood, 2017) csomagok segítségével. A jellegalapú index (TBI) a Nygaard (1956) és az ACID

(Acidity index of Diatoms) indexek (Andrén és Jarlman, 2008) egyenletén alapul, melybe a második RDA-ban és a GAM modellekben kiválasztott jellegeket fogjuk behelyettesíteni a következők szerint:

$$\mathrm{TBI} = \log_{10}\left[\frac{T_1 + T_2 + \cdots + T_n + 0.003}{T_a + T_b + \cdots + T_m + 0.003}\right] + 4.5$$

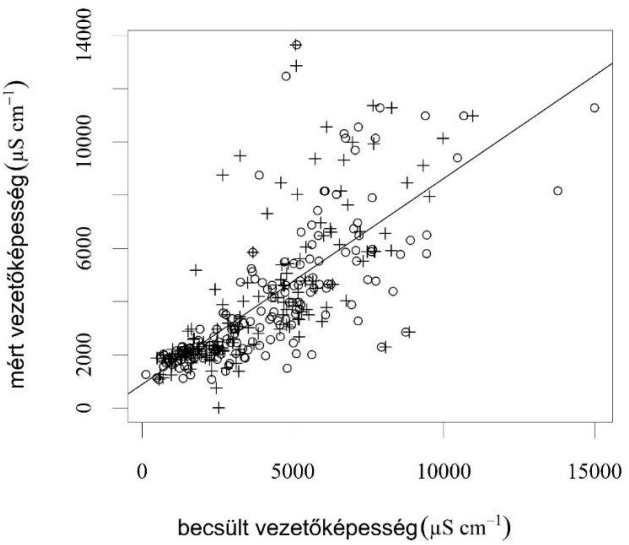
ahol T_1, T_2,...T_n - azoknak a speciális jellegekkel rendelkező kovaalgáknak a relatív abundanciája, melyek erős, pozitív kapcsolatot mutattak a vezetőképességgel. Ezek a jellegek jelzik a szikesek jó vagy kiváló ökológiai állapotát.

A T_a, T_b, ... T_m - azok a jellegek és a hozzájuk tartozó relatív abundanciák, melyek erős, negatív kapcsolatot mutatnak a vezetőképességgel. Ezek a tulajdonságok nem a szikesek jellegzetes állapotát jelzik, hanem azok leromlott ökológiai állapotát. (Ha a nevező nulla, akkor azt 1-re kell változtatni, hogy elkerüljük a nulla logaritmust.) Az index értékei 0 és 9 között mozognak; a nagyobb érték jobb ökológiai állapot jelez.

EREDMÉNYEK

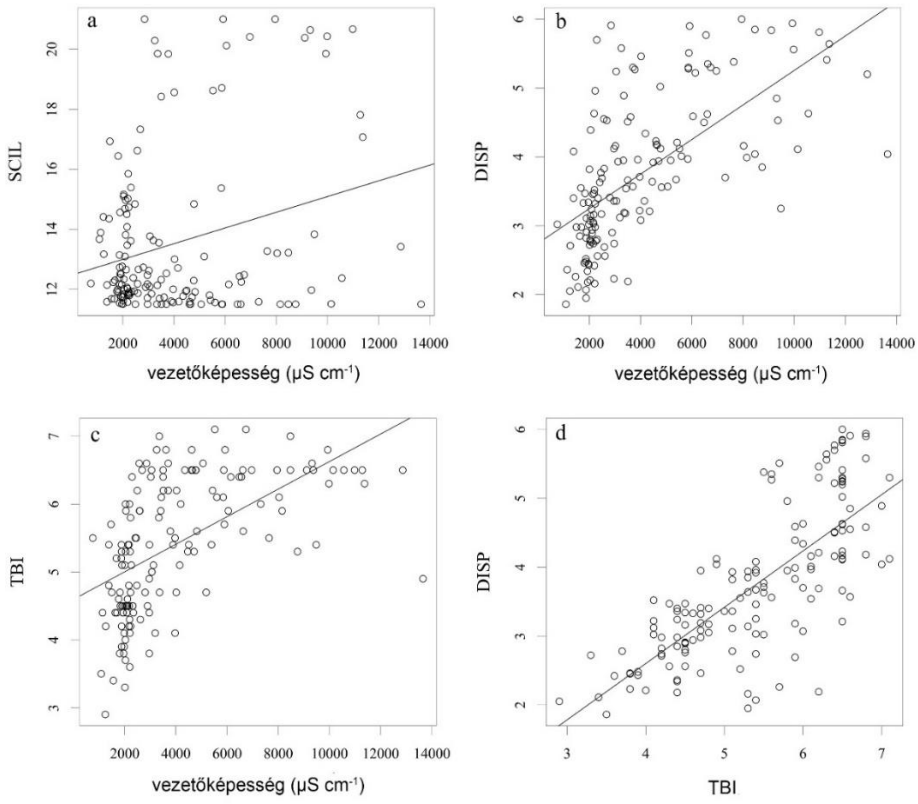
Fajalapú elemzések

A szikes tavakra kifejlesztett vezetőképességi modellben erős korreláció volt a kovaalga összetétel alapján becsült és a mért vezetőképesség között (r = 0,78; RMSEP = 2376 µS cm^{-1}; n = 187) (**26. ábra**). A modell tesztelésekor hasonló korrelációt (r = 0,73; n = 151) kaptunk az eredeti modellben tapasztaltakhoz.



***26. ábra**: A mért és a kovaalga összetétel alapján becsült vezetőképesség közötti kapcsolat a súlyozott átlag módszer alapján (üres körök: a modellt felépítő mintákat jelölik, ahol r = 0,78 [n = 187]; kereszt: a teszteléshez alkalmazott minták, ahol r = 0,73 [n = 151]).*

A vezetőképességre vonatkozó optimum és a tolerancia, valamint az indikátor és az érzékenység értékeket a mintákban azonosított 194 fajból 143 fajra határoztuk meg, melyek relatív gyakorisága > 3% volt (**15. táblázat**). Nagyon magas vezetőképességet jelzett többek között a *Surirella hoefleri* és a *Nitzschia bergii*, mint ahogy a *Nitzschia austriaca*, *Craticula elkab* és a *Cylindrotheca gracilis* is. A vezetőképességi gradiens másik oldalán az *Entomoneis paludosa* var. *subsalina*, *Navicula radiosa*, *Gomphonema clavatum* és néhány centrikus diatóma (pl. *Stephanodiscus parvus*) található, melyek az édesvízi vezetőképességi értékekhez kapcsolónak. A teszt adatsorból számított DISP és SCIL indexek megbízhatóságának megítélése egyértelmű volt, hiszen a SCIL az index számoláshoz az összes rendelkezésre álló fajnak 10% és 70%-át (átlag = 37%) használta fel, míg ugyanez az arány 77% és 100% között mozgott (átlag = 93%) a DISP esetében. Habár a két index és a vezetőképesség közötti korreláció mindkét esetben szignifikánsnak mutatkozott, a korrelációs együttható a DISP index esetén nagyobb volt (Pearson-korrekció: $r_{DISP\text{-}vezetőképesség}$ = 0,69, p <0,001; $r_{SCIL\text{-}vezetőképesség}$ = 0,25, p = 0,001) (**27. a, b ábra**).



***27. ábra**: A vezetőképesség és **a)** a SCIL index [r = 0,25, p = 0,0024], **b)** a DISP index [r = 0,69, p <0,001], **c)** a TBI index [r = 0,64, p <0,001] közötti kapcsolat, továbbá **d)** a DISP és a TBI indexek [r = 0,64, p <0,001] közötti kapcsolat a tesztkészletben (n = 151).*

Fajok	v	s	Ziemann et al. (1999)	Ács (2007)	FD
Achnanthes brevipes var. *intermedia* (Kützing) Cleve	2	2	+		*
Achnanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecki	2	3		+	*
Achnanthidium catenatum (Bily & Marvan) Lange-Bertalot	1	1			M
Achnanthidium saprophilum (Kobayasi & Mayama) Round & Bukhtiyarova	6	3			M
Achnanthidium straubianum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	6	3			**
Adlafia minuscula var. *minuscula* (Grunow) Lange-Bertalot	2	2			M
Amphora copulata (Kützing) Schoeman at Archibald	2	1			*
Amphora indistincta Levkov	2	2			*
Anomoeoneis costata (Kützing) Hustedt	5	3			*
Anomoeoneis sphaerophora var. *sculpta* (Ehrenberg) Otto Müller	4	2			*
Anomoeoneis sphaerophora Pfitzer f. *sphaerophora*	5	3	+	+	*
Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen	3	2			**
Bacillaria paxillifera (O.F.Müller) T.Marsson	2	3		+	*
Caloneis amphisbaena (Bory) Cleve	2	1	+	+	*
Caloneis silicula (Ehrenberg) Cleve	1	1			*
Campylodiscus bicostatus W. Smith	3	2			*
Cocconeis placentula Ehrenberg	1	2		+	*
Craticula ambigua (Ehrenberg) D.G. Mann	4	3			*
Craticula buderi (Hustedt) Lange-Bertalot	4	3			*
Craticula cuspidata (Kützing) D.G. Mann	3	2		+	**
Craticula elkab (Otto Müller ex Otto Müller) Lange-Bertalot, Kusber & Cocquyt	5	3			*
Craticula halopannonica Lange-Bertalot	4	2			M
Craticula halophila (Grunow) D.G. Mann	4	2	+	+	*
Craticula minusculoides (Hustedt) Lange-Bertalot	2	1			M
Craticula molestiformis (Hustedt) Mayama	4	3			**
Craticula sp. 1	5	1			M
Craticula subminuscula (Manguin) Wetzel & Ector	2	1			**
Ctenophora pulchella (Ralfs ex Kützing) D.M. Williams at Round	3	3	+	+	*
Cyclostephanos invisitatus (Hohn & Hellermann) Theriot, Stoermer & Håkasson	1	1			**

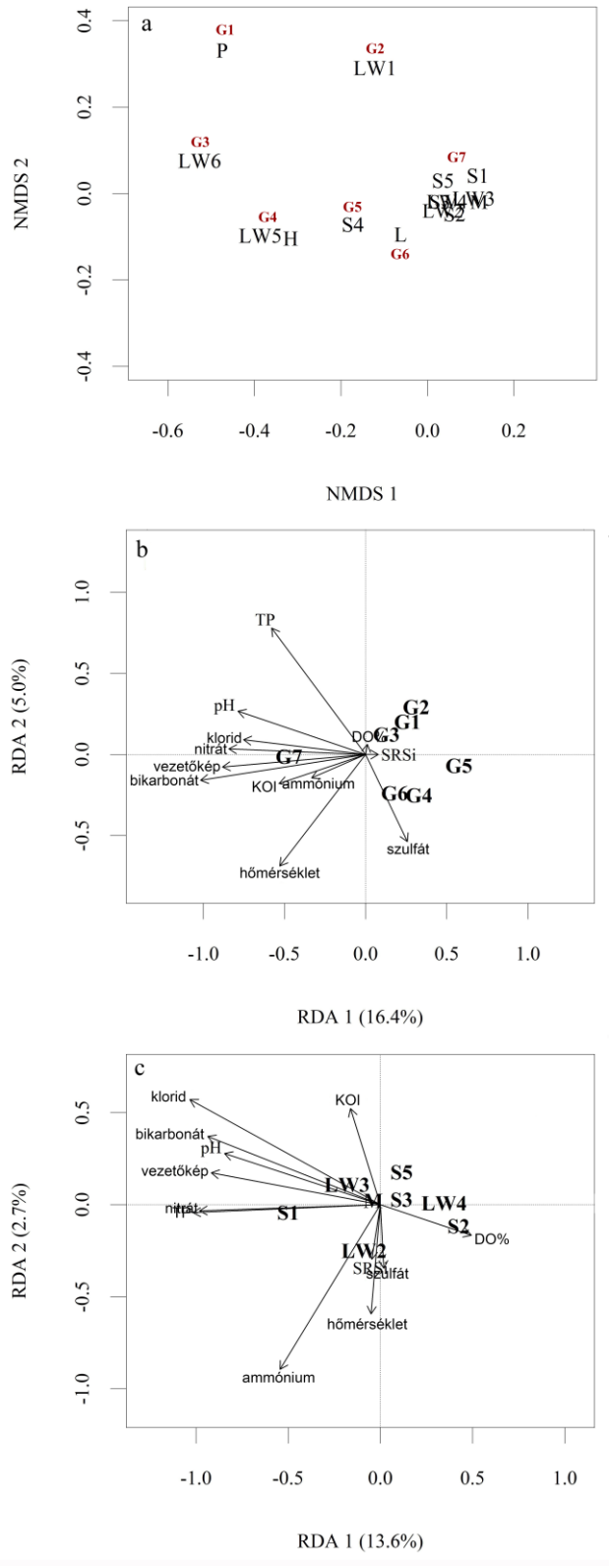
Fajok	v	s	Ziemann et al. (1999)	Ács (2007)	FD
Cyclotella meneghiniana Kützing	2	2	+	+	*
Pantocsekiella ocellata (Pantocsek) K.T.Kiss & E.Ács	2	1		+	**
Cylindrotheca gracilis (Brébisson ex Kützing) Grunow	5	2	+		*
Cymbella hustedtii Krasske var. *hustedtii*	1	1			**
Cymbella neocistula Krammer	2	2			*
Diatoma moniliformis (Kützing) D.M.Williams ssp. *moniliformis*	3	3	+	+	**
Diatoma tenuis Agardh	2	2		+	*
Encyonopsis minuta Krammer & Reichardt	1	1			**
Entomoneis alata (Ehrenberg) Ehrenberg	1	1	+		**
Entomoneis costata (Hustedt) Reimer	1	1			**
Entomoneis paludosa var. *subsalina* (Cleve) Krammer in Lange-Bertalot & Krammer	1	1	+	+	*
Epithemia adnata (Kützing) Brébisson	2	1		+	**
Epithemia sorex Kützing	2	1		+	*
Fallacia pygmaea (Kützing) A.J. Stickle et D.G. Mann	3	2		+	*
Fallacia pygmaea ssp. *subpygmaea* Lange-Bertalot, Cavicini, Tagliaventi et Alfinito	4	3			*
Fistulifera saprophila (Lange-Bertalot & Bonik) Lange-Bertalot	3	2			M
Fragilaria rumpens (Kützing) Carlson	1	1		+	M
Fragilaria famelica (Kützing) Lange-Bertalot	3	2	+		*
Fragilaria nanana Lange-Bertalot	4	3			**
Fragilaria tenera (W. Smith) Lange-Bertalot	2	1		+	**
Fragilaria vaucheriae (Kützing) Petersen	6	3		+	**
Gomphonema clavatum Ehrenberg	1	1			*
Gomphonema micropus Kützing	3	2			**
Gomphonema olivaceum (Hornemann) Brébisson	2	2		+	*
Gomphonema parvulum (Kützing) Kützing var. p*arvulum* f. *parvulum*	3	3		+	*
Gomphonema saprophilum (Lange-Bertalot & E.Reichardt) Abraca, R.Jahn, J.Zimmermann & Enke	3	1			*
Gomphonema pseudoaugur Lange-Bertalot	4	2			**
Gyrosigma acuminatum (Kützing) Rabenhorst	2	2		+	*
Gyrosigma obtusatum (Sullivant & Wormley) C.S. Boyer	2	1			**
Halamphora dominici Ács et Levkov	4	2			*

Fajok	v	s	Ziemann et al. (1999)	Ács (2007)	FD
Halamphora kevei Ács et Levkov	3	2			*
Halamphora oligotrophenta (Lange-Bertalot) Levkov	1	2			**
Halamphora paraveneta (Lange-Bertalot, Cavacini, Tagliaventi et Alfino) Levkov	4	2			*
Halamphora subcapitata (Kisselew) Levkov	3	1			*
Halamphora tumida (Hustedt) Levkov comb. nov.	2	2			**
Halamphora veneta (Kützing) Levkov	3	2			*
Hantzschia abundans Lange-Bertalot	1	1			*
Hantzschia amphioxys (Ehrenberg) Grunow	2	1			*
Haslea duerrenbergiana (Hustedt) F.A.S.Sterrenburg	2	1			*
Hippodonta capitata (Ehrenberg) Lange-Bertalot, Metzeltin & Witkowski	2	1			**
Hippodonta hungarica (Grunow) Lange-Bertalot, Metzeltin at Witkowski	2	1		+	*
Mastogloia elliptica (C. Agardh) Cleve	2	1	+		**
Mastogloia sp. 1	2	1			*
Mayamaea permitis (Hustedt) K.Bruder & Medlin	4	2			*
Melosira varians C. Agardh	3	2			**
Navicula capitoradiata Germain	2	1	+	+	**
Navicula cryptocephala Kützing	3	3		+	**
Navicula cryptotenella Lange-Bertalot	2	2		+	*
Navicula cryptotenelloides Lange-Bertalot	1	2		+	*
Navicula oblonga (Kützing) Kützing	2	3		+	*
Navicula radiosa Kützing	1	1		+	*
Navicula salinarum Grunow var. *salinarum*	2	2	+	+	*
Navicula sp. 1	6	3			M
Navicula sp. 2	3	2			M
Navicula tripunctata (O.F. Müller) Bory	2	1		+	**
Navicula veneta Kützing	4	3		+	*
Navicula wiesneri Lange-Bertalot	2	2			*
Navicymbula pusilla (Grunow) Krammer	3	3			*
Nitzschia acicularis (Kützing) W. Smith	2	1		+	**
Nitzschia amphibia Grunow	2	1		+	*

Fajok	v	s	Ziemann et al. (1999)	Ács (2007)	FD
Nitzschia aurariae Cholnoky	4	2			*
Nitzschia bergii Cleve-Euler	6	3		+	*
Nitzschia capitellata Hustedt	3	2	+	+	**
Nitzschia communis Rabenhorst	3	2			*
Nitzschia commutata Grunow	3	2	+		*
Nitzschia elegantula Grunow	2	1			*
Nitzschia fonticola (Grunow) Grunow	6	3		+	**
Nitzschia frustulum (Kützing) Grunow	4	3	+	+	*
Nitzschia gracilis Hantzsch	2	1		+	*
Nitzschia inconspicua Grunow	3	2	+	+	*
Nitzschia liebetruthii Rabenhorst	4	3		+	**
Nitzschia palea var. *debilis* (Kützing) Grunow	3	2			**
Nitzschia palea (Kützing) W. Smith var. *palea*	2	2		+	*
Nitzschia palea var. *tenuirostris* sensu Lange-Bertalot	2	1			*
Nitzschia paleacea (Grunow) Grunow	2	1		+	*
Nitzschia pusilla Grunow	5	3		+	*
Nitzschia reversa W Smith	3	1			*
Nitzschia solita Hustedt	2	2		+	*
Nitzschia sp. 1, *Nitzschia austriaca* Hustedt (Ács et al., 2017)	5	3			*
Nitzschia sp. 2	3	2			*
Nitzschia sp. 3	3	3			*
Nitzschia supralitorea Lange-Bertalot	6	3			*
Nitzschia thermaloides Hustedt	1	1			*
Nitzschia valdecostata Lange-Bertalot et Simonsen	2	2			*
Nitzschia vitrea G. Norman var. *vitrea*	3	2	+		*
Pinnularia brebissonii (Kützing) Rabenhorst	1	1			*
Pinnularia kneuckeri Hustedt	1	2			*
Pinnularia oriunda Krammer morphotype2	2	1			*
Planothidium frequentissimum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot	3	2			**
Pseudostaurosira brevistriata (Grunow) D.M. Williams & Round	2	1		+	**

Fajok	v	s	Ziemann et al. (1999)	Ács (2007)	FD
Rhoicosphenia abbreviata (C. Agardh) Lange-Bertalot	5	3		+	**
Rhoicosphenia adriatica Caput Michalic & Levkov	2	2			**
Rhoicosphenia lacustris Levkov	2	3			*
Rhopalodia gibba (Ehrenberg) Müller	2	1	+	+	*
Rhopalodia operculata (Agardh) Håkansson	3	2			*
Scoliopleura peisonis Grunow	2	2			*
Sellaphora capitata D.G.Mann & S.M. McDonald	2	1			**
Staurophora wislouchii (Poretzsky et Anisimowa) D.G. Mann	3	2			*
Stephanodiscus hantzschii Grunow in Cleve & Grunow	1	1		+	**
Stephanodiscus hantzschii f. *tenuis* (Hustedt) H.Håkansson & E.F.Stoermer	1	1			**
Stephanodiscus minutulus (Kützing) Krieger	1	1		+	**
Stephanodiscus parvus Stoermer et Håkansson	1	1			*
Surirella brebissonii Krammer & Lange-Bertalot	3	3		+	*
Surirella brightwellii W.Smith	2	2			**
Surirella hoefleri Hustedt	6	3			*
Surirella ovalis Brébisson	2	2	+		*
Surirella peisonis Pantocsek	2	2		+	*
Surirella sp. 1	5	2			*
Tabularia fasciculata (Agardh) D.W. Williams et Round	3	2	+	+	*
Tryblionella apiculata W. Gregory	3	3			*
Tryblionella gracilis W. Smith	3	2			*
Tryblionella hungarica (Grunow) Frenguelli	2	2	+	+	*
Ulnaria acus (Kützing) Aboal	2	1			*
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère	2	3		+	*

***15. táblázat**: A DISP indexben szereplő kovaalgafajok indikátor (v) és érzékenységi értékei (s), valamint jelenlétük (+) Ziemann et al. (1999) illetve Ács (2007) tanulmányaiban. (Az ezekről a fajokról közzétett fotódokumentáció [FD] megtalálható Stenger-Kovács és Lengyel, 2015 [*], Lengyel, 2017 [**] és Stenger-Kovács et al., 2018 [M] tanulmányokban.*



***28. ábra**: **a)** A 338 szikes tavi bentikus kovaalga mintán alapuló NMDS eredményei (Bray-Curtis index, Stressz=0,11) a 15 guild és jelleg minőségi adatai alapján. **b)** Az NMDS által meghatározott hét ökológiaicsoport relatív gyakorisága és a vízkémiai paraméterek közötti, 187 minta alkalmazásával futatott RDA elemezés biplotja. **c)** A 187 minta második RDA analízisének biplotja, mely bemutatja a kapcsolatot a 7. csoportot alkotó jellegek relatív gyakorisága és a vízkémiai adatok között.*

Jellegalapú elemzések

A 15 különböző jellegen és guilden alapuló NMDS azt mutatta, hogy néhány guild és jelleg erősen kapcsolódott egymáshoz. Hét különböző ökológiai csoportot lehetett megkülönböztetni (**28. a ábra**). Az 1. csoport a planktonikus guildet, a 2. és 3. csoport az L/W arány két szélsőséges kategóriáját tartalmazta (LW1, LW6). A 4. csoport azokat a magas profilú guildbe tartozó kovaalgákat foglalta magába, amelyek LW5 hossz/szélesség arányú csoportba tartoztak. Az 5. csoport az S4 méret osztályba tartozó fajokat, míg a 6. csoport az alacsony profilú ökológiai guild képviselőit tartalmazta. A 7. csoportban a mozgó ökológiai guild mellett meglehetősen változatos jellegek jelentek meg, mint például: S1, S2, S3, S5, LW2, LW3 és az LW4 (**28. a ábra**).

A hét ökológiai csoport RDA-elemzésében (**28. b ábra**) a 7. csoport egyértelműen elkülönült. Az ebben a csoportban található jellegek kapcsolódtak a szikes tavak természetes állapotára jellemző magas vezetőképességhez, pH-hoz továbbá nagy HCO_3^- és tápanyag koncentrációhoz. A 7. csoportra lefuttatott további RDA elemzés (**28. c ábra**) azt mutatta, hogy a mozgó ökológiai guild és három morfológiai jelleg (S1, LW2, LW3), mint alcsoport (1. alcsoport) kifejezetten az érintetlen szikes tavak jellemzőihez kapcsolódnak (**28. c ábra**). A többi ökológiai csoport az RDA-triplot másik oldalán helyezkedett el, kevésbé sós állapotot jelezve (**28. b ábra**).

Az NMDS által meghatározott hét ökológiai csoportra, valamint az RDA-ban elkülönített 1. alcsoportra (**16. táblázat**) létrehozott GAM-ok azt mutatták, hogy a vezetőképességnek szignifikáns negatív hatása volt az 1., 4., 5. és 6. csoportra; azonban a megmagyarázott variancia magasabb volt (17,3%) és a p-érték pedig alacsonyabb ($p < 0{,}001$), amikor ezeket a csoportokat összevontuk (**16. táblázat**, **29. a ábra**). Nem volt szignifikáns összefüggés a 2., 3. csoport és a vezetőképesség között. A vezetőképességnek szignifikáns, pozitív hatása volt a 7. csoportra, azonban a megmagyarázott variancia (23,1%) nagyobb volt, ha csak az 1. alcsoportot vettük figyelembe (**16. táblázat**, **29. b ábra**).

A GAM-okban kapott összefüggések alapján a következő jellegalapú indexet kaptuk:

$$\mathrm{TBI} = \log_{10}\left[\frac{SG1 + 0.003}{G1 + G5 + G4 + G6 + 0.003}\right] + 4.5$$

Az ökológiaicsoportokat alkotó jellegek és guildek behelyettesítésével az egyenlet a következőképp alakult:

$$\mathrm{TBI} = \log_{10}\left[\frac{MS1 + MLW2 + MLW3 + 0.003}{P + S4 + H + L + 0.003}\right] + 4.5$$

ahol a számlálóban:

MS1: a mozgó, kis sejttérfogatú (<100 μm^3) kovaalga fajok relatív gyakorisága,

MLW2: az LW2 arányú (2 ≤ hossz/szélesség <4) mozgó kovaalga fajok relatív gyakorisága,

MLW3: az LW3 arányú (4 ≤ hossz/szélesség <6), mozgó kovaalga fajok relatív gyakorisága.

a nevezőben (a megadott sorrendet betartva!):

P: a planktonikus guildbe tartozó kovaalga fajok relatív gyakorisága.

S4: 600 μm^3 és 1500 μm^3 közötti sejt térfogattal rendelkező kovaalga fajok relatív gyakorisága, ökológiai guildtől függetlenül.

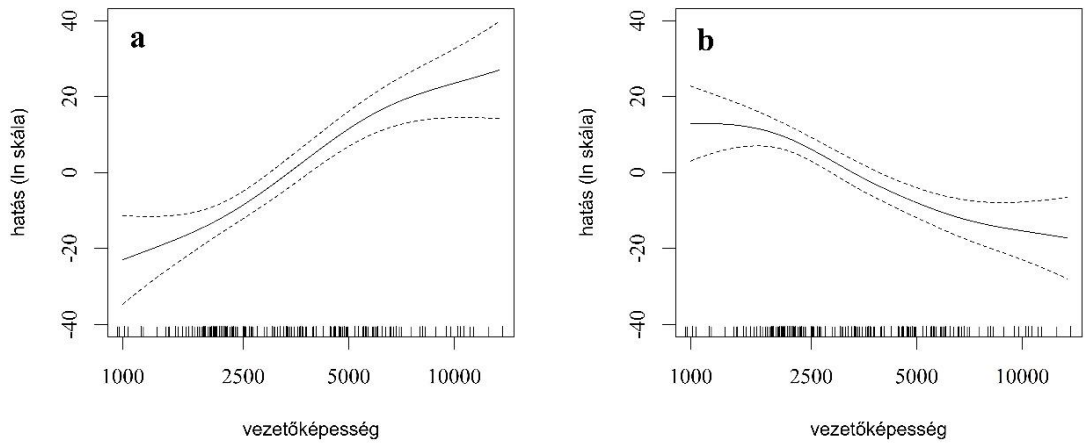
H: magas profilú ökológiai guildbe tartozó kovaalga fajok relatív gyakorisága.

L: az alacsony profilú ökológiai guildbe tartozó kovaalga fajok relatív gyakorisága.

A tesztadatsorban a TBI-index szignifikáns pozitív korrelációt mutatott a vezetőképességgel (Pearson-korreláció, $r_{\text{TBI-vezetőképesség}}$ = 0,64, p <0,001) (**27. c ábra**). A korreláció csaknem hasonló volt a DISP-index és a vezetőképesség közötti korrelációhoz ($r_{\text{DISP-vezetőképesség}}$ = 0,69, p <0,001) (**27. b ábra**). A fajalapú [DISP] és jellegalapú [TBI] index pozitívan és szignifikánsan korreláltak egymással ($r_{\text{DISP-TBI}}$ = 0,75, p <0,001) (**27. d ábra**).

GAM modellek	F-érték	p-érték	magyarázott variancia (%)
GAM (G1) = 2.68 + f (ln vezetőképesség)	4	<0,001	6,8
GAM (G4) = 8.27 + f (ln vezetőképesség)	3,38	= 0,01	8,1
GAM (G5) = 4.59 + f (ln vezetőképesség)	4,42	<0,05	2,3
GAM (G6) = 8.74 + f (ln vezetőképesség)	4,813	<0,05	2,5
GAM (G1+G4+G5+G6) = 24.29 + f (ln vezetőképesség)	**8,81**	**<0,001**	**17,3**
GAM (G7) = 69.97 + f (ln vezetőképesség)	10,55	<0,001	19,1
GAM (SG1) = 50.731 +f (ln vezetőképesség)	**13,98**	**<0,001**	**23,1**

***16. táblázat**: A GAM modellek eredményei. A modellek a meghatározott hét csoportra és az egy alcsoportra vonatkoznak, ahol a guildek és a morfológiai jellegek a függőváltozók, a vezetőképesség pedig a magyarázóváltozó.*



***29. ábra: a)** Az 1., 4., 5. és 6. csoportra, valamint **b)** az 1. alcsoportra alkalmazott additív hatás görbéje az ln vezetőképességre (µS cm-1).*
(A szaggatott vonalak a 95%-os konfidenciaintervallumot jelölik. A vízszintes tengely mentén lévő jelek az egyes megfigyeléseket (a minták számát) jelölik.)

ÉRTÉKELÉS

Hagyományos, fajalapú módszer (DISP index)

A kontinentális sós tavak nemzetközi szinten is kihívást jelentenek a tudományos kutatásban, a természetvédelemben és a vízgazdálkodásban (Timms, 2005). A Kárpát-medencében ezek az egyedülálló tavak (Padisák et al., 2006) a jogszabályok értelmében szigorúan védettek. Legtöbbjük része a Víz Keretirányelv biológiai minőségi elemek (BQE) szerinti monitorozásnak és ökológiai állapotbecslésnek. Megőrzésük és a Víz Keretirányelvben foglaltak harmonizációja szükségessé tette a szikes tavakra jellemző kovaalgák specifikus

indikátor és érzékenységi értékeinek meghatározását. A vezetőképességi modellben, ezekre a különleges, alacsony diverzitású ökoszisztémákra (Stenger-Kovács et al., 2016) jellemző 143 faj optimumát és a toleranciáját határoztuk meg, melyeket a fajalapú indexben (DISP) használtunk fel. A DISP index előnye, hogy típusspecifikus (síkvidéki, magas sótartalmú, <10 km^2 területű, sekély [<3 m], asztatikus tavakra alkalmazható) és képes a természetesen magas vezetőképességet pozitív értékként kezelni. A DISP fajkészlete lényegesen nagyobb, mint a potenciálisan rendelkezésre álló korábbi indexeké (Ziemann et al., 1999; Ács, 2007). Az inverz skálázású Ziemann rendszer (Ács et al., 2015), valamint a SCIL-index (Ács, 2007) használata erősen korlátozott, ugyanis ezeknek az indexeknek a fajkészlete csak kis mértékben fed át a kis szikes tavak tényleges faj készletével (24 faj található meg a Ziemann-rendszerben, 63 faj a SCIL-indexben). Ez világosan rávilágít arra, hogy ezek alapján az indexek alapján számított ökológiai állapot eredménye nem megbízható. Ráadásul a DISP index és a vezetőképesség (mint a szikes tavak ökológiai állapotának fő jellemzője) közötti kapcsolat is sokkal erősebb. Nem elhanyagolható az sem, hogy a DISP indexben szereplő valamennyi fajról teljes fotódokumentáció áll rendelkezésre (Stenger-Kovács és Lengyel, 2015; Lengyel, 2017; Stenger-Kovács et al., 2018) a monitorozásban dolgozó biológusok és asszisztensek számára.

A hagyományos, finom taxonómiai felbontáson alapuló indexek alaposság és hasznossága nem kérdőjelezhető meg (Rimet és Bouchez, 2012a). Ezek azonban sok időt és jelentős szakértelmet igényelnek, amelynek nyilvánvaló korlátai, hátrányai és bizonytalanságai vannak. Ezek közé tartoznak a félrehatározások, a folyamatosan változó és kimerítő taxonómiai szakirodalom követése, a ritka fajok kizárása a statisztikai elemzésekből, a laboratóriumok eltérő szakértelme, valamint az ökorégiók különböző fajkészlete (Kahlert et al., 2012; Tapolczai et al., 2016, 2017). Hatalmas erőfeszítés ellenére is, ezek a problémák jelentősen befolyásolhatják az ökológiai állapotértékelést (Kelly, 2013). Habár az egyre precízebb DNS-alapú fajösszetétel meghatározások gyorsan fejlődnek (Zimmermann et al., 2015; Leese et al., 2016), ezek ökológiai oldala még mindig feltárásra vár. Ennek megfelelően, a jellegalapú megközelítések "hidat" jelenthetnek és potenciális megoldást nyújthatnak az ilyen nehézségekre.

Funkcionális megközelítés alkalmazása (TBI-index) és a jellegek ökológiai jelentése

A jellegalapú megközelítések alkalmazása az ökológiai állapotbecslésben potenciálisan előnyös lehet, mivel ezek az ökoszisztémák biológiai elemeinek funkcionális tulajdonságaihoz közvetlenül kapcsolódnak (Larras et al., 2017). Kezdetben a jellegalapú megközelítéseket a hagyományos vizsgálatok kiegészítésére javasolták (Bayona et al., 2014; Algarte et al., 2017; Trábert et al., 2017), mivel a fajok jellegeinek meghatározása viszonylag gyorsan és egyszerűen kivitelezhető (Algarte et al., 2017). Ezek a megközelítések segíthetik a környezet által meghatározott közösségi összetétel előrejelzését (McGill et al., 2006; Abonyi et al., 2018a) is.

A jellegalapú megközelítések kidolgozása és használata az édesvizekben (pl. Schwaderer et al., 2011), a tengeri (pl. Edwards et al., 2013) és szárazföldi (pl. Díaz et al., 2013) ökoszisztémákban az ökológia legújabb trendjei közé tartozik. E megközelítést alkalmazó kutatások száma a bentikus algaközösségek esetében is gyorsan növekszik (pl. Gottschalk és Kahlert, 2012; Rimet et al., 2016; Riato et al., 2017; Zorzal-Almeida et al., 2017). Az első multimetrikus, jellegalapú bentikus diatóma indexeket az Egyesült Államokban fejlesztették ki (Potapova és Carlisle, 2011). Ennek a megközelítésnek az alkalmazásával a fajalapú vizsgálatok bizonytalanságai szinte teljes mértékben elkerülhetők (Tapolczai et al., 2017) és a mikroszkópos analízist végző személyek taxonómiai szakértelmének különbségei vagy a személyükben bekövetkező változás sem jár jelentős következményekkel az ökológiai állapotértékelésben (Hajnal és Padisák, 2008; Salmaso et al., 2015). Egyes hasznosnak tűnő jellegek, mint amilyenek a morfológiai jellemzők, viszonylag könnyen mérhetők (B-Béres et al., 2017) és a jellegalapú ökológiai csoportosítások tovább egyszerűsíthetik a közösségek összetételének hátterében álló mechanizmusok megértését (Salmaso et al., 2015).

A jellegalapú elemzések ideális esetben több tulajdonságot tartalmaznak (nem csak pl. növekedési formákat), ezért például a kis számú ökológiai guild alkalmazása (Passy, 2007a) nem biztos, hogy elég érzékeny eszköz ahhoz, hogy velük a környezet minden fontos változását nyomon lehessen követni (B-Béres et al., 2014). A fitoplankton kutatásban többféle morfológiai, fiziológiai és viselkedési jelleget is kulcsfontosságú tényezőként azonosítottak, amelyek meghatározzák a fajok sikerét a közösségben (Litchman et al., 2007). A bentikus algák kutatásában az első hasonló megközelítés az ökomorfológiai funkcionális csoportok alkalmazása volt (a kovaalga ökológiai guildek és sejtméretek kombinációja; B-Béres et al., 2016). Ezek a kombinált funkcionális csoportok több esetben is szoros kapcsolatot mutattak a környezeti változókkal (B-Béres et al., 2016; Tapolczai et al., 2017; Wang et al., 2018). Az egyik gyenge pontja ezeknek a tanulmányoknak, hogy az adatsorok csak néhány mintavételi

helyre (B-Béres et al., 2016) vagy kevés számú taxonra korlátozódtak (B-Béres et al., 2016; Lange et al., 2016). A jellegalapú kovaalga index fejlesztésekor ezeket a korlátokat sikerült átlépni. Továbbá a többféle jellegen ("multi-trait") alapuló megközelítést használtuk (guildek, morfológiai jellegek és ezek kombinációi), szemben a korábbi tanulmányokkal, melyek csak a sejtméret és guildek kombinációit alkalmazták (B-Béres et al., 2016; Tapolczai et al., 2016).

A jellegek ideális esetben specifikus környezeti tényezőket jeleznek (Petchey és Gaston, 2006), ezért azonosítottunk azokat a jellegeket, amelyek a szikesekre jellemző fő környezeti tényezőkre együttesen reagálnak. A vezetőképesség az egyik fő környezeti változó, amely a szikes tavak általános ökológiai állapotát tükrözi (Stenger-Kovács et al., 2014b). A magas vezetőképességet, így az "érintetlen" ökológiai állapotot jelző ökológiai csoportot azok a mozgó kovaalga fajok alkották, melyek kis sejtmérettel (MS1) és kevésbé gömbölyded, inkább hosszúkás alakkal rendelkeznek (MLW2, MLW3). A *Nitzschia austriaca, Nizschia aurariae, Craticula elkab, Halamphora dominici* néhány példa az MS1 képviselőire. Az MLW2 fajok közé tartozik például az *Anomoeoneis sphaerophora, Craticula ambigua* és a *Staurophora wislouchii*. Ezzel szemben a *Halamphora kevei, Nitzschia salinarum* és a *Navicula wiesneri* domináltak az MLW3-ban. Ezek a példák jól mutatják, hogy adott jelleget magába foglaló csoportban filogenetikailag közeli és távoli fajok is megtalálhatók (Tapolczai et al., 2016). Ennek megfelelően a jelleghez társított funkció független lehet a kovaalga faj taxonómiai pozíciójától.

Globális szinten a mozgó ökológiai guild a legfajgazdagabb csoport. Fajgazdagsága erős pozitív kapcsolatot mutathat a tápanyagok (Soininen et al., 2016) és a szerves anyagok koncentrációjával, valamint a zavarossággal (Tapolczai et al., 2017). Az ebbe a guildbe tartozó fajok sikeresek a fajok közötti versengésben azokban a forrásokban gazdag élőhelyeken (Van der Grinten et al., 2004; Lange et al., 2011), ahol a tápanyagok elérhetősége stabil (Soininen, 2007) és ahol a szezonalitás nem kifejezett (Trábert et al., 2017). A mozgásra való képesség, fontos funkciót képvisel a finom üledékkel rendelkező élőhelyeken, így mozgó guild a folyóvizek iszaposodásának és a körülöttük lévő tájhasználatnak jó indikátora (Stevenson et al., 2010; Smucker és Vis, 2010). A stabil hidrodinamikával jellemezhető tavakra is jellemzőek (Algarte et al., 2017), az intenzív gazdálkodást folytató farmok környezetében a vízkivétellel párhuzamosan a mozgó guildbe tartozó fajok gyakorisága növekszik (Lange et al., 2011). Éppen ezért, a magas sótartalom mellett a szikes tavak további jellegzetes tulajdonságai, mint a magas tápanyagtartalom, a zavarosság, a csökkenő vízszint vagy az átmeneti kiszáradási fázisok tovább segítik ezeknek a jellegzetes funkcionális tulajdonsággal rendelkező kovaalgáknak a dominanciáját. Annak ellenére, hogy egyetlen jelleg is mutathat erős

kapcsolatot a sótartalommal és a vezetőképességgel (Kókai et al., 2015), eredményünk azt mutatja, hogy a jellegek (morfológiai tulajdonságok) és guildek erősen összefüggenek a vezetőképességgel, annak változásaira érzékenyen reagálnak, mely alátámasztja a több jelleget (multi-trait) magában foglaló funkcionális megközelítés létjogosultságát a kovaalga kutatásban.

A kérdés azonban továbbra is fennáll, hogy mit jelentenek a mozgó kovaalga fajok jellegzetes morfológiai tulajdonságai? Az algák sejttérfogata széles skálán mozoghat (Tapolczai et al., 2017). A sejtméret az egyik legkönnyebben mérhető jellemzője a kovaalga fajoknak, amelynek több lehetséges funkciója, ökológiai jelentése is lehet (Tapolczai et al., 2016). A sejtméret meghatározza a kovaalga fajok elterjedését (Heino és Soininen, 2006; Passy, 2008), mivel a kisméretű fajok sokkal könnyebben terjednek (Passy, 2012). A nagyméretű fajok azonban érzékenyebbek a fizikai bolygatásra, szemben a kisméretű, nagyobb rugalmassággal rendelkező fajokkal (Passy, 2007b). A kovaalgák valószínűleg a méretüktől függően, eltérően reagálhatnak a környezeti tényezők változásaira is. A sótartalom jelentős hatással van a sejtek méretére és felületére (Snoeijs et al., 2002; Neustupa et al., 2013). A nagy vezetőképességű szikes tavak jelentős ozmotikus stresszt jelentenek az algasejtekre, ezért a kis méret egyfajta fiziológiai alkalmazkodás lehet ehhez a környezethez, mint, ahogy a kovaalgák felszínének és a szilícium vázon lévő pórusméret változtatása is (Leterme et al., 2010). A sejtméretnek, mint morfológiai jellegnek a funkciója azonban a szikes tavak más jellemzőivel is összefüggésbe hozható. Megfelelő fényviszonyok mellett a nagyméretű fajok versenyelőnyben lehetnek (Lange et al., 2011), míg pl. az erdei, árnyékolt patakokban a kisméretű fajok dominálhatnak, egyszerűbb közösségi struktúrával (Cibils-Martina et al., 2017), amit a szikes tavakban is megfigyeltünk. A mozgó, kis sejtméretű fajok (S1) továbbá könnyen elrejtőzhetek a szervetlen iszapszemcsék között a tavak kiszáradó fázisában, amit üledékes, kiszáradó patakokban is megfigyeltek (Lange et al., 2016).

Eddig hosszúkás, kis L/W arányú taxonokról csak nagy sodrású, szennyezett élőhelyekről számoltak be (Tapolczai et al., 2017). A szikes tavakban az MLW2, MLW3 jellegek jól jelezték a magas vezetőképességet. Egy ilyen jellegekkel rendelkező *Nitzschia* faj fotoszintetikus aktivitását vizsgáló tanulmány alátámasztja ezt a megfigyelést, hiszen a faj kiemelkedően magas vezetőképességi optimummal rendelkezik (8599 µS cm^{-1}; Lengyel et al, 2015). Ez a kevésbé gömbölyded, inkább hosszúkás forma – hasonlóan a kis sejtmérethez – megkönnyítheti az iszapszemcsék közötti elrejtőzést vagy az üledékrészecskék közötti mozgást is. Egy másik lehetséges funkció, amely e jelleg mögött áll az, hogy zavaros, fénylimitált élőhelyeken ezek a hosszúkás sejtek antennaként/fénycsapdaként szolgálhatnak.

Vizsgálatunk azt is kimutatta, hogy az S4 méret, mint egyedi morfológiai tulajdonság feltételezhetően a tavak rosszabb ökológiai állapotát jelzi, mivel ez jelleg a vezetőképesség alacsony tartományban (édesvízi környezet) hozzákapcsolódott a guildekhez. Az LS4 és HS4 csoportokban lévő kovaalgák gyakorisága növekedett a vezetőképesség csökkenésével. Az is megfigyelhető volt, hogy az LS4 és az MS4 taxonok mennyisége magasabb pH értékeknél nagyobb (B-Béres et al., 2016, 2017). Ezek alapján úgy tűnik, hogy az S4 méret önálló ökológiai jelentéssel bír, függetlenül attól, hogy melyik ökológiai guildbe tartozik. Az S4 méretű kovaalga fajok tehát az alacsony vezetőképességű és magas pH-értékű vizeket kedvelik, így a szikesekben romló ökológiai állapotot jelezhetnek.

A mozgó ökológiai guild néhány sajátos morfológiai jelleggel a kiváló vagy jó ökológiai állapotot reprezentálták a szikes tavakban. Ugyanakkor a többi ökológiai guild (planktonikus életforma, magas és alacsony profilú ökológiai guildek), hasonlóan az S4 mérethez az alacsonyabb vezetőképességet jelezték. Trábert et al. (2017) tanulmányából már ismert, hogy folyóvízi rendszerekben a magas profilú és a mozgó guildben lévő kovaalga taxonok relatív gyakorisága negatívan korrelál egymással. A magas profilú guildbe tartozó kovaalgák abundanciája viszont nem függ közvetlenül a tápanyag szinttől, sokkal inkább olyan élőhelyi jellemzőktől (Soininen et al., 2016), mint például a magas fényintenzitás (Trábert et al., 2017). Az alacsony profilú kovaalga taxonok dominanciája azokban a vízfolyásokban jellemző, melyek gyakori bolygatással és alacsony tápanyagtartalommal jellemezhetők (Novais et al., 2014). Elemzéseink azt is kimutatták, hogy a planktonikus taxonok önálló ökológiai guildbe sorolása (Rimet és Bouchez, 2012b; B-Béres et al., 2017) valóban szükséges, hiszen a guild fontos, önálló ökológiai jelentéssel bír.

KÖVETKEZTETÉSEK

A kis szikes tavak nemcsak a Kárpát-medencében, de más régiókban is különleges élőhelyeknek számítanak. Ökológiai alapú kezelésükhöz szükség van könnyen használható, de megbízható index kifejlesztésére a helyi szakemberek, az érdekelt felek és a politikai döntéshozók számára. A szikes tavak kovaalga közösségének részletes ismerete lehetővé tette mind a taxonómiai mind pedig a funkcionális megközelítésen alapuló indexek kifejlesztését. Az ökológiai funkciók megbízható azonosítása a jellegalapú megközelítések kulcsfontosságú része, amelyek jól alkalmazhatók a gyakorlatban is, az ökológiai állapotbecslés során. Tanulmányunkban alkalmaztuk és továbbfejlesztettük a széles körben használt kovaalga ökológiai guild koncepciót a természetes, sekély, sós vízi ökoszisztémákra. A finomított guild- és jellegalapú osztályozás lehetővé tette a funkcióval rendelkező jellegek azonosítását, melyek

jól jelzik a szikes tavak természetes (magas vezetőképességű) és degradált (alacsony vezetőképességű) ökológiai állapotát.

Habár mind a taxonómiai-, mind a jellegalapú megközelítés kiválóan alkalmazható a bentikus kovaalgákon alapuló ökológiai állapot becslésben, az egyszerű morfológiai tulajdonságokon alapuló jellegalapú megközelítés egyszerűbb, költség- és időhatékony, ami a biomonitorozásban fontos szempont lehet. A jellegalapú bentikus kovaalga indexünk alkalmazása nem korlátozódik a Kárpát-medencére, a szikes tavak földrajzi elhelyezkedésétől függetlenül alkalmazható a biomonitorozásban és a természetvédelemben.

II.4 FUNKCIONÁLIS DIVERZITÁS INDEXEK ALKALMAZÁSA A KÖRNYEZETI VÁLTOZÁSOK HATÁSÁNAK MEGÉRTÉSÉHEZ SZIKES TAVAKBAN

BEVEZETÉS

Az utóbbi évtizedekben a biodiverzitáskutatás főként a fajgazdagságra és a taxonómiai egységeken alapuló diverzitás mérésére összpontosított (pl. Robinson et al., 1994; Tews et al., 2004). Ezen diverzitás-mérőszámokat a környezeti hatások általános mutatóiként alkalmazták (He et al., 2015), s alapjukat a mikroszkóp alatt helyesen azonosított fajok adták (Korponai et al., 2019). Napjainkban egy új generációs módszer, a DNS metabarkódolás sok száz mintában egyidejűleg teszi lehetővé az operatív taxonómiai egységek (OTU) azonosítását (Taberlet et al., 2018). Ez a módszer jelentősen fogja bővíteni az ismereteinket a biológiai sokféleségről és az OTU-k ökológiai profiljának meghatározásával közelebb kerülünk majd a funkcionális alapokon nyugvó biomonitorozáshoz (Keck et al., 2018).

Napjainkban a jellegalapú megközelítések a fajok ökológiai és biológiai fontosságára hívják fel a figyelmet (Schneider et al., 2017). Ezzel a megközelítéssel egyes szerzők szerint (Thompson et al., 2015) az ökoszisztéma funkciók jobb vagy pontosabb megértése válik lehetővé, mint ami a taxonómiai megközelítéssel elérhető. Ezt az ökológusok gyorsan felismerték és intenzív kutatásokat indítottak el annak érdekében, hogy feltárják a diverzitásmintázatok mozgatórugóinak azonosításán keresztül a jellegek és az élőhelyi jellemzők közötti összefüggéseket (Schneider et al., 2017). A funkcionális diverzitási indexek használata azonban még mindig ritka (He et al., 2015) annak ellenére, hogy ezek az indexek jelentősen bővíthetik ismereteinket a közösségek és az ökoszisztémák különböző léptékű környezeti változásokra adott válaszairól (Péru és Dolédec, 2010). Nem beszélve arról, hogy a funkcionális diverzitás az ökoszisztéma stabilitásának jó mutatója lehet (Schneider et al., 2017) és az ökológiai jellemzőkön keresztül (Keck et al, 2016, 2018; Li et al., 2019; Winter et al., 2013) erősen korrelálhat a DNS-alapú filogenetikai diverzitással (Li et al., 2019). Így a funkcionális diverzitás, mint filogenetikai eszköz jelentős szerepet játszhat a természetvédelemi kezelésekben is (Webb et al., 2002).

A funkcionális megközelítésekben egyszerűbb adatokat használunk, mint a hagyományos taxonómiai alapú módszerek esetén. Ez első pillantásra úgy tűnhet, hogy az elemzésekből kinyerhető ökológiai információ csökkenni fog. Ezzel szemben ez a megközelítés képes növelni a környezeti változókkal magyarázható közösségi varianciát (Abonyi et al., 2018b), mivel a környezeti tényezőkre érzékenyen reagálnak és következetes választ adnak (Tolonen et al, 2017). Ráadásul egymást kiegészítő funkcionális diverzitási mutatók állnak

rendelkezésre, melyek alkalmasak az ökoszisztéma működésének különböző aspektusait és a környezeti változásokat jelezni (pl. Schmera et al., 2009; Mouchet et al., 2010).

A jellegalapú módszerek vízi ökoszisztémákban való alkalmazása is jelentős figyelmet kapott az elmúlt években (Wu et al., 2017; Endrédi et al., 2018), mivel ökorégióktól függetlenül használhatók (Dolédec és Statzner, 2008) és a környezeti szűrők funkcionális és strukturális közösség-jellemzőkre gyakorolt hatásának mélyebb, általánosabb megértését teszik lehetővé (Flynn et al., 2011; Verberk et al., 2013). A funkcionális jellegeket és a funkcionális diverzitás indexeket a vízi környezetben bekövetkező változások indikátoraként azonban ritkán alkalmazzák (Ding et al., 2017). Csak néhány tanulmány vizsgálja az elsődleges termeléshez kapcsolható szerkezeti mintázatok változását (Niyogi et al., 2002; Rowe et al., 2007), melyek elsősorban a fitoplanktonra (Török et al., 2016; Abonyi et al., 2018b;) és a bentikus alga közösségekre vonatkoznak (Cibils et al., 2015; B-Béres et al., 2019). A kovaalgák azonban ebből a szempontból az egyik legkevésbé tanulmányozott élőlénycsoport (Alahuta et al., 2019) annak ellenére, hogy a morfológiai változatosságuk (pl. a valvák vastagsága, mérete, alakja és sejtek összekapcsolódása) fontos szerepet játszhat az olyan jelentős környezeti folyamatokban is, mint például az óceáni szénforgalom (Tréguer et al., 2018).

A sós tavak a legveszélyeztetettebb vízi ökoszisztémák közé tartoznak (Williams, 2002). Az endoreikus sekély tavak természetes hidrológiai ciklusának és természetes limnológiai sajátságainak fenntartása kulcsfontosságú ökológiai és természetvédelmi feladat (Stenger-Kovács et al., 2014b). A tipikus sós vizekkel ellentétben – melyekre az állandó vízborítottság és kloridion dominancia jellemző – a minden kontinensen megtalálható asztatikus szikes tavakban többnyire a bikarbonátion jellemző (Boros és Kolpakova, 2018). A különböző vízi szervezetek (például bentikus- és planktonikus algák, zooplankton és makrogerinctelenek) ezekben az ökoszisztémákban extrém fizikai és kémiai stressznek (erősen lúgos közeg, magas vezetőképesség, nagy tápanyagtartalom, zavarosság és nagy napi hőingadozás) vannak kitéve (Boros et al., 2013; Stenger-Kovács et al., 2014b). Ezeknek a fizikai és kémiai környezeti tényezőknek mindegyike meghatározó szerepet játszik azon fajok szelekciójában (Horváth et al., 2014), amely képesek túlélni ilyen környezetben (Pálffy et al., 2014). Az alkalikus tavakban ez az erős környezeti szűrő alacsony α-diverzitáshoz vezet, de nemcsak a bentikus (Stenger-Kovács et al., 2016), hanem a planktonikus közösségekben is (Vignatti et al., 2012; Nkambo et al., 2015; Vidaković et al., 2019). A környezeti változók által meghatározott β-diverzitás azonban nagy, köszönhetően a fajok kicserélődésének (Szabó et al., 2018), amely a szikes, antropogén eredetű, bombakráter tavakra is igaz (Vad et al., 2017). A

biológiai sokféleség csökkenésének és ezeknek az egyedülálló élőhelyeknek a megőrzése elengedhetetlen.

A tanulmányunk fő célja az volt, hogy a szikes tavakban felmérjük a környezeti változók (vezetőképesség, pH, oldott oxigén, hőmérséklet, tápanyagok [P és N formák], HCO^{3-}, CO_3^{2-}, SO_4^{2-}, Cl^-) hatását a bentikus kovaalgák diverzitásának mintázatára és összehasonlítsuk ezeket a földrajzi elhelyezkedés (régiók) és limnoökológiai tényezők (víz színe, szubsztrátum, állapot, hidrológiai fázis és az évszak) egyedi hatásával. Ennek érdekében funkcionális és jellegalapú módszereket használtunk. A funkcionális diverzitásnak az ökológiai állapot értékelésben és a természetvédelmi tervezésben való alkalmazhatóságát is tanulmányoztuk, és azt is elemeztük, hogy a mintavételi idő és az aljzat kiválasztása milyen mértékben módosítják az állapotbecslés eredményét.

Két hipotézist állítottunk fel: i) funkcionális diverzitás jó indikátora lesz a szikes tavak legjellemzőbb környezeti változóinak, így az ökológiai/természetvédelmi állapotának is, és ii) a térbeli és a limnoökológiai tényezők kevésbé fognak hatni a kovaalga funkcionális diverzitásra, mint az extrém környezeti tényezők.

Anyag és módszer

A Kárpát-medencében, 32 szikes tóból, összesen 257 kovaalga és vízmintát gyűjtöttünk (**17. táblázat**) tíz éves periódusban (2006-2015). A szikes tavakat régió, állapot és Pt szín, a mintákat pedig hidrológiai fázis, szubsztrát típus és évszakok szerint csoportosítottuk. A minták gyűjtése a Kárpát-medence (Közép-Európa) két fő régiójából: Fertő-Hanság területéről és a Duna-Tisza közéből történt. A Duna-Tisza közén a tavak természetes (**30. ábra**) vagy leromlott állapotúak (**17. táblázat**), a Fertő-Hanság régió tavai természetes és rekonstruált, aktív természetvédelem alatt álló tavakból állnak (**17. táblázat**; Stenger-Kovács et al., 2016).

***30. ábra**: A Bába-szék (természetes állapotú szikes tó a Duna-Tisza közén).*

A leromlott állapotú tavakat (n = 6) alulreprezentáltságuk miatt kizártuk az elemzésekből. A tavakat egyik legjellegzetesebb tulajdonságuk, a színük alapján három csoportba soroltuk: a) színes, b) zavaros és c) átmeneti típusok (Boros et al., 2013) (**18. táblázat**). A tavakat a huminanyagok vagy a szuszpendált részecskék fénykioltáshoz történő, 55%-nál magasabb részesedése alapján tekintjük színesnek vagy zavarosnak. A tó átmeneti típusú, ha az oldott huminanyagok és a szuszpendált részecskék nagyjából egyenlő mértékben járulnak hozzá a fénykioltáshoz (Boros et al., 2013). A különböző színű szikes tavak különböző hidrológiai ciklussal rendelkeznek. A töltődő és betöményült fázisok jellemzőek a színes tavakra, töltődő, híg, kiszáradó és betöményült fázisok a zavaros típusú tavakra (Lengyel et al., 2019). (Részletes térképek és információk Stenger-Kovács et al. [2014b, 2016, 2018] és Lengyel et al. [2016] tanulmányaiban találhatók.)

Régió	Állapot	Szín	Fázis	Mintaszám	A tó neve	Összes mintaszám
Duna-Tisza	D	na	na	1	Hattyús-szék	112
	D	na	na	1	Kisréti-tó	
	D	na	na	1	Kondor-tó	
	D	na	na	1	pirtói Nagy-tó	
	D	na	na	1	Szarvas-tó	
	D	zavaros	4	1	Szappan-szék	
	D	zavaros	4	1	Szívós-szék	
	T	színes	2	13	Bába-szék	
	T	színes	2	21	Sósér	
	T	na	na	1	Ősze-szék	
	T	zavaros	4	12	Böddi-szék	
	T	zavaros	4	13	Bogárzó	
	T	zavaros	4	1	Büdös-szék	
	T	zavaros	4	1	pusztaszeri Büdös-szék	
	T	zavaros	4	1	Csárda-szék	
	T	zavaros	4	1	Fehér-szék	
	T	zavaros	4	1	Fülöp-szék	
	T	zavaros	4	1	kardoskúti Fehértó	
	T	zavaros	4	21	Kelemen-szék	
	T	zavaros	4	18	Zab-szék	
Fertő-Hanság	T	zavaros	na	3	Herrnsee	145
	T	zavaros	na	3	Kirchsee	
	T	zavaros	na	3	Neubruch	
	T	zavaros	na	3	Untersee	
	T	zavaros	na	3	Zicklacke	
	T	zavaros	na	2	Albersee	
	R	színes	na	3	Cikes	
	R	átmeneti	na	34	Borsodi-dülő	
	R	átmeneti	na	5	Pap-rét	
	R	zavaros	na	54	Legény-tó	
	R	zavaros	na	32	Nyéki-szállás	

***17. táblázat**: A vizsgált két régió szikes tavainak állapota, színe, hidrológiai fázisainak száma és a mintaszámok. (T: természetes; R: rekonstruált tavak, D: degradált; na: nincs adat).*

RDA-elemzésben kiléptetős szelekciós módszer alkalmazásával azonosítottuk azokat a földrajzi és limnoökológiai tényezőket (**III. b melléklet**), amelyek jelentős hatással vannak a funkcionális diverzitásra. A jellegalapú megközelítés magyarázó erejének bemutatására elvégeztük a funkcionális diverzitás indexek környezeti változók által magyarázott varianciájának vizsgálatát. Ehhez az RDA-ban variancia mátrixot használtunk és ANOVA-val teszteltük 999 permutáció futtatásával. Variancia particionálással vizsgáltuk a különböző tényezők (a régió, mint földrajzi tényező, valamint a szín, az aljzat, az állapot, a hidrológiai fázis és az évszak, mint limnoökológiai tényezők) egyedi hatását a teljes funkcionális diverzitásra.

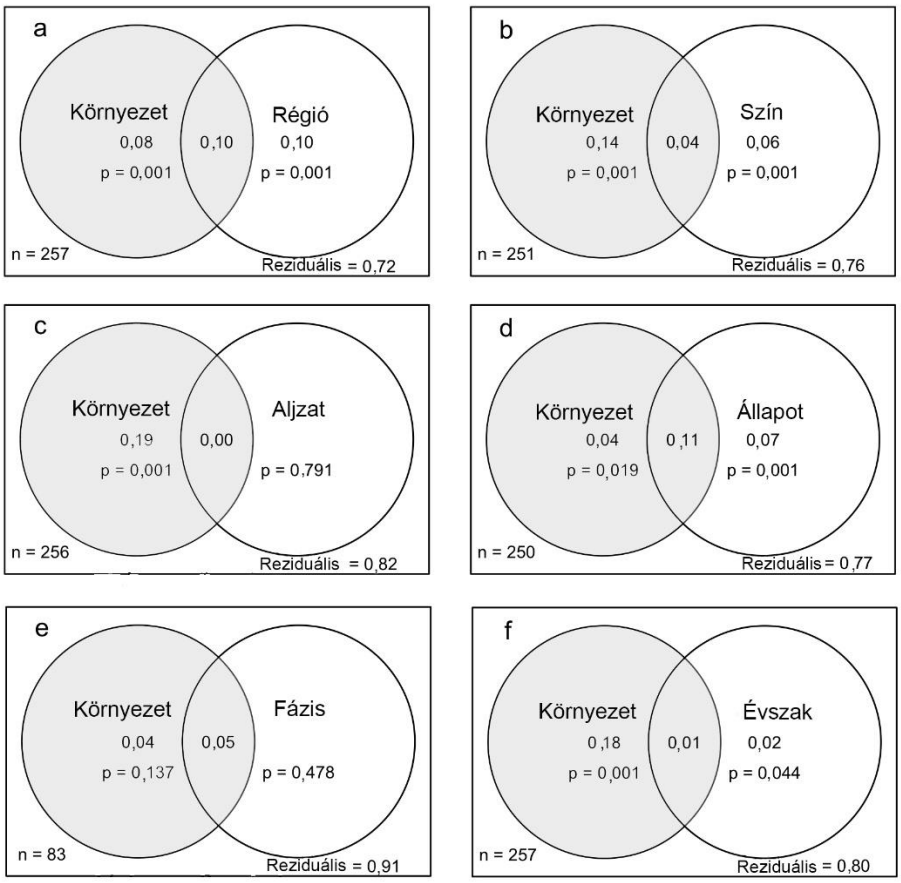
A funkcionális diverzitás számolásához alkalmazott jellegeket korábban már vizsgáltuk a szikes tavakban és az ökoszisztéma funkció jól alkalmazható indikátorának bizonyultak

(Stenger-Kovács et al., 2018; **III. c melléklet**). A funkcionális diverzitás különböző összetevőit (FRic - funkcionális gazdagság; FDiv - funkcionális divergencia; FDis - funkcionális szóródás; RaoQ- Rao kvadratikus entrópia; FGR- a posteriori funkcionális csoport gazdagság; és FEve - funkcionális egyenletesség) Kruskal-Wallis teszt segítségével, Holm-korrekció alkalmazásával hasonlítottuk össze a variancia particionálás során kiválasztott fő hatótényezők szerint. Minden tényező esetén külön Kruskal-Wallis tesztet végeztünk, mivel a rendelkezésre álló adatok száma az egyes környezeti tényezők esetén eltérő volt. A statisztikai elemzések során a kovaalgák relatív abundanciája esetében Hellinger transzformációt alkalmaztunk, míg a funkcionális diverzitási indexeket és a vízkémiai változókat standardizáltuk.

Többváltozós lineáris modelleket (Fox és Weisberg, 2018) fejlesztettünk és a szignifikancia szintjeiket teszteltük annak érdekében, hogy meghatározzuk a funkcionális diverzitás indexek érzékenységét és az indexek alkalmazhatóságát. A kiindulási, teljes modelleket az AIC (Akaike információs kritérium) értékek alapján szűkítettük, hogy kiválasszuk a fő változókat, amelyek leginkább hatással vannak az egyes funkcionális diverzitás indexekre. A redukált és a teljes modellek erősségeit F-teszt segítségével hasonlítottuk össze. A funkcionális diverzitás mérőszámait az "FD" R csomagban számoltuk ki (Laliberté és Legendre, 2010) a "dbFD" függvény segítségével. A variancia particionálást a "vegan" csomag (Oksanen et al., 2018) "varpart" függvényével végeztük.

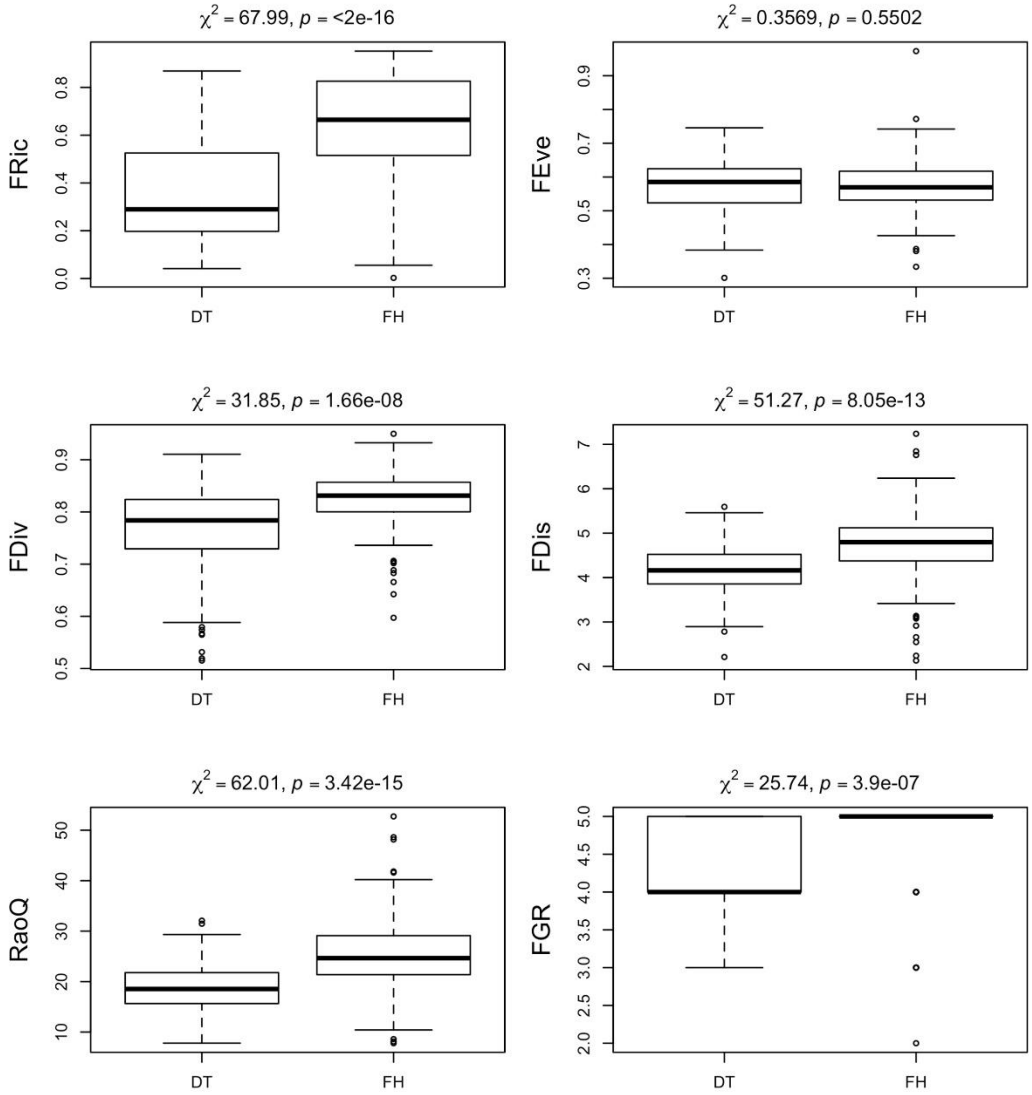
EREDMÉNYEK

A variancia particionálás azt mutatta, hogy a változók közül a régió, a víz színe és az ökológiai állapot szignifikánsan magyarázzák a funkcionális diverzitási mintázatokat (**31. a, b** és **d ábra**). A régió és a státusz hatása nagyobb volt a környezeti változókéinál **(31. a ábra**; 0,10; **31. d ábra**; 0,07). Az évszak hatása önmagában kevésbé volt kifejezett és nagyon közel volt a szignifikanciaszint határához (**31. f ábra**; 0,02, p = 0,044). Az aljzatnak és a hidrológiai fázisoknak nem volt hatása a funkcionális sokféleségre (**31. c** és **e ábra**).



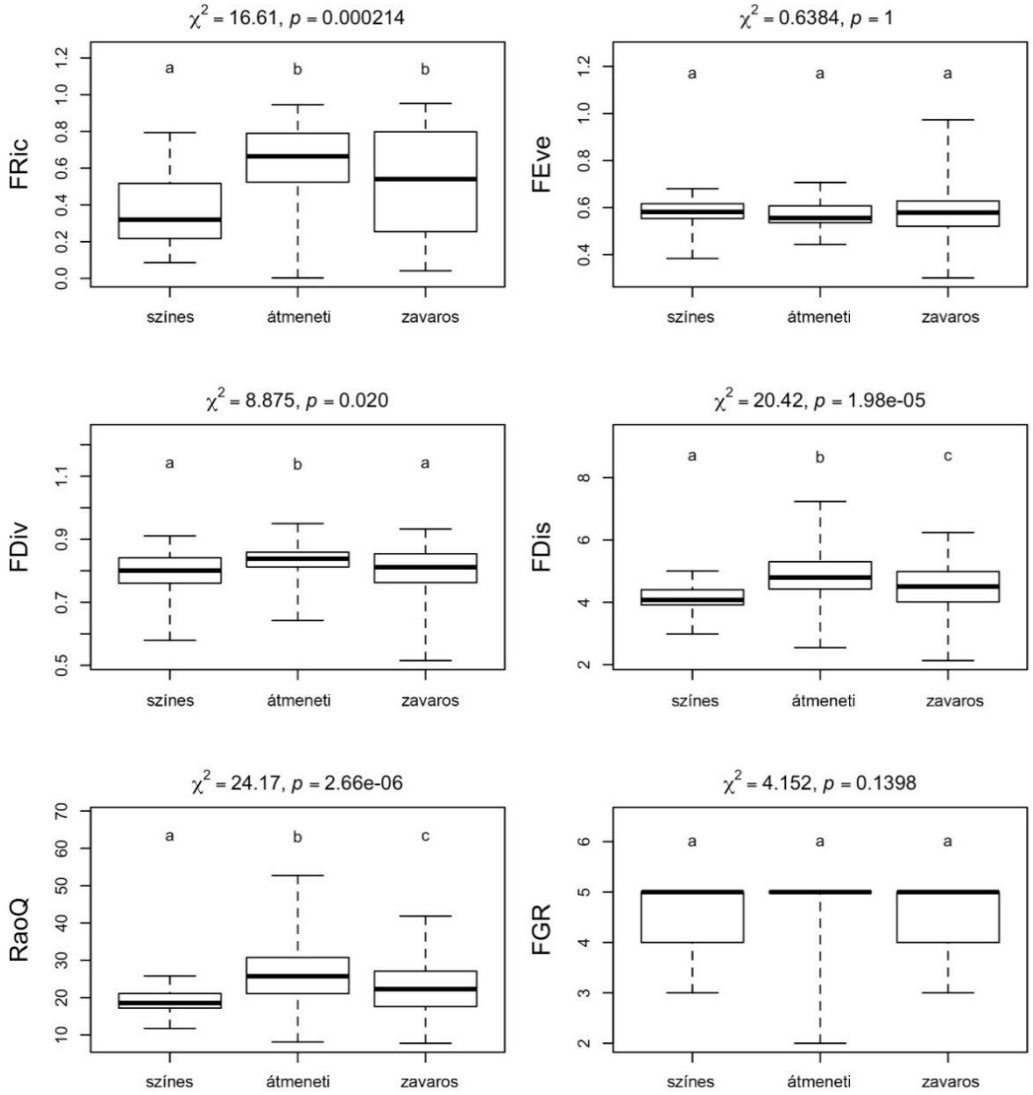
***31. ábra**: A variancia particionálás eredményei a teljes funkcionális diverzitásra vonatkozóan a környezeti változók és **a)** régiók, **b)** a víz színe, **c)** az aljzat, **d)** az állapot, **e)** hidrológiai fázisok és **f)** az évszakok között.*
(A korrigált R2 értékek, a szignifikancia szintek [p] és a magyarázatlan varianciák [reziduálisok] az ábrán láthatóak.)

A különböző funkcionális diverzitás indexek értékei a különböző régiókban eltérőek voltak. A Kruskal-Wallis teszt alapján a Duna-Tisza közén az indexértékek szignifikánsan alacsonyabbak voltak, mint a Fertő-Hanság régióban. Az indexek közül a FEve nem volt érzékeny a regionális eltérésekre (**32. ábra**).



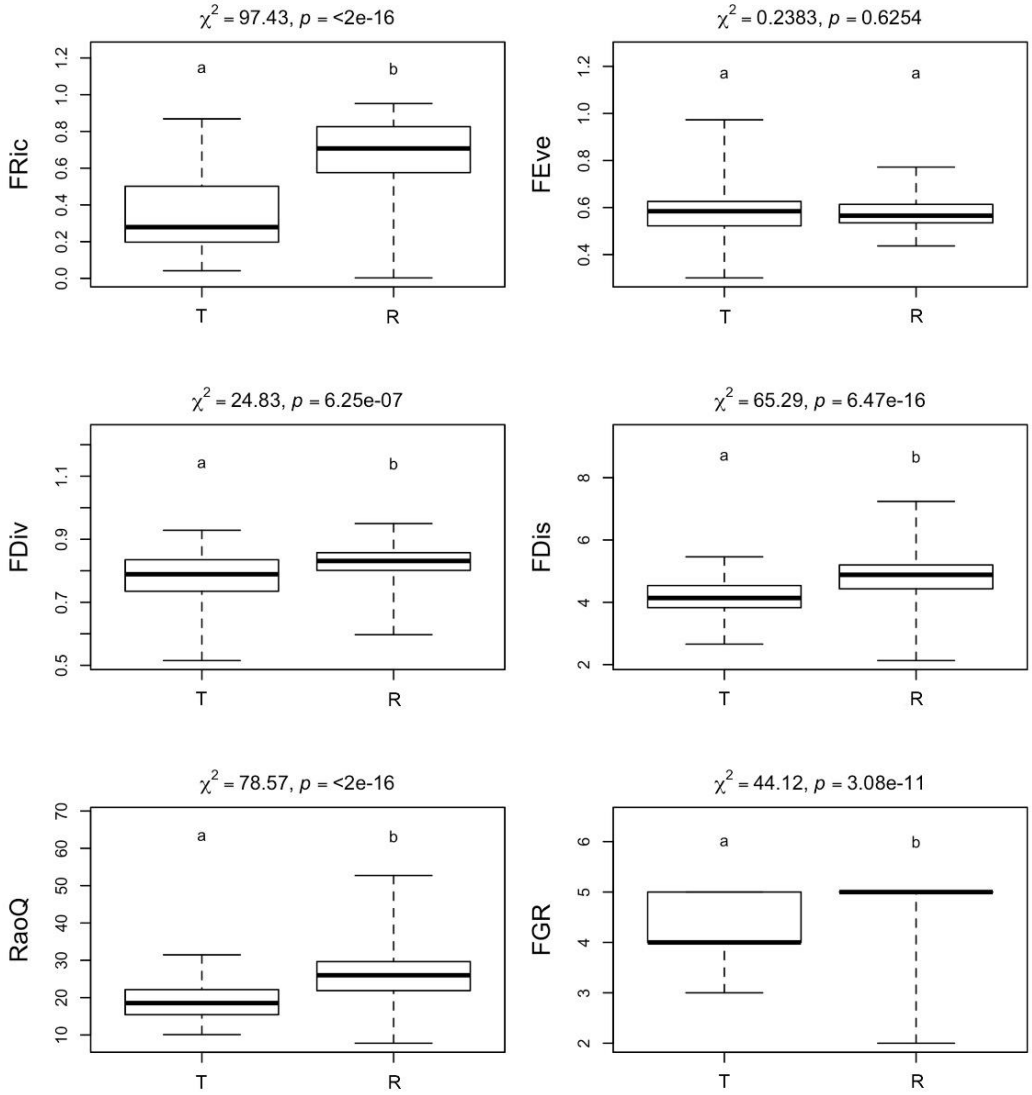
***32. ábra**: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás indexre a különböző régiókban. (DT- Duna-Tisza köze, FH- Fertő-Hanság régió).*

A víz színének esetében az indexek válaszai változatosabbak voltak (**33. ábra**). A RaoQ és az FDis értékei jelentősen különböztek egymástól attól függően, hogy milyen volt a víz színe. A RaoQ és az FDis értékei a színes szikes tavakban voltak a legalacsonyabbak, míg az átmeneti típusú tavakban voltak a legmagasabbak. Az FDiv értéke mind a színes, mind a zavaros tavakban szignifikánsan alacsonyabb volt. Az FRic alacsonyabb volt a színes vizekben, az átmeneti és a zavaros vizek között viszont nem mutatott szignifikáns eltérést. A FEve és FGR értékek között nem találtunk szignifikáns különbséget (**33. ábra**).



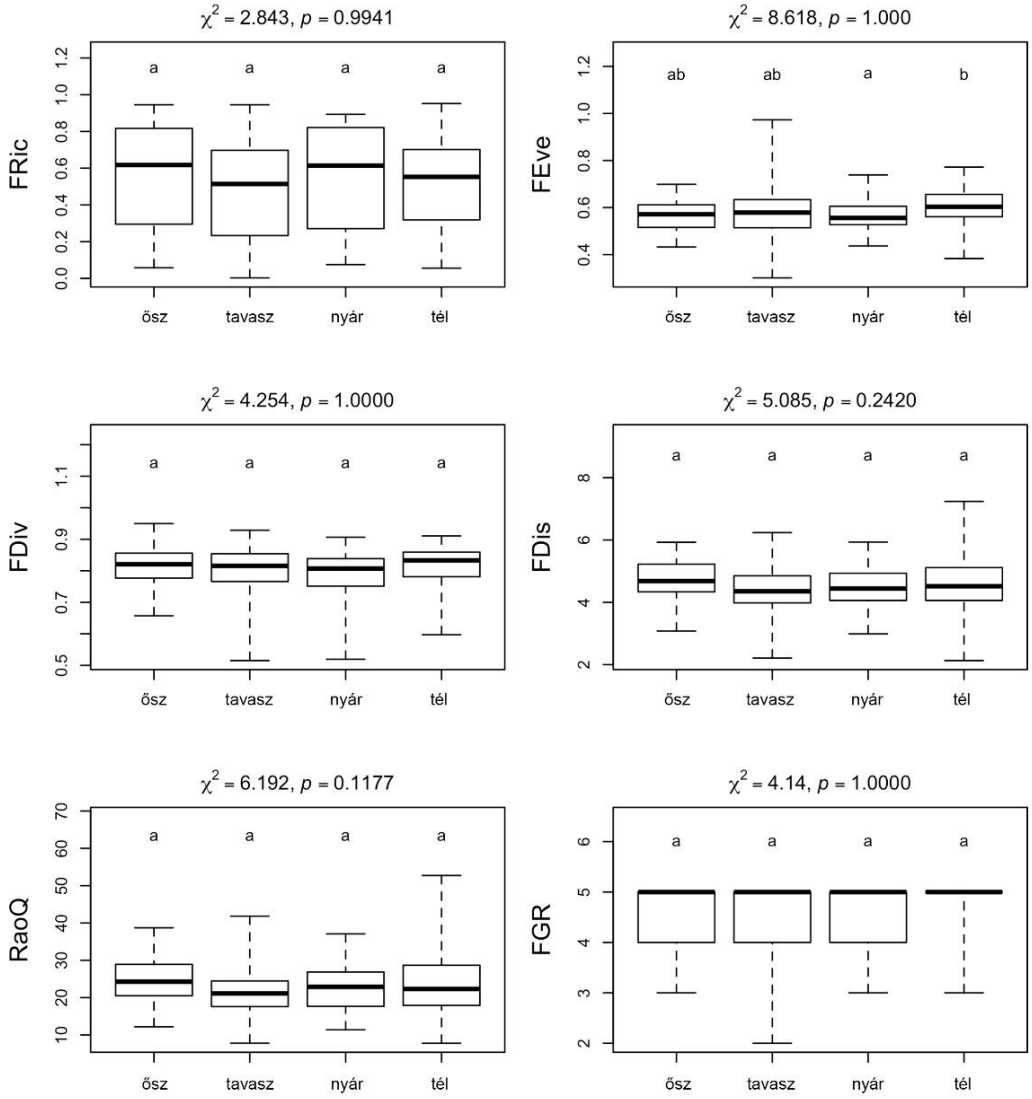
***33. ábra**: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás index esetén a különböző színű vizekben.*
(Az azonos betűkkel jelölt csoportok nem különböznek, míg a különböző betűkkel jelölt csoportok szignifikánsan különböznek egymástól.

Az öt index (FDiv, FDis, RaoQ, FGR és FDis) szignifikánsan különbözött a természetes és a rekonstruált tavak között, ahol az alacsonyabb diverzitás értékek a szikes tavak természetes állapotát jelezték (**34. ábra**). A FEve-értékek hasonlóak voltak a különböző állapotú szikes tavakban (**34. ábra**).



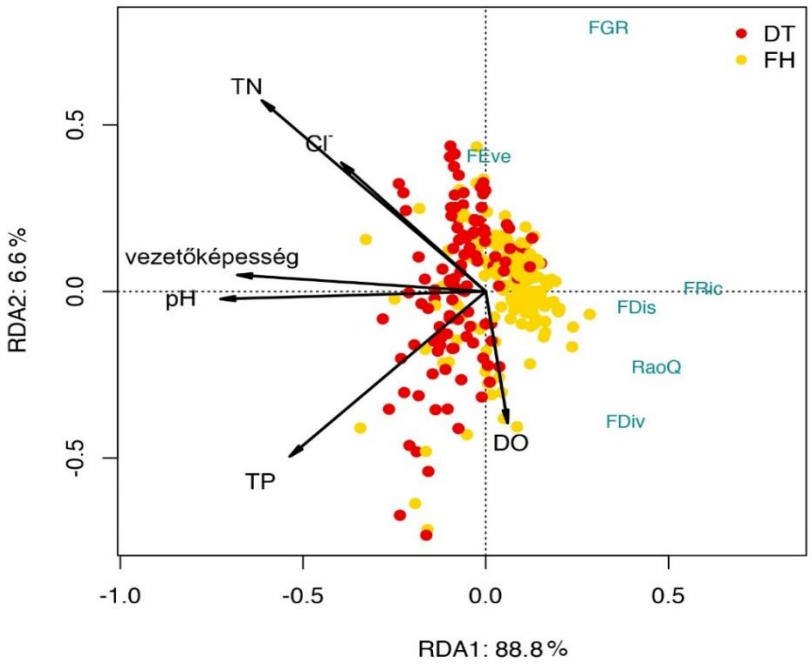
***34. ábra**: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás index esetén a különböző ökológiai állapotú szikes tavakban.*
(T: természetes, R: rekonstruált tavak; az azonos betűkkel jelölt csoportok nem különböznek, míg a különböző betűkkel jelölt csoportok szignifikánsan különböznek egymástól.)

Az egyes indexek az évszakokra nem reagáltak érzékenyen, a FEve kivételével, amely szignifikánsan különbözött a nyári és a téli időszakok között (**35. ábra**).



***35. ábra**: A Kruskal-Wallis-teszt eredményei a szikes tavakban alkalmazott hat funkcionális diverzitás index esetén a különböző évszakokban.*
(Az azonos betűvel jelölt csoportok nem különböznek, míg a különböző betűvel jelölt csoportok szignifikánsan különböznek egymástól).

Az RDA elemzésben a környezeti változók funkcionális diverzitás indexekre gyakorolt szignifikáns hatását tudtuk kimutatni (**36. ábra**). Az első tengelyen a környezeti változók a funkcionális diverzitás indexek teljes varianciájának 89%-át magyarázták. A TN, a hőmérséklet, pH, vezetőképesség és a DO voltak a fő környezeti tényezők, amelyek a funkcionális diverzitást meghatározták. A leszűkített lineáris modellek tíz környezeti változót tartalmaztak.



***36. ábra**: A hat alkalmazott funkcionális diverzitási index és a környezeti változók (DT: Duna-Tisza köze, FH: Fertő-Hanság) redundancia elemzése (RDA).*

	Funkcionális diverzitás indexek	hőmérséklet	vezetőképesség	pH	DO	TP	CO_3^{2-}	HCO_3^-	Cl-	TN	SO_4^{2-}	F	p	df
Redukált modell	Fric		***	*				**		***	*	17,2	<0,001	250
	FDiv		*	***	***			*				7,61	<0,001	251
	FDis		***	**					***	**		9,01	<0,001	252
	RaoQ		***	*						***		9,93	<0,001	251
	FGR		**	**		**			**		*	7,41	<0,001	251

***18. táblázat**: Az egyszerűsített lineáris modellek eredményei (szürke háttér: környezeti paraméterek, melyeket a modell tartalmaz; df: szabadsági fokok száma, *p <0.05; **p <0,01; ***p <0.001).*

A FRic indexet nyolc, a FDiv-et, RaoQ-t és FGR-t hét, a FDis indexet pedig hat környezeti tényező határozta meg (**18. táblázat**). A redukált modellekben a vezetőképesség, a pH, HCO_3^-, Cl^-, TN és SO_4^{2-} hatása volt szignifikáns a FRic indexre. A vezetőképesség, a pH, a DO és a HCO_3^- az FDiv-re; a vezetőképesség, pH, Cl^- és TN az FDis indexre; a vezetőképesség, pH és TN a RaoQ indexre. Az FGR-re a vezetőképesség, a pH, TP, Cl^- és SO_4^{2-} hatott szignifikánsan.

ÉRTÉKELÉS

A szikes tavakat alacsony kovaalga funkcionális diverzitás jellemzi, ahogy alacsony a kovaalgák faji diverzitása (diatóma α-diverzitás) (Stenger- Kovács et al., 2016) és a zooplankton filogenetikai diverzitása is (Horváth et al., 2014). Az alacsony funkcionális diverzitás fő okai: az élőhelyi heterogenitás alacsony foka (Stark et al., 2017), az erős környezeti szűrés (Anacker és Harrison, 2012) és a zord környezet (Heino, 2005). Ezek az extrém ökoszisztémák ugyanis rendkívüli stresszt jelentenek a biota számára, ami a fajok és következésképp a megfelelő jellegek szelekciójához is vezet (Abonyi et al., 2018b; Teittinen et al., 2018). Csak funkcionálisan hasonló fajok maradhatnak fenn, ami alacsony funkcionális diverzitást eredményez. Ezek a jelenségek nemcsak ezekben az extrém ökoszisztémákban figyelhetők meg, hanem az időszakos vízfolyásokban is, ahol az aszályok (mint szélsőséges események) szintén negatív hatással vannak a funkcionális kovaalga diverzitásra (B-Béres et al., 2019). A szárazföldi növényközösségekre is jellemző az alacsony funkcionális diverzitás a hegyvidéki területeken, ahol szintén különleges környezeti feltételek uralkodnak (Schneider et al., 2017).

A vizsgált tényezők közül a régió, az állapot és a víz színének típusa jelentős hatást gyakoroltak a szikes tavak funkcionális diverzitására. A régió és az állapot a fajösszetételre (Stenger-Kovács et al., 2014b) és a fajalapú diverzitás indexekre (fajgazdagság, Shannon diverzitás és a taxonómiai távolság; Stenger-Kovács et al., 2016) is jelentős hatással volt. E tényezők közül azonban a régió, mint térbeli hatás magyarázta a legnagyobb mértékben a kovaalgák funkcionális diverzitásának változását, ami alátámasztja azt az feltételezést, hogy a térbeli folyamatoknak erős hatásuk van a közösségek szerkezetére és funkciójára (Heino et al., 2015). Következésképpen a funkcionális jellegek arányai nemcsak más vízi szervezetek esetében változnak térben (pl. makrogerinctelenek, Schmera et al., 2013), hanem a kovaalgák esetében is, ahol regionális léptékben e térbeli hatás erőssége meghaladja a környezeti változókéit. Ez az eredmény ellentétben áll azzal, amit globális szinten figyeltek meg az ökológiai guildek összetétele alapján (Soininen et al., 2016) Az alkalmazott funkcionális diverzitási indexek (a FEve kivételével) válasza egyöntetű volt a régiók szerint: az indexek értékei jelentősen alacsonyabbak voltak a Duna-Tisza közének szikes tavaiban.

A jellegalapú funkcionális diverzitás indexek környezeti változók által magyarázott varianciája ötször nagyobb volt (95,4%), mint a fajalapú közösségi elemzésekben (18,1%, Stenger-Kovács et al., 2014b). A funkcionális diverzitás és a környezeti változók közötti szoros kapcsolatra már korábbi tanulmányok is rámutattak, melyekben felhívták a figyelmet e jelenség

funkcionális struktúra kialakításában betöltött fontos szerepére (Teittinen et al., 2018; Li et al., 2019). A szikes tavakban tehát a környezet szelektál, azaz a determinisztikus folyamatok jellemzőek (Szabó et al., 2018). A környezeti szűrés hasonló funkcionális mintázathoz vezet, azaz hasonló ökológiai stratégiákkal és alkalmazkodással rendelkező fajok (az ezeknek megfelelő jellegekkel) lesznek jellemzők (Weiher és Keddy, 1995; Petchey et al., 2007; Cornwell és Ackerly, 2009), mint, ahogy azt perifitikus algák esetében ártéri területen (Bichoff et al, 2018) is megfigyelték.

A szikes tavak állapota attól függ, hogy a természetes hidrológiai ciklusukat fenn tudjuk-e tartani (Stenger-Kovács et al., 2016). A tavak kiszáradása a szikesek természetes és szükséges jellemzője (Gavrilović et al., 2018), ez pedig lényegesen csökkentheti a funkcionális diverzitást (B-Béres et al., 2019). Az érintetlen ökológiai állapotra nemcsak a kisebb fajszám és fajdiverzitás (Stenger-Kovács et al., 2016), de a kis számú jelleg variabilitás is jellemző: mozgó, kisméretű, hosszúkás formájú kovaalga fajok (**III. c melléklet**) (pl. *Nitzschia austriaca*, *Nitzschia aurariae*, *Craticula elkab*) találhatók itt, jelezve a zord (magas vezetőképesség és zavarosság, időszakos kiszáradás) környezetet (Stenger-Kovács et al., 2018). A mozgásképesség lehetővé teszi, hogy e fajok változtassák a helyüket/helyzetüket annak érdekében, hogy megtalálják a "legjobb helyet" a kedvezőtlen körülmények között. A kis sejtméret és a megnyúlt alak megkönnyíti a szervetlen üledék részecskék közötti mozgást, valamint az iszapban való elrejtőzést is. A kis méret jelentőségét a planktonikus közösségeknél is kiemelték (Somogyi et al., 2014; Alfonso et al., 2017), ahogy a mozgásképességet (Földi et al., 2018) is más sós tavi ökoszisztémákban.

A funkcionális diverzitás indexek szignifikánsan alacsonyabb értékeket mutattak a természetes szikes tavakban, ami az érintetlen állapotukat jelzi. A leromlott állapotú tavak diverzitás értékei nem különböztek sem a természetes sem a rekonstruált tavakétól. Ez utóbbiakra szignifikánsan nagyobb diverzitás jellemző, mint a természetes állapotú tavakra. A bolygatott hidrológiai ciklusok (pl. vízkivétellel vagy utánpótlással) következtében a limnológiai változók megváltoznak (pl. alacsonyabb vezetőképesség és pH; Lengyel et al., 2016), mely az édesvizekre jellemző kevésbé szélsőséges jellemzők kialakulásához és ezáltal nagyobb diverzitáshoz vezethet. Ez az eredmény arra hívja fel a figyelmet, hogy az emberi tevékenységek (Alfonso et al., 2017) – beleértve azokat is, amelyek természetvédelmi céllal történnek – jelentős hatással vannak a biológiai sokféleségre mind taxonómiai- (Heino, 2005; Stenger-Kovács et al., 2016) mind funkcionális szinten.

Ahogy az erdei patakokban az árnyékolás hatására csökken a funkcionális diverzitás (Taniwaki et al., 2019), úgy a szikes tavakban a színtípusuknak megfelelő fényklíma alakul ki

(Lengyel et al., 2019). Ez szintén jelentős hatást gyakorol a jellegösszetételre és a funkcionális diverzitásra, amit a mesterséges eredetű bombakráter tavak kovaalga közösségei összetételének változásában is tapasztaltak (Földi et al., 2018). Míg a tavak zavarossága növeli a fénykioltást, a nagy mennyiségű huminanyag a fény spektrális összetételét módosítja (Kirk, 1994; V.-Balogh et al., 2009). Más vízi ökoszisztémákkal ellentétben, ahol a fényintenzitás magas és különböző növekedési formák találhatók egymás mellett (Passy és Larson, 2011), a szikesekben alacsony fényintenzitás mellett csak a megfelelő jellegekkel rendelkező fajok tudnak túlélni, mely alacsony funkcionális diverzitást eredményez. Az algák esetében az egyik lehetséges alkalmazkodási stratégia a kromatikus adaptáció mellett a sejtmérettel- illetve sejtalakkal való alkalmazkodás lehet. A kis sejtméret kulcsfontosságú jelleg lehet, mivel a kis sejtek felszíne viszonylag nagy a térfogatukhoz/méretükhöz viszonyítva, ami előnyt jelent a fényért folytatott versenyben (Somogyi és Vörös, 2006). Emellett a megnyúlt formák fénycsapdaként szolgálhatnak (Stenger-Kovács et al., 2018) az alacsony fényintenzitású szikes tavakban. A tavak színtípusára az FDis és RaoQ indexek voltak a legérzékenyebbek, ezek a három színtípusban szignifikánsan különböztek egymástól. Az indexek alacsony értéke a zavaros és a színes tavakban a nagyobb stresszt jelezte, melyet a szervetlen részecskék vagy a huminanyagok nagy mennyisége okozott, szemben az átmeneti típusúakkal, amelyekben ezen anyagok aránya viszonylag kisebb volt.

A szikes vízi ökoszisztémákban az évszakoknak és a hozzájuk kapcsolódó hidrológiai ciklusoknak, valamint az aljzat típusának sem volt jelentős hatása a funkcionális diverzitásra. Az édesvizekben viszont ismert, hogy a magas vízállású időszakok elősegítik számos, különböző jelleggel rendelkező perifitikus algafaj megjelenését, ami nagyfokú funkcionális diverzitást eredményez (Dunck et al., 2015, 2016). Taxonómiai szinten a szezonális hatások a sós tavak bentikus kovaalga (Lengyel et al., 2016), valamint planktonikus alga közösségeiben is kimutathatók (Alfonso et al., 2017). A mikrohabitat preferencia (például az aljzat típusa) azonban taxonómiai szinten vizsgálva elhanyagolható a szélsőséges környezeti feltételeknek köszönhetően (Cejudo-Figueiras et al, 2011; Lengyel et al, 2016). A helyi környezeti tényezőknek tehát elsődleges szerepe van közösség alakításában (Bichoff et al., 2018) a sós vízi ökoszisztémákban (Horváth et al., 2014), erős környezeti szűrés valósul meg a közösségek szerkezetében és működésében (Soininen, 2012; Ding et al., 2017;).

Az RDA elemzések szerint a környezeti változók közül a TN, a hőmérséklet, a pH, a vezetőképesség és a DO voltak a funkcionális diverzitás fő meghatározói. A fajalapú kovaalga összetételt viszont elsősorban a vezetőképesség, a HCO_3^- és a SO_4^{2-} koncentráció határozta meg a természetes (Stenger-Kovács et al., 2014b), míg a sótartalom, a pH és a zavarosság a

mesterséges sós tavakban (Földi et al., 2018). Minden funkcionális diverzitási index érzékeny volt a szikes tavak legjellemzőbb környezeti változóira – a vezetőképességre és a pH-ra – ahogyan azt szubarktikus tavakban is tapasztalták (Teittinen et al., 2018). A legtöbb index (FRic, FDis és FGR) típusspecifikus is volt, azaz az indexek választ a domináns fő anionok (Cl^- és SO_4^{2-}) határozták meg. Összehasonlítva a fajalapú diverzitás mutatókkal (fajgazdagság, Shannon diverzitás és taxonómiai távolság) (Stenger-Kovács et al., 2016), a funkcionális diverzitás indexek összetettebb indikátoroknak bizonyultak, mivel több (három - öt, a kettő vagy három helyett) környezeti változó hatását integrálták, így döntő fontosságúak a környezeti változások jelzésében. Mivel a funkcionális diverzitás indexek erősen korrelálnak a kulcsfontosságú változókkal, nagyon hatékony és informatív mérőszámoknak tekinthetők (makrogerinctelenek esetén is; He et al., 2015). Az indexek közül az FGR, FRic, FDis és FDiv bizonyultak a leghasznosabbnak a szikes tavak ökológiai állapotának és természetvédelmi értékének becslésében. A FEve nem mutatott kapcsolatot a környezeti változásokkal, ahogy nem bizonyult érzékeny indexnek trópusi forrásvizű patak kovaalga közösségeiben (Taniwaki et al., 2019) és nagy folyók hosszú távú fitoplankton vizsgálataiban sem (Abonyi et al., 2018b).

KÖVETKEZTETÉSEK

A szárazföldi ökoszisztémákhoz hasonlóan (Díaz és Cabido, 2001) a funkcionális diverzitás a szikes vízi ökoszisztémákban is megfelelő eszköz a talált mintázatok és folyamatok környezeti, valamint térbeli skálán történő megértéséhez. A jellegalapú módszer hatékonyan jelezte a környezeti változásokat és a degradációs folyamatokat. A funkcionális diverzitás indexek környezeti változók által magyarázott varianciája ötször nagyobb volt, mint a taxonómiai-alapú indexek magyarázott varianciája. Ezen kívül a funkcionális diverzitás indexek típusspecifikusak és függetlenek mind a szubsztrátumtól, mind az évszakos hatásoktól. Ennek nagy jelentősége lehet az ökológiai állapotbecslésben és a természetvédelmi értékelésben. A kovaalga jellegeken alapuló funkcionális diverzitási mutatók összetettebbnek és jobban alkalmazhatónak bizonyultak a hagyományos taxonómiai diverzitás mérőszámaihoz képest, mivel ezek a mérőszámok nagyobb számú mesterváltozó hatását egyesítik és jelzik. Összességében megállapítható tehát, hogy az itt alkalmazott jellegalapú megközelítés lehetővé teszi ennek az élőhelytípusnak a globális szintű, funkcionális megőrzését.

ÖSSZEGZÉS ÉS KITEKINTÉS

AZ ELÉRT EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA – ÉDESVÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK

1. A vízfolyások kovaalga fajszáma és Shannon diverzitása, valamint a rendűség között egyértelmű, lineáris kapcsolatot tártam fel. Regionális szinten a fajgazdagság átlagosan 8%-kal, míg a diverzitás 10%-kal nőtt a rendűség egységnyi növekedésével. Így megállapítható, hogy a kovaalgák nemcsak a felszíni vizek fizikai és kémiai változóinak jó indikátorai, hanem azok hidromorfológiai tulajdonságainak is. Ennek értelmében a folyóvizek rendűsége egy releváns tipológiai paraméter, amely alapvetően meghatározza a kovaalga diverzitást, ezért jól alkalmazható a biomonitorozásban is.

2. A kovaalga ökológiai guildeket vizsgálva igazoltam, hogy a guildek látszólagos egyszerűségük ellenére hatékony eszközök a vízfolyások időben változó környezeti paramétereinek nyomon követésére. Robosztus évszakos trend jellemző rájuk. Tavasszal és nyáron a megnövekedett besugárzás a magas és az alacsony profilú guildnek kedvez. Az áradási periódusokban a víz zavarosságának növekedésével az alacsony profilú guild kerül előnybe, rendkívül erős tapadásának és a magas profilú guild relatív abundanciájának csökkenésének köszönhetően. Az alacsony profilú guild az alacsony tápanyagkoncentrációt (SRP és TN) indikálja, míg a magas profilú guild a forrásokban (SRP és SRSi) gazdag periódusokra jellemző. A mozgó ökológiai guild (mely ősszel és télen dominál) a legérzékenyebb a tápanyagokra (TN and SRSi) és más környezeti tényezőkre (hőmérséklet, Cl^-) is.

3. Összefüggést mutattam ki a vízgyűjtő szintű tájhasználat és a kovaaalgák faj- és jellegösszetétele között. A Kárpát-medence síkvidéki vízfolyásaiban a kovaalga- és jellegösszetételt, valamint a fajgazdagságot elsősorban a lokális környezeti változók határozzák meg. A funkcionális gazdagság változása azonban elsősorban a vízgyűjtő szintű tájhasználat hatásának tudható be. Egyértelmű jellegösszetétel különbség mutatható ki az erdős (alacsony profilú guild, kis sejtméret) és a mezőgazdaság területek (mozgó ökológiai guild, közepes sejtméret, lineáris-lándzsa alak) között. A vízgyűjtő területen a vizes- és a mesterséges felületek nagyobb aránya az alacsony profilú, közepes méretű, kissé megnyúlt alakú kovaalga fajok terjedésének kedvez, és teret adhat az ilyen jellegekkel rendelkező fajok inváziójának is.

AZ ELÉRT EREDMÉNYEK NEMZETKÖZI KÖRNYEZETBE HELYEZÉSE – ÉDESVÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK

A folyóhálózatokat elágazó, hierarchikus geometriai szerkezet jellemzi (Dodds és Rothman, 2000), mely a folyók rendűségével leírható. A folyóvizek rendűségének elemzése lehetőséget nyújtott a folyóhálózatok hidromorfológiai szerkezetének és a természetes vagy emberi hatásra bekövetkező folyamatok összekapcsolására (Fang et al., 2018). A rendűség vízminőséggel (Kang et al., 2008) való kapcsolatát és a kovaalgákon kívül további vízi életközösségek összetételére (halak, makrogerinctelenek, parti növényzet; Beecher et al., 1988, Crunkilton és Duchrow, 1991, Dunn et al., 2011) való hatását is kimutatták. Ezek a munkák együttesen járultak hozzá egy általános diverzitás mintázat kimutatásához (Gavioli et al., 2019).

A guildek elkülönítése, azaz a fajok forráshasznosításuk szerinti csoportokba sorolása (Root, 1967) már a 60-as 70-es években elterjedt volt a közösségi ökológusok körében, elsősorban madarak és emlősök esetén (Blondel, 2003). Azt feltételezték, hogy az adott guild, szuperfajként sokkal pontosabban és előre megjósolhatóan fog válaszolni a forrásokban bekövetkező változásokra (Austen et al., 1994). A kovaalga ökológiában az első guildalapú csoportosítást Passy (2007a) vezette be. Passy koncepciójában többféle megközelítést egyesített, mint a táplálék- és élőhelyforrások kombinációját (Toda, 1984), valamint az aljzaton való elhelyezkedés és rögzülés szerepét (Hoagland et al., 1982; Molloy, 1992; Kutka és Richards, 1996). Tanulmányunk megvilágította, hogy a guildek alkalmasak a kovaalga közösségek szerkezetének környezeti gradiensek menti változásának általános tanulmányozására (Keck és Kahlert, 2019), továbbá, hogy a különböző kovaalga ökológiai guildek érzékenysége és ellenállóképessége eltérő (Falasco et al., 2021). Így a guildek közötti dominancia megváltozása jól tükrözi a forráskínálat változó elérhetőségét (Lei et al., 2021) és a bolygatás mértékét is (Riato et al., 2022).

A mezőgazdaság és az urbanizáció (Richards et al., 1996; Grimm et al., 2008) a tájhasználat azon formái, melyek komoly veszélyt jelentenek a vízi ökoszisztémák diverzitására és ökológiai állapotára (Li et al., 2020), különösen síkvidéki vízfolyások esetében (Borics et al., 2016). A kovaalgák fajalapú közösségi változásai a mezőgazdaság hatásának – elsősorban a lokálisan ható tényezőkön keresztül (pl. tápanyagok) – kiváló indikátorai, mind folyóvízi, mind pedig tavi környezetben (Blinn és Bailey, 2001; Pan et al., 2004; Miettinen et al., 2005; Bradshaw et al., 2006). A vízgyűjtő szintű tájhasználat hatását a kovaalgák faji összetételének új genetikai elemzései (Tapolczai et al., 2021) is megvilágították, ahogy eredményeinkből ezeken felül az is kiderül, hogy a diatóma közösségeknek tájhasználtra adott funkcionális

válasza is egyértelmű. Az intenzív tájhasználat döntő szerepet játszik tehát a kovaalga közösségek faji- és jellegösszetételének tér és időbeli változásában (Lee et al., 2021, Medeiros et al., 2022), mely a diverzitás változásához és a közösségek homogenizációjához vezethet (Barnum et al., 2017).

AZ ELÉRT EREDMÉNYEK ÖSSZEFOGLALÁSA – SZIKES VÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK

4. Kimutattam, hogy a szikes tavakban, a stressz toleráns, mozgó ökológiai guildbe tartozó taxonok dominálnak, mint amilyenek a *Nitzschia* és *Navicula* fajok. A kovaalga összetételt főként a klímavezérelt változók (a vezetőképesség, a hőmérséklet és az ionkoncentráció) határozzák meg, de a tápanyagterhelés, az extrém időjárási események és a természetvédelmi tevékenységek egyaránt nyomon követhetőek a kovaalga közösség összetételének megváltozásában.

5. Megállapítottam, hogy a természetes állapotú szikes tavi ökoszisztémák alacsony kovaalga diverzitásúak, amely az erős stressznek (magas vezetőképesség, pH, zavarosság, tápanyagtartalom és napi hőmérsékletingadozás) és a kicsi élőhelyi heterogenitásnak köszönhető. Ezekben a sós tavakban a közel rokonfajok oligopóliuma jellemző. A Linné rendszertanán alapuló filogenetikai diverzitásmetrikák (AvTD és VarTD) jól jelezték a tavak trofitási állapotát, szemben a hagyományos diverzitás metrikákkal, melyek egyértelműen a szikes tavak speciális fizikai és kémiai (vezetőképesség) jellemzőire voltak érzékenyek. Az átlagos taxonómiai távolság (AvTD) a hagyományos indexekhez képest a pH precízebb indikátora volt. A szikes tavakban a természetes hidrológiai ciklus és az egyedi limnológiai tulajdonságok fenntartása, mint ahogy az alacsony fajdiverzitás megőrzése kulcsfontosságú, ezzel lehetőséget biztosítsunk a kovaalga közösségek klímaváltozáshoz való könnyebb alkalmazkodásához és hatásainak csökkentéséhez.

6. Fajalapú és jellegalapú kovaalga indexeket fejlesztettem (DISP, TBI) a szikes tavak ökológiai állapotának becslésére. Az indexek mindegyike megbízhatóan használható a szikes tavak ökológiai állapotának becslésére, azonban a jellegalapú indexek alkalmazása sokkal kevesebb időt és szakértelmet igényel, elkerüli a fajalapú indexek bizonytalanságait és korlátait, sőt ökorégiótól függetlenül alkalmazható. A jellegek közül a mozgó fajok, a kis sejtméretű és kevésbé kerek, inkább megnyúlt formák jelezték a szikes tavak természetes ökológiai állapotát, azaz a magas vezetőképességet. A planktonikus fajok, a magas és alacsony profilú guild tagjai és a nagy sejtméret pedig a rossz ökológiai állapotot (alacsony vezetőképességet).

7. Felismertem, hogy a szikes tavak természetes jellemzői, mint az élőhelyek alacsony heterogenitása és a zord környezet bizonyos jellegek szelekciójához és alacsony funkcionális diverzitáshoz vezet. Az emberi tevékenység hatására azonban az édesvízi tulajdonságok lesznek jellemzők és a funkcionális diverzitás növekszik. A tavak regionális elhelyezkedésének és az állapotuknak (természetes, aktív természetvédelmi tevékenység alatt álló) van a legjelentősebb hatása a kovaalga funkcionális diverzitásra. A diverzitás környezeti változókkal magyarázott varianciája ötször nagyobb a jellegalapú elemzés alkalmazása esetén, mint a taxonómiai módszer esetén. A vizsgált funkcionális diverzitás indexek mindegyike érzékeny volt a legfontosabb környezeti változókra, típusspecifikusak és összetettebb mutatóknak bizonyultak, mint a taxonómiai mérőszámok. Négy funkcionális diverzitási index (FGR, FRic, FDis és FDiv) alkalmazható az ökológiai állapot globális szintű, funkcionális megőrzéséhez, hiszen ezeknek az indexnek az értékeit sem az aljzat típusa, sem pedig az évszakosság nem befolyásolja.

AZ ELÉRT EREDMÉNYEK NEMZETKÖZI KÖRNYEZETBE HELYEZÉSE – SZIKES VÍZI ÖKOSZISZTÉMÁK

Az európai, sekély, alkalikus sós tavak extrém élőhelyek. A vízi ökoszisztémákban ismert erős környezeti szűrés és a szikesekben található szélsőséges környezeti változók (sótartalom, pH, zavarosság, kiszáradás) ismerete ellenére ezekben a tavakban viszonylag kevés tanulmány született a környezeti tényezők élővilágra kifejtett hatásáról (Boros et al., 2017). Tanulmányunk a sós tavakra irányuló kiterjedt vizsgálatok közül az első volt (Stenger-Kovács et al., 2014b; Ogato et al., 2016; Şuteu et al., 2021), mely a klasszikus limnoökológiai vizsgálatokon keresztül értelmezte az emberi tevékenység hatásait (Valiente et al., 2022).

A bentikus kovaalgák jelentősége a vízi ökoszisztémák működésében, meghatározza biodiverzitásuk vizsgálatának fontosságát és jelentőségét (Nevrova, 2023). A kovaalga diverzitás feltárása, a háborítatlan és az emberi hatásoknak kitett vizes élőhelyek összehasonlító vizsgálata és értékelése fontos szerepet játszik biológiai sokféleség különböző mintázatainak azonosításában és a konzervációbiológiai prioritások meghatározásában (Nevrova és Petrov, 2019a, b; Nevrova, 2023). Nem beszélve arról, hogy ezen típusú tanulmányok olyan kulcsfontosságú kutatási hiányosságokat pótolnak (Blanco et al., 2014; Kelly et al., 2019), melyek a bioindikációhoz kapcsolódó ismeretek révén a későbbi biomonitorozási programok hatékonyságát jelentősen javítják (Poikane et al., 2016; Kennedy és Buckley, 2021). A kovaalgák diverzitásának mintázatát nehéz megmagyarázni, néhány környezeti tényező esetén

(pl. a vezetőképesség) azonban egyértelmű kapcsolatot és általános következtetéseket lehet levonni (Soininen és Teittinen, 2019). Tanulmányunk azt is igazolta, hogy különböző mérőszámok állnak rendelkezésre a biodiverzitás mintázat különböző aspektusainak egyszerű és költséghatékony számszerűsítésére (García-Girón et al., 2019).

Az édesvízi élőhelyekre kidolgozott kritériumok nem alkalmasak a sós tavak ökológiai állapotának becslésére, mivel a vízszint és a sótartalom növekedése természetes folyamatok. Ezekhez a természetes stressznek kitett ökoszisztémákhoz speciális megközelítés szükséges, ezért ki kellett dolgozni egy olyan keretrendszert, amely az ökológiai állapotukat a sótartalom-gradiens mentén értékeli és alapja lehet a további döntéshozatali folyamatnak és a hatékony természetvédelmi beavatkozásoknak (Zadereev et al., 2020). Az általam kifejlesztett indexek régióktól függetlenül használhatók a szikes tavak állapotának becslésre, melynek alkalmazhatóságát már szerbiai szikes tavakban is igazolták (Ćirić et al., 2021). Ez a speciális megközelítés és indexfejlesztés alapvető fontosságú lenne más vízi ökoszisztémákban (pl. folyók esetén) is (Çetin et al., 2021).

A biológiai sokféleséget hagyományosan taxonómiai információk alapján számszerűsítették, de a funkcionális jellemzők figyelembevételének fontossága a közelmúltban vált fontossá. Az ökológiai elmélet szerint, egy faj azon képességét, hogy egy adott környezeti feltételrendszerben létezzen, funkcionális tulajdonságai határozzák meg és ezek felhasználása a vízben bekövetkező környezeti változások jelzésére és megértésére egy egyre növekvő kutatási terület (Gregersen, 2020), így egyre nagyobb figyelmet kap a mikroorganizmusok körében is (Teittinen és Virta, 2021). A kovaalga tanulmányok megjelenésében is van egyfajta szabályszerűség és tendencia a funkcionális megközelítés felé (Ćirić et al., 2021), ami a szikes tavakhoz kapcsolódó tanulmányokon jól nyomon követhető. Az első vizsgálataink hagyományos diverzitás indexekre és a taxonómiai távolságra, mint új lehetséges index bevezetésére és az indikátorfajelemzések tesztelésére koncentráltak (Stenger-Kovács et al., 2014b, 2016; Lengyel et al., 2016; Földi et al., 2018), míg az azt követő, későbbi vizsgálatok funkcionális diverzitás indexekkel (Stenger-Kovács et al., 2020b), jellegalapú indexszel (Stenger-Kovács et al. 2018) és funkcionális (jelleg) diverzitással (Ács et al., 2019) foglalkoztak.

A funkcionális jellegeket tartalmazó diverzitás indexek hatékony és pontos eszköznek bizonyultak a közösségek szerkezetének megértéséhez és a vizes élőhelyek működésének és rugalmasságának értékelésére (Ruwer és Rodrigues, 2022). Azt is megmutattuk, hogy a funkcionális diverzitás indexek nagyobb kapacitással rendelkeznek a helyi környezeti

változékonyság megragadására a taxonómiai diverzitás mérőszámaihoz képest (Leruste, 2018; Aarnio és Soininen, 2021).

Ritkák azok a kovaalga vizsgálatok, melyek többféle taxonómiai és funkcionális diverzitására és azok változásaira vonatkoznak (Teittinen és Virta, 2021). A diverzitási mérőszámok kombinációjának használata teljes képet adhat a diverzitásmintázatról, a diverzitás főbb környezeti tényezőkre adott válaszairól, beleértve a fajok filogenetikai pozícióját, a különböző közösségekben elfoglalt helyét és a betöltött funkcióját. Eredményeink hangsúlyozzák a bentikus kovaalgák vizsgálatának és a különböző diverzitásmérések figyelembevételének fontosságát a regionális szintű természetvédelmi tervezésben és segítséget nyújtanak a megfelelő mutatók kiválasztásában a jövőbeli vízgazdálkodási és természetvédelmi feladatokhoz (García-Girón et al., 2019; B-Béres et al., 2021).

RÖVID KITEKINTÉS

Faj- és jellegalapú vizsgálataink, ahogy általában a bentikus kovaalgák ökológiai vizsgálatai és az állapotértékelések is mikroszkópos vizsgálatokon alapulnak, amelyek kiegészülhetnek (Masouras et al., 2021) prediktív modellekkel (Pardo et al., 2018) és a gépi tanulás eszközeivel is (Feio et al., 2020). A nagy áteresztőképességű szekvenálási technológia (Slatko et al., 2018) megjelenése azonban hirtelen átrendezte a kutatási irányokat és lehetőségeket ezen a tudományterületen is. A környezeti mintában megtalálható fajok DNS szekvencia sorrendjének együttes meghatározása (metabárkódolás) több száz minta taxonómiai azonosítását teszi lehetővé egy időben, mely egy rövid standardizált DNS szekvencia (pl. operatív rendszertani egységek, pontos szekvenciavariáns, egyedi szekvenciaegységek) azonosításán alapul (Taberlet et al., 2012). Ez az új módszer forradalmasítja a biodiverzitás vizsgálatokat és lehetővé teszi a teljes biodiverzitás becslését, és hatékony eszközzé válhat a biomonitorozásban (e.g. Tapolczai et al., 2019; Kahlert et al., 2021) és a természetvédelemben (Ruppert et al., 2019) is. A DNS szekvenciák azonosítása azonban csak akkor nyer értelmet, ha azokhoz konkrét fajokat és így ökológiai információt társítunk. Ezért az egyik lehetséges út a jövőben, ha a metabarkódolás során a taxonómiai egységek elkülönítését a rájuk vonatkozó ökológiai ismeretre alapozzuk a morfológiai vagy genetikai kritériumok helyett (Tapolczai et al., 2021). A funkcionális tulajdonságok taxonómiából történő becslése azonban figyelmen kívül hagyja a különböző ökotípusokat és a pángenomokat. Továbblépni ezért a metagenomika és a metatranszkriptomika felé lehet, melyek nagy előnye, hogy hozzáférhetnek a funkcionális

gének (metagenomika) és a ténylegesen kifejeződő funkciók (metatranszkriptomika) teljes köréhez a mikrobiális közösségeken belül (Hoerstmann et al., 2022).

A KUTATÁSOKAT TÁMOGATÓ PROJEKTEK

Az értekezésben szereplő kutatások megvalósítását és személyi feltételeit a következő pályázati támogatások tették lehetővé: OTKA K81599, OTKA K 75552, NKFIH K120595, NKFIH K119208, NKFIH-1158-6/2019, GINOP-2.3.3-15-2016-0009, GINOP-2.3.2-15-2016-00016, GINOP- 2.3.2-15-2016-00019, TÁMOP 4.2.4. A/2-11-1-2012-0001, TÁMOP-4.2.2.A-11/1/KONV-2012-0064, TAMOP 4.2.2/B-10/1-2010-0025, EFOP-3.6.1-16-2016-00015, EFOP-3.6.1-16-2016-00015, 20385-/2018/FEKUSTRAT program, Otto Kinne Foundation.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Hálás vagyok **Padisák Judit**nak, aki tudományos kíváncsisággal „fertőzött meg” és aki lehetőséget biztosított, hogy a 2000-es évek elején egy hazai és nemzetközi szinten is alig kutatott témával kezdjek el foglalkozni. Judit témavezetőként, később kutatócsoport vezetőként szakmailag és emberileg is támogatott több mint húsz éven keresztül, amit nagyon köszönök. Köszönettel tartozom **Buczkó Krisztiná**nak, hogy osztozni tudtam vele a kovaalgák lenyűgöző világának szeretetében és hogy bármikor bármilyen problémával fordulhattam hozzá segítségért. Judit és Krisztina, az a két ember, akik alapvetően meghatározták a kutatásba vetett hitemet, elkötelezettségemet és látásmódomat. Nem tudom eléggé kifejezni köszönetem **Lengyel Edinán**ak, aki hallgatóként és PhD hallgatóként is engem választott témavezetőjének, aztán nemcsak kollégám, hanem igazi kutatótársam lett, akivel már félszavakból is értjük egymást és közösen gyűrjük le a mindennapi nehézségeket és örülünk az elért eredményeknek. Köszönöm továbbá a **Pannon Egyetem Limnológia Kutatócsoport** egykori és mai kollégáinak, hallgatóinak is, hogy támogatták munkámat és mindig fordulhattam hozzájuk segítségért. Külön köszönöm **Hubai Katalin Eszternek, Luciane O. Crossettinek, Selmeczy Gézának, Siki Andrának, Szabó Beátának, Tapolczai Kálmánnak** és **Zsuga-Biró Ritá**nak az összehangolt és jól működő közös munkát. Köszönöm **B-Béres Viktóriának, Hajnal Évának, Korponai Jánosnak** és **Trájer Attilának**, hogy mindig számíthattam rájuk a szakmai kérdések megvitatásában. Külön köszönetemet fejezem ki azoknak a kollégáknak, név szerint **Alois Herzignek, Ambrus Andrásnak, Boros Emilnek, Kovács Katának, Kovács Sándornak, Kugler Péternek, Pellinger Attilának, Pigniczki Csabának, Sápi Tamásnak** és **Takács Péternek**, akik a szikes tavak iránti mérhetetlen érdeklődésemet szívesen fogadták és minden eszközzel biztosították a terepi mintavételek megvalósítását. Hálás vagyok szüleimnek is, hogy a tudománytól távol álló emberekként is mindvégig támogatták a pályafutásomat. Nagyon köszönöm **férjemnek, Zsoltnak és fiaimnak, Somának és Csongornak** türelmüket és hogy szeretetükkel és mosolyukkal mindig átlendítettek a nehéz pillanatokon.

Köszönettel tartozom a **Magyar Tudományos Akadémiának** a 14 év alatti gyermeket nevelő kutatónők az MTA doktora cím megszerzésére irányuló kérelem benyújtásához szükséges értekezés megírásának támogatásért.

IRODALOMJEGYZÉK

Aarnio, S. & J. Soininen 2021. Taxonomic and functional diversity covary in rock pool microalgal communities despite their different drivers. Ecology and Evolution 11: 11852–11873.

Abe, S.-I., K. Uchida, T. Nagumo & J. Tanaka, 2007. Alterations in the biomass-specific productivity of periphyton assemblages mediated by fish grazing. Freshwater Biology 52: 1486–1493.

Abellán, P., D. T. Bilton, A. Millán, D. Sánchez-Fernández & P. M. Ramsay, 2006. Can taxonomic distinctness assess anthropogenic impacts in inland waters? A case study from a Mediterranean river basin. Freshwater Biology 51: 1744–1756.

Abonyi, A., Z. Horváth & R. Ptacnik, 2018a. Functional richness outperforms taxonomic richness in predicting ecosystem functioning in natural phytoplankton communities. Freshwater Biology 63: 178–186.

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

Ács, É., 1998. Short-term fluctuations in the benthic algal compositions on artificial substratum in a large river (River Danube, near Budapest). Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen 26: 1653–1656.

Ács, É., 2007. A Velencei-tó bevonatlakó algáinak tér-és időbeli változása, kapcsolata a tó ökológiai állapotával. Acta Biologica Debrecina Oecologica Hungarica 17, Hydrobiological Monographs Vol. 1: 9-111.

Ács, É. & K. T. Kiss, 2004. Algológiai praktikum. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.pp. 361.

Ács, É., K. Buczkó & G. Lakatos, 1991. A Velencei-tó és a Fertő nádbevonatának összehasonlító algológiai elővizsgálata. Botanikai Közlemények 78: 95–111.

Ács, É., G. Borics, P. Boda, B. Csányi, M. Duleba, A. Engloner, T. Erős, A. Földi, I. Grikorszky, Á. I. György et al., 2015. Magyarország felszíni vizeinek ökológiai állapotértékelő módszerei. Magyar Kémikusok Lapja 70: 374-380.

Ács, É., A. Földi, C. F. Vad, Z. Trábert, K. T. Kiss, M. Duleba, G. Borics, I. Grigorszky & Z. Botta-Dukát, 2019. Trait-based community assembly of epiphytic diatoms in saline astatic ponds: a test of the stress-dominance hypothesis. Scientific Reports 9: 1–11.

Admiraal, W., H. Peletier & T. Brouwer, 1984. The seasonal succession patterns of diatom species on an intertidal mudflat: an experimental analysis. Oikos 42: 30–40.

Alahuhta, J., T. Erős, O.-M. Kärnä, J. Soininen, J. Wang & J. Heino, 2019. Understanding environmental change through the lens of trait-based, functional, and phylogenetic biodiversity in freshwater ecosystems. Environmental Reviews 27: 263–273.

Alcocer, J. & E. Escobar, 1990. The drying up of the Mexican Plateau axalapazcos. Salinet 4: 34–36.

Alfonso, M. B., J. Zunino & M. C. Piccolo, 2017. Impact of water input on plankton temporal dynamics from a managed shallow saline lake. Annales de Limnologie - International Journal of Limnology 53: 391–400.

Algarte, V. M., G. Pavan, F. Ferrari & T. A. V. Ludwig, 2017. Biological straits of diatoms in the characterisation of a reservoir and stream in a subtropical region. Brazilian Journal of Botany 40: 137–144.

Allan, J. D., 2001. Stream Ecology. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. pp.388.

Allan, J. D., 2004. Landscapes and riverscapes: the influence of land use on stream ecosystems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 35: 257–284.

Alvial, I. E., F. J. Cruces, A. E. Araneda & R. E. Urrutia, 2008. Estructura comunitaria de diatomeas presentes en los sedimentos superficiales de ocho lagos andinos de Chile central [Diatoms community structure in superficial sediments of eight Andean lakes of central Chile]. Revista Chilena de Historia Natural 81: 83–94.

Anacker, B. L. & S. P. Harrison, 2012. Historical and ecological controls on phylogenetic diversity in Californian plant communities. The American Naturalist 180: 257–269.

Andrén, C. & A. Jarlman, 2008. Benthic diatoms as indicators of acidity in streams. Fundamental and Applied Limnology 173: 237–253.

APHA [American Public Health Association], 1998. Standard methods for the examination of water and wastewater. United Book Press, Baltimore. pp. 541.

Archibald, R. E. M., 1972. Diversity in some South African diatom associations and its relation to water quality. Water Research 6: 1229–1238.

Austen, D. J., P. B. Bayley & B. W. Menzel, 1994. Importance of the guild concept to fisheries research and management. Fisheries 19: 12–20.

Austin, M. P., 1987. Models for the analysis of species' response to environmental gradients. In Prentice, I. C. & E. van der Maarel (eds), Theory and models in vegetation science. Advances in vegetation science. Springer, Dordrecht: 35–45.

Bahls, L. L., 1993. Periphyton bioassessment methods for Montana streams. Water Quality Bureau, Department of Health and Environmental Sciences, Helena. pp. 128.

Barnosky, A. D., N. Matzke, S. Tomiya, G. O. Wogan, B. Swartz, T. B. Quental, C. Marshall, J. L. McGuire, E. L. Lindsey & K. C. Maguire, 2011. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived?. Nature 471: 51–57.

Barnum, T. R., D. E. Weller & M. Williams, 2017. Urbanization reduces and homogenizes trait diversity in stream macroinvertebrate communities. Ecological Applications 27: 2428–2442.

Bayona, Y., M. Roucaute, K. Cailleaud, L. Lagadic, A. Bassères & T. Caquet, 2014. Structural and biological trait responses of diatom assemblages to organic chemicals in outdoor flow-through mesocosms. Environmental Pollution 192: 186–195.

B-Béres, V., P. Török, Z. Kókai, E. T-Krasznai, B. Tóthmérész & I. Bácsi, 2014. Ecological diatom guilds are useful but not sensitive enough as indicators of extremely changing water regimes. Hydrobiologia 738: 191–204.

B-Béres, V., Á. Lukács, P. Török, Z. Kókai, Z. Novák, E. T-Krasznai, B. Tóthmérész & I. Bácsi, 2016. Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream. Ecological Indicators 64: 31–38.

B-Béres, V., P. Török, Z. Kókai, Á. Lukács, E. T-Krasznai, B. Tóthmérész & I. Bácsi, 2017. Ecological background of diatom functional groups: comparability of classification systems. Ecological Indicators 82: 183–188.

B-Béres, V., B. Tóthmérész, I. Bácsi, G. Borics, A. Abonyi, K. Tapolczai, F. Rimet, A. Bouchez, G. Várbíró & P. Török, 2019. Autumn drought drives functional diversity of benthic diatom assemblages of continental intermittent streams. Advances in Water Resources 126: 129–136.

B-Béres, V., C. Stenger-Kovács, P. Török & E. T-Krasznai, 2021. Are recent protection strategies sufficient for maintaining diverse freshwater benthic diatom assemblages? Ecological Indicators 127: 107782.

B-Béres, V. C. Stenger-Kovács, K. Buczkó, J. Padisák, G. B. Selmeczy, E. Lengyel & K. Tapolczai, 2023. Ecosystem services provided by freshwater and marine diatoms. Hydrobiologia 850: 2707-2733.

Beecher, H. A., E. R. Dott & R. F. Fernau, 1988. Fish species richness and stream order in Washington State streams. Environmental Biology of Fishes 22: 193–209.

Bellinger, B. J., C. Cocquyt & C. M. O'Reilly, 2006. Benthic diatoms as indicators of eutrophication in tropical streams. Hydrobiologia 573: 75–87.

Bere, T. & J. G. Tundisi, 2011. Influence of ionic strength and conductivity on benthic diatom communities in a tropical river (Monjolinho), São Carlos-SP, Brazil. Hydrobiologia 661: 261–276.

Berthon, V., A. Bouchez & F. Rimet, 2011. Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south-eastern France. Hydrobiologia 673: 259–271.

Bey, M.-Y. & L. Ector, 2013. Atlas des diatomées des cours d'eau de la region Rhône-Alpes. Vols. 1–6. http://www.rhone-alpes.developpement-durable.gouv.fr

Bhattacharyya, P. & B. E. Volcani, 1980. Sodium-dependent silicate transport in the apochlorotic marine diatom *Nitzschia alba*. Proceedings of the National Academy of Sciences 77: 6386–6390.

Bichoff, A., N. C. Osorio, D. T. Ruwer, B. Dunck & L. Rodrigues, 2018. Trait structure and functional diversity of periphytic algae in a floodplain conservation area. Brazilian Journal of Botany 41: 601–610.

Biggs, B. J. & H. A. Thomsen, 1995. Disturbance of stream periphyton by perturbations in shear stress: time to structural failure and differences in community resistance. Journal of Phycology 31: 233–241.

Biggs, B. J. & R. A. Smith, 2002. Taxonomic richness of stream benthic algae: effects of flood disturbance and nutrients. Limnology and Oceanography 47: 1175–1186.

Birks, H. J. B., 2010. Numerical methods for the analysis of diatom assemblage data. In Smol, J. P. & E. F. Stroemer (eds) The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. Cambridge University Press, Cambridge: 23–54.

Blanchet, F. G., P. Legendre & D. Borcard, 2008. Forward selection of explanatory variables. Ecology 89: 2623–2632.

Blanco, S., L. Ector & E. Bécares, 2004. Epiphytic diatoms as water quality indicators in Spanish shallow lakes. Vie et Milieu / Life & Environment 54: 71–79.

Blanco, S., C. Cejudo-Figueiras, L. Tudesque, E. Bécares, L. Hoffmann & L. Ector, 2012. Are diatom diversity indices reliable monitoring metrics?. Hydrobiologia 695: 199–206.

Blanco, S., I. Álvarez-Blanco, C. Cejudo-Figueiras, I. De Godos, E. Bécares, R. Muñoz, H. O. Guzman, V. A. Vargas & R. Soto, 2013. New diatom taxa from high-altitude Andean saline lakes. Diatom Research 28: 13–27.

Blanco, S., C. Cejudo-Figueiras, I. Álvarez-Blanco, E. van Donk, E. M. Gross, L.-A. Hansson, K. Irvine, E. Jeppesen, T. Kairesalo, B. Moss et al., 2014. Epiphytic diatoms along environmental gradients in Western European shallow lakes. CLEAN–Soil, Air, Water 42: 229–235.

Blinn, D. W., 1991. The diatom flora of Lake Eyre South: a large episodically filled salt lake in South Australia. Hydrobiologia 210: 101–104.

Blinn, D. W., 1993. Diatom community structure along physicochemical gradients in saline lakes. Ecology 74: 1246–1263.

Blinn, D. W. & P. C. Bailey, 2001. Land-use influence on stream water quality and diatom communities in Victoria, Australia: a response to secondary salinization. Hydrobiologia 466: 231–244.

Blondel, J., 2003. Guilds or functional groups: does it matter? OIKOS 100: 223–231.

Boix, D., J. Sala & R. Moreno-Amich, 2001. The faunal composition of Espolla pond (NE Iberian Peninsula): the neglected biodiversity of temporary waters. Wetlands 21: 577–592.

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

Bolla, B., B. Borics, K. T. Kiss, N. M. Reskóné, G. Várbíró & É. Ács, 2010. Recommendations for ecological status assessment of Lake Balaton (largest shallow lake of Central Europe), based on benthic diatom communities. Vie et Milieu / Life & Environment 60: 197–208.

Borcard, D., P. Legendre & P. Drapeau, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. Ecology 73: 1045–1055.

Borchardt, M. A., 1996. Nutrients. In: Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego: 183–227.

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

Borics, G., É. Ács, P. Boda, E. Boros, T. Erős, I. Grigorszky, K. T. Kiss, S. Lengyel, N. M. Reskóné & B. Somogyi, 2016. Water bodies in Hungary – an overview of their management and present state. Hungarian Journal of Hydrology 96: 57–67.

Boros, E., 1999. A magyarországi szikes tavak és vizek ökológiai értékelése. Acta biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 9: 13–80.

Boros, E. & L. Vörös, 2010. A magyarországi szikes tavak sótartalma és ionösszetétele. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 22: 37–51.

Boros, E. & M. Kolpakova, 2018. A review of the defining chemical properties of soda lakes and pans: an assessment on a large geographic scale of Eurasian inland saline surface waters. PLoS ONE 13: e0202205.

Boros, E., S. Andrikovics, B. Kiss & L. Forró, 2006a. Feeding ecology of migrating waders (Charadrii) at sodic-alkaline pans in the Carpathian Basin. Bird Study 53: 86–91.

Boros, E., S. Bánfi & L. Forró, 2006b. Anostracans and microcrustaceans as potential food sources of waterbirds on sodic pans of the Hungarian plain. Hydrobiologia 567: 341–349.

Boros, E., L. Forró, G. Gere, O. Kiss, L. Vörös & S. Andrikovics, 2008. The role of aquatic birds in the regulation of trophic relationships of continental soda pans in Hungary. Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae 54: 189–206.

Boros, E., Z. Ecsedi & J. Oláh, 2013. Ecology and management of soda pans in the Carpathian Basin. Hortobágy Environmental Association, Balmazújváros. pp. 551.

Boros, E., Z. Horváth, G. Wolfram & L. Vörös, 2014. Salinity and ionic composition of the shallow astatic soda pans in the Carpathian Basin. Annales de Limnologie - International Journal of Limnology 50: 59–69.

Boros, E., C. Pigniczki, T. Sápi, K. V.-Balogh, L. Vörös & B. Somogyi, 2016. Waterbird-mediated productivity of two soda pans in the Carpathian Basin in Central Europe. Waterbirds 39: 388–401.

Boros, E., K. V.-Balogh, L. Vörös & Z. Horváth, 2017. Multiple extreme environmental conditions of intermittent soda pans in the Carpathian Basin (Central Europe). Limnologica 62: 38–46.

Boros, E., K. V.-Balogh, B. Csitári, L. Vörös & A. J. Székely, 2020. Macrophytes and groundwater drive extremely high organic carbon concentration of soda pans. Freshwater Biology 65: 1555–1568.

Boros, E., A. Takács, P. Dobosy & L. Vörös, 2021. Extreme guanotrophication by phosphorus in contradiction with the productivity of alkaline soda pan ecosystems. Science of the Total Environment 793: 148300.

Boros, E., Z. Inelova, Z. Lánczos & Z. Végvári, 2023. Waterbird guilds predict environmental attributes of inland saline aquatic ecosystems on multi-spatial scales. Science of the Total Environment 855: 158845.

Borsodi, A. K., M. Knáb, K. Czeibert, K. Márialigeti, L. Vörös & B. Somogyi, 2013. Planktonic bacterial community composition of an extremely shallow soda pond during a phytoplankton bloom revealed by cultivation and molecular cloning. Extremophiles 17: 575–584.

Brabec, K. & K. Szoszkiewicz, 2006. Macrophytes and diatoms – major results and conclusions from the STAR project. In Furse, M. T., D. Hering, K. Brabec, A. Buffagni, L. Sandin & P. F. M. Verdonschot (eds), The ecological status of European rivers: evaluation and intercalibration of assessment methods.Springer, Dordrecht: 175–178.

Bradshaw, E. G., A. B. Nielsen & N. J. Anderson, 2006. Using diatoms to assess the impacts of prehistoric, pre-industrial and modern land-use on Danish lakes. Regional Environmental Change 6: 17–24.

Buczkó, K., 1986. A comparative study of the periphytic algae on three different flower plant species in Lake Hidegségi Fertő, Hungary. Studia Botanica Hungarica 19: 63–71.

Buczkó, K. & J. Padisák, 1987-1988. Perifiton vizsgálat a Fertő átjáró tavában. I. Kovaalgák. Botanikai Közlemények 74-75: 127–140.

Buczkó, K. & É. Ács, 1996-1997. Zonation of periphytic algae in two Hungarian shallow lakes (Lake Velence and Fertő). Acta Botanica Hungarica 40: 21–34.

Bunn, S. E., P. M. Davies & T. D. Mosisch, 1999. Ecosystem measures of river health and their response to riparian and catchment degradation. Freshwater Biology 41: 333–345.

Burkholder, J.M., 1996. Interactions of benthic algae with their substrata. In: Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), Algal ecology: freshwater benthic ecosystem. Academic Press, San Diego: 253–297.

Butchart, S. H., M. Walpole, B. Collen, A. Van Strien, J. P. W. Scharlemann, R. E. Almond, J. E. M. Baillie, B. Bomhard, C. Brown, J. Bruno et al., 2010. Global biodiversity: indicators of recent declines. Science 328: 1164–1168.

Campbell, W. B., R. Arce-Pérez & J. A. Gómez-Anaya, 2008. Taxonomic distinctness and aquatic Coleoptera: comparing a perennial and intermittent stream with differing geomorphologies in Hidalgo, Mexico. Aquatic Ecology 42: 103–113.

Cardinale, B. J., M. A. Palmer, A. R. Ives & S. S. Brooks, 2005. Diversity – productivity relationships in streams vary as a function of the natural disturbance regime. Ecology 86: 716–726.

Carrick, H. J. & A. D. Steinman, 2001. Variation in periphyton biomass and species composition in Lake Okeechobee, Florida (USA): distribution of algal guilds along environmental gradients. Archiv für Hydrobiologie 152: 411–438.

Catalan, J., M. G. Barbieri, F. Bartumeus, P. Bitušík, I. Botev, A. Brancelj, D. Cogălniceanu, M. Manca, A. Marchetto, N. Ognjano-Rumenova et al., 2009. Ecological thresholds in European alpine lakes. Freshwater Biology 54: 2494–2517.

Cejudo-Figueiras, C., I. Alvarez-Blanco, E. Bécares & S. Blanco, 2010. Epiphytic diatoms and water quality in shallow lakes: the neutral substrate hypothesis revisited. Marine and freshwater research 61: 1457–1467.

CEN [Comité Européen de Normalisation], 2003. Water quality guidance standard for the routine sampling and pretreatment of benthic diatoms from rivers. EN 13946:2003, Geneva.

Çetin, T., C. N. Solak & E. Yılmaz, 2021. Testing the performance of European diatom indices for evaluating the ecological status in the Kızılırmak basin, Turkey: flowing waters. Environmental Science and Pollution Research 28: 43567–43578.

Chaib, N., A. H. Alfarhan, K. A. Al-Rasheid & B. Samraoui, 2011. Environmental determinants of diatom assemblages along a North African wadi, the Kebir-East, North-East Algeria. Journal of Limnology 70: 33–40.

Chen, C.-P., Y.-H. Gao & P. Lin, 2010. Geographical and seasonal patterns of epiphytic diatoms on a subtropical mangrove (*Kandelia candel*) in southern China. Ecological Indicators 10: 143–147.

Cholnoky, B., 1929. Adnotationes criticae ad floram Bacillarium Hungariae. IV. Floristisch-ökologische Bacillarien Untersuchungen in den südlichen Teilen der ungarischen Tiefebene (Alföld). Magyar Botanikai Lapok 28: 100–155.

Cibils, L., R. Principe, J. Márquez, N. Gari, & R. Albariño, 2015. Functional diversity of algal communities from headwater grassland streams: How does it change following afforestation? Aquatic Ecology 49: 453–466.

Cibils-Martina, L., R. E. Principe, J. A. Márquez, E. N. Gari & R. J. Albariño, 2017. Succession of algal communities in headwaters: a comparison of pine afforested and natural grassland streams. Ecological Research 32: 423–434.

Ćirić, M., B. Gavrilović, J. Krizmanić, B. P. Dojčinović & D. Vidaković, 2021. Can a benthic diatom community complement chemical analyses and discriminate between disturbed and undisturbed saline wetland habitats? A study of seven soda pans in Serbia. Wetlands Ecology and Management 29: 451–466.

Clarke, K. R. & R. M. Warwick, 2001. A further biodiversity index applicable to species lists: variation in taxonomic distinctness. Marine Ecology Progress Series 216: 265–278.

Cochero, J., A. M. Romaní & N. Gómez, 2013. Delayed response of microbial epipelic biofilm to nutrient addition in a Pampean stream. Aquatic Microbial Ecology 69: 145–155.

Cognetti, G. & F. Maltagliati, 2000. Biodiversity and adaptive mechanisms in brackish water fauna. Marine Pollution Bulletin 40: 7–14.

Collinson, N. H., J. Biggs, A. Corfield, M. J. Hodson, D. Walker, M. Whitfield & P. J. Williams, 1995. Temporary and permanent ponds: an assessment of the effects of drying out on the conservation value of aquatic macroinvertebrate communities. Biological Conservation 74: 125–133.

Colls, A., N. Ash & N. Ikkala, 2009. Ecosystem-based adaptation: a natural response to climate change. Gland, Switzerland: IUCN. pp. 16.

Comín, F. A., M. Cabrera & X. Rodó, 1999. Saline lakes: integrating ecology into their management future. In Harper, D.M., B. Brierley, A. J. D. Ferguson & G. Phillips (eds), The ecological bases for lake and reservoir management. Springer, Dordrecht: 241–251.

Copernicus, 2020. Copernicus Land Monitoring Service 2006, version v.20. https://land.copernicus.eu/pan-european/corineland- cover/clc-2006?tab=download.

Cornwell, W. K. & D. D. Ackerly, 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. Ecological Monographs 79: 109–126.

Cozma, N. J., C. F. Vad, Z. Horváth, B. Kiss, Z. Müller, V. B. Viski & S. Lengyel, 2020. Extreme weather drives spatial and temporal variation in water bug (Heteroptera: Gerromorpha, Nepomorpha) assemblages in soda pans in Hungary. Inland Waters 10: 397–408.

Cox, E. J., 1996. Identification of freshwater diatoms from live material. Chapman & Hall Press, London. pp. 158.

Crossetti, L. O., C. Stenger-Kovács & J. Padisák, 2013. Coherence of phytoplankton and attached diatom-based ecological status assessment in Lake Balaton. Hydrobiologia 716: 87–101.

Crunkilton, R. L. & R. M. Duchrow, 1991. Use of stream order and biological indices to assess water quality in the Osage and Black river basins of Missouri. Hydrobiologia 224: 155–166.

Csitári, B., A. Bedics, T. Felföldi, E. Boros, H. Nagy, I. Máthé & A. J. Székely, 2022. Anion-type modulates the effect of salt stress on saline lake bacteria. Extremophiles 26: 12.

Cunillera-Montcusí, D., M. Beklioğlu, M. Cañedo-Argüelles, E. Jeppesen, R. Ptacnik, C. A. Amorim, S. E. Arnott, S. A. Berger, S. Brucet, H. A. Dugan et al., 2022. Freshwater salinisation: a research agenda for a saltier world. Trends in Ecology & Evolution 37: 440–453.

Cushing, C. E., K. W. Cummins, G. W. Minshall & R. L. Vannote, 1983. Periphyton, chlorophyll *a*, and diatoms of the Middle Fork of the Salmon River, Idaho. Ecography 6: 221–227.

Cuthbert, I. D. & P. del Giorgio, 1992. Toward a standard method of measuring color in freshwater. Limnology and Oceanography 37: 1319–1326.

Dahm, V., D. Hering, D. Nemitz, W. Graf, A. Schmidt-Kloiber, P. Leitner, A. Melcher & C. K. Feld, 2013. Effects of physico-chemistry, land use and hydromorphology on three riverine organism groups: a comparative analysis with monitoring data from Germany and Austria. Hydrobiologia 704: 389–415.

Dargám, R. M., 1994. Geochemistry of waters and brines from the Salinas Grandes basin, Córdoba, Argentina. I. Geomorphology and hydrochemical characteristics. International Journal of Salt Lake Research 3: 137–158.

De Bernardi, R., A. Calderoni & R. Mosello, 1996. Environmental problems in Italian lakes, and lakes Maggiore and Orta as successful examples of correct management leading to restoration. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen 26: 123–138.

De Deckker, P., 1988. Biological and sedimentary facies of Australian salt lakes. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 62: 237–270.

Dela-Cruz, J., T. I. M. Pritchard, G. Gordon & P. Ajani, 2006. The use of periphytic diatoms as a means of assessing impacts of point source inorganic nutrient pollution in south-eastern Australia. Freshwater Biology 51: 951–972.

Della Bella, V., C. Puccinelli, S. Marcheggiani & L. Mancini, 2007. Benthic diatom communities and their relationship to water chemistry in wetlands of central Italy. Annales de Limnologie - International Journal of Limnology 43: 89–99.

DeNicola, D. M. & M. Kelly, 2014. Role of periphyton in ecological assessment of lakes. Freshwater Science 33: 619–638.

Díaz, S. & M. Cabido, 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. Trends in Ecology & Evolution 16: 646–655.

Díaz, S., A. Purvis, J. H. C. Cornelissen, G. M. Mace, M. J. Donoghue, R. M. Ewers, P. Jordano & W. D. Pearse, 2013. Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. Ecology and Evolution 3: 2958–2975.

Dickson, K. L., J. Cairns Jr, B. C. Gregg, D. I. Messenger, J. L. Plafkin & W. H. van der Schalie, 1977. Effects of intermittent chlorination on aquatic organisms and communities. Journal (Water Pollution Control Federation) 49: 35–44.

Ding, N., W. Yang, Y. Zhou, I. González-Bergonzoni, J. Zhang, K. Chen, N. Vidal, E. Jeppesen, Z. Liu & B. Wang, 2017. Different responses of functional traits and diversity of stream macroinvertebrates to environmental and spatial factors in the Xishuangbanna watershed of the upper Mekong River Basin, China. Science of the Total Environment 574: 288–299.

Dionisio-Sese, M. L. & S. Miyachi, 1992. The effect of sodium chloride on carbonic anhydrase activity in marine microalgae. Journal of Phycology 28: 619–624.

Docile, T., D. C. Rosa, R. Figueiró & J. Nessimian, 2016. Urbanisation alters the flow of energy through stream food webs. Insect Conservation and Diversity 9: 416–426.

Dodds, W. K., 1992. A modified fiber-optic light microprobe to measure spherically integrated photosynthetic photon flux density: characterization of periphyton photosynthesis-irradiance patterns. Limnology and Oceanography 37: 871–878.

Dodds, P. S. & D. H. Rothman, 2000. Scaling, universality, and geomorphology. Annual Review of Earth and Planetary Sciences 28: 571–610.

Dolédec, S. & B. Statzner, 2008. Invertebrate traits for the biomonitoring of large European rivers: an assessment of specific types of human impact. Freshwater Biology 53: 617–634.

Donászy, E., T. Hortobágyi, I. Kárpáti, J. Megyeri, A. Pénzes, G. Szemes & L. Varga, 1959. Das Leben des Szelider Sees. Die Binnengewässer Ungarns I. Limnologische Studien an Einem Natriumkarbonat- Chloridhaltigen See des Ungarischen Alföld. Akadémia Kiadó, Budapest. pp. 425.

Dudgeon, D., A. H. Arthington, M. O. Gessner, Z.-I. Kawabata, D. J. Knowler, C. Lévêque, R. J. Naiman, A.-H. Prieur-Richard, D. Soto, M. L. J. Stiassny & C. A. Sullivan, 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. Biological Reviews 81: 163–182.

Dufrêne, M. & P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs 67: 345–366.

Dunck, B., L. Rodrigues & D. C. Bicudo, 2015. Functional diversity and functional traits of periphytic algae during a short-term successional process in a Neotropical floodplain lake. Brazilian Journal of Biology 75: 587–597.

Dunck, B., V. M. Algarte, M. V. Cianciaruso & L. Rodrigues, 2016. Functional diversity and trait–environment relationships of periphytic algae in subtropical floodplain lakes. Ecological Indicators 67: 257–266.

Dunn, W. C., B. T. Milne, R. Mantilla & V. K. Gupta, 2011. Scaling relations between riparian vegetation and stream order in the Whitewater River network, Kansas, USA. Landscape Ecology 26: 983–997.

EC [European Commission], 2000. Directive of the European Parliament and of the Council 2000/60/EC. Establishing a Framework for community action in the field of water policy. European Commission, PECONS 3639/1/100 Rev 1, Luxembourg.

Edwards, K. F., E. Litchman & C. A. Klausmeier, 2013. Functional traits explain phytoplankton community structure and seasonal dynamics in a marine ecosystem. Ecology Letters 16: 56–63.

Ellingsen, K. E., K. R. Clarke, P. J. Somerfield & R. M. Warwick, 2005. Taxonomic distinctness as a measure of diversity applied over a large scale: the benthos of the Norwegian continental shelf. Journal of Animal Ecology 74: 1069–1079.

Ellis, D., 1985. Taxonomic sufficiency in pollution assessment. Marine Pollution Bulletin 16: 459.

Eloranta, P. V., 1982. Periphyton growth and diatom community structure in a cooling water pond. Hydrobiologia 96: 253–265.

Endrédi, A., F. Jordán & A. Abonyi, 2018. Trait-based paradise–or only feeding the computer with biology?. Community Ecology 19: 319–321.

Eugster, H. P. & B. F. Jones, 1979. Behavior of major solutes during closed-basin brine evolution. American Journal of Science 279: 609–631.

Falasco, E., F. Bona, A. M. Risso & E. Piano, 2021. Hydrological intermittency drives diversity decline and functional homogenization in benthic diatom communities. Science of the Total Environment 762: 143090.

Fang, Y., S. Ceola, K. Paik, G. McGrath, P. S. C. Rao, A. Montanari & J. W. Jawitz, 2018. Globally universal fractal pattern of human settlements in river networks. Earth's Future 6: 1134–1145.

Fehér, G., 2010. Kiskunsági fehér és barna vizű szikesek algaflórája. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica 22: 121–137.

Fehér, G. & A. Schmidt, 2003. Kiskunsági szikes tavak (KNPII) algológiai vizsgálata. Természetvédelmi Közlemények 10: 163–176.

Feio, M. J., S. R. Serra, A. Mortágua, A. Bouchez, F. Rimet, V. Vasselon & S. F. Almeida, 2020. A taxonomy-free approach based on machine learning to assess the quality of rivers with diatoms. Science of the Total Environment 722: 137900.

Flynn, D. F., N. Mirotchnick, M. Jain, M. I. Palmer & S. Naeem, 2011. Functional and phylogenetic diversity as predictors of biodiversity–ecosystem-function relationships. Ecology 92: 1573–1581.

Fore, L. S. & C. Grafe, 2002. Using diatoms to assess the biological condition of large rivers in Idaho (USA). Freshwater Biology 47: 2015–2037.

Fox, J. & S. Weisberg, 2018. Multivariate linear models in R. An appendix to an R companion to applied regression. Sage Publications, Thousand Oaks. pp. 30.

Földi, A., É. Ács, I. Grigorszky, L. Ector, C. E. Wetzel, G. Várbíró, K. T. Kiss, P. Dobosy, Z. Trábert, A. K. Borsodi & M. Duleba, 2018. Unexpected consequences of bombing. Community level response of epiphytic diatoms to environmental stress in a saline bomb crater pond area. PLoS ONE 13: e0205343.

Francoeur, S. N. & B. J. Biggs, 2006. Short-term effects of elevated velocity and sediment abrasion on benthic algal communities. Hydrobiologia 561: 59–69.

Frankovich, T. A., E. E. Gaiser, J. C. Zieman & A. H. Wachnicka, 2006. Spatial and temporal distributions of epiphytic diatoms growing on *Thalassia testudinum* Banks ex König: relationships to water quality. Hydrobiologia 569: 259–271.

Fritz, S. C., B. F. Cumming, F. Gasse & K. R. Laird, 2010. Diatoms as indicators of hydrologic and climatic change in saline lakes. In Smol, J. P. & E. F. Stroemer (eds), The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. Cambridge University Press, Cambridge: 186–208.

Gamier, J., G. Billen & M. Coste, 1995. Seasonal succession of diatoms and Chlorophyceae in the drainage network of the Seine River: observation and modeling. Limnology and Oceanography 40: 750–765.

García, C. M., R. García-Ruiz, M. Rendón, F. X. Niell & J. Lucena, 1997. Hydrological cycle and interannual variability of the aquatic community in a temporary saline lake (Fuente de Piedra, Southern Spain). Hydrobiologia 345: 131–141.

García-Girón, J., M. Fernández-Aláez & C. Fernández-Aláez, 2019. Redundant or complementary? Evaluation of different metrics as surrogates of macrophyte biodiversity patterns in Mediterranean ponds. Ecological Indicators 101: 614–622.

Gasse, F., 1986a. East African diatoms. Taxonomy, ecological distribution. Bibliotheca Diatomologica Band 11. J. Cramer, Stuttgart. pp 201.

Gasse, F., 1986b. East African diatoms and water pH. In Smol, J. P., R. W. Battarbee, R. B. Davis & J. Meriläinen (eds), Diatoms and lake acidity. Dr. W. Junk Publisher, Dordrecht: 149-168.

Gasse, F., P. Barker, P. A. Gell, S. C. Fritz & F. Chalie, 1997. Diatom-inferred salinity in palaeolakes: an indirect tracer of climate change. Quaternary Science Reviews 16: 547–563.

Gavioli, A., M. Milardi, G. Castaldelli, E. A. Fano & J. Soininen, 2019. Diversity patterns of native and exotic fish species suggest homogenization processes, but partly fail to highlight extinction threats. Diversity and Distributions 25: 983–994.

Gavrilović, B., M. Cirić, A. Vesić, D. Vidaković, B. Novaković & M. Živanović, 2018. Biodiversity overview of soda pans in the Vojvodina region (Serbia). Journal of the Geographical Institute Jovan Cvijić SASA 68: 195–214.

Gell, P. A., I. R. Sluiter & J. Fluin, 2002. Seasonal and interannual variations in diatom assemblages in Murray River connected wetlands in north-west Victoria, Australia. Marine and Freshwater Research 53: 981–992.

Gergely, E., E. Magyar & I. Nagy, 2001. A Torna-patak és vízgyűjtője területi kárelhárítási terve. Budapest. pp. 58.

Girard, V., S. Saint Martin, E. Buffetaut, J.-P. Saint Martin, D. Néraudeau, D. Peyrot, G. Roghi, E. Ragazzi & V. Suteethorn, 2020. Thai amber: insights into early diatom history?. Bulletin de la Société Géologique de France 191: 23.

Gómez, N. & M. Licursi, 2001. The Pampean Diatom Index (IDP) for assessment of rivers and streams in Argentina. Aquatic Ecology 35: 173–181.

Gordon, N. D., T. A. McHanon & B. L. Fintayson, 1994. Stream Hidrology. An Introduction for Ecologist. John Wiley & Sons, Milton. pp. 526.

Gottschalk, S. & M. Kahlert, 2012. Shifts in taxonomical and guild composition of littoral diatom assemblages along environmental gradients. Hydrobiologia 694: 41–56.

Gray, J. S., 2000. The measurement of marine species diversity, with an application to the benthic fauna of the Norwegian continental shelf. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 250: 23–49.

Gregersen, R. G., 2020. Addressing the challenges to understanding long-term lake change driven by anthropogenic impacts. PhD Thesis, University of Auckland.

Grimes, J. A. & S. R. Rushforth, 1983. Diatoms of surface sediments of Utah Lake, Utah, USA. Hydrobiologia 99: 161–174.

Grimm, N. B., S. H. Faeth, N. E. Golubiewski, C. L. Redman, J. Wu, X. Bai, & J. M. Briggs, 2008. Global change and the ecology of cities. Science 319: 756–760.

Grunow, A., 1860. Über neue und ungenügend bekannte Algen. Verhandlungen der Kaiserlich-Koniglichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien 10: 503–582.

Grunow, A., 1862. Die österrischen Diatomaceen nebst Anschluβ einiger neuer Arten von anderen Lokalitäten und einer kritischen Übersicht der bisher bekannten Gattungen. Verhandlungen der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. 12:315–472, 545–588.

Grunow, A., 1863. Über einige neue und ungenugend bekannte Arten und Gattungen von Diatomaceen. Verhandlungen der kaiserlichen und königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien (Zweite Folge) 13: 137–162.

Guiry, M. D., 2012. How many species of algae are there? Journal of Phycology 48: 1057–1063.

Guiry, M. D. & G. M. Guiry, 2018. AlgaeBase. World-wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. Accessed: 09 February 2018.

Guiry, M. D. & G. M. Guiry, 2019. AlgaeBase. World-wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org. Accessed: 24 November 2019.

Hajnal, É. & J. Padisák, 2008. Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database. In Nõges, T., R. Eckmann, K. Kangur, P. Nõges, A. Reinart, G. Roll, H. Simola & M. Viljanen (eds), European large lakes. Ecosystem changes and their ecological and socioeconomic impacts. Springer, Dordrecht: 227–237.

Hajnal, É., C. Stenger-Kovács, É. Ács & J. Padisák, 2009. DILSTORE software for ecological status assessment of lakes based on benthic diatoms. Fottea 9: 351–354.

Hajnal, É., G. Teke, C. Stenger-Kovács & J. Padisák, 2010. Information in the biological datasets and the biodiversity esti mation on the basis of the Peridat on-line database. International Symposium on Applied Informatics and Related Areas, Székesfehérvár: 32–35.

Hall, S. J. & S. P. Greenstreet, 1998. Taxonomic distinctness and diversity measures: responses in marine fish communities. Marine Ecology Progress Series 166: 227–229.

Hameed, H. A., 2003. The colonization of periphytic diatom species on artificial substrates in the Ashar canal, Basrah, Iraq. Limnologica 33: 54–61.

Hammer, U. T., 1986. Saline lake ecosystems of the world. Springer Science & Business Media, Berlin. pp. 616.

Hammer, U. T., 1990. The effects of climate change on the salinity, water levels and biota of Canadian prairie saline lakes. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen 24: 321–326.

Hammer, U. T., J. Shamess & R. C. Haynes, 1983. The distribution and abundance of algae in saline lakes of Saskatchewan, Canada. Hydrobiologia 105: 1–26.

Harper, D. M., R. B. Childress, M. M. Harper, R. R. Boar, P. Hickley, S. C. Mills, N. Otieno, T. Drane, E. Vareschi, O. Nasirwa et al., 2003. Aquatic biodiversity and saline lakes: lake Bogoria National Reserve, Kenya. Aquatic Biodiversity 500: 259–276.

Harper, J. L. & D. L. Hawksworth, 1994. Biodiversity: measurement and estimation. Preface. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences 345: 5–12.

Harrel, R. C., B. J. Davis & T. C. Dorris, 1967. Stream order and species diversity of fishes in an intermittent Oklahoma stream. American Midland Naturalist 78: 428–436.

He, F., W. Jiang, T. Tang & Q. Cai, 2015. Assessing impact of acid mine drainage on benthic macroinvertebrates: can functional diversity metrics be used as indicators? Journal of Freshwater Ecology 30: 513–524.

Heino, J., 2005. Functional biodiversity of macroinvertebrate assemblages along major ecological gradients of boreal headwater streams. Freshwater Biology 50: 1578–1587.

Heino, J. & J. Soininen, 2006. Regional occupancy in unicellular eukaryotes: a reflection of niche breadth, habitat availability or size-related dispersal capacity? Freshwater Biology 51: 672–685.

Heino, J., J. Soininen, J. Lappalainen & R. Virtanen, 2005. The relationship between species richness and taxonomic distinctness in freshwater organisms. Limnology and Oceanography 50: 978–986.

Heino, J., H. Mykrä, H. Hämäläinen, J. Aroviita & T. Muotka, 2007. Responses of taxonomic distinctness and species diversity indices to anthropogenic impacts and natural environmental gradients in stream macroinvertebrates. Freshwater Biology 52: 1846–1861.

Heino, J., L. M. Bini, S. M. Karjalainen, H. Mykrä, J. Soininen, L. C. G. Vieira & J. A. F. Diniz-Filho, 2010. Geographical patterns of micro-organismal community structure: are diatoms ubiquitously distributed across boreal streams? Oikos 119: 129–137.

Heino, J., A. S. Melo, T. Siqueira, J. Soininen, S. Valanko & L. M. Bini, 2015. Metacommunity organisation, spatial extent and dispersal in aquatic systems: patterns, processes and prospects. Freshwater Biology 60: 845–869.

Hering, D., R. K. Johnson, S. Kramm, S. Schmutz, K. Szoszkiewicz & P. F. Verdonschot, 2006. Assessment of European streams with diatoms, macrophytes, macroinvertebrates and fish: a comparative metric-based analysis of organism response to stress. Freshwater Biology 51: 1757–1785.

Hickman, M., 1982. The removal of a heated water discharge from a lake and the effect upon an epiphytic algal community. Hydrobiologia 87: 21–32.

Higgins, J. V., M. T. Bryer, M. L. Khoury & T. W. Fitzhugh, 2005. A freshwater classification approach for biodiversity conservation planning. Conservation Biology 19: 432–445.

Hill, W.R., 1996. Effects of light. In Stevenson, R.J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego: 121–148.

Hillebrand, H., C.-D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollingher & T. Zohary, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. Journal of Phycology 35: 403–424.

Hoagland, K. D., S. C. Roemer & J. R. Rosowski, 1982. Colonization and community structure of two periphyton assemblages, with emphasis on the diatoms (Bacillariophyceae). American Journal of Botany 69: 188–213.

Hoerstmann, C., S. Wohlrab & U. John, 2022. Concepts towards functional eukaryotic microbial biogeography in the Ocean. Journal of Marine Science and Engineering 10: 1730.

Hofmann, G., 1999. Trophiebewertung von Seen anhand von Aufwuchsdiatomeen. In Tümpling, W. Von & G. Friedrich (eds), Biologische Gewasseruntersuchung, pp. 319–333.

Hofmann, G., H. Lange-Bertalot & M. Werum, 2013. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa: Bestimmungsflora Kieselalgen für die ökologische Praxis; über 700 der häufigsten Arten und ihrer Ökologie. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. pp. 908.

Hoorman, J., T. Hone, T. Sudman, T. Dirksen, J. Iles & K. R. Islam, 2008. Agricultural impacts on lake and stream water quality in Grand Lake St. Marys, Western Ohio. Water, Air, and Soil Pollution 193: 309–322.

Horváth, Z., C. F. Vad, L. Vörös & E. Boros, 2013a. Distribution and conservation status of fairy shrimps (Crustacea: Anostraca) in the astatic soda pans of the Carpathian basin: the role of local and spatial factors. Journal of Limnology 72: 103–116.

Horváth, Z., C. F. Vad, L. Vörös & E. Boros, 2013b. The keystone role of anostracans and copepods in European soda pans during the spring migration of waterbirds. Freshwater Biology 58: 430–440.

Horváth, Z., C. F. Vad, A. Tóth, K. Zsuga, E. Boros, L. Vörös & R. Ptacnik, 2014. Opposing patterns of zooplankton diversity and functioning along a natural stress gradient: when the going gets tough, the tough get going. Oikos 123: 461–471.

Horváth, Z., H. H. Tsegazeabe, C. F. Vad, R. Ptacnik & L. De Meester, 2022. Parallels and divergences in landscape genetic and metacommunity patterns in zooplankton inhabiting soda pans. BioRxiv, https://doi.org/10.1101/2022.12.17.520856.

Hudon, C., 1983. Selection of unicellular algae by the littoral amphipods *Gammarus oceanicus* and *Calliopius laeviusculus* (Crustacea). Marine Biology 78: 59–67.

Hudon, C. & E. Bourget, 1981. Initial colonization of artificial substrate: community development and structure studied by scanning electron microscopy. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 1371–1384.

Hudon, C. & P. Legendre, 1987. The ecological implications of growth forms in epibenthic diatoms. Journal of Phycology 23: 434–441.

Hughes, R. M. & J. M. Omernik, 1983. An alternative for characterizing stream size. In Fontaine, T. D. & S. M. Bartell (eds), Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor Press, Ann Arbor: 87–101.

Hughes, R. M., P. R. Kaufmann & M. H. Weber, 2011. National and regional comparisons between Strahler order and stream size. Journal of the North American Benthological Society 30: 103–121.

Hughes, S. J., J. A. Cabral, R. Bastos, R. Cortes, J. Vicente, D. Eitelberg, H. Yu, J. Honrado, & M. Santos, 2016. A stochastic dynamic model to assess land use change scenarios on the ecological status of fluvial water bodies under the Water Framework Directive. Science of the Total Environment 565: 427–439.

Hustedt, F., 1959. Die Diatomeenflora des Neusiedler Sees im österreichischen Burgenland. Österreichische Botanische Zeitschrift Springer 106: 390–430.

Huston, M. A., 1999. Local processes and regional patterns: appropriate scales for understanding variation in the diversity of plants and animals. Oikos 86: 393–401.

Ionescu, V., M. Năstăsescu, L. Spiridon & V. A. Bulgăreanu, 1998. The biota of Romanian saline lakes on rock salt bodies: a review. International Journal of Salt Lake Research 7: 45–80.

Jonsson, M., R. M. Burrows, J. Lidman, E. Fältström, H. Laudon & R. A. Sponseller, 2017. Land use influences macroinvertebrate community composition in boreal headwaters through altered stream conditions. Ambio 46: 311–323.

Juggins, S., 2007. C2 Version 1.5. User guide. Software for ecological and paleoecological data analysis and visualisation. University of New Castle, Newcastle upon Tyne. pp. 73.

Jüttner, I., P. J. Chimonides & S. J. Ormerod, 2010. Using diatoms as quality indicators for a newly-formed urban lake and its catchment. Environmental Monitoring and Assessment 162: 47–65.

Kahlert, M. & S. Gottschalk, 2014. Differences in benthic diatom assemblages between streams and lakes in Sweden and implications for ecological assessment. Freshwater Science 33: 655–669.

Kahlert, M., M. Kelly, R. L. Albert, S. F. Almeida, T. Bešta, S. Blanco, M. Coste, L. Denys, L. Ector, M. Fránková et al., 2012. Identification versus counting protocols as sources of uncertainty in diatom-based ecological status assessments. Hydrobiologia 695: 109–124.

Kahlert, M., B. Bailet, T. Chonova, S. M. Karjalainen, S. C. Schneider & K. Tapolczai, 2021. Same same, but different: the response of diatoms to environmental gradients in Fennoscandian streams and lakes–barcodes, traits and microscope data compared. Ecological Indicators 130: 108088.

Kalff, J., 2002. Limnology: inland water ecosystems. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey. pp. 592.

Kang, S., H. Lin, W. J. Gburek, G. J. Folmar & B. Lowery, 2008. Baseflow nitrate in relation to stream order and agricultural land use. Journal of Environmental Quality 37: 808–816.

Keck, F. & M. Kahlert, 2019. Community phylogenetic structure reveals the imprint of dispersal-related dynamics and environmental filtering by nutrient availability in freshwater diatoms. Scientific Reports 9: 11590.

Keck, F., F. Rimet, A. Franc & A. Bouchez, 2016. Phylogenetic signal in diatom ecology: perspectives for aquatic ecosystems biomonitoring. Ecological Applications 26: 861–872.

Keck, F., V. Vasselon, F. Rimet, A. Bouchez & M. Kahlert, 2018. Boosting DNA metabarcoding for biomonitoring with phylogenetic estimation of operational taxonomic units' ecological profiles. Molecular Ecology Resources 18: 1299–1309.

Kelly, M., 2013. Data rich, information poor? Phytobenthos assessment and the Water Framework Directive. European Journal of Phycology 48: 437–450.

Kelly, M.G. & B. A. Whitton, 1995. The trophic diatom index: a new index for monitoring eutrophication in rivers. Journal of Applied Phycology 7: 433–444.

Kelly, M. G., S. Juggins, H. Bennion, A. Burgess, M. Yallop, H. Hirst, J. King, J. Jamieson, R. Guthrie & B. Rippey, 2006. Use of Diatoms for Evaluating Ecological Status in UK Freshwaters. Environment Agency, Bristol. pp. 171.

Kelly, M., C. Bennett, M. Coste, C. Delgado, F. Delmas, L. Denys, L. Ector, C. Fauville, M. Ferréol, M. Golub et al., 2009a. A comparison of national approaches to setting ecological status boundaries in phytobenthos assessment for the European Water Framework Directive: results of an intercalibration exercise. Hydrobiologia 621: 169–182.

Kelly, M., H. Bennion, A. Burgess, J. Ellis, S. Juggins, R. Guthrie, J. Jamieson, V. Adriaenssens & M. Yallop, 2009b. Uncertainty in ecological status assessments of lakes and rivers using diatoms. Hydrobiologia 633: 5–15.

Kelly, M. G., C. Gómez-Rodríguez, M. Kahlert, S. F. Almeida, C. Bennett, M. Bottin, F. Delmas, J.-P. Descy, G. Dörflinger, B. Kennedy et al., 2012. Establishing expectations for pan-European diatom based ecological status assessments. Ecological Indicators 20: 177–186.

Kelly, M., G. Urbanic, É, Ács, H. Bennion, V. Bertrin, A. Burgess, L. Denys, S. Gottschalk, M. Kahlert, S. M. Karjalainen et al., 2014. Comparing aspirations: intercalibration of ecological status concepts across European lakes for littoral diatoms. Hydrobiologia 734: 125–141.

Kelly, M. G., G. Chiriac, A. Soare-Minea, C. Hamchevici & S. Juggins, 2019. Use of phytobenthos to evaluate ecological status in lowland Romanian lakes. Limnologica 77: 125682.

Kennedy, B. & Y. M. Buckley, 2021. Use of seasonal epilithic diatom assemblages to evaluate ecological status in Irish lakes. Ecological Indicators 129: 107853.

King, L., G. Clarke, H. Bennion, M. Kelly & M. Yallop, 2006. Recommendations for sampling littoral diatoms in lakes for ecological status assessments. Journal of Applied Phycology 18: 15–25.

Kirk, J. T., 1994. Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 509.

Kiss, I., 1971. A “meteorpapiros” és az alatta kialakuló Cyanophyta-tömegprodukciók viszgálata a Szeged-környéki, a Dél-Alföldi és a Duna-Tisza közi szikes tavakban. Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1971: 33–57.

Kiss, I., 1974. Három Bugac-környéki szikes-tó mikroflórájának és mikrovegetációjának összehasonlító vizsgálata. Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1974: 3–38.

Kiss, I., 1975. A Fülöpháza-környéki szikes tavak, a Szappanos-szék, a Zsíros-szék, a Hattyús-szék és a Kondor-tó mikroflórájának és mikrovegetációjának összehasonlító vizsgálata. Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1975: 3–35.

Kiss, I., 1976. Magyarország szikes tavaiban végzett hidrológiai és algológiai vizsgálataim áttekintése. Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1976: 63–80.

Kiss, I., 1978. A szabadszállási szikes tavak algaflórájának és egyes taxonok ozmotikus károsodásának viszgálata. Acta Academiae Paedagogicae Szegediensis 1978: 63–80.

Kiss, Z., 2004. Hét Balaton-felvidéki patak kovaalga flórájának vizsgálata néhány környezeti paraméterrel összefüggésben. MSc Thesis, University of Pannonia.

Kiss, Z., C. Kovács, J. Padisák & A. Schmidt, 2004. Hidrogeográfiai és vízkémiai vizsgálatok néhány Közép-magyarországi kis vízfolyásban. Hidrológiai Közlöny 84: 79–81.

Koçer, M. A. T. & B. Şen, 2012. The seasonal succession of diatoms in phytoplankton of a soda lake (Lake Hazar, Turkey). Turkish Journal of Botany 36: 738–746.

Kociolek, J. P. & A. Witkowski, 2005. Diatoms, taxonomy and ecology: a marriage of necessity. In Proceedings of a Workshop, 23-27 October 2002, Kulice, Poland.

Kõiv, T. & K. Kangro, 2005. Resource ratios and phytoplankton species composition in a strongly stratified lake. In Ott, I. & T. Kõiv (eds), Lake Verevi, Estonia – a highly stratified hypertrophic lake. Springer, Dordrecht: 123–135.

Kókai, Z., I. Bácsi, P. Török, K. Buczkó, E. T-Krasznai, C. Balogh, B. Tóthmérész & V. B-Béres, 2015. Halophilic diatom taxa are sensitive indicators of even short term changes in lowland lotic systems. Acta Botanica Croatica 74: 287–302.

Korner, I. 2012. Gyepek természetvédelmi kezelése legeltetéses szarvasmarhatartással. In Kárpáti, L. & J. Fally (eds), Fertő-Hanság - Neusiedler See-Seewinkel Nemzeti Park. Monografikus tanulmányok a Fertő és a Hanság vidékéről. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest. pp. 242–249.

Korponai, J., M. Braun, L. Forró, I. Gyulai, C. Kövér, J. Nédli, I. Urák & K. Buczkó, 2019. Taxonomic, functional and phylogenetic diversity: how subfossil cladocerans mirror contemporary community for ecosystem functioning: a comparative study in two oxbows. Limnetica 38: 431–456.

Korponai, K., B. Somogyi, A. Szabó, E. Boros, L. Vörös& T. Felföldi, 2015. Bíborbaktérium-közösség összetételének megismerése újgenerációs DNS-szekvenálási és tenyésztéses technikák kombinálásával. Hidrológiai Közlöny 95: 29-31.

Korponai, K., A. Szabó, B. Somogyi, E. Boros, A. K. Borsodi, L. Jurecska, L. Vörös & T. Felföldi, 2019. Dual bloom of green algae and purple bacteria in an extremely shallow soda pan. Extremophiles 23: 467-477.

Kovács, Z., 2006. A Vız Keretirányelv néhány tipológiai elemének alátámasztása a magyarországi folyóvizek fizikaikémiai paramétereivel. MSc Thesis, University of Pannonia.

Kovács, C., Z. Kiss & J. Padisák, 2004. Balaton környéki kis vízfolyások diatómáinak florisztikai és mennyiségi vizsgálatai. Hidrológiai Közlöny 84: 65–68.

Kovács, C., J. Padisák & É. Ács, 2005. A bevonatlakó kovaalgák alkalmazása a hazai kisvízfolyások ökológiai minősítésében. Hidrológiai Közlöny 85: 64–67.

Kovács, C., M. Kahlert & J. Padisák, 2006. Benthic diatom communities along pH and TP gradients in Hungarian and Swedish streams. Journal of Applied Phycology 18: 105–117.

Kovács, K., G. B. Selmeczy, T. Kucserka, N. A. H. Abdel-Hameid & Padisák, J., 2011. The effect of stream bed morphology on shredders' abundance and leaflitter decomposition in Hungarian midland streams. Polish Journal of Environmental Studies 20: 1547–1556.

Krammer, K., 2000. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats.Volume 1 - The Genus *Pinnularia*. A.R.G. Gantner Verlag K.G.,Ruggel. pp. 703.

Krammer, K., 2002. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats.Volume 3 . *Cymbella*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggel. pp. 514.

Krammer, K., 2003. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats.Volume 4 - *Cymbopleura*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis Afrocymbella*). A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggel. pp. 530.

Kruk, C., V. L. Huszar, E. T. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lürling, C. S. Reynolds & M. Scheffer, 2010. A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton. Freshwater Biology 55: 614–627.

Krynak, E. M. & A. G. Yates, 2020. Intensive agriculture alters the biomass size spectrum and body-mass of benthic insects: evidence from a reciprocal transfer experiment. Hydrobiologia 847: 1221–1235.

Kutka, F. J. & C. Richards, 1996. Relating diatom assemblage structure to stream habitat quality. Journal of the North American Benthological Society 15: 469–480.

Kürthy, A., B. Somogyi, B. Németh & L. Vörös, 2012. A vízalatti fény spektrális összetételének hatása a sekély tavak pikoplanktonjára. Hidrológiai Közlöny 92: 49–52.

Laliberté, E. & P. Legendre, 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. Ecology 91: 299–305.

Lameck, A. S., J. Skutai & E. Boros, 2023. Review of chemical properties of inland soda and saline waters in East Africa (Rift Valley region). Journal of Hydrology: Regional Studies 46: 101323.

Lane, C. R. & M. T. Brown, 2007. Diatoms as indicators of isolated herbaceous wetland condition in Florida, USA. Ecological Indicators 7: 521–540.

Langbein, W. B., 1961. Salinity and hydrology of closed lakes: A study of the long-term balance between input and loss of salts in closed lakes. US Government Printing Office, Washington. pp. 20.

Lange-Bertalot, H., 2001. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats.Volume 2 - *Navicula* sensu stricto, 10 Genera Separated from *Navicula* Sensu Lato, *Frustulia*. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggel. pp. 526.

Lange-Bertalot, H., M. Malgorzata & A. Witkowski, 2011. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland wters and comparable habitats. Volume 6 - *Eunotia* and some related genera. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggel. pp. 747.

Lange, K., A. Liess, J. J. Piggott, C. R. Townsend & C. D. Matthaei, 2011. Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. Freshwater Biology 56: 264–278.

Lange, K., C. R. Townsend & C. D. Matthaei, 2016. A trait-based framework for stream algal communities. Ecology and Evolution 6: 23–36.

Larras, F., R. Coulaud, E. Gautreau, E. Billoir, J. Rosebery & P. Usseglio-Polatera, 2017. Assessing anthropoghenic pressures on streams: a random forest approach based on benthic diatom communities. Science of the Total Environment 586: 1101–1112.

Lavoie, I., S. Campeau, F. Darchambeau, G. Cabana & P. J. Dillon, 2008. Are diatoms good integrators of temporal variability in stream water quality? Freshwater Biology 53: 827–841.

Lavoie, I., P. J. Dillon & S. Campeau, 2009. The effect of excluding diatom taxa and reducing taxonomic resolution on multivariate analyses and stream bioassessment. Ecological Indicators 9: 213–225.

Lecointe, C., M. Coste & J. Prygiel, 1993. "Omnidia": software for taxonomy, calculation of diatom indices and inventories management. Hydrobiologia 269: 509–513

Lee, K.-L., J. S. Choi, J.-H. Lee, K.-Y. Jung & H. S. Kim, 2021. Response of epilithic diatom assemblages to weir construction on the Nakdong River, Republic of Korea. Ecological Indicators 126: 107711.

Leese, F., F. Altermatt, A. Bouchez, T. Ekrem, D. Hering, K. Meissner, P. Mergen, J. Pawlowski, J. J. Piggott, F. Rimet et al., 2016. DNAqua-Net: developing new genetic tools for bioassessment and monitoring of aquatic ecosystems in Europe. Research Ideas and Outcomes 2: e11321.

Legendre, P. & L. Legendre, 1998. Numerical ecology. Developments in Environmental Modelling 20: 235–245.

Legendre, P. & E. D. Gallagher, 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. Oecologia 129: 271–280.

Lei, Y., Y. Wang, F. Qin, J. Liu, P. Feng, L. Luo, R. W. Jordan & S. Jiang, 2021. Diatom assemblage shift driven by nutrient dynamics in a large, subtropical reservoir in southern China. Journal of Cleaner Production 317: 128435.

Leibold, M. A. & J. M. Chase, 2018. Metacommunity Ecology. Princeton University Press, Princeton. pp. 504.

Leira, M. & S. Sabater, 2005. Diatom assemblages distribution in Catalan rivers, NE Spain, in relation to chemical and physiographical factors. Water Research 39: 73–82.

Leira, M., G. Chen, C. Dalton, K. Irvine & D. Taylor, 2009. Patterns in freshwater diatom taxonomic distinctness along an eutrophication gradient. Freshwater Biology 54: 1–14.

Leland, H. V., 1995. Distribution of phytobenthos in the Yakima River basin, Washington, in relation to geology, land use and other environmental factors. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 52: 1108–1129.

Lengyel, E., 2017. Stress and disturbance in benthic diatom assemblages. PhD Thesis, University of Pannonia.

Lengyel, E., K. Buczkó & C. Stenger-Kovács, 2012. Hazai és osztrák kis szikes tavak különleges jellemzői és kovaalga flórája. Hidrológiai Közlöny 92: 52–54.

Lengyel, E., A. W. Kovács, J. Padisák & C. Stenger-Kovács, 2015. Photosynthetic characteristics of the benthic diatom species *Nitzschia frustulum* (Kützing) Grunow isolated from a soda pan along temperature-, sulfate- and chloride gradients. Aquatic Ecology 49: 401–416.

Lengyel, E., J. Padisák, É. Hajnal, B. Szabó, A. Pellinger & C. Stenger-Kovács, 2016. Application of benthic diatoms to assess efficiency of conservation management: a case study on the example of three reconstructed soda pans, Hungary. Hydrobiologia 777: 95–110.

Lengyel, E., T. Pálmai, J. Padisák & C. Stenger-Kovács, 2019. Annual hydrological cycle of environmental variables in astatic soda pans (Hungary). Journal of Hydrology 575: 1188–1199.

Leonard, D. R. P., K. R. Clarke, P. J. Somerfield & R. M. Warwick, 2006. The application of an indicator based on taxonomic distinctness for UK marine biodiversity assessments. Journal of Environmental Management 78: 52–62.

Leruste, A., S. Villéger, N. Malet, R. De Wit & B. Bec, 2018. Complementarity of the multidimensional functional and the taxonomic approaches to study phytoplankton communities in three Mediterranean coastal lagoons of different trophic status. Hydrobiologia 815: 207–227.

Leterme, S. C., A. V. Ellis, J. G. Mitchell, M.-J. Buscot, T. Pollet, M. Schapira & L. Seuront, 2010. Morphological flexibility of *Cocconeis placentula* (Bacillariophyceae) nanostructure to changing salinity levels. Journal of Phycology 46: 715–719.

Leterme, S. C., E. Prime, J. Mitchell, M. H. Brown & A. V. Ellis, 2013. Diatom adaptability to environmental change: a case study of two *Cocconeis* species from high-salinity areas. Diatom Research 28: 29–35.

Levkov, Z., 2009. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. Volume 5 - *Amphora* sensu lato. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Ruggel. pp. 916.

Levkov, Z., D. Metzeltin & A. Pavlov, 2013. Diatoms of Europe: Diatoms of the European inland waters and comparable habitats. Volume 7 - *Luticola* and *Luticolopsis*. Koeltz Scientific Books, Königstein. pp. 698.

Li, B., W. Tan, L. Wen, X. Zhao, B. Peng, J. Yang, C. Lu, Y. Wang & G. Lei, 2020. Anthropogenic habitat alternation significantly decreases α-and β-diversity of benthopelagic metacommunity in a large floodplain lake. Hydrobiologia 847: 293–307.

Li, Z., J. Wang, Z. Liu, X. Meng, J. Heino, X. Jiang, X. Xiong, X. Jiang & Z. Xie, 2019. Different responses of taxonomic and functional structures of stream macroinvertebrate communities to local stressors and regional factors in a subtropical biodiversity hotspot. Science of the Total Environment 655: 1288–1300.

Litchman, E., C. A. Klausmeier, O. M. Schofield & P. G. Falkowski, 2007. The role of functional traits and trade-offs in structuring phytoplankton communities: scaling from cellular to ecosystem level. Ecology Letters 10: 1170–1181.

Littler, M. M. & D. S. Littler, 1980. The evolution of thallus form and survival strategies in benthic marine macroalgae: field and laboratory tests of a functional form model. The American Naturalist 116: 25–44.

Lotrich, V. A., 1973. Growth, production, and community composition of fishes inhabiting a first-, second-, and third-order stream of eastern Kentucky. Ecological Monographs 43: 377–397.

Lukić, D., R. Ptacnik, C. F. Vad, C. Póda & Z. Horváth, 2020. Environmental constraint of intraguild predation: Inorganic turbidity modulates omnivory in fairy shrimps. Freshwater Biology 65: 226–239.

Mádl-Szőnyi, J. & J. Tóth, 2009. A hydrogeological type section for the Duna-Tisza Interfluve, Hungary. Hydrogeology Journal 17: 961–980.

Mangadze, T., T. Bere & T. Mwedzi, 2016. Choice of biota in stream assessment and monitoring programs in tropical streams: a comparison of diatoms, macroinvertebrates and fish. Ecological Indicators 63: 128–143.

Mann, D. G. & P. Vanormelingen, 2013. An inordinate fondness? The number, distributions, and origins of diatom species. Journal of Eukaryotic Microbiology 60: 414–420.

Marchant, R., 2007. The use of taxonomic distinctness to assess environmental disturbance of insect communities from running water. Freshwater Biology 52: 1634–1645.

Margalef, R., 1978. Life-forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. Oceanologica Acta 1: 493–509.

Masouras, A., I. Karaouzas, E. Dimitriou, G. Tsirtsis & E. Smeti, 2021. Benthic diatoms in river biomonitoring – present and future perspectives within the Water Framework Directive. Water 13: 478.

Márton, Z., B. Szabó, C. F. Vad, K. Pálffy & Z. Horváth, 2023. Environmental changes associated with drying climate are expected to affect functional groups of pro-and microeukaryotes differently in temporary saline waters. Scientific Reports 13: 3243.

McCormick, F. H., D. V. Peck & D. P. Larsen, 2000. Comparison of geographic classification schemes for Mid-Atlantic stream fish assemblages. Journal of the North American Benthological Society 19: 385–404.

McCune, B. & M. J. Mefford, 1999. PC-ORD – Multivariate Analysis of Ecological Data,Version 4. MjM Software Design, Gleneden Beach. pp. 237.

McGill, N. J., B. J. Enquist, E. Weither & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. Trends in Ecology & Evolution 21: 178–185.

McKinney, M. L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biological Conservation 127: 247–260.

Medeiros, G., A. A. Padial, M. W. W. Amaral, R. Guicho, M. C. Pilatti, S. C. Sampaio, T. A. V. Ludwig, N. C. Bueno & R. R. dos Reis, 2022. Exploring key determinants of the periphytic diatom community in a Southern Brazilian micro-watershed. Water 14: 3913.

Miettinen, J. O., H. Simola, E. Grönlund, J. Lahtinen & R. Niinioja, 2005. Limnological effects of growth and cessation of agricultural land use in Ladoga Karelia: sedimentary pollen and diatom analyses. Journal of Paleolimnology 34: 229–243.

Minshall, G. W., R. C. Petersen, K. W. Cummins, T. L. Bott, J. R. Sedell, C. E. Cushing & R. L. Vannote, 1983. Interbiome comparison of stream ecosystem dynamics. Ecological Monographs 53: 1–25.

Miyamoto, H., T. Hashimoto & K. Michioku, 2011. Basin-wide distribution of land use and human population: stream order modeling and river basin classification in Japan. Environmental Management 47: 885–898.

Molloy, J. M., 1992. Diatom communities along stream longitudinal gradients. Freshwater Biology 28: 59–69.

Moore, A. A. & M. A. Palmer, 2005. Invertebrate biodiversity in agricultural and urban headwater streams: implications for conservation and management. Ecological Applications 15: 1169–1177.

Morgan, R. P. & K. M. Kline, 2011. Nutrient concentrations in Maryland non-tidal streams. Environmental Monitoring and Assessment 178: 221–235.

Moss, B., 1994. Brackish and freshwater shallow lakes – different systems or variations on the same theme? In Mortensen, E., E. Jeppesen, M. Søndergaard & L. Kamp Nielsen (eds), Nutrient dynamics and biological structure in shallow freshwater and brackish lakes. Springer, Dordrecht: 1–14.

Moss, B., D. Hering, A. J. Green, A. Aidoud, E. Becares, M. Beklioglu, H. Bennion, D. Boix, S. Brucet, L. Carvalho et al., 2009. Climate change and the future of freshwater biodiversity in Europe: a primer for policy-makers. Freshwater Reviews 2: 103–130.

Motulski, H., 1995. Intuitive biostatistics: A nonmathematical guide to statistical thinking. Oxford University Press, New York. pp. 540.

Mouchet, M. A., S. Villéger, N. W. Mason & D. Mouillot, 2010. Functional diversity measures: an overview of their redundancy and their ability to discriminate community assembly rules. Functional Ecology 24: 867–876.

Nagy, L. & L. Ş. Péterfi, 2008. Preliminary data on the diatom communities from "Lacul Sulfuros" ("lake No. 6") near Turda (Cluj country, Romania). Contributii Botanice 43: 105–111.

Naiman, R. J., 1983. The influence of stream size on the food quality of seston. Canadian Journal of Zoology 61: 1995–2010.

Naiman, R. J., H. Décamps, J. Pastor & C. A. Johnston, 1988. The potential importance of boundaries of fluvial ecosystems. Journal of the North American Benthological Society 7: 289–306.

Napolitano, G. E., W. R. Hill, J. B. Guckert, A. J. Stewart, S. C. Nold & D. C. White, 1994. Changes in periphyton fatty acid composition in chlorine-polluted streams. Journal of the North American Benthological Society 13: 237–249.

Neustupa, J., J. Veselá & J. Št'astný, 2013. Differential cell size structure of desmids and diatoms in the phytobenthos of peatlands. Hydrobiologia 709: 159–171.

Nevrova, E. L., 2023. Taxonomic diversity and structure of benthic diatom taxocenes (Bacillariophyta) along the Crimean Coast (the Black Sea). Botanica Pacifica. A Journal of Plant Science and Conservation 12: 121–131.

Nevrova, E. L. & A. Petrov, 2019a. Benthic diatoms species richness at Dvuyakornaya Bay and other coastal sites of Crimea (the Black Sea) under various environments. Mediterranean Marine Science 20: 506–520.

Nevrova, E. & A. Pettrov, 2019b. Assessment of benthic diatoms taxonomic diversity at coastal biotopes with different anthropogenic impact (Crimea, the Black Sea). Turkish Journal of Botany 43: 608–618.

Newall, P. & C. J. Walsh, 2005. Response of epilithic diatom assemblages to urbanization influences. Hydrobiologia 532: 53–67.

Niyogi, D. K., W. M. Lewis & D. M. McKnight, 2002. Effects of stress from mine drainage on diversity, biomass, and function of primary producers in mountain streams. Ecosystems 5: 554–567.

Nkambo, M., F. W. Bugenyi, J. Naluwayiro, S. Nayiga, V. Kiggundu, G. Magezi & W. Leonard, 2015. Planktonic and fisheries biodiversity of alkaline saline crater lakes of Western Uganda. Biodiversity Journal 6: 95–104.

Novais, M. H., M. M. Morais, J. Rosado, L. S. Dias, L. Hoffmann & L. Ector, 2014. Diatoms of temporary and permanent watercourses in Southern Europe (Portugal). River Research and Applications 30: 1216–1232.

Nygaard, G., 1956. Ancient and recent flora of diatoms and Chrysophyceae in Lake Gribsö. Studies on the humic acid Lake Gribsö. Folia Limnologica Scandinavica 8: 32–94.

Oduor, S. O. & M. Schagerl, 2007. Temporal trends of ion contents and nutrients in three Kenyan Rift Valley saline-alkaline lakes and their influence on phytoplankton biomass. Hydrobiologia 584: 59–68.

Oeding, S., K. H. Taffs, B. Cox, A. Reichelt-Brushett & C. Sullivan, 2018. The influence of land use in a highly modified catchment: investigating the importance of scale in riverine health assessment. Journal of Environmental Management 206: 1007–1019.

Ogato, T., D. Kifle & B. Lemma, 2016. Spatio-temporal variations in underwater light climate, thermal and chemical characteristics of the tropical soda lake, Lake Shala, Ethiopia. Limnology 17: 59–69.

Ognjanova-Rumenova, N., I. Botev & M. Kernan, 2009. Benthic diatom flora in relation to chemical and physical factors in high mountain lakes in the Rila Mountains (Southwestern Bulgaria). Advances in Limnology 62: 145–158.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Sólymos, M. H. H. Stevens & H. Wagner, 2012. Vegan: community ecology package. R packageVersion 2.0-2, https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/vegan/.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Sólymos et al., 2017. Vegan: community ecology package. R package Version 2.4-3, https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/vegan/.

Oksanen, J., F. G. Blanchet, M. Friendly, R. Kindt, P. Legendre, D. McGlinn, P. R. Minchin, R. B. O'Hara, G. L. Simpson, P. Sólymos et al., 2018. Vegan: community ecology package. R package Version 2.5-1, https://cran.r-project.org/src/contrib/Archive/vegan/.

Oren, A., 1998. Microbiology and biogeochemistry of hypersaline environments. CRC Press, Boca Raton. pp. 384.

Pacheco, F. A. L. & L. S. Fernandes, 2016. Environmental land use conflicts in catchments: a major cause of amplified nitrate in river water. Science of the Total Environment 548: 173–188.

Padisák, J., 1999. Checklist of aquatic algae found in the Kiskunság National Park and in the Danube-Tisza interfluve. In Lőkös, L. & M. Rajczy (eds), The flora of the Kiskunság National Park. Magyar Természettudományi Múzeum, Budapest: 9–146.

Padisák, J., 2003. Phytoplankton. In O'Sullivan, P. E. & C. S. Reynolds (eds), The lakes handbooks. Volume 1 - Limnology and Limnetic Ecology. Blackwell Publishing, New Jersey: 251–308.

Padisák, J., 1998. Sudden and gradual responses of phytoplankton to global climate change: case studies from two large, shallow lakes (Balaton, Hungary and the Neusiedlersee

Austria/Hungary). In George, D. G., J. G. Jones, P. Puncochar, C. S. Reynolds & D. W. Sutcliffe (eds), Management of lakes and reservoirs during global change. Kluwer Acadademic Publisher, Dordrecht: 111–125.

Padisák, J. & M. Dokulil, 1991. A planktonikus diatómák mennyiségének szezonális és hosszú távú (1968–1990) változásai a Fertőben (Ausztria/Magyarország). Botanikai Közlemények 78: 77–85.

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

Padisak, J. & L. Naselli-Flores, 2021. Phytoplankton in extreme environments: importance and consequences of habitat permanency. Hydrobiologia 848: 157–176.

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

Padisák, J., É. Ács, G. Borics, K. Buczkó, I. Grigorszky, C. Kovács, J. Mádl-Szőnyi & É. Soróczki-Pintér, 2006. A Víz Keretirányelv és a vízi habitatdiverzitás konzerváció biológiai vonatkozásai. Magyar Tudomány 167: 663–669.

Pan, Y., R. J. Stevenson, B. H. Hill, A. T. Herlihy & G. B. Collins, 1996. Using diatoms as indicators of ecological conditions in lotic systems: a regional assessment. Journal of the North American Benthological Society 15: 481–495.

Pan, Y., A. Herlihy, P. Kaufmann, J. Wigington, J. van Sickle & T. Moser, 2004. Linkages among land-use, water quality, physical habitat conditions and lotic diatom assemblages: a multi-spatial scale assessment. Hydrobiologia 515: 59–73.

Pantocsek J. 1912. A Fertő tó kovamoszat viránya (Bacillaririae *Lacus Peisonis*). Pozsonyi Orvos-Természettudományi Egyesület, Pozsony. pp. 50.

Pardo, I., C. Delgado, R. Abraín, C. Gómez-Rodríguez, E. García-Roselló, L. García & T. B. Reynoldson, 2018. A predictive diatom-based model to assess the ecological status of streams and rivers of Northern Spain. Ecological Indicators 90: 519–528.

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

Passy, S. I., 2007b. Differential cell size optimization strategies produce distinct diatom richness–body size relationships in stream benthos and plankton. Journal of Ecology 95: 745–754.

Passy, S. I., 2008. Species size and distribution jointly and differentially determine diatom densities in U.S. streams. Ecology 89: 475–484.

Passy, S. I., 2012. A hierarchical theory of macroecology. Ecology Letters 15: 923–934.

Passy, S. I. & C. A. Larson, 2011. Succession in stream biofilms is an environmentally driven gradient of stress tolerance. Microbial Ecology 62: 414–424.

Patrick, R., 1971. The effects of increasing light and temperature on the structure of diatom communities. Limnology and Oceanography 16:405–421.

Pálffy, K., T. Felföldi, A. Mentes, H. Horváth, K. Márialigeti, E. Boros, L. Vörös & B. Somogyi, 2014. Unique picoeukaryotic algal community under multiple environmental stress conditions in a shallow, alkaline pan. Extremophiles 18: 111–119.

Pék, A. S., G. B. Selmeczy, M. Balassa, J. Padisák & K. Kovács, 2010. Egy dombvidéki patak szakasz ökológiai állapotbecslése különböző módszerekkel. Acta Biologica Debrecina, Supplementum Oecologica Hungarica Fasc. 21: 163–175.

Péru, N. & S. Dolédec, 2010. From compositional to functional biodiversity metrics in bioassessment: a case study using stream macroinvertebrate communities. Ecological Indicators 10: 1025–1036.

Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters 9: 741–758.

Petchey, O. L., A. L. Downing, G. G. Mittelbach, L. Persson, C. F. Steiner, P. H. Warren & G. Woodward, 2004. Species loss and the structure and functioning of multitrophic aquatic systems. Oikos 104: 467–478.

Petchey, O. L., K. L. Evans, I. S. Fishburn & K. J. Gaston, 2007. Low functional diversity and no redundancy in British avian assemblages. Journal of Animal Ecology 76: 977–985.

Peterson, B. J., W. M. Wollheim, P. J. Mulholland, J. R. Webster, J. L. Meyer, J. L. Tank, E. Martí, W. B. Bowden, H. M. Valett, A. E. Hershey et al., 2001. Control of nitrogen export from watersheds by headwater streams. Science 292: 86–90.

Piepenburg, D., J. Voß & J. Gutt, 1997. Assemblages of sea stars (Echinodermata: Asteroidea) and brittle stars (Echinodermata: Ophiuroidea) in the Weddell Sea (Antarctica) and off Northeast Greenland (Arctic): a comparison of diversity and abundance. Polar Biology 17: 305–322.

Pillsbury, R., R. J. Stevenson, M. D. Munn & I. Waite, 2019. Relationships between diatom metrics based on species nutrient traits and agricultural land use. Environmental Monitoring and Assessment 191: 228.

Platt Bradbury, J., R. M. Forester & R. S. Thompson, 1988. Late Quaternary paleolimnology of Walker Lake, Nevada. Journal of Paleolimnology 1: 249–267.

Poff, N. L., N. J. Voelz, J. V. Ward & R. E. Lee, 1990. Algal colonization under four experimentally-controlled current regimes in high mountain stream. Journal of the North American Benthological Society 9: 303–318.

Poikane, S., M. Kelly & M. Cantonati, 2016. Benthic algal assessment of ecological status in European lakes and rivers: challenges and opportunities. Science of the Total Environment 568: 603–613.

Potapova, M., 2011. Patterns of diatom distribution in relation to salinity. In Seckbach, J., & J. P. Kociolek (eds), The diatom world. Springer Verlag, Berlin: 313–333.

Potapova, M. G. & D. F. Charles, 2002. Benthic diatoms in USA rivers: distributions along spatial and environmental gradients. Journal of Biogeography 29: 167–187.

Potapova, M. & D. F. Charles, 2003. Distribution of benthic diatoms in US rivers in relation to conductivity and ionic composition. Freshwater Biology 48: 1311–1328.

Potapova, M. & D. F. Charles, 2005. Choice of substrate in algae-based water-quality assessment. Journal of the North American Benthological Society 24: 415–427.

Potapova, M. & D. Carlisle, 2011. Development and application of indicies to assess the condition of benthicalgal communities in U.S. streams and rivers. U.S. Geological Survey, Reston. pp. 40.

Power, M. E., 1992. Hydrologic and trophic controls of seasonal algal blooms in northern California rivers. Archiv für Hydrobiologie 125: 385–410.

Pór, G., Z. Sára, J. Padisák, I. Grigorszky & G. Borbély, 2000. Előzetes vizsgálatok az Aszófői-séd kovaalgáinak felméréséhez. Hidrológiai Közlöny 80: 377–379.

Pringle, C. M., 1985. Effects of chironomid (insecta: Diptera) tube-building activities on stream diatom communities. Journal of Phycology 21: 185–194.

Pullin, A. S., 2002. Conservation Biology. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 358.

Qu, Y., N. Wu, K. Makarevičiūtė, B. Guse & N. Fohrer, 2018. Effects of land-use pattern and physiochemical conditions on phytoplankton communities in a German lowland catchment. Fundamental and Applied Limnology 191: 175–187.

R Core Team 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org

R Core Team 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org

R Core Team 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org

R Core Team 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. http://www.R-project.org

Reed, J. M., 1998. A diatom-conductivity transfer function for Spanish salt lakes. Journal of Paleolimnology 19: 399–416.

Reynolds, C. S., J. Padisák & U. Sommer, 1993. Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. Hydrobiologia 249: 183–188.

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

Riato, L., V. Della Bella, M. Leira, J. C. Taylor & P. J. Oberholster, 2017. A diatom functional-based approach to assess changing environmental conditions in temporary depressional wetlands. Ecological Indicators 78: 205–213.

Riato, L., R. A. Hill, A. T. Herlihy, D. V. Peck, P. R. Kaufmann, J. L. Stoddard & S. G. Paulsen, 2022. Genus-level, trait-based multimetric diatom indices for assessing the ecological condition of rivers and streams across the conterminous United States. Ecological Indicators 141: 109131.

Richards, C., L. B. Johnson & G. E. Host, 1996. Landscape-scale influences on stream habitats and biota. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 295–311.

Rimet, F. & A. Bouchez, 2011. Use of diatom life-forms and ecological guilds to assess pesticide contamination in rivers: lotic mesocosm approaches. Ecological Indicators 11: 489–499.

Rimet, F. & A. Bouchez, 2012a. Biomonitoring river diatoms: implications of taxonomic resolution. Ecological Indicators 15: 92–99.

Rimet, F. & A. Bouchez, 2012b. Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 406: 01.

Rimet, F., L. Ector, H.-M. Cauchie & L. Hoffmann, 2004. Regional distribution of diatom assemblages in the headwater streams of Luxembourg. Hydrobiologia 520: 105–117.

Rimet, F., J. Gomà, J. Cambra, E. Bertuzzi, M. Cantonati, C. Cappelletti, F. Ciutti, A. Cordonier, M. Coste, F. Delmas et al., 2007. Benthic diatoms in western European streams with altitudes above 800 M: characterisation of the main assemblages and correspondence with ecoregions. Diatom Research 22: 147–188.

Rimet, F., A. Bouchez & K. Tapolczai, 2016. Spatial heterogeneity of littoral benthic diatoms in a large lake: monitoring implications. Hydrobiologia 771: 179–193.

Ripley, B., B. Venables, D. M. Bates, K. Hornik, A. Gebhardt, D. Firth & M. B. Ripley, 2013. MASS: Support Functions and Datasets for Venables and Ripley's MASS. R package. https://cran.r-project.org/web/packages/MASS/index.html.

Robinson, C. T., S. R. Rushforth & G. W. Minshall, 1994. Diatom assemblages of streams influenced by wildfire. Journal of Phycology 30: 209–216.

Rogers, S. I., K. R. Clarke & J. D. Reynolds, 1999. The taxonomic distinctness of coastalbottom-dwelling fish communities of the North-east Atlantic. Journal of Animal Ecology 68:769–782.

Root, R. B., 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological Monographs 37: 317–350.

Rostetter, M., 2009. Magyarországi folyóvizek rendűségi térképe. MSc Thesis, Eötvös Loránd University.

Rott, E., H. C. Duthie & E. Pipp, 1998. Monitoring organic pollution and eutrophication in the Grand River, Ontario, by means of diatoms. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55: 1443–1453.

Round, F. E., R. M. Crawford & D. G. Mann, 1990. Diatoms: biology and morphology of the genera. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 760.

Rowe, O. F., J. Sánchez-España, K. B. Hallberg & D. B. Johnson, 2007. Microbial communities and geochemical dynamics in an extremely acidic, metal-rich stream at an abandoned sulfide mine (Huelva, Spain) underpinned by two functional primary production systems. Environmental Microbiology 9: 1761–1771.

Ruppert, K. M., R. J. Kline & M. S. Rahman, 2019. Past, present, and future perspectives of environmental DNA (eDNA) metabarcoding: a systematic review in methods, monitoring, and applications of global eDNA. Global Ecology and Conservation 17: e00547.

Rusznyák, A., E. M. Tóth, P. Schumann, C. Spröer, J. Makk, G. Szabó, P. Vladár, K. Márialigeti & A. K. Borsodi, 2011. *Cellulomonas phragmiteti* sp. nov., a cellulolytic bacterium isolated from reed (*Phragmites australis*) periphyton in a shallow soda pond. International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology 61: 1662–1666.

Ruwer, D. T. & L. Rodrigues, 2022. Simplification and replacement of diatom functional traits from a subtropical floodplain lakes paleolimnological records. Limnology 23: 153–163.

Sabbe, K., E. Verleyen, D. A. Hodgson, K. Vanhoutte & W. Vyverman, 2003. Benthic diatom flora of freshwater and saline lakes in the Larsemann Hills and Rauer Islands, East Antarctica. Antarctic Science 15: 227–248.

Sadowski, E., 2002. The impacts of chloride concentrations on wetlands and amphibian distribution in the Toronto region. Prairie Perspect 5: 144-162.

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

Salmaso, N., L. Naselli-Flores & J. Padisák, 2015. Functional classifications and their application in phytoplankton ecology. Freshwater Biology 60: 603–619.

Sanderson, M. J. & M. J. Donoghue, 1996. Reconstructing shifts in diversification rates on phylogenetic trees. Trends in Ecology & Evolution 11: 15–20.

Saros, J. E. & S. C. Fritz, 2000. Changes in the growth rates of saline-lake diatoms in response to variation in salinity, brine type and nitrogen form. Journal of Plankton Research 22: 1071–1083.

Saros, J. E. & S. C. Fritz, 2002. Resource competition among saline-lake diatoms under varying N/P ratio, salinity and anion composition. Freshwater Biology 47: 87–95.

Schaumburg, J., C. Schranz, G. Hofmann, D. Stelzer, S. Schneider & U. Schmedtje, 2004. Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes – a contribution to the implementation of the Water Framework Directive. Limnologica 34: 302–314.

Schmera, D., T. Erős & J. Podani, 2009. A measure for assessing functional diversity in ecological communities. Aquatic Ecology 43: 157–167.

Schmera, D., T. Erős & J. Heino, 2013. Habitat filtering determines spatial variation of macroinvertebrate community traits in northern headwater streams. Community Ecology 14: 77–88.

Schmidt, A. & G. Fehér, 1996. Adatok Dél-Magyarországi vizek algáinak ismeretéhez III. Botanikai Közlemények 83:121–138.

Schmidt, A. & G. Fehér, 2003. Kiskunsági szikes tavak (KNP II) vízkémiai és algológiai vizsgálata (1998–1999). Hidrológiai Közlöny 81: 455–456.

Schneider, F. D., F. Morsdorf, B. Schmid, O. L. Petchey, A. Hueni, D. S. Schimel & M. E. Schaepman, 2017. Mapping functional diversity from remotely sensed morphological and physiological forest traits. Nature Communications 8: 1441.

Schneider, S. C., M. Kahlert & M. G. Kelly, 2013. Interactions between pH and nutrients on benthic algae in streams and consequences for ecological status assessment and species richness patterns. Science of the Total Environment 444: 73–84.

Schobert, B., 1974. The influence of water stress on the metabolism of diatoms I. Osmotic resistance and proline accumulation in *Cyclotella meneghiniana*. Zeitschrift für Pflanzenphysiologie 74: 106–120.

Schwaderer, A. S., K. Yoshiyama, P. de Tezanos Pinto, N. G. Swenson, C. A. Klausmeier & E. Litchman, 2011. Eco-evolutionary differences in light utilization traits and distributions of freshwater phytoplankton. Limnology and Oceanography 56: 589–598.

Seckbach, J. & R. Gordon, 2019. Diatoms: fundamentals and applications. Scrivener Publishing, Beverly. pp 690.

Servant-Vildary, S., 1984. Les Diatomées des lacs sursalés Boliviens. Sous-classe Pennatohycidées. I - Famille des Nitzschiacées. Cahiers Orstom, Série Géologie 1: 35-52.

Servant-Vildary, S. & M. Roux, 1990. Multivariate analysis of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes. Hydrtobiologia 197: 267–290.

Seto, K. C., M. Fragkias, B. Güneralp & M. K. Reilly, 2011. A meta-analysis of global urban land expansion. PloS ONE: e23777.

Seyfer, J. R. & J. Wilhm, 1977. Variation with stream order in species composition, diversity, biomass, and chlorophyll of periphyton in Otter Creek, Oklahoma. The Southwestern Naturalist 22: 455–467.

Shamsudin, L. & M. A. Sleigh, 1994. Seasonal changes in composition and biomass of epilithic algal floras of a chalk stream and a soft water stream with estimates of production. Hydrobiologia 273: 131–146.

Shannon, C. E. & W. Weaver, 1949. The mathematical theory of communication. University of Illinois Press, Urbana. pp 131.

Shiklomanov, I. A., 1990. Global water resources. Nature and Resources 26: 34–43.

Shiklomanov, I. A., 2000. Appraisal and assessment of world water resources. Water International 25: 11–32.

Simon, S., J. Mádl-Szőnyi, I. Müller & G. Pogácsás, 2011. Conceptual model for surface salinization in an overpressured and a superimposed gravity-flow field, Lake Kelemenszék area, Hungary. Hydrogeology Journal 19: 701–717.

Slatko, B. E., A. F. Gardner & F. M. Ausubel, 2018. Overview of next-generation sequencing technologies. Current Protocols in Molecular Biology 122: e59.

Smucker, N. J. & M. L. Vis, 2009. Use of diatoms to assess agricultural and coal mining impacts on streams and a multiassemblage case study. Journal of the North American Benthological Society 28: 659–675.

Smucker, N. J. & M. L. Vis, 2010. Using diatoms to assess human impacts on streams benefits from multiple-habitat sampling. Hydrobiologia 654: 93–109.

Smucker, N. J. & M. L. Vis, 2011. Diatom biomonitoring of streams: reliability of reference sites and the response of metrics to environmental variations across temporal scales. Ecological Indicators 11: 1647–1657.

Snoeijs, P., S. Busse & M. Potapova, 2002. The importance of diatom cell size in community analysis. Journal of Phycology 38: 265–281.

Soininen, J., 2007. Environmental and spatial control of freshwater diatoms – a review. Diatom Research 22: 473–490.

Soininen, J., 2009. Is diatom diversity driven by productivity in boreal streams? Diatom Research 24: 197–207.

Soininen, J., 2012. Macroecology of unicellular organisms – patterns and processes. Environmental Microbiology Reports 4: 10–22.

Soininen, J. & A. Teittinen, 2019. Fifteen important questions in the spatial ecology of diatoms. Freshwater Biology 64: 2071–2083.

Soininen, J., A. Jamoneau, J. Rosebery & S. I. Passy, 2016. Global patterns and drivers of species and trait composition in diatoms. Global Ecology and Biogeography 25: 940–950.

Somogyi, B. & L. Vörös, 2006. A pikoplankton fotoszitézisének karakterisztikái sekély tavakban. Hidrológiai Közlöny 86: 110–112.

Somogyi, B., T. Felföldi, M. Dinka & L. Vörös, 2010. Periodic picophytoplankton predominance in a large, shallow alkaline lake (Lake Fertő, Neusiedlersee). Annales de Limnologie - International Journal of Limnology 46: 9–19.

Somogyi, B., A. Herzig, B. Németh & L. Vörös, 2011. Szervetlen lebegőanyagok hatása sekély tavak fitoplankton struktúrájára (különös tekintettel a pikoplanktonra). Hidrológiai Közlöny 91: 72–74.

Somogyi, B., T. Felföldi, K. Márialigeti & L. Vörös, 2012. Sekély tavaink téli eukarióta pikoalgái. Hidrológiai Közlöny 92: 61–63.

Somogyi, B., L. Vörös, K. Pálffy, G. Székely, C. Bartha & Z. G. Keresztes, 2014. Picophytoplankton predominance in hypersaline lakes (Transylvanian Basin, Romania). Extremophiles 18: 1075–1084.

Somogyi, B., T. Felföldi, E. Boros, A. Szabó & L. Vörös, 2022. Where the little ones play the main role – picophytoplankton predominance in the soda and hypersaline lakes of the Carpathian Basin. Microorganisms 10: 818.

Søndergaard, M., E. Jeppesen, P. Kristensen & O. Sortkjær, 1990. Interactions between sediment and water in a shallow and hypertrophic lake: a study on phytoplankton collapses in Lake Søbygård, Denmark. Hydrobiologia 191: 139–148.

Sonneman, J. A., C. J. Walsh, P. F. Breen & A. K. Sharpe, 2001. Effects of urbanization on streams of the Melbourne region, Victoria, Australia. II. Benthic diatom communities. Freshwater Biology 46: 553–565.

Spaulding, S. A. & D. M. McKnight, 1999. Diatoms as indicators of environmental change in Antarctic freshwaters. In Stroemer, F. & J. P. Smol (eds), The diatoms: applications for the environmental and earth sciences. Cambridge University Press, Cambridge: 245–263.

Spaulding, S. A., D. J. Lubinski & M. Potapova, 2010. Diatoms of the United States. http://westerndiatoms.colorado.edu (accessed 22.01.15).

Sponseller, R. A., E. F. Benfield & H. M. Valett, 2001. Relationships between land use, spatial scale and stream macroinvertebrate communities. Freshwater Biology 46: 1409–1424.

Springe, G., L. Sandin, A. Briede & A. Skuja, 2006. Biological quality metrics: their variability and appropriate scale for assessing streams. Hydrobiologia 566: 153–172.

Srivastava, D. S., M. W. Cadotte, A. A. M. MacDonald, R. G. Marushia & N. Mirotchnick, 2012. Phylogenetic diversity and the functioning of ecosystems. Ecology Letters 15: 637–648.

Standovár, T. & R. B. Primack, 2001. A természetvédelmi biológia alapjai. Nemzeti Tankönykiadó, Budapest. pp. 542.

Stark, J., R. Lehman, L. Crawford, B. J. Enquist & B. Blonder, 2017. Does environmental heterogeneity drive functional trait variation? A test in montane and alpine meadows. Oikos 126: 1650–1659.

Steinman, A. D., P. J. Mulholland & W. R. Hill, 1992. Functional responses associated with growth form in stream algae. Journal of the North American Benthological Society 11: 229–243.

Stenger-Kovács, C. & E. Lengyel, 2015. Taxonomical and distribution guide of diatoms in soda pans of Central Europe. Studia Botanica Hungarica 46: 3–203.

Stenger-Kovács, C., J. Padisák & P. Bíró, 2006. Temporal variability of *Achnanthidium minutissimum* (Kützing) Czarnecki and its relationships to chemical and hydrological features of the Torna-stream, Hungary. In Ács, É., K. T. Kiss, J. Padisák & K. É. Szabó (eds), 6th International symposium on use of algae for monitoring rivers, Magyar Algológiai Társaság, Göd: 133–138.

Stenger-Kovács, C., K. Buczkó, É. Hajnal & J. Padisák, 2007. Epiphytic, littoral diatoms as bioindicators of shallow lake trophic status: Trophic Diatom Index for Lakes (TDIL) developed in Hungary. Hydrobiologia 589: 141–154.

Stenger-Kovács, C., E. Lengyel, L. Crossetti, V. Üveges & J. Padisák, 2013. Diatom ecological guilds as indicators of temporally changing stressors and disturbances in the small Torna-stream, Hungary. Ecological Indicators 24: 138–147.

Stenger-Kovács, C., L. Tóth, F. Tóth, É. Hajnal & J. Padisák, 2014a. Stream order-dependent diversity metrics of epilithic diatom assemblages. Hydrobiologia 721: 67–75.

Stenger-Kovács, C., E. Lengyel, K. Buczkó, F. M. Tóth, L. O. Crossetti, A. Pellinger, Z. Z. Doma & J. Padisák, 2014b. Vanishing world: alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. Inland Waters 4: 383–396.

Stenger-Kovács, C., É. Hajnal, E. Lengyel, K. Buczkó & J. Padisák, 2016. A test of traditional diversity measures and taxonomic distinctness indices on benthic diatoms of soda pans in the Carpathian basin. Ecological Indicators 64: 1–8.

Stenger-Kovács, C., K. Körmendi, E. Lengyel, A. Abonyi, É. Hajnal, B. Szabó, K. Buczkó & J. Padisák, 2018. Expanding the trait-based concept of benthic diatoms: development of trait- and species-based indices for conductivity as the master variable of ecological status in continental saline lakes. Ecological Indicators 95: 63–74.

Stenger-Kovács C., E. Lengyel, V. Sebestyén & B. Szabó, 2020a. Effects of land use on streams: traditional and functional analyses of benthic diatoms. Hydrobiologia 847: 2933–2946.

Stenger-Kovács, C., E. Lengyel, K. Buczkó, J. Padisák & J. Korponai, 2020b. Trait-based diatom functional diversity as an appropriate tool for understanding the effects of environmental changes in soda pans. Ecology and Evolution 10: 320–335.

Stenger-Kovács, C., V. B-Béres, K. Buczkó, K. Tapolczia, J. Padisák, G. B. Selmeczy & E. Lengyel, 2023a. Diatom community response to inland water salinization: a review. Hydrobiologia https://doi.org/10.1007/s10750-023-05167-w

Stenger-Kovács, C., V. B-Béres, K. Buczkó, J. T. Al-Imari, D. Lázár, J. Padisák & E. Lengyel, 2023b. Review of phenotypic response of diatoms to salinization with biotechnological relevance. Hydrobiologia https://doi.org/10.1007/s10750-023-05194-7

Sterling, S. M., A. Ducharne & J. Polcher, 2013. The impact of global land-cover change on the terrestrial water cycle. Nature Climate Change 3: 385–390.

Stevenson, R. J., M. L. Bothwell & R. L. Lowe, 1996. Algal ecology: freshwater benthic ecosystem. Academic Press, Cambridge. pp. 788.

Stevenson, R. J., S. T. Rier, C. M. Riseng, R. E. Schultz & M. J. Wiley, 2006. Comparing effects of nutrients on algal biomass in streams in two regions with different disturbance regimes and with applications for developing nutrient criteria. In Stevenson, R. J., Y. Pan, J. P. Kociolek & J. C. Kingston (eds), Advances in algal biology: a commemoration of the work of Rex Lowe. Springer, Dordrecht: 149–165.

Stevenson, R. J., B. H. Hill, A. T. Herlihy, L. L. Yuan & S. B. Norton, 2008. Algae–P relationships, thresholds, and frequency distributions guide nutrient criterion development. Journal of the North American Benthological Society 27: 783–799.

Stevenson, R. J., Y. Pan & H. van Dam, 2010. Assessing environmental conditions in rivers and streams with diatoms. In Smol, J. P. & E. F. Stroemer (eds), The Diatoms: applications for the environmental and earth sciences. Cambridge University Press, Cambridge: 57-85.

Stoate, C., N. D. Boatman, R. J. Borralho, C. R. Carvalho, G. R. de Snoo & P. Eden, 2001. Ecological impacts of arable intensification in Europe. Journal of Environmental Management 63: 337–365.

Strahler, A. N., 1957. Quantitative analysis of watershed geomorphology. Eos, Transactions American Geophysical Union 38: 913–920.

Strayer, D. L., 2006. Challenges for freshwater invertebrate conservation. Journal of the North American Benthological Society 25: 271–287.

Suarez-Seoane, S., P. E. Osborne & J. C. Aloneso, 2002. Large-scale habitat selection by agricultural steppe birds in Spain: identifying species-habitat responses using generalized additive models. Journal of Applies Ecology 39: 755–771.

Şuteu, A. M., L. Momeu, K. P. Battes, A. Baricz, A. Cristea, P. A. Bulzu, D. M. Buda, H. L. Banciu & M. Cîmpean, 2021. Diversity and distribution of phototrophic primary producers in saline lakes from Transylvania, Romania. Plant Systematics and Evolution 307: 12.

Swenson, N. G., 2011. The role of evolutionary processes in producing biodiversity patterns, and the interrelationships between taxonomic, functional and phylogenetic biodiversity. American Journal of Botany 98: 472–480.

Szabó, A., 1997. A hazai szikes élőhelyek kutatásának áttekintése és a jövő feladatai. Hidrológiai Közlöny 77: 103–104.

Szabó, A., K. Korponai, B. Somogyi, B. Vajna, L. Vörös, Z. Horváth, E. Boros, N. Szabó-Tugyi, K. Márialigeti & T. Felföldi, 2020. Grazing pressure-induced shift in planktonic bacterial communities with the dominance of acIII-A1 actinobacterial lineage in soda pans. Scientific Reports 10: 19871.

Szabó, B., E. Lengyel, J. Padisák, M. Vass & C. Stenger-Kovács, 2018. Structuring forces and β-diversity of benthic diatom metacommunities in soda pans of the Carpathian Basin. European Journal of Phycology 53: 219–229.

Szabó, K., K. T. Kiss, L. Ector, M. Kecskés & É. Ács, 2004. Benthic diatom flora in a small Hungarian tributary of River Danube (Rákos-stream). Algological Studies 111: 79–94.

Sze, P. & J. M. Kingsbury, 1972. Distribution of phytoplankton in a polluted saline lake, Onondaga lake, New York. Journal of Phycology 8: 25–37.

Szemes, G., 1959. Die horizontale und vertikale Verbreitung der Bacillariophyceen im offenen Wasser des Szelider Sees. Systematische und floristisch-ökologische Bearbeitung von Bacillariophyceen des Szelider-Sees. Das Leben des Szelider Sees. Akadémiai Kiadó, Budapest: 251–273.

Szépszó, G., 2008. Regional change of climate extremes over Hungary based on different regional climate models of the PRUDENCE project. Időjárás 112: 265–284.

Taberlet, P., E. Coissac, F. Pompanon, C. Brochmann & E. Willerslev, 2012. Towards next-generation biodiversity assessment using DNA metabarcoding. Molecular Ecology 21: 2045–2050.

Taberlet, P., A. Bonin, L. Zinger & E. Coissac, 2018. Environmental DNA: for biodiversity research and monitoring. Oxford University Press, Oxford. pp 253.

Talling, J. F., 2001. Environmental controls on the functioning of shallow tropical lakes. Hydrobiologia 458: 1–8.

Taniwaki, R. H., C. D. Matthaei, T. K. M. Cardoso, S. B. F. Ferraz, L. A. Martinelli & J. J. Piggott, 2019. The effect of agriculture on the seasonal dynamics and functional diversity of benthic biofilm in tropical headwater streams. Biotropica 51: 18–27.

Tapolczai, K., A. Bouchez, C. Stenger-Kovács, J. Padisák & F. Rimet, 2016. Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. Hydrobiologia 776: 1–17.

Tapolczai, K., A. Bouchez, C. Stenger-Kovács, J. Padisák & F. Rimet, 2017. Taxonomy- or trait-based ecological assessment for tropical rivers? Case study on benthic diatoms in Mayotte island (France, Indian Ocean). Science of the Total Environment 607: 1293–1303.

Tapolczai, K., V. Vasselon, A. Bouchez, C. Stenger-Kovács, J. Padisák & F. Rimet, 2019. The impact of OTU sequence similarity threshold on diatom-based bioassessment: a case study of the rivers of Mayotte (France, Indian Ocean). Ecology and Evolution 9: 166–179.

Tapolczai, K., G. B. Selmeczy, B. Szabó, B. Viktória, F. Keck, A. Bouchez, F. Rimet & J. Padisák, 2021. The potential of exact sequence variants (ESVs) to interpret and assess the impact of agricultural pressure on stream diatom assemblages revealed by DNA metabarcoding. Ecological Indicators 122: 107322.

Teittinen, A. & L. Virta, 2021. Exploring multiple aspects of taxonomic and functional diversity in microphytobenthic communities: effects of environmental gradients and temporal changes. Frontiers in Microbiology 12: 668993.

Teittinen, A., M. Taka, O. Ruth & J. Soininen, 2015. Variation in stream diatom communities in relation to water quality and catchment variables in a boreal, urbanized region. Science of the Total Environment 530: 279–289.

Teittinen, A., J. Weckström & J. Soininen, 2018. Cell size and acid tolerance constrain pond diatom distributions in the subarctic. Freshwater Biology 63: 1569–1578.

Tews, J., U. Brose, V. Grimm, K. Tielbörger, M. C. Wichmann, M. Schwager & F. Jeltsch, 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. Journal of Biogeography 31: 79–92.

Thompson, P. L., T. J. Davies & A. Gonzalez, 2015. Ecosystem functions across trophic levels are linked to functional and phylogenetic diversity. PloS ONE 10: e0117595.

Tibby, J., P. A. Gell, J. Fluin & I. R. Sluiter, 2007. Diatom–salinity relationships in wetlands: assessing the influence of salinity variability on the development of inference models. Hydrobiologia 591: 207–218.

Tilman, D., 1996. Biodiversity: population versus ecosystem stability. Ecology 77: 350–363.

Timms, B. V., 2005. Salt lakes in Australia: present problems and prognosis for the future. Hydrobiologia 552: 1–15.

Toda, M. J., 1984. Guild structure and its comparison between two local drosophilid communities. Physiology and Ecology Japan 21: 131–172.

Tolkkinen, M. J., H. Mykrä, R. Virtanen, M. Tolkkinen, T. Kauppila, L. Paasivirta & T. Muotka, 2016. Land use impacts on stream community composition and concordance along a natural stress gradient. Ecological Indicators 62: 14–21.

Tolonen, K. E., K. Leinonen, H. Marttila, J. Erkinaro & J. Heino, 2017. Environmental predictability of taxonomic and functional community composition in high-latitude streams. Freshwater Biology 62: 1–16.

Tóth, A., Z. Horváth, C. F. Vad, K. Zsuga, S. A. Nagy & E. Boros, 2014. Zooplankton of the European soda pans: fauna and conservation of a unique habitat type. International Review of Hydrobiology 99: 255–276.

Tóth, R., I. Czeglédi, B. Kern & T. Erős, 2019. Land use effects in riverscapes: diversity and environmental drivers of stream fish communities in protected, agricultural and urban landscapes. Ecological Indicators 101: 742–748.

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

Trábert, Z., K. T. Kiss, G. Várbíró, P. Dobosy, I. Grigorszky & É. Ács, 2017. Comparison of the utility of a frequently used diatom index (IPS) and the diatom ecological guilds in the ecological status assessment of large rivers. Fundamental and Applied Limnology 189: 87–103.

Tréguer, P., C. Bowler, B. Moriceau, S. Dutkiewicz, M. Gehlen, O. Aumont, L. Bittner, R. Dugdale, Z. Finkel, D. Iudicone et al., 2018. Influence of diatom diversity on the ocean biological carbon pump. Nature Geoscience 11: 27–37.

Trobajo, R., E. J. Cox & X. D. Quintana, 2004. The effects of some environmental variables on the morphology of *Nitzschia frustulum* (Bacillariophyta), in relation its use as a bioindicator. Nova Hedwigia 79: 433–445.

Trobajo, R., L. Rovira, D. G. Mann & E. J. Cox, 2011. Effects of salinity on growth and on valve morphology of five estuarine diatoms. Phycological Research 59: 83–90.

Tuchman, N. C., 1996. The role of heterotrophy in algae. In Stevenson, R. J. & M. L. Bothwell & R. L. Lowe (eds), Algal ecology: freshwater benthic ecosystems. Academic Press, San Diego: 299–319.

Tuchman, M. L., E. Theriot & E. F. Stoermer, 1984. Effects of low level salinity concentrations on the growth of *Cyclotella meneghiniana* Kütz. (Bacillariophyta). Archiv für Protistenkunde 128: 319–326.

Tuite, C. H., 1981. Standing crop densities and distribution of *Spirulina* and benthic diatoms in East African alkaline saline lakes. Freshwater Biology 11: 345–360.

Uherkovich, G., 1965. Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation der Natron-bzw. soda-(Szik-) Gewässer Ungarns I. Acta Botanica Hungarica 11: 263–279.

Uherkovich, G., 1969. Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation der Natron-bzw. Soda-(Szik-) Gewässer Ungarns II. Über die Algen des Teiches Őszeszék. Hydrobiologia 33: 250–288.

Uherkovich, G., 1970. Beiträge zur Kenntnis der Algenvegetation der Natron-bzw. Soda-(Szik-) Gewässer Ungarns II. Kieselalgen aus dem Teich Öszeszék. Acta Biologica Szegediensis 16: 99–108.

Uieda, V. S. & R. L. Motta, 2007. Trophic organization and food web structure of southeastern Brazilian streams: a review. Acta Limnologica Brasiliensia 19: 15–30.

UNEP [United Nations Environment Programme], 2011. Climate change and POPS: predicting the impacts. Report of the UNEP/AMAP Expert Group Secretariat of the Stockholm Convention, Geneva. pp. 62.

USEPA [United States Environmental Protection Agency], 2000. Nutrient criteria technical guidance manual: rivers and streams. EPA-822-B-00-002, USEPA, Office of Water, Office of Science and Technology, Washington. pp. 253.

Vad, C. F., A. L. Péntek, N. J. Cozma, A. Földi, A. Tóth, B. Tóth, N. A. Böde, A. Móra, R. Ptacnik, É. Ács et al., 2017. Wartime scars or reservoirs of biodiversity? The value of bomb crater ponds in aquatic conservation. Biological Conservation 209: 253–262.

Vadeboncoeur, Y. & A. D. Steinman, 2002. Periphyton function in lake ecosystems. The Scientific World Journal 2: 1449–1468.

Valera, C. A., R. V. Junior, S. G. P. Varandas, L. S. Fernandes & F. A. L. Pacheco, 2016. The role of environmental land use conflicts in soil fertility: a study on the Uberaba River basin, Brazil. Science of the Total Environment 562: 463–473.

Valiente, N., F. Jirsa & J. J. Gómez-Alday, 2022. Saline lakes as barriers against pollution: a multidisciplinary overview. Limnetica 41: 1.

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

Van der Grinten, E., M. Janssen, S. G. H. Simis, C. Barranguet & W. Admiraal, 2004. Phosphate regime structures species composition in cultured phototrophic biofilms. Freshwater Biology 49: 369–381.

Van der Spoel, S., 1994. A biosystematic basis for pelagic biodiversity. Bijdragen tot de Dierkunde 64: 3–31.

Van Dyke, F., 2008. Conservation biology: foundations, concepts, applications. Springer, Berlin. pp. 613.

Vannote, R. L. & B. W. Sweeney, 1980. Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. The American Naturalist 115: 667–695.

Váradi, Z. & G. Fehér, 2010. Kiskunsági szikes tavak kémiai vizsgálata. Acta Biologica Debrecina 22: 53–74.

V.-Balogh, K., B. Németh & L. Vörös, 2009. Specific attenuation coefficients of optically active substances and their contribution to the underwater ultraviolet and visible light climate in shallow lakes and ponds. Hydrobiologia 632: 91–105.

V.-Balogh K, Németh B, Vörös L. 2010. Szervesanyagok magyarországi fehér vízű szikes tavakban. Acta Biologica Debrecina Oecologia Hungarica 22:75–86.

Verberk, W. C., C. G. E. van Noordwijk & A. G. Hildrew, 2013. Delivering on a promise: integrating species traits to transform descriptive community ecology into a predictive science. Freshwater Science 32: 531–547.

Vesanto, J. & E. Alhoniemi, 2000. Clustering of the self-organizing map. IEEE Transactions on Neural Networks 11: 586–600.

VGT [Vízgyűjtő Gazdálkodási Terv], 2009. A Víz Keretirányelv hazai megvalósítása. Kézirat. A Duna-vízgyűjtő Magyarországi része. Vízügyi és Környezetvédelmi Központi Igazgatóság, Budapest. pp. 389.

Vidaković, D., J. Krizmanić, B. P. Dojčinović, A. Pantelić, B. Gavrilović, M. Živanović, B. Novaković & M. Ćirić, 2019. Alkaline soda Lake Velika Rusanda (Serbia): the first insight into diatom diversity of this extreme saline lake. Extremophiles 23: 347–357.

Videau, C., M. Khalanski & M. Penot, 1980. Physiological response to chlorination of the unicellular marine alga *Dunaliella primolecta* Butcher. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 47: 113–126.

Vignatti, A. M., J. C. Paggi, G. C. Cabrera & S. A. Echaniz, 2012. Zooplankton diversity and its relationship with environmental changes after the filling of a temporary saline lake in the semi-arid region of La Pampa, Argentina. Latin American Journal of Aquatic Research 40: 1005–1016.

Vilbaste, S. & J. Truu, 2003. Distribution of benthic diatoms in relation to environmental variables in lowland streams. Hydrobiologia 493: 81–93.

Villéger, S., N. W. Mason & D. Mouillot, 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. Ecology 89: 2290–2301.

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

von Euler, F. & S. Svensson, 2001. Taxonomic distinctness and species richness as measures of functional structure in bird assemblages. Oecologia 129: 304–311.

Vörös, L. & E. Boros, 2010. *Nodularia willei* Gardn. tömegprodukció: a planktonikus és bentonikus elsődleges termelés peremfeltételei egy kiskunsági szikes tóban (Kelemen-szék). Acta Biologica Debrecina Oecologia Hungarica 22: 139–152.

Vörösmarty, C. J., P. B. McIntyre, M. O. Gessner, D. Dudgeon, A. Prusevich, P. Green, S. Glidden, S. E. Bunn, C. A. Sullivan, C. R. Liermann et al., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. Nature 467: 555–561.

Vrieling, E. G., Q. Sun, M. Tian, P. J. Kooyman, W. W. Gieskes, R. A. van Santen & N. A. Sommerdijk, 2007. Salinity-dependent diatom biosilicification implies an important role of external ionic strength. Proceedings of the National Academy of Sciences 104: 10441–10446.

Vyverman, W., E. Verleyen, K. Sabbe, K. Vanhoutte, M. Sterken, D. A. Hodgson, D. G. Mann, S. Juggins, B. van de Vijver, V. Jones et al., 2007. Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. Ecology 88: 1924–1931.

Wallace, J. B. & J. R. Webster, 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. Annual Review of Entomology 41: 115–139.

Walsh, C. J., P. J. Papas, D. Crowther, P. T. Sim & J. Yoo, 2004. Stormwater drainage pipes as a threat to a stream-dwelling amphipod of conservation significance, *Austrogammarus australis*, in southeastern Australia. Biodiversity & Conservation 13: 781–793.

Walsh, G. & V. Wepener, 2009. The influence of land use on water quality and diatom community structures in urban and agriculturally stressed rivers. Water SA 35: 579–594.

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

Wang, L., J. Lyons, P. Kanehl & R. Gatti, 1997. Influences of watershed land use on habitat quality and biotic integrity in Wisconsin streams. Fisheries 22: 6–12.

Wang, Y.-K., R. J. Stevenson & L. Metzmeier, 2005. Development and evaluation of a diatom-based index of biotic integrity for the Interior Plateau Ecoregion, USA. Journal of the North American Benthological Society 24: 990–1008.

Wang, Y.-K., R. J. Stevenson, P. R. Sweet & J. DiFranco, 2006. Developing and testing diatom indicators for wetlands in the Casco Bay watershed. Maine, USA. In Stevenson, R.J., Y. Pan, J. P. Kociolek & J. C. Kingston (eds), Advances in algal biology: a commemoration of the work of Rex Lowe. Springer, Dordrecht: 191–206.

Warwick, R. M. & K. R. Clarke, 1996. New biodiversity measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. Oceanographic Literature Review 43: 727.

Warwick, R. M. & K. R. Clarke, 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. Journal of Applied Ecology 35: 532–543.

Warwick, R. M. & J. Light, 2002. Death assemblages of molluscs on St Martin's Flats, Isles of Scilly: a surrogate for regional biodiversity? Biodiversity & Conservation 11: 99–112.

Webb, C. O., D. D. Ackerly, M. A. McPeek & M. J. Donoghue, 2002. Phylogenies and community ecology. Annual Review of Ecology and Systematics 33: 475–505.

Weiher, E. & P. A. Keddy, 1995. The assembly of experimental wetland plant communities. Oikos 73: 323–335.

Wetzel, R. G., 1983. Limnology. Saunders College Publishing, Philadelphia. pp 656.

Wetzel, R. G., 1990. Land-water interfaces: metabolic and limnological regulators. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie: Verhandlungen 24: 6–24.

Wetzel, R. G. & G. Likens, 2000. Limnological analyses. Springer Science & Business Media, New York. pp 429.

Williams, W. D., 1986. Limnology, the study of inland waters: a comment on perceptions of studies of salt lakes, past and present. In De Deckker, P. & W. D. Williams (eds), Limnology in Australia. Springer, Dordrecht: 471–484.

Williams, W. D., 1993. Conservation of salt lakes. Hydrobiologia 267: 291–306.

Williams, W. D., 1999. Salinisation: A major threat to water resources in the arid and semi-arid regions of the world. Lakes & Reservoirs 4: 85–91.

Williams, W. D., 2002. Environmental threats to salt lakes and the likely status of inland saline ecosystems in 2025. Environmental Conservation 29: 154–167.

Wilson, S. E., B. F. Cumming & J. P. Smol, 1994. Diatom-salinity relationships in 111 lakes from the Interior Plateau of British Columbia, Canada: the development of diatom-based models for paleosalinity reconstructions. Journal of Paleolimnology 12: 197–221.

Winter, J. G. & H. C. Duthie, 2000. Stream epilithic, epipelic and epiphytic diatoms: habitat fidelity and use in biomonitoring. Aquatic Ecology 34: 345–353.

Winter, M., O. Schweiger, S. Klotz, W. Nentwig, P. Andriopoulos, M. Arianoutsou, C. Basnou, P. Delipetrou, V. Didžiulis, M. Hejda et al., 2009. Plant extinctions and introductions lead to phylogenetic and taxonomic homogenization of the European flora. Proceedings of the National Academy of Sciences 106: 21721–21725.

Winter, M., V. Devictor & O. Schweiger, 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? Trends in Ecology & Evolution 28: 199–204.

Wood, S., 2017. Mgcv: Mixed GAM computation vehicle with automatic smoothness estimation. R package. https://cran.r-project.org/package=mgcv.

Wu, N., X. Dong, Y. Liu, C. Wang, A. Baattrup-Pedersen & T. Riis, 2017. Using river microalgae as indicators for freshwater biomonitoring: review of published research and future directions. Ecological Indicators 81: 124–131.

Wunsam, S., A. Cattaneo & N. Bourassa, 2002. Comparing diatom species, genera and size in biomonitoring: a case study from streams in the Laurentians (Quebec, Canada). Freshwater Biology 47: 325–340.

Yang, G. Y., T. Tang & D. Dudgeon, 2009. Spatial and seasonal variations in benthic algal assemblages in streams in monsoonal Hong Kong. Hydrobiologia 632: 189–200.

Zacharias, I. & M. Zamparas, 2010. Mediterranean temporary ponds. A disappearing ecosystem. Biodiversity and Conservation 19: 3827–3834.

Zadereev, E., O. Lipka, B. Karimov, M. Krylenko, V. Elias, I. S. Pinto, V. Alizade, Y. Anker, A. Feest, D. Kuznetsova et al., 2020. Overview of past, current, and future ecosystem and biodiversity trends of inland saline lakes of Europe and Central Asia. Inland waters 10: 438–452.

Zelinka, M. & P. Marvan, 1961. Zur präzisirung der biologischen Klassifikation der Reinheit fliessender Gewässer. Archiv für Hydrobiologie 57: 389–407.

Ziemann, H. & C.-J. Schulz, 2011. Methods for biological assessment of salt-loaded running waters – fundamentals, current positions and perspectives. Limnologica 41: 90–95.

Ziemann, H., U. Noltig & K. H. Rustige, 1999. Spezifische Indikatoren. Salzgehalt. In Tümpling, W. & G. Friedrich (eds), Methoden der Biologischen Wasseruntersuchung. Band 2. Biologische Gewässeruntersuchung, Gustav Fischer, Jena: 309–313.

Zimmermann, J., G. Glöckner, R. Jahn, N. Enke & B. Gemeinholzer, 2015. Metabarcoding vs. morphological identification to asssess diatom diversity in environmental studies. Molecular Ecology Resourses 15: 526–542.

Zorzal-Almeida, S., J. Soininen, L. M. Bini & D. C. Bicudo, 2017. Local environment and connectivity are the main drivers of diatom species composition and trait variation in a set of tropical reservoir. Freshwater Biology 62: 1551–1563

www-1 http://www.icpdr.org/icpdr/static/dw2005_4/dw0405p10.htm

www-2 http://www2.vizeink.hu/files/vizeink.hu_0326_Orszagos_VGT_kezirat_aug.pdf (accessed 25.05.12)

www-3 http://www2.vizeink.hu/files/vizeink.hu_0442_1-4_Alegyseg_Marcal.pdf (accessed 02.01.12)

TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE

1. táblázat: Az elemzésekben alkalmazott guildek és jellegek. 6
2. táblázat: A Pannon ökorégió eltérő rendűségű vízfolyásainak jellemzői. 11
3. táblázat: A kevert lineáris modellek eredményei 12
4. táblázat: A három kovaalga ökológiai guild SWOT elemzése. 19
5. táblázat: A Torna-patakban mért fzikai és kémiai paraméterek 2008 és 2010 között. 23
6. táblázat: Spearman rang korrelációk a guildek, guilddiverzitás, fajdiverzitás és a környezeti változók között. 26
7. táblázat: A tájhasználati formák és a jellegek, diverzitások közötti kapcsolatok feltárására kifejlesztett lineáris modellek statisztikai paraméterei. 44
8. táblázat: A vizsgált szikes tavak 55
9. táblázat: A Duna-Tisza köze és a Fertő-Hanság régió szikes tavainak fizikai és kémiai paraméterei, és azok összehasonlítása Welch-teszttel. 57
10. táblázat: A Duna-Tisza köze és a Fertő-Hanság régió legjelentősebb indikátorfajai a relatív gyakorisági adatok felhasználásával végzett indikátorfaj-elemzések (IndVal) alapján. 59
11. táblázat: A 2006 és 2012 között vizsgált szikes tavak, állapotuk és a minták száma. 69
12. táblázat: Spearman-féle rangkorreláció a diverzitási mutatók és a környezeti változók között. 74
13. táblázat: A diverzitás mérőszámai és a környezeti változók közötti egyszerűsített többváltozós lineáris modellek a parciális korrelációs együtthatókkal. 75
14. táblázat: A jellemző AvTD és VarTD értékek különböző élőlénycsoportok és élőhelytípusok esetén 77
15. táblázat: A DISP indexben szereplő kovaalgafajok indikátor és érzékenységi értékei, valamint jelenlétük Ziemann et al. (1999) illetve Ács (2007) tanulmányaiban. 93
16. táblázat: A GAM modellek eredményei. A modellek a meghatározott hét csoportra és az egy alcsoportra vonatkoznak, ahol a guildek és a morfológiai jellegek a függőváltozók, a vezetőképesség pedig a magyarázóváltozó. 97
17. táblázat: A vizsgált két régió szikes tavainak állapota, színe, hidrológiai fázisainak száma és a mintaszámok. 108
18. táblázat: Az egyszerűsített lineáris modellek eredményei (szürke háttér: környezeti paraméterek, melyeket a modell tartalmaz; df: szabadsági fokok száma 115

ÁBRAJEGYZÉK

1. ábra: A vizsgált mintavételi helyek. 10
2. ábra: Önszerveződő térkép **a)** a fajszám, diverzitás és egyenletesség adatok alapján és **b)** ezek főkomponens vetülete..... 11
3. ábra: A vízfolyások NH_4^+, NO_2^-, NO_3^-, TP adatai és a rendűség alapján készített önszerveződő térképek. 12
4. ábra: A rendűség és **a)** a fajszám, **b)** a diverzitás és **c)** az egyenletesség közötti kapcsolat... 13
5. ábra: A vizsgált három ökológiai guild 19
6. ábra: A kihelyezett mészkőlapok a Torna-patakban. 21
7. ábra: A Torna-patak környezeti változóinak főkomponens elemzései **a)** az 1. és 2. tengely mentén, illetve **b)** az 1. és 3. tengely mentén. 23
8. ábra: A környezeti paraméterek és a kovaalga fajok kanonikus korreszpondencia analízise a Torna-patakban. 24
9. ábra: A három ökológiai guild évszakos relatív gyakorisága (átlag és szórás) a vizsgált két egymás követő évben. 27
10. ábra: Az évszakos faj- és guilddiverzitás a vizsgált két egymás követő évben. 28
11. ábra: Az ideális mintavételi hely a vízfolyásban és annak vízgyűjtőjén. 38
12. ábra: A 75 mintavételi hely a Kárpát-medence vízfolyásaiban. 38
13. ábra: A vizsgált vízfolyások környezeti paraméterein és a tájhasználati formákon alapuló főkomponens analízis eredménye. 40
14. ábra: a) RDA1: a kovaalga fajösszetétel, a környezeti paraméterek és a tájhasználati adatok redundancia elemzése; **b)** RDA2: a kovaalga jellegösszetétel, a környezeti paraméterek és a tájhasználati adatok redundancia elemzése. 41
15. ábra: A variancia particionálás eredményei **a)** a fajok relatív gyakorisága, **b)** a jellegek relatív gyakorisága, **c)** a fajgazdagság, és **d)** a funkcionális gazdagság esetén. 43
16. ábra: A bentikus kovaalga minták **a)** fajalapú és **b)** jellegalapú NMDS analízise. 45
17. ábra: A kovaalgák **a)** fajgazdagsága és **b)** funkcionális gazdagsága a településen, a település alatt 1 km-en belül és a településtől távol (>1 km). 45
18. ábra: A vizsgált szikes tavak a Fertő-Hanság és a Duna-Tisza régióban. 54
19. ábra: A különböző ökológiai guildek boxplotjai **a)** a fajszám és a **b)** a fajok relatív gyakorisága alapján. 58

20. ábra: A vízkémiai és a fajok relatív gyakorisági adatain alapuló redundancia elemzések (RDA), melyek kiemelik **a)** a régiók; **b)** a magyarázó változók; **c)** a minták; és **d)** a domináns fajok fontosságát. 60

21. ábra: **a)** Az AvTD eltérése az elméleti átlagtól és a 95%-os konfidencia intervallumok. **b)** A VarTD eltérése az elméleti átlagtól és a 95%-os konfidencia intervallumok. **c)** A szimulált VarTD és AvTD párok szórásdiagramja. 72

22. ábra: A különböző állapotú szikes tavak **a-b)** fő limnológiai változóinak és **c-f)** a diverzitás mérőszámainak boxplotjai. 73

23. ábra: A diverzitás mutatók közötti lineáris modellek. 74

24. ábra: A különböző stresszintenzitás és az élőhelyi heterogenitás hatása édesvizekben és szikes tavakban. 77

25. ábra: A mintavételi helyek és a minták száma a Kárpát-medencében. 85

26. ábra: A mért és a kovaalga összetétel alapján becsült vezetőképesség közötti kapcsolat a súlyozott átlag módszer alapján. 87

27. ábra: A vezetőképesség és **a)** a SCIL index, **b)** a DISP index, **c)** a TBI index közötti kapcsolat, továbbá **d)** a DISP és a TBI indexek közötti kapcsolat a tesztkészletben (n = 151). 88

28. ábra: **a)** A 338 szikes tavi bentikus kovaalga mintán alapuló NMDS eredményei a 15 guild és jelleg minőségi adatai alapján. **b)** Az NMDS által meghatározott hét ökológiaicsoport relatív gyakorisága és a vízkémiai paraméterek közötti, 187 minta alkalmazásával futatott RDA elemezés biplotja. **c)** A 187 minta második RDA analízisének biplotja, mely bemutatja a kapcsolatot a 7. csoportot alkotó jellegek relatív gyakorisága és a vízkémiai adatok között. 94

29. ábra: a) Az 1., 4., 5. és 6. csoportra, valamint **b)** az 1. alcsoportra alkalmazott additív hatás görbéje az ln vezetőképességre. 97

30. ábra: A Bába-szék. 107

31. ábra: A variancia particionálás eredményei a teljes funkcionális diverzitásra vonatkozóan a környezeti változók és **a)** régiók, **b)** a víz színe, **c)** az aljzat, **d)** az állapot, **e)** hidrológiai fázisok és **f)** az évszakok között. 110

32. ábra: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás indexre a különböző régiókban. 111

33. ábra: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás index esetén a különböző színű vizekben. 112

34. ábra: A Kruskal-Wallis teszt eredményei a hat alkalmazott funkcionális diverzitás index esetén a különböző ökológiai állapotú szikes tavakban. 113

35. ábra: A Kruskal-Wallis-teszt eredményei a szikes tavakban alkalmazott hat funkcionális diverzitás index esetén a különböző évszakokban. 114

36. ábra: A hat alkalmazott funkcionális diverzitási index és a környezeti változók redundancia elemzése 115

MELLÉKLETEK

I. A hossz-szélesség (L/W) arány kategóriáinak elkülönítését alátámasztó ANOVA elemzés.

ANOVA	**df**	**négyzetek összege**	**átlagos négyzetérték**	**F**	**p-value**
variációk az L/W kategóriák között	5	2118,7	423,74	234,04	<0.001
Tukey's HSD teszt		átlagos különbség	alsó határ	felső határ	p-érték
LW1-LW2		1.7146	0,1100	3,3193	0,0296
LW1-LW3		3.5412	1,9495	5,1329	<0,001
LW1-LW4		6.5720	4,5736	8,5704	<0,001
LW1-LW5		14.4566	12,3666	16,5466	<0,001
LW1-LW6		24.0987	21,4550	26,7423	<0,001
LW2-LW3		1.8265	0,5561	3,0969	0,0011
LW2-LW4		4.8573	3,1040	6,6106	<0,001
LW2-LW5		12.7419	10,8849	14,5989	<0,001
LW2-LW6		22.3840	19,9204	24,8476	<0,001
LW3-LW4		3.0308	1,2893	4,7722	<0,001
LW3-LW5		10.9154	9,0696	12,7612	<0,001
LW3-LW6		20.5574	18,1022	23,0126	<0,001
LW4-LW5		7.8846	5,6784	10,0908	<0,001
LW4-LW6		17.5266	14,7902	20,2631	<0,001
LW5-LW6		9.6420	6,8380	12,4460	<0,001

II. A tájhasználat hatásának vizsgálatához felhasznált vízfolyások, kódjaik, GPS koordinátáik és tengerszint feletti magasságuk, valamint a mintavétel éve.

Minta kódja	Vízfolyás	A mintavétel éve	GPS koordináták	Tengerszint feletti magasság (m)
TOR_2004	Torna-patak	2004	47.110306N, 17.441439E	173
CSE_2004	Csenkő-patak	2004	48.501087N, 21.274869E	162
BOD_2004	Bódvaj	2004	47.850810N, 22.384379E	111
KON_2004	Kondoros-vízfolyás	2004	47.420084N, 21.619982E	97
TO2_2004	Tócó-vízfolyás	2004	47.457907N, 21.599754E	100
SZE2_2004	Széksóstói-főcsatorna	2004	46.234951N, 19.875256E	92
SZE3_2004	Széksóstói-főcsatorna	2004	46.185980N, 19.973204E	83
ABL_279	Ablánc-patak	2005	47.354645N, 16.751670E	178
AGO_405	Ágói-patak	2005	47.565385N, 19.943509E	91
ALS_379	Alsó-Tápió	2005	47.351687N, 19.717137E	108
ALT_281	Által-ér	2005	47.471747N, 18.254401E	175
BAB_222	Bábony-patak	2005	48.180511N, 20.757707E	125
BER_286	Cserta-patak (Berek-patak)	2005	46.687329N, 16.700908E	168
BIK_319	Bikol-patak	2005	47.717380N, 18.453598E	168
BIT_008	Bitva-patak	2005	47.223935N, 17.553795E	237
BOR_191	Börzsöny-patak	2005	47.945187N, 18.814527E	185
BOZ_226	Bózsva-patak	2005	48.456694N, 21.603536E	123
BUK_192	Bükkös-patak	2005	47.680613N, 19.048594E	145
CSE_290	Csele-patak	2005	46.048073N, 18.668132E	98
CSO_291	Csörnöc-Herpenyő	2005	47.056358N, 16.780969E	177
DER_292	Derék-patak	2005	48.050443N, 19.140016E	133
EGE_202	Eger-víz	2005	46.934158N, 17.573129E	161
GAJ_323	Gaja-patak	2005	47.276715N, 18.012739E	237
GAL_294	Jáki-Sorok (Gally-árok)	2005	47.151943N, 16.638932E	192
GAL_383	Galga-patak	2005	47.568411N, 19.681407E	110
GON_002	Gönci-patak	2005	48.468259N, 21.333318E	332
GUJ_411	Bujáki-patak	2005	47.800865N, 19.599921E	139
GYO_013	Gyöngyös-patak	2005	47.788155N, 19.924750E	171
HAJ_295	Hajagos-patak	2005	47.305047N, 17.293028E	125
KAN_239	Kánya-patak	2005	47.782094N, 20.583858E	103
KEL_339	Keleméri-patak	2005	48.319534N, 20.391134E	166
KER_017	Kerca-patak	2005	46.788282N, 16.369835E	216
KIG_325	Kígyós-patak	2005	47.030281N, 17.446848E	189
KIG_340	Kígyós-patak	2005	47.836975N, 20.278951E	151
KOV_006	Kövicses-patak	2005	47.923895N, 19.778457E	296
KOV_241	Kővágó-éri-csatorna	2005	46.658364N, 19.815550E	93
KUL_417	Külső-Mérges-patak	2005	47.698985N, 19.952230E	105
LAS_212	Laskó-patak	2005	47.918170N, 20.301791E	169

Minta kódja	Vízfolyás	A mintavétel éve	GPS koordináták	Tengerszint feletti magasság (m)
LES_302	Lesence-patak	2005	46.849618N, 17.380996E	113
LOK_357	Lókos-patak	2005	48.020078N, 19.222063E	137
MAG_371	Mágocs-ér	2005	46.597871N, 20.517055E	79
MAR_261	Marót-völgyi-csatorna	2005	46.612090N, 17.274105E	105
MAR_358	Marcal	2005	47.098420N, 17.210855E	129
MEN_327	Ménes-patak	2005	48.514632N, 20.685037E	164
MEN_341	Ménes-patak	2005	48.112969N, 19.550867E	158
NAG_244	Nagyvölgyi-árok	2005	45.955354N, 17.886163E	100
ORC_305	Orci-patak	2005	46.406494N, 17.864185E	124
OST_245	Ostoros-patak	2005	47.789364N, 20.520525E	113
RAK_018	Rák-patak	2005	47.673324N, 16.510510E	320
RAK_392	Rákos-patak	2005	47.538571N, 19.085162E	105
SZE_045	Szerdahelyi-patak	2005	47.342156N, 16.552302E	261
SZE_248	Széksóstói-főcsatorna	2005	46.234983N, 19.873550E	92
SZO_394	Sződrákosi-patak	2005	47.724054N, 19.148667E	103
SZU_395	Szuha-patak	2005	47.804723N, 19.661370E	129
TAR_330	Tarna-patak	2005	48.104693N, 20.039981E	208
TOK_200	Toka-patak	2005	47.835770N, 19.884541E	276
TOL_225	Tolcsva-patak	2005	48.265201N, 21.460102E	101
TOR_204	Torna-patak	2005	47.111054N, 17.426759E	164
VAD_360	Vadász-patak	2005	48.212299N, 20.912794E	116
VAL_215	Váli-víz	2005	47.374036N, 18.663195E	112
VAL_350	Váli-víz	2005	47.422385N, 18.599432E	125
VAS_315	Vasonca-patak	2005	48.253909N, 20.980600E	124
VIL_378	Villogó-ér	2005	47.414226N, 21.885744E	112
BIK_2010	Bikol-patak	2010	47.746118N, 18.432881E	134
KÖV_2010	Bitva-patak (Köves-patak)	2010	47.224020N, 17.553361E	220
ÓSV_2010	Csenkő-patak	2010	48.494546N, 21.293562E	177
CSE_2010	Csenkő-patak	2010	48.482821N, 21.356843E	249
DES_2010	Deseda-patak	2010	46.459959N, 17.787190E	134
NAG_2010	Nagy-patak	2010	47.826891N, 19.927511E	250
ÖPA_2010	Öreg-patak	2010	46.242947N, 18.480710E	159
ÖRV_2010	Örvényesi-séd	2010	46.916289N, 17.817280E	136
RÁK_2010	Rák-patak	2010	47.677919N, 16.541942E	262
SZÉ_2010	Széksóstói-főcsatorna	2010	46.220786N, 19.898263E	96
SZŐ_2010	Szőlősi-Séd	2010	46.956389N, 17.873084E	164
VÖL_2010	Völgységi-patak	2010	46.377192N, 18.672116E	99

III. a) Az alkalmazott jellegek és funkciójuk a releváns irodalmak alapján ([1] Heino és Soininen, 2006; [2] Passy, 2007b; [3] Leterme et al., 2010; [4] Lange et al., 2011; [5] Stenger-Kovács et al., 2018; [6] Taploczai et al., 2017; [7] Trábert et al., 2017; [8] Smucker és Vis, 2010; [9] Kókai et al., 2015; [10] Novais et al., 2014; [11] B.-Béres et al., 2016). Az érintetlen szikes tavakra vagy az inkább édesvízi környezetre jellemző jellegeket X –el jelötük példafajokkal.

Jellegek		**Funkció**	**Szikes tó**	**Édesvíz jelleg**	**Jellemző faj**
Sejtméret (S)	S1 (<100 µm^3)	[1] a méret befyolásolja az elterjedést [2] fzikai bolygatás (kisebb fajok nagyobb rugalmasságúak)	X		*Nitzschia austriaca* (mozgó guild, MS1)
	S2 (100-300 µm^3)	[3] nöcekvő szalinitás (a sejt- és pórusméret csökkenése) [4] fény hozzáférhetősége (nagyobb fényintenzitáson nagyobb fajok)			
	S3 (300-600 µm^3)	[5] a kis fajok könnyebb mozgása szervetlen részecskék között			
	S4 (600-1500 µm^3)			X	*Ctenophora pulchella*
	S5 (>1500 µm3)				
Hossz/szélesség arány (L/W)	LW1 <2	[6] megnyúlt alakú fajok, kis L/W-vel szennyezet élőhelyekre és nagy nyírő erő jelenlétére utalnak [5] magas vezetőképesség (LW2, LW3), [5] a megnyúlt alakú fajok könnyebben elbújnak vagy mozognak az iszap részecskék között easier [5] megnyúlt alak fénycspadaként szolgálhat fénylimitált élőhelyeken			
	LW2 (2-4)		X		*Anomoeoneis sphaerophora* (mozgó guild, MLW2)
	LW3 (4-6)		X		*Nitzschia salinarum* (motile, MLW3)
	LW4 (6-12)				
	LW5 (12-20)				
	LW6 (>20)				

Jellegek	Funkció	Szikes tó	Édesvíz jelleg	Jellemző faj	
Ökológiai guildek	magas profilú guild	[5] alacsonyabb vezetőképesség [7] magas fényintenzitás			*Bacillaria paxilifera*
	alacsony profilú guild	[5] alacsonyabb vezetőképesség [10] gyakori bolygatási események [10] alacsony tápanyagtartalom		X	*Amphora copulata*
	mozgó guild	[4] forrásban gazdag élőhelyek [6] nagy zavarosság [5,9] nagy sórtartalom [8] iszaposodás és tájhasználat [8] mozgásképesség az üledék apró részecskéi között [4] vízkivétel [9] kiszáradó fázisok	X		*Nitzschia bergii* *Nitzschia supralitorea*
	planktonikus guild	[5] alacsonyabb vezetőképesség		X	*Aulacoseira ambigua*
Ökomorfológiai csoportok	MS1-MS5; HS1- HS5; LS1-LS5; PS1-PS5	[11] A a különböző méretű guildek elkülönítése lehetővé teszi a jellegek és a környezeti változók közötti szorosabb kapcsolat kimutatását.			

III. b) A funkcionális diverzitás, valamint a földrajzi és limnoökológiai tényezők RDA elemzéseinek eredményei a kiléptetéses szelekció után.

faktor	mintaszám	AIC	F-érték	p-érték
régió	251	1941	25,44	0,005
állapot	251	1931,5	6,86	0,005
évszak	251	1928,5	2,96	0,005
szín	251	1925,8	3,28	0,005
aljzat	251	1923,2	3,17	0,005
fázis	83	642,6	2,84	0,005

III. c) Transzmissziós elektronmikroszkópos (TEM) felvétel egy mozgásra képes, kisméretű, hosszúkás alakú kovaalgafajról egy természetes szikes tóból (Zab-szék, Magyarország).