

PÉCSI TUDOMÁNYEGYETEM

Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola

A vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére

PhD értekezés

Bozóki Tamás

Témavezetők:

Dr. Boda Pál

tudományos főmunkatárs
HUN-REN ÖK Vízi Ökológiai Intézet

Dr. Csabai Zoltán

tanszékvezető, egyetemi docens
PTE TTK Hidrobiológiai Tanszék

témavezető aláírása

Dr. Boda Pál

témavezető aláírása

Dr. Csabai Zoltán

iskolavezető aláírása

Prof. Dr. Gábrriel Róbert

PÉCS, 2024

TARTALOMJEGYZÉK

ÁBRÁK JEGYZÉKE	4
TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE.....	6
A SZÖVEGBEN ELŐFORDULÓ RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE	7
1. Bevezetés.....	8
2.1. A klímaváltozás indukálta vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére	11
2.1.1. Irodalmi áttekintés	11
2.1.2. Célkitűzés	17
2.1.3. Anyag és módszer	18
2.1.3.1. A mintavételi terület.....	18
2.1.3.2. A mintavételi elrendezés	18
2.1.3.3. A makroszkopikus vízi gerinctelen mintavétel	20
2.1.3.4. Az adatok elemzése.....	21
2.1.4. Eredmények.....	25
2.1.5. Eredmények megvitatása	32
2.2. Az emberi beavatkozásra történő vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére	37
2.2.1. Irodalmi áttekintés	37
2.2.2. Célkitűzés	41
2.2.3. Anyag és módszer	42
2.2.3.1. A mintavételi terület.....	42
2.2.3.2. A mintavételi elrendezés	43
2.2.3.4. Az adatok elemzése.....	45
2.2.4. Eredmények.....	48
2.2.5. Eredmények megvitatása	56
3. Összefoglalás	60

4. Summary	63
5. Irodalomjegyzék	66
6. Publikációk jegyzéke	87
6.1. A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények.....	87
6.2. A doktori értekezés témájában elhangzott szóbeli előadások és poszterek	87
6.3. Egyéb témában készült tudományos közlemények.....	88
6.4. Egyéb témában elhangzott szóbeli előadások és poszterek.....	89
7. Köszönetnyilvánítás.....	96
FÜGGELÉK.....	97

ÁBRÁK JEGYZÉKE

1. ábra: A Bükkösdi-víz vízrendszere és a mintavételi szakaszok helyei. A lila pontok az állandó vízfolyás szakaszokat, míg a zöld pontok az időszakos vízfolyás szakaszokat jelölik..... 19
2. ábra. Fogalmi magyarázat a jelleg és a jellegállapot értelmezéséhez, valamint a vizsgált jellegállapotok rezisztencia és reziliencia jellegállapot-csoportokba történő besorolásának magyarázata két példa mentén. 23
3. ábra: A mintavételek során gyűjtött makroszkopikus vízi gerinctelen taxonok eloszlása a két szakasztípus között. 25
4. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti metrikái az állandó és időszakos vízfolyás szakaszokban: (a) taxonszám, (b) abundancia, (c) Shannon-diverzitás, (d) egyenletesség (lineáris kevert modell – LMM)..... 26
5. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek összehasonlítása az állandó és az időszakos vízfolyás szakaszok között nem-metrikus többdimenziós skálázással (NMDS). 28
6. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek jellegállapotainak különbsége az állandó és időszakos szakaszokon. a: Szignifikáns (t-teszt, $p < 0.05$) negatív (piros) és pozitív (zöld) különbségek az állandó és időszakos szakaszok jellegállapotainak átlag CWM értékei között. b: A változás mértéke (oszlopok) az időszakos vízfolyás szakaszok közösségeinek CWM értékei és az állandó szakaszok közösségeinek átlag CWM értéke között. Az időszakos szakaszok CWM értékeinek átlagos változása (•) és a teljes változás mértéke (oszlopok). A szín gradiens az időszakos szakaszok CWM értékeinek az állandó szakaszok átlagos CWM értékétől való eltérés mértékét jelöli..... 30
7. ábra: Sankey-diagram, ami az állandó és az időszakos szakaszok és a jellegállapotok közötti szignifikáns kapcsolatokat mutatja be. Csak a 60-nál nagyobb indikátorértékkel rendelkező jellegállapotokat mutatjuk be az ábrán. Minden, az ábrán megjelenített kapcsolat szignifikáns ($p < 0.05$). 31
8. ábra: A Nagy-szik szikes tó térképe a helyreállítási kezelés során végrehajtott beavatkozások bemutatásával. A komplex terhelést narancssárgával míg a vízvisszatartást zölddel jelöltük. 44
9. ábra A mintavételi szakaszokra vonatkozó és a teljes taxonszám évek közötti eloszlását Venn-diagramon ábrázoltuk külön a V és K helyeken. 48

10. ábra A nem-metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) szórásdiagramja a helyekre és az évekre vonatkozó abundanciaadatok alapján. K = komplex terhelés, V = vízvisszatartás; a számok a következőkre utalnak: 0 = 2012 (a kezelés előtt), 1 = 2013 (egy évvel a kezelés után) és 2 = 2014 (két évvel a kezelés után). Stressz = 0,1137..... 49
11. ábra A közösségek Rényi-féle diverzitási profiljai a V és K szakaszokon. Az y-tengelyen az alfa értékek a következőkre vonatkoznak: 0 = a fajgazdagságnak felel meg, 1 = a Shannon-diverzitás, 2, 3 és 4 = a nagyobb egyenletességnek megfelelő magasabb értékek. 51
12. ábra Az évenkénti relatív változások grafikus összefoglalása az ANOVA-elemzések eredményei alapján. Az egyedszám (A, B) és a taxonszám (C, D) relatív változásai a makroszkopikus vízi gerinctelen csoportokban. A zöld nyilak a V szakaszra, míg a narancssárga nyilak a K szakaszra vonatkoznak..... 52
13. ábra Az évenkénti relatív változások grafikus összefoglalása az ANOVA-elemzések eredményei alapján. A funkcionális jellegek diverzitásának relatív változásai a fajok (A, B) és a génuszok (C, D) szintjén. A zöld sávok a V szakaszra, míg a narancssárga sávok a K szakaszra vonatkoznak. 53
14. ábra A két vizsgált szakaszon jelenlevő makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek taxonómiai távolságának változása a helyreállítási kezelés előtti évben és az utána levő két évben. A pontok a helyekre és az évekre utalnak (zöld V: a vízvisszatartás által érintett szakasz, narancssárga K: a komplex terhelés által érintett szakasz, a számok az évekre utalnak, mint az 9. ábrán). A vízszintes vonal a gyűjtött fajok összességére vonatkozó átlagos filogenetikai diverzitás értéket, a tölcsér pedig a 95%-os konfidencia intervallumot jelzi. 54
15. ábra Az ökológiai minőségi arány (EQR) pontszámok ábrázolása a szakaszok és az évek függvényében. Ökológiai minőségi osztályok (EQC): kiváló (kék háttér), jó (zöld háttér), mérsékelt (sárga háttér), gyenge (narancssárga háttér) és rossz (piros háttér). A narancssárga ábrák a komplex terhelést kapott szakaszt ábrázolják a különböző években (K), a zöld ábrák pedig a vízvisszatartással terhelt szakaszt a különböző években (V). .. 55

TÁBLÁZATOK JEGYZÉKE

1. táblázat: A lineáris kevert modell (LMM) eredményei. A modell segítségével összehasonlítottuk a makrogerinctelen közösségek szerkezeti mutatóit (taxonszám, egyedszám, Shannon-diverzitás és egyenletesség) az időszakos és állandó vízfolyás szakaszokban. Az elemzés során a szakasz típusa fix változóként a mintavételi szakaszok helyét és a mintavételi időt random változóként kezeltük. 27
2. táblázat: A taxonszámban megfigyelhető szignifikáns különbségek a két szakasztípus és az évek között (ANOVA elemzés és post-hoc Tukey teszt; *- az adott csoportba tartozó érték).. 50
3. táblázat: Az egyedszámban megfigyelhető szignifikáns különbségek a két szakasztípus és az évek között (ANOVA elemzés és post-hoc Tukey teszt; *- az adott csoportba tartozó érték). 50

A SZÖVEGBEN ELŐFORDULÓ RÖVIDÍTÉSEK JEGYZÉKE

- ANOVA – varianciaanalízis (Analysis of Variance)
- ASPT – átlagos taxononkénti pontszám (Average Score Per Taxon)
- AvTD – átlagos taxonómiai távolság (Average Taxonomic Distinctness)
- CWM – jellegek súlyozott átlaga (Community Weighted Mean)
- EPT – kérész, álkérész, tegzes (Ephemeroptera, Plecoptera, Trioptera) összes taxonszám
- EPTCOB – kérész, álkérész, tegzes, bogár, szitakötő és kagyló (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera, Odonata, Bivalvia) összes taxonszám
- EQC – ökológiai minőségi osztály (Ecological Quality Class)
- EQR – ökológiai minőségi arány (Ecological Quality Ratio)
- HMMI – Magyar Multimetrikus Makrozoobenton Index (Hungarian Multimetric Macrozoobenton Index)
- HMMI_sl – síkvidéki kis és közepes vízfolyásaira specializált Magyar Multimetrikus Makrozoobenton Index
- InDaPCA – hiányos adatok főkomponens-elemzése
- IndVal – indikátor taxon elemzés – (Indicator species analysis)
- LMM – linear mixed modell
- LR% – limnofil-től a rheofil-ig a zonációs preferencia százalékos értéke
- NMDS – nem-metrikus többdimenziós skálázás (Non Metric Multidimensional Scaling)
- non-RL – nem reziliens jellegállapot-csoport
- non-RT – nem rezisztens jellegállapot-csoport
- PCA – főkomponens analízis (Principal Component Analysis)
- PERMANOVA - Permutációs többváltozós varianciaanalízis (Permutational multivariate analysis of variance)
- REML – linear mixed modellt korlátozott maximális valószínűség becslési módszere
- RL – reziliens jellegállapot-csoport
- RT – rezisztens jellegállapot-csoport
- SH – Shannon-diverzitás

1. Bevezetés

Az állandó vízborítású vizek vízjárásának megváltozása rendkívül összetett társadalmi problémákat eredményez, hisz ez a változás vízhiányt idéz elő, ami közvetlenül kihat a gazdaságra, közigazgatásra és társadalomra is (Brauman et al., 2007). Mezőgazdasági szempontból hátrányos, mivel a termelés jelentős része öntözésre támaszkodik (Forouzani és Karami, 2011). A vízhiány miatt csökken a terméshozam, ami élelmiszerhiányhoz és áremelkedéshez vezethet. Az ipar sok területén a termelési folyamatokhoz elengedhetetlen a víz jelenléte. A vízhiány vagy a vízminőség romlása miatt az ipari termelés csökken, ami gazdasági visszaesést eredményezhet. Emellett a társadalmi jólét romlása, és közvetve az egészségügy terhelése is összefüggésben van a felszíni vizek vízjárásának megváltozásával. Összességében a vízjárás-változás során fellépő vízhiánynak komoly társadalmi következményei vannak (Rieb et al., 2017).

Az állandó vízborítású vizek vízjárásának megváltozása ökoszisztéma szinten is jelentős változást idéz elő (Poff et al., 1997). A vízi- és vizes élőhelyek, megjelenésük sokszínűsége miatt, a világ legváltozatosabb és legfajgazdagabb élőhelyei közé tartoznak (Dudgeon et al., 2005). A víz fizikai és kémiai tulajdonságai – mint a hőmérséklet-szabályozó képesség, az oldóképesség, a sűrűség, a kémiai stabilitás és a vízmozgások – alapvetően meghatározzák azokat a környezeti feltételeket, amelyek a benne élő élőlények számára elérhetőek. Ezek az élőhelyi tulajdonságok különböző módon járulnak hozzá ahhoz, hogy a vízi élőhelyek általában stabilabbak és kevésbé szélsőségesek lehessenek, mint a szárazföldi élőhelyek, így jobban biztosítják az ott élő közösségek fennmaradását (Čížková et al., 2013). Ennek ellenére, a vízi- és vizes élőhelyeken bekövetkező kisebb változások is nagy hatással vannak az élővilágukra. Napjaink egyik nagy problémája az eddig állandó vízborításúnak tekinthető vizek vízjárásának megváltozása (Engelbrecht és Monteiro, 2021). A kis és közepes méretű vízfolyások rendkívül érzékenyek a vízjárás megváltozására, mivel kis vízhozamuk miatt könnyen kiszáradhatnak, ami az élőhelyek teljes átalakulásához vagy megszűnéséhez vezet (Döll és Schmied, 2012). Az ilyen változások felborítják az ökológiai egyensúlyt, és az ott élő fajok nem tudnak alkalmazkodni az új körülményekhez, ami közösségek méretének csökkenéséhez vezet (Soria et al., 2017). A vízhozam csökkenése a vízminőség romlását is előidézhetheti (Whitworth et al., 2012), míg a klímaváltozás és az emberi beavatkozások, például a túlzott vízkivétel, tovább súlyosbítják ezt a problémát (Jeppesen et al., 2015). Ennek eredményeképpen a kis és közepes méretű vízfolyások és az általuk fenntartott ökoszisztémák komoly veszélybe kerülnek.

A vízjárás a folyók, patakok, tavak és egyéb felszíni vizek vízszintjének és vízhozamának időbeli változását jelenti, azaz a víz mennyiségének és áramlásának időbeli dinamikáját írja le egy adott területen. A vízjárás megváltozásának alapvetően két fő oka lehet. Az egyik a klímaváltozás hatására történő, természetes vízjárás-változás (Arnell és Gosling, 2013; Schneider et al., 2013). A klímaváltozás miatt emelkedik az éves átlaghőmérséklet, teljesen átalakul az éves csapadékeloszlás és a talajvíz szintje lecsökken. Ennek eredményeként a vizes élőhelyek eddigi stabil és folyamatos vízellátása már nem biztosított. Ha nincs elegendő vízutánpótlás, a vízfolyások egy többlépéses folyamat során fokozatosan időszakossá válnak (Chadd et al., 2017; Datry et al., 2014). A klímaváltozás hatására történő vízjárás-változás egy természetesnek mondható folyamat, melyet a közvetett emberi hatások felgyorsítanak és felerősítenek. A vízjárás megváltozásának másik fő oka a közvetlen emberi beavatkozás (Mittal et al., 2016). A vízfolyások átalakítása több célból is történhet: egyes mederszakaszok esetében a víz gyors elvezetésére törekednek, főként ár- és belvízvédelmi okokból (Ecsedi et al., 2020), míg más esetekben a vízfolyások felduzzasztása a cél, például öntözővíz-tárolás és energiatermelés érdekében (Margeta, 2014). Emellett természetvédelmi célból is végeznek beavatkozásokat, amelyek hatással vannak a vízjárásra (Boros et al., 2013). Ha azonban a beavatkozásokat nem megfelelően tervezik meg, vagy a fenntartásukra nem fordítanak kellő figyelmet, az érintett felszíni vízfolyások akár teljesen ki is száradhatnak.

Az áramló vizek vízjárás-változása befolyásolja az élőlények életfeltételeit, amik a közösségi struktúrák átalakulásához vezet. Amikor a vízfolyások vízhozama csökken vagy akár teljesen megszűnik, a környezeti feltételek megváltoznak, ami kihat a fajok közötti kölcsönhatásokra is. Az ilyen változások miatt új interakciók alakulhatnak ki az élőlények között, például átrendeződhetnek ragadozó-zsákmány viszonyok vagy megváltozhat a versengési dinamikája (Karr, 1991; Menció és Boix, 2018). Ezek a változások a teljes közösségek összetételét és működését is befolyásolják.

A makroszkopikus vízi gerinctelenek fontos tagjai a vízi élővilágnak és jó indikátorszervezetek a vizek ökológiai állapotának, mivel gyorsan reagálnak a környezetükben bekövetkezett változásokra, könnyen vizsgálhatók, kis területen mozognak és életciklusuk elég hosszú ahhoz, hogy észlelhető legyen általuk a környezet átalakulása (Plafkin et al., 1989; Voshell et al., 1997). Emellett néhány taxon kivételével határozásuk nem okoz nehézséget és a legtöbb fajnak jól ismertek az ökológiai igényei (Schmidt-Kloiber és Hering, 2015). A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek képesek jelezni környezeti tényezők megváltozását (Metcalfé, 1989; Metcalfé-Smith, 1994; Resh et al., 1995), ami alkalmassá teszi őket az ökológiai szempontú élőhelyminősítésre (Boda et al., 2014; Böhmer et al., 2004).

A klímaváltozás és az emberi beavatkozások következtében bekövetkező vízjárás-változások jelentős mértékben átalakítják az élőhelyeket, komoly kihívások elé állítva az ott élő fajokat és közösségeket. Az ezekből adódó kihívások kezelése kulcsfontosságú az ökoszisztémák fennmaradása és a biodiverzitás megőrzése érdekében. Elengedhetetlen, hogy hatékony védekezési és kezelési stratégiákat dolgozzunk ki és alkalmazzunk, amelyek a fenntartható vízgazdálkodásra és az élőhelyek védelmére összpontosítanak. Ezek a lépések nemcsak a jelenlegi környezeti problémák mérséklésében játszanak fontos szerepet, hanem biztosítják a jövő generációi számára a vizes élőhelyek gazdag biodiverzitásának megőrzését is.

Doktori munkám során a természetes (klímaváltozás indukálta, 2.1 fejezet) és mesterséges (közvetlen emberi beavatkozásra történő, 2.2 fejezet) vízjárás-változások hatásait vizsgáltuk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti, filogenetikai és funkcionális összetételére.

2.1. A klímaváltozás indukálta vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére

2.1.1. Irodalmi áttekintés

A víz állandó körforgásban van, melynek dinamikáját nagyban meghatározza az adott terület klímája, így a klímaváltozás befolyásolja a felszíni vizek hidrológiai ciklusát, vízjárását (Stocker és mtsai., 2013). A felszíni vizek vízjárása a víz mennyiségének és áramlásának időbeli változását jelenti, amely általában egy éven belül szabályszerű mintázatot követ. Magyarországon kis és közepes vízfolyásai jellemzően tavasszal, a hóolvadás után és a tavaszi esőzések hatására áradnak meg, ezt a jelenséget „zöldárnak” nevezik. A nyári időszakban a csapadék mennyisége csökken, így a vízfolyások vízhozama is alacsonyabb lesz, melyet az őszi esők duzzasztanak fel ismét. A téli időszakban a csapadék fajtája határozza meg a vízfolyások vízszintjének időbeli változását. A hó formájában lehulló csapadék, csak később olvadáskor emeli meg a vízszintet, míg az eső hatása közvetlenül és azonnal megváltoztatja a vízjárást.

A globális klímaváltozás hatására a legtöbb régióban megváltozott a vízfolyások vízhozama, áramlási sebessége, valamint az áradások és kiszáradások mértéke és időtartama (Vanneuville et al., 2012). A vízfolyások vízjárásának megváltozása egyre gyakoribb és egyre hosszabb száraz időszakokban nyilvánul meg (Datry et al., 2014, Cunillera-Montcusí et al., 2023). Globálisan jelenleg a vízfolyások teljes hosszának több mint 50%-a időszakos vízfolyási kategóriába sorolható, azaz az évnél van legalább egy olyan napja, amikor a meder teljesen kiszárad (Datry et al., 2014; Messenger et al., 2021). A vízfolyások vízjárásának változását elsősorban a csapadék és a hőmérséklet szezonális változása határozza meg. A klímaváltozás hatására megváltozott csapadékeloszlás és a hőmérséklet növekedése módosítja a vízfolyások vízjárását, növelve az áradások és a kiszáradások kockázatát. A vízjárás megváltozása, a száraz fázisok megjelenése nagymértékben befolyásolja a vízi ökoszisztémák működését (Vanneuville et al., 2012). Az alacsony rendű vízfolyások a kis méretük és kis vízhozamuk miatt jobban ki vannak téve a kiszáradás veszélyének. Számukat tekintve a kis és közepes méretű vízfolyások kategóriájába tartozik a vízfolyások 70%-a. Ezek a vízfolyások a vízgyűjtők felső részein találhatóak, az innen eredő vízmennyiség látja el az alsóbb szakaszokat is, így a vízjárásuk megváltozása, a kiszáradás megjelenése a teljes vízhálózatra hatást gyakorolhat és az egész vízgyűjtő-rendszer működését befolyásolja (Datry et al., 2014, 2018; Döll és Schmied, 2012; Lowe és Likens, 2005). Az előrejelzések szerint a kiszáradások térbeli és időbeli mértéke a közeljövőben drámaian növekedni fog, egyre több vízfolyás válik időszakossá (Carey et al., 2021; Lucas-Picher et al., 2021; Palmer et al., 2008; Zipper et al., 2021). Az állandó vízjárás

időszakosra történő módosulása jelentős változást okoz az élőlényközösségek és az ökoszisztémák dinamikájában (Aspin et al., 2018a; Carey et al., 2023; Crabot et al., 2021a; 2021b).

A makroszkopikus vízi gerinctelenek az élőlények egy diverz csoportja, melyek az egész világon előfordulnak mind az állandó, mind az időszakos vízfolyásokban. Megtalálhatók az élőhelyek valamennyi mikrohabitatában, így kapcsolatban vannak az aljzattal, a nyílt vízzel és a felszín alatti vizekkel egyaránt (Bruce és Webster, 1996). A makroszkopikus vízi gerinctelen élőlényközösség esetében is jól ismert, hogy a vízfolyások időszakossága nagyban befolyásolja megjelenésüket és közösségük összetételét (Leigh és Datry, 2016). A makroszkopikus vízi gerinctelenek alfa-diverzitása, ami a közösségen belüli sokféleséget jellemzi, általában alacsonyabb az időszakos vízfolyásokban, mint az állandókban, függetlenül a vízfolyás vízgyűjtőn való elhelyezkedésétől, a vízfolyás típusától, a régiótól és az évszakoktól (Bonada et al., 2007; Carey et al., 2023; Soria et al., 2017). Ennek oka a folyamatosan változó hidrológiai környezet, ami egyes taxonok eltűnéséhez vezet (Datry et al., 2014).

A kiszáradás különböző fázisaiban a vízfolyások élőhely-mozaikjai folyamatos változáson mennek át, melyekkel a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség összetétele is változik (Boulton, 2003). A kiszáradás folyamatának kezdeti lépése, hogy a vízszint csökkenésével a parti régióval szakad meg a közvetlen kapcsolat. Ennek következtében a partmenti növényzet már nem lesz elérhető a makroszkopikus vízi gerinctelenek számára. Ez korlátozza azoknak a fajoknak a jelenlétét, melyeknek ezek a növények, mint mikrohabitatok nyújtanak megfelelő élő- vagy táplálkozó helyet (Boulton és Lake, 2008). A kiszáradási folyamaton tovább haladva a víz áramlása lelassul majd teljesen megszűnik. A kis áramlási sebességű víz rétegei nem keverednek megfelelően, amely megnöveli a koncentrált szennyező anyagok jelenlétét, illetve csökkenti a légköri oxigén bevitelét, így a víz oxigénszintjét is. Ennek hatására az áramlást kedvelő, rheofil fajok eltűnnek a közösségből, mivel magas oxigénigényüket a megváltozott élőhely nem tudja kielégíteni (Stubbington et al., 2009). Az áramlás teljes megszűnése leginkább a kérész, álkérész és tegzes (EPT) fajok számának csökkenését eredményezi, hiszen ezek vízben oldott oxigént lélegeznek, és csak néhány fajuk képes túlélni állóvízi környezetben (Boulton, 2003). A természetes áramlás megszűnése azon vízi élőlények eltűnésével jár, amelyeknek hosszabb az egyedfejlődése és/vagy kevésbé ellenállóak a tojásaik (Belmar et al. 2019). Ugyanakkor a szűrőgetők táplálkozási típusba tartozó élőlények száma is lecsökken a vízáramlás megszűnésével (Belmar és mtsai. 2019), melynek elsődleges oka, hogy a megváltozott áramlással együtt megváltozik a táplálékforrás elérhetősége és utánpótlásának mértéke. A további vízszint csökkenés miatt az összefüggő vízszál is megszűnik és különálló

medencék alakulnak ki. A medencék kis méretükből adódóan nem a klasszikus állóvízi környezetet biztosítják a vízi élővilágnak. A medencékben magas hőmérséklet alakulhat ki és a hőingásuk is nagy skálán mozoghat. A tápanyagkoncentráció megnövekszik és a vízben oldott oxigén szintje minimálisra eszökkenhet (Lake, 2011). A medencék kialakulását követően csak a széles tolerancia tartománnyal bíró fajok maradnak jelen (Drummond et al., 2015), hisz el kell viselniük a vízben oldott anyagok betöményedését és az oxigén hiányát. Jellemzően azok a taxonok (pl. Coleoptera, Heteroptera) népesítik be az élőhelyeket, melyek a légköri oxigént tudják használni (Savage, 1989). A medencék kis mérete egy beszűkült élettér, ami a biotikus interakciók növekedéséhez vezet. (Boulton és Lake, 1992; Bogan et al., 2017). A medence fázisban kialakulhat egy egyedi élőlényközösség, amit a szakirodalom “ragadozó leves” néven tart számon (Bogan és Lytle 2007; Boulton és Lake 2008). Ebben az esetben egy szűk élettérben relatíve magas taxon diverzitás alakulhat ki. Az ott ragadt, elmenekülni nem tudó egyedek miatt a ragadozók számára bőséges táplálékforrás áll rendelkezésre, ami miatt megnő a ragadozók fajszáma és egyedszáma. Egyes vizsgálatokban a ragadozó táplálkozású bogár (Coleoptera) és poloska (Heteroptera) fajok alkották a medencék közösségeinek több mint a 75%-át (Bogan és Lytle, 2007; Boulton és Lake, 2008), amely csoportok nagyobb toleranciával rendelkeznek a rosszabb élőhelyi körülményekre és kifejezetten kedvelik a kisméretű átmelegedő víztereket. A vízutánpótlás hiányában a medencék is összezsugorodnak és teljesen eltűnik a felszíni víz. Ekkor már csak a hiporheikus zóna biztosíthat menedéket az élőhelyen belül azoknak az élőlényeknek, amelyek képesek azt elérni/használni és túlélni a vízmentes időszakot. Ezek az élőlények olyan jellegekkel kell rendelkezzenek, mint például a kis testméret vagy az ásás képessége (Stubbington, 2012).

Az fentiekből is jól látszik, hogy a környezeti szűrés nem közvetlenül a fajokra, hanem azok jellegeire hat, ezért a közösségek jelleg-alapú, funkcionális összetételének vizsgálata egyre nagyobb figyelmet kap a kutatások során. A funkcionális megközelítés további előnye, hogy lehetővé teszi az eltérő fajkészlettel rendelkező területekről származó eredmények összehasonlítását is. Minden taxon jellemezhető a funkcionális jellegei alapján, amelyek egyedi szinten mérhető, jól meghatározott tulajdonságokat takarnak. A funkcionális jellegek az élőlények morfológiai, biokémiai, fiziológiai, fenológiai és viselkedési tulajdonságai, melyek által jellemezhető a taxon (McGill és mtsai., 2006). A funkcionális jellegek jellegállapotai határozzák meg az élőlény/faj/egyed pontos tulajdonságát. Például a diszperziós stratégia (jelleg) négy jellegállapotot tartalmaz a vízben aktív, vízben passzív, levegőben aktív és levegőben passzív terjedésre képes jellegállapotokat, és ezek a jellegállapotok már a taxonok

által birtokolt konkrét tulajdonságok. Az egyedek ilyen és ehhez hasonló jellegállapotaik összessége miatt képesek reagálni a környezetükben bekövetkező változásokra.

A funkcionális diverzitás a közösségben lévő fajok (egyedek által hordozott) funkcionális jellegeinek változatosságát jelenti, mely különböző mérőszámokkal mérhető diverzitási érték (pl. funkcionális gazdagság, funkcionális egyenletesség, funkcionális divergencia, funkcionális diszperzió). Továbbá a funkcionális jellegállapotok magukban foglalják az ökoszisztémában betöltött ökológiai szerepeket és mechanizmusokat is. Általánosságban elmondható, hogy az időszakos vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek funkcionális diverzitása alacsonyabb, mint az állandó vizek közösségeié (Bêche et al., 2006; Bogan és Lytle, 2007). A folyamatosan változó környezet (áramló víz – álló víz – medencék – teljes kiszáradás – áramló víz) bár nyomon követhető akár a fajok eltűnésével vagy az abundanciaviszonyok átrendeződésével, azonban a változó környezet egyes funkcionális jellegek eltűnését is eredményezni fogja, akár jelentős összes egyedszámváltozás nélkül is. Bêche és munkatársai (2006) 73 morfológiai, életsiklus, szaporodási, diszperziós és viselkedési jellegállapotot mutattak ki állandó vízfolyás szakaszokról, ezzel szemben az időszakos vízfolyás szakaszokon, melyeken a medencés állapotot is vizsgálták, csupán 39 funkcionális jellegállapot előfordulását tudták igazolni. Az időszakos vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek funkcionális jellegeiben történő változások elsődleges befolyásoló tényezője a kiszáradás átvészelésére, túlélésére irányuló képesség megléte vagy hiánya. Ahhoz, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelenek túléljenek egy kiszáradási eseményt, rendelkezniük kell olyan képességekkel, amelyek lehetővé teszik számukra a túlélést. Ahhoz, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelenek túléljenek egy kiszáradást, olyan képességekkel kell rendelkezniük, amelyek lehetővé teszik számukra, hogy sikeresen alkalmazzák a túléléshez szükséges stratégiákat.

A rezisztencia és a reziliencia a legfontosabb stratégiák, amelyek lehetővé teszik a vízi szervezetek számára, hogy túléljék a kiszáradási eseményeket (Aspin et al., 2018b; Bogan et al., 2015; Chessman, 2014; Strachan et al., 2015). A rezisztencia azt tükrözi, hogy a faj képes-e az élőhelyen maradva túlélni a száraz fázist. Ehhez szüksége van a fajnak olyan tulajdonságokra, jellegállapotokra, amik lehetővé teszik számára, hogy az élőhely megváltozott adottságaihoz alkalmazkodva helyben élje túl a száraz periódusokat. Ezek közé a jellegállapotok közé tartozik például a lassú áramlást kedvelő/tűrő tulajdonság, mely a vízáramlás csökkenésekor előnyt jelent az élőlény számára és hosszabb ideig az élőhelyen tud maradni. Emellett a légköri oxigén használatának a képessége is hozzájárul a kiszáradás túléléséhez. A kiszáradás folyamatának medencés fázisában, mikor a víz oxigéntartalma

minimálisra csökken, a légköri oxigént használó makroszkopikus vízi gerinctelenek fennmaradhatnak, és a medencéket, mint menedéket tudják használni a víz visszatéréséig. A rezisztencia túlélési stratégiához hozzájárul a kis testméret, mely lehetőséget ad az élőlény számára, hogy a száraz fázisban a mederben levő kisebb-nagyobb repedésekben elérje a hiporheikus zónát.

A reziliencia a víz visszatérését követő rekolonizáció képességét jelenti, mely elsősorban a jó diszperziós képességben nyilvánul meg. A vízszint csökkenése és a vízfolyás sebességének változása, arra sarkalhatja az élőlényeket, hogy elhagyják az élőhelyet, így diszperziós folyamatok indulnak el, amelynek közege lehet a víz vagy a levegő is (Velasco és Millan, 1998). A vízfolyáson belül a jó úszóképességgel rendelkező fajok egyedei indulnak el megfelelő élőhelyet keresve. Ebbe a csoportba nagyobb testű gerinctelenek tartoznak, melyek úszólábaik segítségével és aktív mozgásra képesek (Boersma és Lytle, 2014). Az aktív mozgásra nem képes fajok egyedei a víz sodrását kihasználva, passzív helyváltoztatással, vagyis sodródással új élőhelyekre juthatnak el. A levegőben zajló diszperzió abban az esetben lehetséges, ha az élőlény képes a légköri oxigént hasznosítani. Vízibogarak (Coleoptera) és vízipoloska (Heteroptera) fajok adult egyedei nagy távolságokat tudnak megtenni aktívan repülve (Boda et al., 2014; Bogan et al., 2015; Lake, 2011), de a szél általi passzív diszperzió is megfigyelhető egyes makroszkopikus vízi gerinctelenek esetében. A diszperziós képesség mellett az élőlények másik reziliens tulajdonsága, hogy az életciklus-stratégiák átütemezésével a szárazságot leginkább tűrő állapotban vészelik át a kedvezőtlen időszakot és a víz visszatérését követően kolonizálják az élőhelyeket. Életciklusuk átütemezésével azok a fajok alkalmazkodnak az időszakos vízfolyásokhoz, melyeknek gyenge a diszperziós képességük, szűk tűrésűek a kiszáradási folyamat során változó környezeti tényezőkre, ugyanakkor rövid a fejlődési idejük. Ezeknek az élőlényeknek a fenológiája szoros kapcsolatban van a kiszáradás szezonálisával (Cover et al., 2015). Többnyire azok a makroszkopikus vízi gerinctelenek tartoznak ide, melyek kifejlett állapotban szárazföldi életet folytatnak (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Odonata, Diptera, Megaloptera taxonok), a száraz időszakokat tojás alakban vészelik át (Ruiz-García és Ferreras-Romero, 2007). A lárva, nimfa és bábállapotban (taxononként változik a stádiumoknak a megléte) a vízfolyás áramló fázisában vannak jelen, majd a kiszáradás folyamatának előrehaladtával, mielőtt a felszíni víz már teljesen eltűnik, kibújnak és a szárazföldi életformaként folytatják életüket (Crichton, 1971). Továbbá olyan tulajdonságok sorolhatók még reziliens stratégiához, mint a repülni képes kifejlett egyedek, a tojásaikat nem csak a vízbe képesek lerakni, hanem a kiszáradt meder aljzatára is. A tojások a víz megérkezéséig nyugalmi állapotban lesznek, de amint áramló fázisba kerül a vízfolyás,

kibújnak a lárvák így benépesítve az ismét víz alá került élőhelyet (Williams és Hynes, 1976). Azzal, hogy a nyugalmi állapotot követően a víz visszatérésekor a lárvák kibújnak ismét stabil vizes fázis áll rendelkezésükre a további fejlődésükhöz (Sandberg és Stewart, 2004). A reziliencia túlélési stratégiához tartoznak a szaporodási formák egyes típusai is. A szaporodási formák közül az ovovivipar szaporodás, a szárazföldre rakott tojások és az aszexuális szaporodás elősegíti a víz visszatérését követő rekolonizációt (Carey et al., 2021; Bogan et al., 2017). Emellett egyes fajok filogenetikus fejlődésük során alkalmazkodtak a kedvezőtlen feltételekhez. A rendszeres és szezonális kiszáradási események előidézhetnek olyan folyamatokat, mely során az élőlények fenotípusos plaszticitásuknál fogva alkalmazkodnak a megváltozott környezethez. A biológiai jellegek kialakulása gyors lesz, ha a diszturbancia gyakori és/vagy rendszeres (Lytle et al., 2008; Lytle és Poff, 2004).

Az eddigi ismereteink arról, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelenek hogyan reagálnak a kiszáradásra, elsősorban mediterrán, trópusi és sivatagi régiókból származnak. Ezeken a területeken a vízfolyások kiszáradása tájképi elem, hiszen a terület klímája miatt már korai időkben megjelent a kiszáradás (Acuña et al., 2017; Bonada et al., 2007; Hill et al., 2019; Rolls et al., 2016; Sarremejane, Truchy et al., 2020). Ezzel szemben Európa kontinentális és pannon biogeográfiai régióiban, az elmúlt évtizedekben kezdtek az állandó vízfolyások időszakossá válni (Vanneuville et al., 2012; Arnell és Gosling, 2013; Bartholy et al., 2014; Rubel és Kottek, 2010). Az állandó és időszakos vízfolyás típus közötti átmenetek és a kiszáradás első megjelenésének hatását a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére viszonylag kevés tanulmányban vizsgálták (Crabot et al., 2021a; 2021b; Pařil et al., 2019; Řezníčková et al., 2007). A kiszáradás első megjelenésének vizsgálata a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerveződésére több eddig feltáratlan ökológiai kérdésre is választ adhat. Az ilyen vizsgálatok segíthetnek azonosítani azokat a kulcsfontosságú fajokat és funkcionális csoportokat, amelyek a legnagyobb veszélyben vannak a kiszáradás miatt. Ugyanakkor segíthet vízgazdálkodási stratégiák kidolgozásában, például a vízszintszabályozásban, a vízvisszatartásban és a vízkivétel korlátozásában, hogy minimalizálják a negatív hatásokat. Így célzottabb megőrzési erőfeszítések irányulhatnak ezekre a fajokra és élőhelyekre, összességében elősegítve a hatékonyabb természetvédelmi és vízgazdálkodási stratégiák kidolgozását.

2.1.2. Célkitűzés

Célunk volt összehasonlítani az állandó és időszakos vízfolyás szakaszok makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek szerkezeti és funkcionális összetételét, kiemelten az időszakosság megjelenésére adott elő reakciókat, melyeket a reziliencia és rezisztencia túlélési stratégiák mentén vizsgáltuk. Feltételezzük, hogy az időszakos vízfolyás szakaszokon a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerveződésében kiemelt fontosságúak azok a jellegek, melyek a reziliencia és rezisztencia túlélési stratégiák részét képezik.

2.1.3. Anyag és módszer

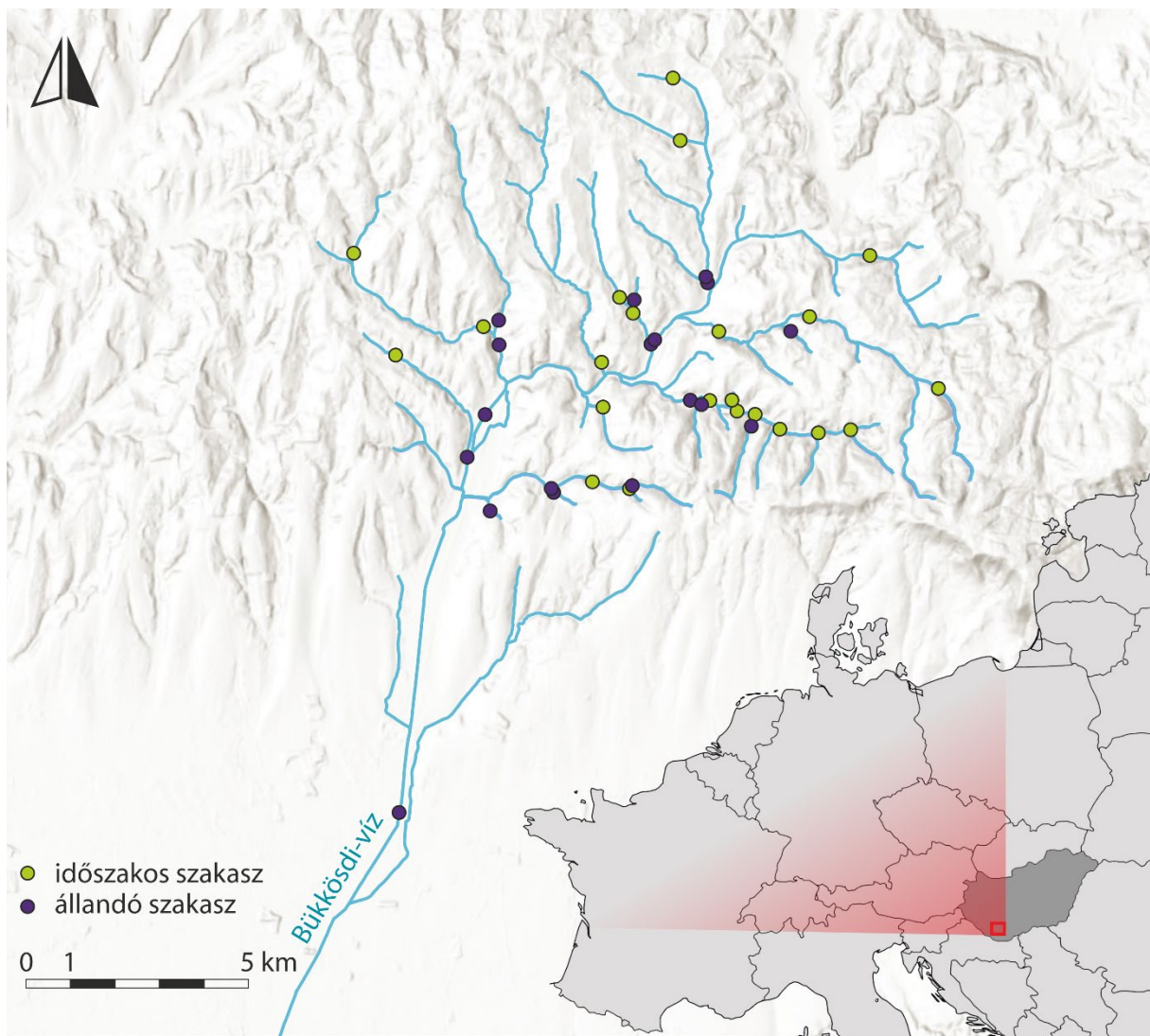
2.1.3.1. A mintavételi terület

A terepi mintavételeket a Mecsek déli oldalán elhelyezkedő Fekete-víz vízgyűjtőjéhez tartozó Bükkösdí-víz vízrendszerén végeztük (1. ábra). A terület éghajlata főként mérsékelt égövi, enyhe szubmediterrán hatással, ami mérsékelt hűvös és száraz éghajlatot eredményez. Az éves középhőmérséklet 10,0-10,2 °C, az éves teljes napsütéses idő több mint 2000 óra, az átlagos éves csapadékmennyiség pedig 760 mm, az évszakok között enyhe eltérésekkel (Ács et al., 2015; Mezősi, 2017). A mintavételi területen – az 1991 és 2020 közötti évekre vonatkozó meteorológiai adatok szerint – a meleg nyarak jellemzőek (átlag: +21,4 °C), amelyet nagyobb csapadékmennyiség (átlag: 72,3 mm) kísér, míg a telet alacsony hőmérséklet (átlag: +1,2 °C) és alacsony csapadékmennyiség (átlag: 38,7 mm) jellemzi. Tavasszal és ősszel mérsékelt hőmérséklet (mindkét évszakban átlag: +11,6 °C) és csapadék (átlag: tavasz – 53 mm, ősz – 60,3 mm) jellemző (OMSZ 2024). 1981 és 2020 között Magyarországon az éves középhőmérséklet 1,7 °C-kal emelkedett, a délnyugati régióban – beleértve a vizsgált területet is – 1,5 °C-kal emelkedett. 1901 és 2020 között a vizsgált területen 10%-kal csökkent az éves csapadékmennyiség. Ezenfelül ebben az időszakban a csapadékos napok száma 17 nappal csökkent, míg a leghosszabb száraz időszak 4 nappal nőtt (IEA 2021). A globális felmelegedéssel összhangban a regionális hőmérséklet emelkedik, és a vizsgált terület is egyre szárazabbá válik, így Baranya megye az aszályal szemben az egyik legérzékenyebb megye (Buzási et al., 2021).

2.1.3.2. A mintavételi elrendezés

Makroszkopikus vízi gerinctelen mennyiségi mintavételeket végeztünk a Bükkösdí-víz vízgyűjtő 20 vízfolyásának összesen 40 mintavételi szakaszán, 18 állandó és 22 időszakos vízfolyás szakaszon (1. ábra). A vízfolyások mederanyaga agyag, köves sóderes foltokkal. A vízfolyásokban, karakterüknek megfelelően elhanyagolható mennyiségű makrovegetáció található, mely a legtöbb esetben nem haladja meg a teljes borítás 5 %-át. A vízgyűjtő felső részén a vízfolyások természetközeli állapotban vannak. A vízgyűjtő teljes területén az antropogén hatás elenyésző, mindössze néhány kistelepülés helyezkedik el, elsősorban a vízgyűjtő főága mentén. A vizsgált vízfolyások az Európai Unió Víz Keretirányelv tipológiája szerint a hegy- és dombvidéki, kis és közepes vízfolyás kategóriába tartoznak, valamint a vízgyűjtő kis területénél és elhelyezkedésénél fogva minden vízfolyás tekintetében azonos a

regionális fajkészlet (Boda et al., 2023). 2012 nyarán a vízgyűjtő egyes szakaszai kiszáradtak, mely jelenség egybeesett a régió rekordhőmérsékletű hóhullámának időtartamával, Európa délkeleti, Magyarországot is magába foglaló részén (Ionita et al., 2021). Ettől az egyszeri, mindössze öt hétig tartó kiszáradási eseménytől eltekintve a Bükkösdi-víz vízrendszere stabil, állandó vízrendszer volt 2018-ig, amikor szeptemberben több vízfolyás szakaszon újra kiszáradás volt megfigyelhető. A makroszkopikus vízi gerinctelen mintavételeket közvetlenül az első kiszáradási esemény bekövetkezése után kezdtük el.



1. ábra: A Bükkösdi-víz vízrendszere és a mintavételi szakaszok helyei. A lila pontok az állandó vízfolyás szakaszokat, míg a zöld pontok az időszakos vízfolyás szakaszokat jelölik.

2.1.3.3. A makroszkopikus vízi gerinctelen mintavétel

Két évben történtek mintavételek, mely során mind a négy évszakban gyűjtöttük be a mennyiségi biológiai mintákat. Az első évben 2018 szeptemberben, 2019 februárban, áprilisban és júliusban került sor a mintavételekre. Ezt követően egy éven keresztül nem történt mintavétel, majd 2020 júliusban és októberben, illetve 2021 februárban és májusban gyűjtöttük a második év mintáit. Így összesen 8 mintavételi alkalommal gyűjtöttünk a teljes mintavételi területen. Mintákat csak azokban az időpontokban vettünk, amikor az adott szakaszon áramló víz volt jelen. A száraz patakmedret nem mintáztuk. A mintavétel kick-and-sweep technikával történt, 1 mm-es lyukbőségű, 25×25 cm-es kerettel ellátott standard kézihálóval. A mintavétel során a multi-habitat mintavételi módszert alkalmaztuk, amely során egy 100 méteres mintavételi szakaszon felmértük a mintavételi szakaszon található mikrohabitatok eloszlásának arányát. Azokból a mikrohabitatokból vettünk mintát, melyek aránya meghaladta a 10%-ot a 100 méteres vízfolyás szakaszra nézve. A mikrohabitatok arányban osztottuk el az első évben 12, a második évben 10 mintavételi egységet (Boda et al., 2023). Minden mintavételi egység $0,25 \times 0,25$ m-es területet fedett le, így a teljes mintavételi terület 10 mintavételi egység esetében $0,625 \text{ m}^2$, illetve 12 mintavételi egység esetében $0,75 \text{ m}^2$ volt. A mintákat a mintavételek során előválogattuk, a védett fajokat feljegyeztük és szabadon engedték. A többi mintát 70%-os etanolban tartósítottuk. A laboratóriumban minden mintát kiválogattunk, és minden egyedet fajszinten azonosítottunk, kivéve a Diptera és a Turbellaria egyedeket, amelyeket családszinten azonosítottunk. Az identifikációhoz Ambrus, és munkatársai, (2018) Andrikovics és Murányi (2002), Bauernfeind és Humpesch (2001), Bauernfeind és Soldán (2012), Csabai (2000), Csabai és munkatársai (2002), Eggers (2001), Eiseler (2005), Dobson (2012), Haybach (1999), Klonowska-Olejnik (2004), Kontschán és munkatársai (2002), Krno (2004), Lillehammer (1988), Nesemann (1997), Savage (1989), Waringer és Graf (2011) és Zwick (2004) határozókönyveit és leírásait használtuk.

Minden biológiai mintavétel során rögzítettük a vízfolyás szakaszok aktuális hidrológiai paramétereit. A biológiai mintavételek időpontjai mellett, további két alkalommal (2020 szeptemberében és decemberében) felmértük a vízjárási viszonyokat minden mintavételi szakaszon, így összesen 10 alkalommal gyűjtöttünk vízjárás adatokat a teljes területről (függelék 1. táblázat), mely adatok alapján állandó és időszakos kategóriákba soroltuk a mintavételi szakaszokat. Az állandó kategóriába soroltuk azokat a vízfolyás szakaszokat, melyek mind a tíz alkalommal áramló fázisban voltak, amennyiben a tízből már egy alkalommal száraz fázisban volt a vízfolyás szakasz, abban az esetben már az időszakos csoportba soroltuk.

2.1.3.4. Az adatok elemzése

Az első és második év adatainak együttes elemzéséhez, az eltérő mintavételi egységek száma miatt, négyzetméterre standardizáltuk az abundancia adatokat (egyedszám/m²). A mintavételi szakaszokon előforduló makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek térbeli autokorrelációs vizsgálatához Mantel-tesztet végeztünk, Pearson-féle Product-Moment korrelációs vizsgálattal, 999 permutáció számmal. A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek összetételében rejlő különbségek távolságként definiált értékeit hasonlítottuk össze a mintavételi szakaszok közötti közvetlen földrajzi távolságokkal, valamint a vízfolyások mentén mért hidrológiai távolságokkal (vízszal távolság). Első lépésként a taxon adatokhoz disszimilaritási mátrixot készítettünk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek helypáronkénti disszimilaritásának kiszámításával, melyhez Bray-Curtis távolságértékeket használtunk. Ezt követően a térbeli távolságokhoz készítettünk disszimilaritási mátrixot, melyben a helyek páronkénti földrajzi és a páronkénti vízszal távolságok kiszámításához Euklideszi távolságértékeket használtunk. Emellett, a földrajzi és a vízszal távolságok közötti korrelációt is vizsgáltuk.

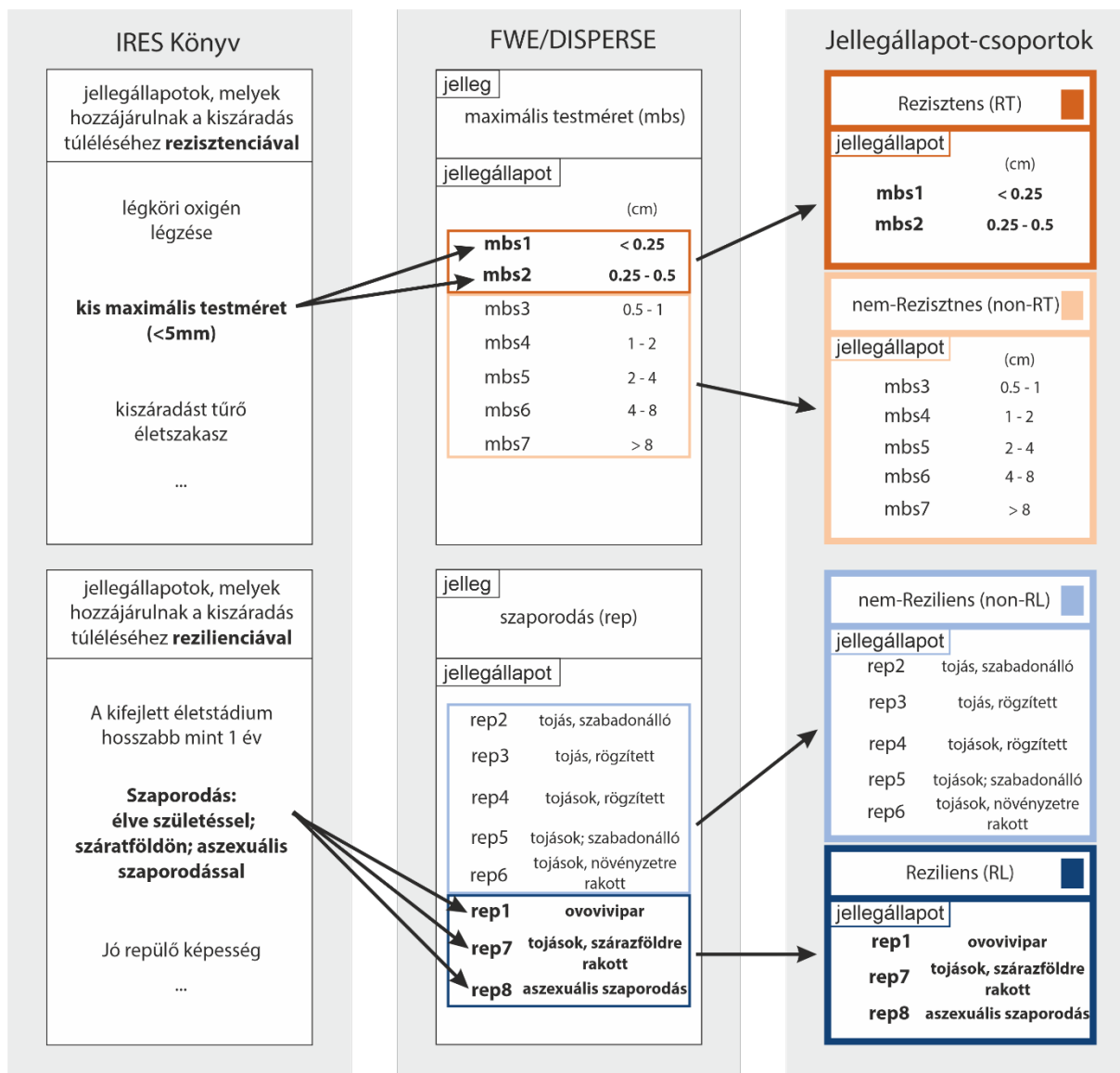
Az állandó és időszakos vízfolyás szakaszokon előforduló makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti összetételének összehasonlításához négy szerkezeti metrikát vizsgáltunk: taxonszám, egyedszám, Shannon-diverzitás és egyenletesség. Lineáris kevert modellt (LMM) korlátozott maximális valószínűség (REML) becslési módszerrel alkalmaztuk az lme4 R csomag „lmer” függvényével (Bates et al., 2014), ahol vízfolyás szakasz típusát (időszakos, állandó) használtuk, mint fix változó, valamint a szakaszok helyét és a mintavétel időpontját használtuk random változóként. Emellett a két szakasztípusban előforduló makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti összetételében levő különbségek feltárásához nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS) és permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA) használtunk. Az összehasonlítást az abundancia viszonyokat is figyelembe vevő Bray-Curtis távolságértékek mellett végeztük el. Az NMDS és a PERMANOVA elemzést PAST programcsomag 4.16b verziójának használatával végeztük el.

A vizsgálatunkban szereplő fajok funkcionális jelleg-adatait a freshwaterecology.info weboldalról (Schmidt-Kloiber és Hering, 2015), valamint a DISPERSE adatbázisból (Sarremejane et al., 2020a) gyűjtöttük össze. A jellegadatbázis messze nem teljes, sajnos nem

áll rendelkezésre minden fajról minden jellegre információ, a lefedettség élőlénycsoportonként is jelentősen eltér. A közösségek funkcionális összetételének vizsgálatához a jelleg adatokat génusz és család szinten gyűjtöttük össze, így nagyobb lefedettséget tudunk biztosítani, mint ha fajszinten dolgoztunk volna. Továbbá, a DISPERSE adatbázis adatai eleve génusz szinten érhetők el, így egységesen tudtuk vizsgálni a két adatbázis adatait. Ha egy jelleg mindkét adatbázisban szerepelt, akkor azt az adatbázist használtuk, melyben nagyobb adatlefedettséget találtunk a taxonlistánkhoz. Összesen 12 a kiszáradáshoz kapcsolódó jelleg 62 jellegállapotát vizsgáltuk, melyek tartalmaztak biológiai jellegeket, valamint ökológiai preferenciákat (függelék 2. táblázat).

A kiszáradáshoz kapcsolódó jellegek két csoportra oszthatók az alapján, hogy melyik túlélési stratégiához tartoznak, így elkülönítettünk reziliens és rezisztens jelleg-csoportokat (Stubbington et al., 2017). Egy taxon több különböző jelleget birtokolhat, ez alapján több túlélési stratégia alkalmazására is adaptálódhatott, így előfordulhat, hogy egy jelleg alapján reziliens jellegállapottal bír, addig egy másik jelleg esetében rezisztens jellegállapotával is rendelkezhet, illetve olyan jellegállapottal is, amely egyik túlélési stratégiához sem sorolható, így nem járul hozzá a kiszáradás túléléséhez. Stubbington és munkatársai (2017) munkája alapján kategorizáltuk és csoportosítottuk rezisztens (RT) és reziliens (RL) csoportokba a jellegállapotokat, melyek birtoklása hozzájárulnak a kiszáradás túléléséhez. A jellegek azon jellegállapotait is bevontuk az elemzésbe melyek nem csoportosíthatók az RT vagy RL jellegállapot-csoportokba, ezeket nem rezisztens (non-RT) és nem reziliens (non-RL) jellegállapot-csoportokként szerepeltettük (függelék 2. táblázat).

A csoportosításra példaként megemlíthető a maximális testméret mint jelleg. Stubbington és munkatársai (2017) munkája alapján a kis testméret rezisztencia jellegállapotként hozzájárul a kiszáradás túléléséhez, mivel a kis testmérettel rendelkező makroszkopikus vízi gerinctelenek a víz eltűnését követően a meder apró repedéseiben könnyebben elérik a még átitatott hyporheikus zónát (RT), ezzel szemben a nagy testmérettel rendelkező egyedek erre képtelenek (non-RT). Ugyan ez az elv érvényes a reziliencia esetében is. Bizonyos szaporodási típusok (ovovivipar szaporodás, szárazföldre rakott tojások, aszexuális szaporodás) hozzájárulnak a kiszáradás túléléséhez (RL), míg más szaporodási típusok (rögzített tojások, növényzetre rakott tojások) nem járulnak hozzá a kiszáradás túléléséhez (non-RL) (2. ábra). Ezt a módszert alkalmazva az összes túlélési stratégiákhoz köthető jellegállapotot csoportosítottuk a négy jellegállapot-csoportba.



2. ábra: Fogalmi magyarázat a jelleg és a jellegállapot értelmezéséhez, valamint a vizsgált jellegállapotok rezisztencia és reziliencia jellegállapot-csoportokba történő besorolásának magyarázata két példa mentén.

A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek funkcionális összetételének vizsgálatához a jellegek súlyozott átlag (Community Weighted Mean – CWM) értékeit használtunk. A CWM értékeket két mátrix felhasználásával számoltuk ki. Az egyik a biotikus adatokat (1 m²-re standardizált relatív abundancia) tartalmazó mátrix (mintavételi alkalom × génusz), a másik a funkcionális jellegek értékeit tartalmazó mátrix (génusz × jellegállapot). Mindezekből egy CWM mátrixot készítettünk a Canoco 5 programcsomag segítségével (ter Braak és Smilauer, 1998), ami minden mintavételi szakasz minden időpontjához tartalmazza a CWM értékeket. Az állandó és az időszakos vízfolyás szakaszok CWM értékei közötti különbségek feltárásához t-testet végeztünk. Ezt követően vizsgáltuk az egyes időszakok szakaszok CWM értékei és az állandó szakaszokra vonatkozó átlag CWM érték különbségeit. Ehhez kiszámoltuk minden

jellegállapot esetében az állandó szakaszok CWM értékeinek az átlagát, majd az időszakos szakaszok CWM értékeinek és az állandó szakaszok átlag CWM értékeinek különbségeit számoltuk ki. A különbségek szemléltetésére oszlopdiagramon ábrázoltuk a különbségek átlagértékeit, valamint az egyes időszakos szakaszok közösségeinek jellegállapottaihoz tartozó különbségek bemutatásához hőtérkép jellegű ábrát készítettünk R környezetben, a ggplot2 csomagot használva (Garrett et al., 2018).

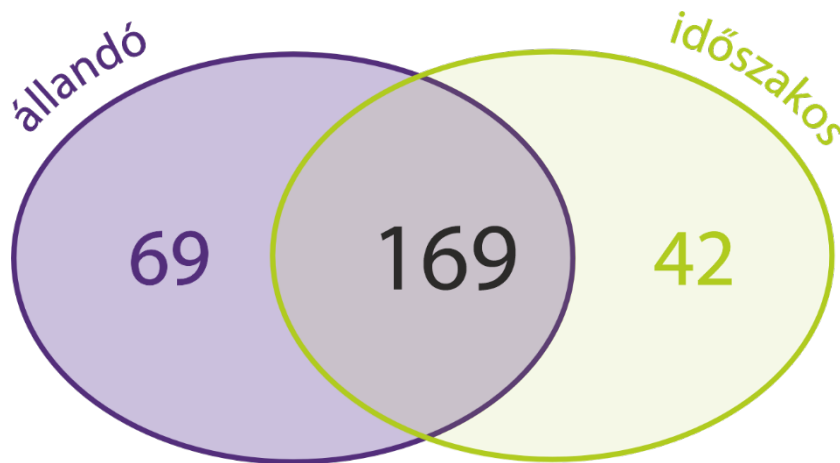
Indikátor taxon elemzést (IndVal; Dufrière és Legendre, 1997) végeztünk a jellegállapotok állandó és időszakos szakaszok kapcsolatának vizsgálatához (Laini et al., 2022). Az IndVal elemzést jelenlét-hiány és abundancia adatok használatával végeztük el (De Cáceres és Legendre, 2009). A szignifikáns kapcsolatokat és a 60-nál nagyobb indikátorértékkel rendelkező indikátor jellegállapotokat Sankey-diagramon jelenítettük meg.

Kvantitatív módon meghatároztuk a makroszkopikus vízi gerinctelenek által elfoglalt funkcionális jellegteret mind az időszakos, mind az állandó szakaszokon. A funkcionális jellegtér értékelése segít megérteni a csoportok közötti funkcionális különbségeket, ami növeli az ökológiai közösségek működésének a megértését a kiszáradó környezetben. Két olyan jellegállapotot (légzés – légcső (légköri); szaporodás – aszexuális), amelyek nulla varianciát mutattak, kihagytuk az elemzésekből. Schmera és munkatársai (2022) nyomán az azonos jellegekhez tartozó jellegállapotok értékeit [0,1] intervallumra standardizáltuk, majd elvégeztük a „hiányos adatok főkomponens-elemzését” (InDaPCA, Podani et al., 2021) a funkcionális jellegtér előállításához. Az első öt tengelyre vonatkozó többdimenziós tér térfogatát a Cornwell és munkatársai (2006) által kidolgozott módszer szerint számítottuk ki.

2.1.4. Eredmények

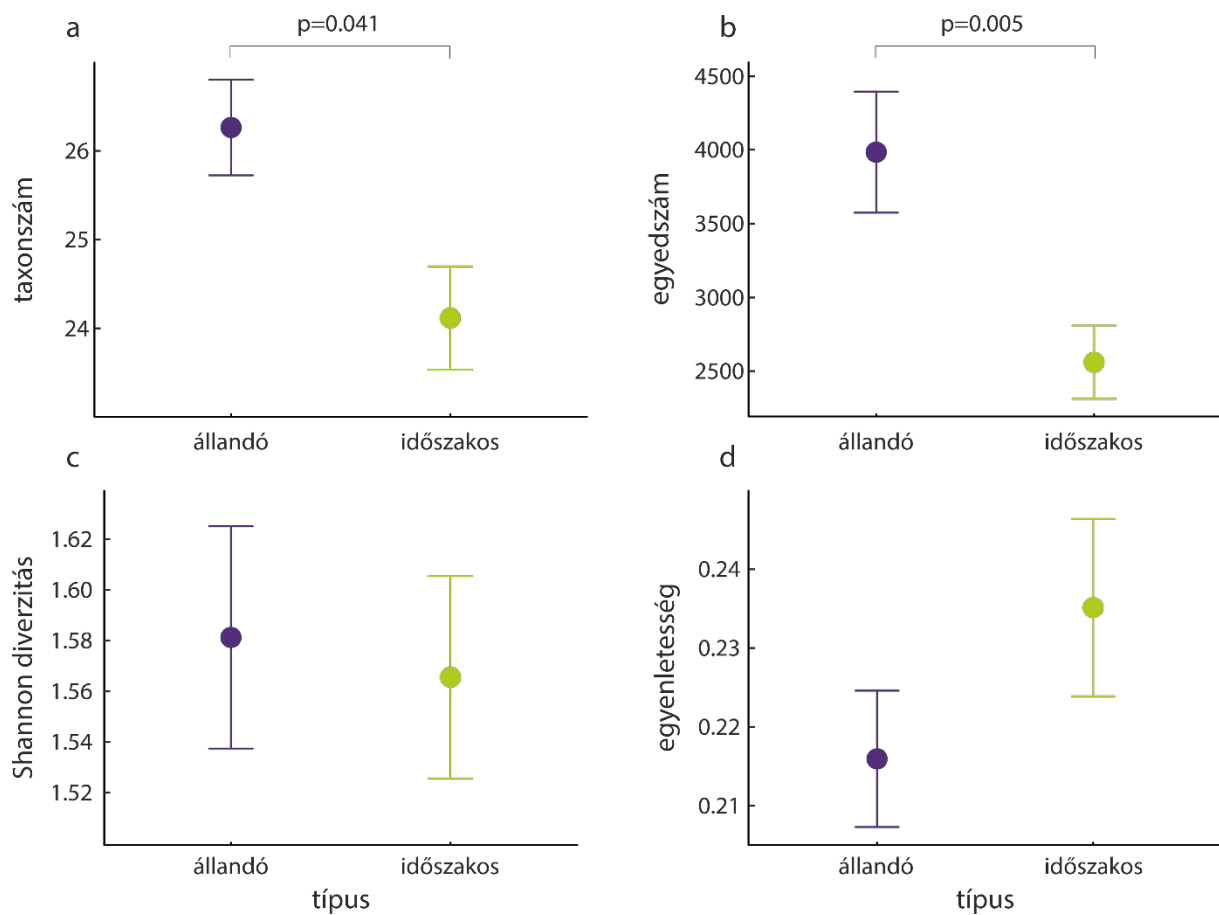
A mintavételek során 280 taxon 598 572 egyedét gyűjtöttük, ebből 120 taxont (kétszárnyúak (Diptera), valamint sérült vagy nehezen azonosítható kis méretű egyedek) génusz illetve család szinten azonosítottunk. Összesen 160 taxont azonosítottunk faj szinten, melyek 13 magasabb makroszkopikus vízi gerinctelen csoportba sorolható (10 Gastropoda, 1 Bivalvia, 7 Hirudinea, 6 Crustacea, 19 Ephemeroptera, 14 Odonata, 3 Plecoptera, 23 Heteroptera, 35 Coleoptera, 4 Megaloptera, 30 Trichoptera, 7 Diptera és 1 Turbellaria).

Az állandó vízfolyás szakaszokon az összesített taxonszám nagyobb volt ($N = 238$), mint az időszakos szakaszokon ($N=211$). Hatvankilenc taxon kizárólag az állandó szakaszokon, míg 42 taxon kizárólag az időszakos szakaszokon fordult elő, 169 taxon pedig mindkét szakasztípusban megtalálható volt (3. ábra).



3. ábra: A mintavételek során gyűjtött makroszkopikus vízi gerinctelen taxonok eloszlása a két szakasztípus között.

A lineáris kevert modell (LMM) alapján a taxonszám nagyobb volt az állandó vízfolyások közösségeiben, mint az időszakos szakaszok közösségeiben ($p = 0,041$). Hasonlóan, az egyedszám is nagyobb volt az állandó vízfolyások közösségeiben, mint az időszakos szakaszok közösségeiben ($p = 0,005$). Ezzel szemben a Shannon-diverzitás és az egyenletesség hasonló volt a két szakasztípusban ($p = 0,550$, $p = 0,278$; 4. ábra, 1. táblázat).



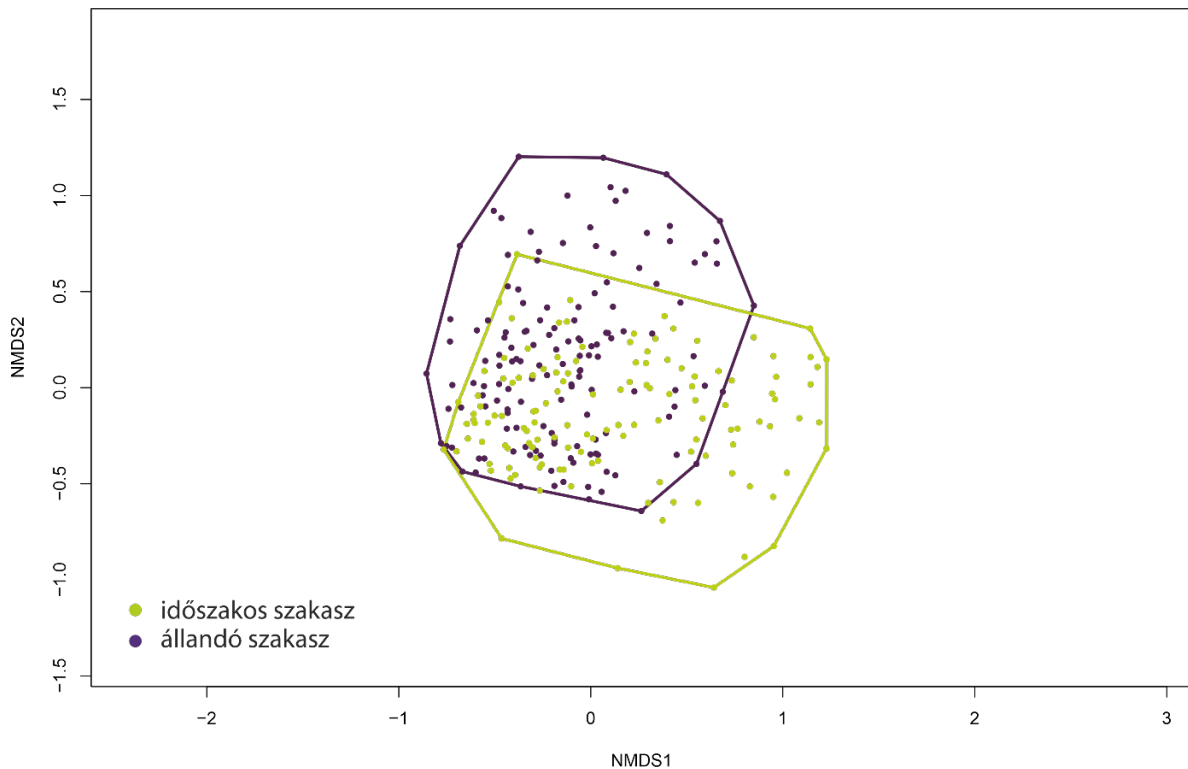
4. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti metrikái az állandó és időszakos vízfolyás szakaszokban: (a) taxonszám, (b) abundancia, (c) Shannon-diverzitás, (d) egyenletesség (lineáris kevert modell –LMM).

1. táblázat: A lineáris kevert modell (LMM) eredményei. A modell segítségével összehasonlítottuk a makrogerintelen közösségek szerkezeti mutatóit (taxonszám, egyedszám, Shannon-diverzitás és egyenletesség) az időszakos és állandó vízfolyás szakaszokban. Az elemzés során a szakasz típusa fix változóként a mintavételi szakaszok helyét és a mintavételi időt random változóként kezeltük.

	taxonszám		egyedszám		Shannon diverzitás		egyenletesség	
	Estimates (CI)	<i>p</i>	Estimates (CI)	<i>p</i>	Estimates (CI)	<i>p</i>	Estimates (CI)	<i>p</i>
Intercept	23.78 (21.98 – 25.58)	<0.001	3.2 (3.05 – 3.35)	<0.001	1.54 (1.34 – 1.73)	<0.001	0.23 (0.20 – 0.27)	<0.001
Típus (állandó)	2.52 (0.10 – 4.93)	0.041	0.22 (0.07 – 0.38)	0.005	0.05 (-0.11 – 0.20)	0.55	-0.02 (-0.05 – 0.01)	0.278
σ²	33.31		0.14		0.16		0.01	
Random változó								
τ ₀₀ szakaszk	9.72		0.04		0.03		0	
τ ₀₀ idő	0.82		0.02		0.06		0	
ICC	0.24		0.31		0.36		0.19	
N idő	8		8		8		8	
N szakaszk	40		40		40		40	
Observations	273		273		273		273	
Marginal R² / Conditional R²	0.035 / 0.267		0.058 / 0.347		0.002 / 0.357		0.006 / 0.190	

A makroszkopikus vízi gerintelenek térbeli autokorrelációs vizsgálata során sem a közösségösszetétel és földrajzi távolságok között ($r = 0,139$, $p = 0,095$), sem a közösségek és a vízszál távolságok között ($r = 0,0748$, $p = 0,229$) nem találtunk szignifikáns korrelációt, a mintavételi szakaszok közösségeinek összetétele a szakaszok közötti távolságtól függetlenül hasonló volt. A földrajzi és a vízszál távolság között szignifikáns korrelációt mutattunk ki ($r = 0,694$, $p = 0,001$).

A két szakasztípus makroszkopikus vízi gerintelen közösségei között jelentős átfedést figyeltünk meg az NMDS elemzés során (5. ábra). A PERMANOVA elemzés során szignifikáns különbséget ($p = 0,0001$) mutattunk ki a két szakasztípus közösségei között.

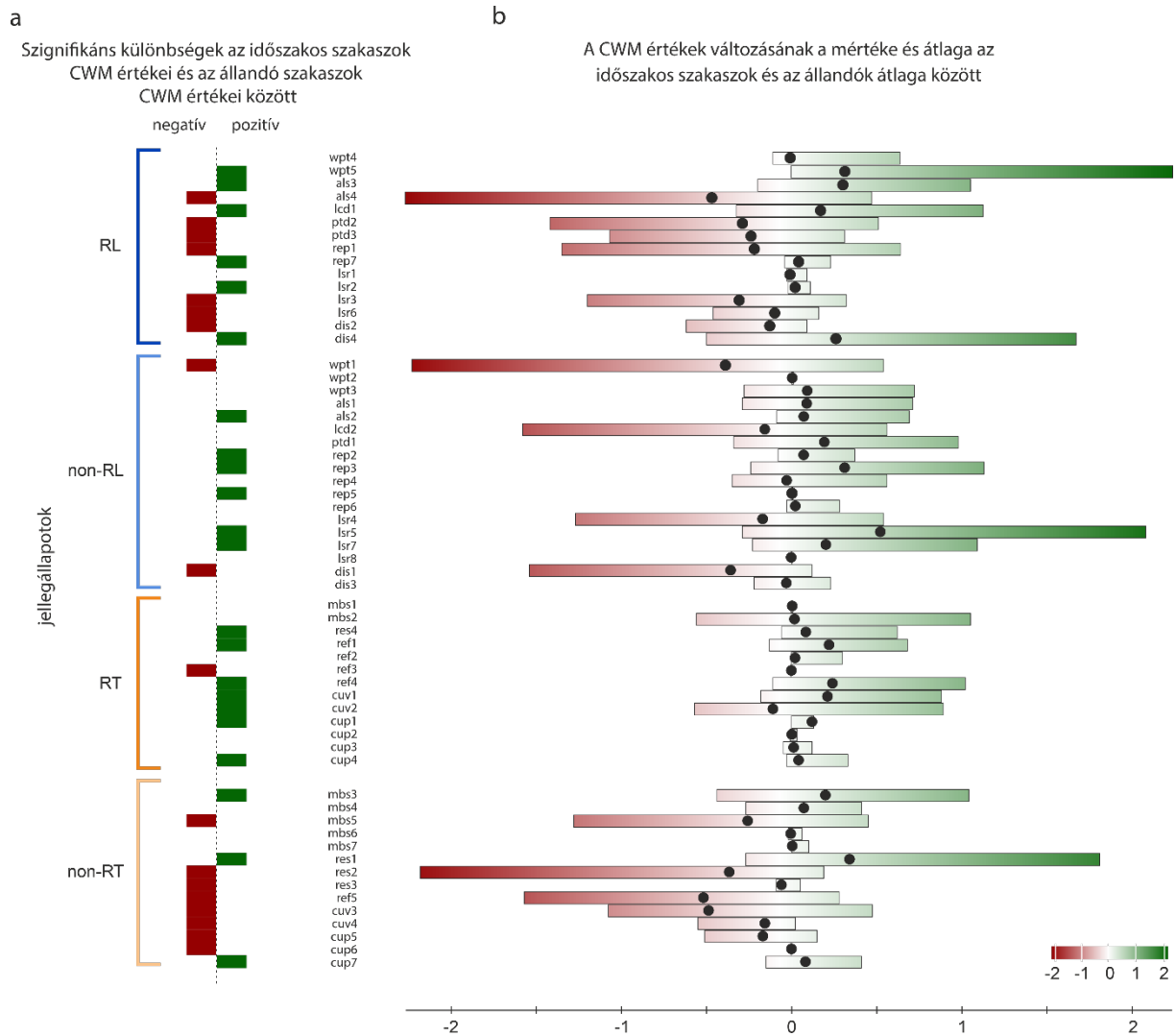


5. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek összehasonlítása az állandó és az időszakos vízfolyás szakaszok között nem-metrikus többdimenziós skálázással (NMDS).

A két szakasztípus közötti különbségek vizsgálata során az RT jellegállapotok CWM értékei 7 esetben magasabbak voltak, a kiszáradó vízfolyás szakaszokban az állandó vízfolyás szakaszokhoz képest, ezzel szemben csak egy jellegállapot esetében mutattunk ki szignifikánsan alacsonyabb CWM értéket az időszakos vízfolyás szakaszokban. Az RL jellegállapotok közül 6 esetben mutattunk ki magasabb, míg 7 esetben mutattunk ki alacsonyabb CWM értéket az időszakos szakaszokban az állandókhöz képest. Azokban a jellegállapot-csoportokban, melyek nem járulnak hozzá a kiszáradás túléléséhez, ellentétes képet figyelhetünk meg. A non-RT jellegállapotok többségében, összesen 8 jellegállapot esetében alacsonyabb CWM értéket mutattunk ki és csupán 3 jellegállapot esetében tapasztaltunk magasabb CWM értéket az időszakos vízfolyás szakaszokban az állandókhöz képest. Ezzel szemben a non-RL jellegállapot-csoportban 6 esetben magasabb, míg 2 jellegállapot esetében alacsonyabb CWM értéket találtunk az időszakos vízfolyás szakaszokban (6. ábra a).

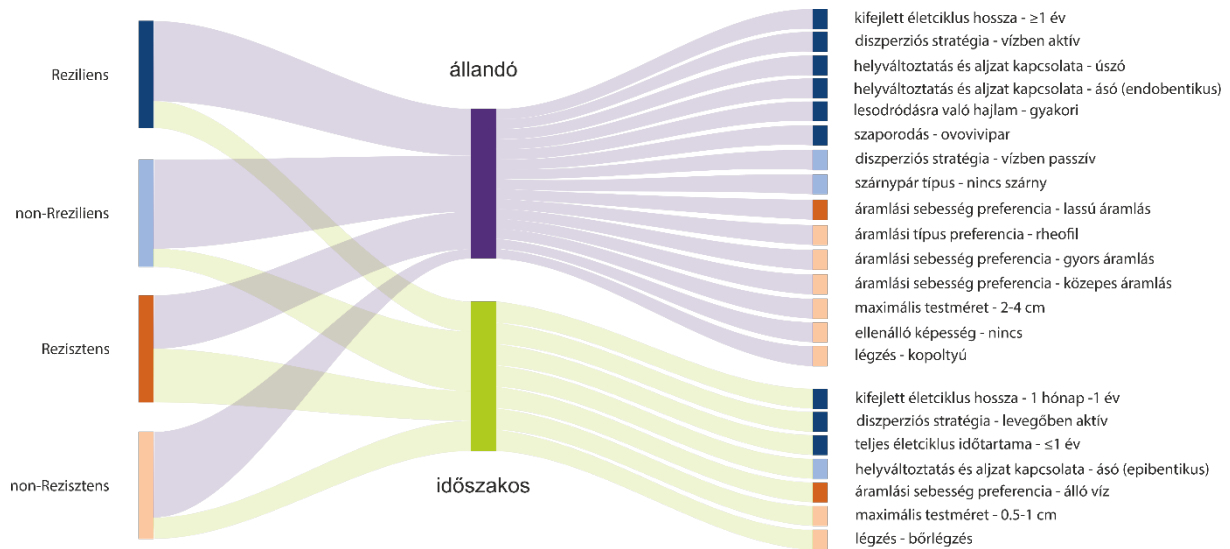
Az időszakos vízfolyás szakaszok makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek funkcionális összetételében történő változások mértéke az állandó vízfolyás szakaszok közösségeihez képest jellegállapotonként eltérő volt. A legnagyobb mértékű változást a következő jellegállapotoknál mutattuk ki: az RL jellegállapot-csoport esetében a ≥ 1 éves

kifejlett életciklus (als4), 2 hasonló méretű szárny pár (wpt5), levegőben aktív diszperziós stratégia (dis4), ovovivipar szaporodás (rep1); A non-RT jellegállapot-csoport esetében a kopolyú- és bőrlégzés (res2 és res1); a non-RL jellegállapot-csoport esetében szárnytalan (wpt1) és ásó (lsr5). Az RT jellegállapotokban kisebb volt a változás mértéke (6. ábra b). A legkisebb mértékű változást a szaporodás – tojások, szabadon álló (rep5, non-RL), rezisztencia – kiszáradás elleni védelem (ház) (ref3, RT), áramlási típus preferencia – rheobiont (cup6, non-RT) jellegállapotok mutatták. A 62 jellegállapot közül mindössze három esetében találtunk egységes mintázatot: a kiszáradás elleni védelem (ház) (ref3-RT), áramlási típus preferencia – rheobiont (cup6-non-RT) és a gyors áramlási sebességet kedvelő fajok (cuv4-non-RT), amelyek az összes időszakos vízfolyás szakaszon negatív irányba (piros szín) változtak az állandó szakaszok átlag CWM értékeihez képest (függelék 1. ábra). Az időszakos szakaszok CWM értékei és az állandó szakaszok átlag CWM értéke közötti különbségek szakaszonként nagymértékben eltérőek voltak. (függelék 1. ábra).



6. ábra: A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek jellegállapotainak különbsége az állandó és időszakos szakaszokon. a: Szignifikáns (t-teszt, $p < 0.05$) negatív (piros) és pozitív (zöld) különbségek az állandó és időszakos szakaszok jellegállapotainak átlag CWM értékei között. b: A változás mértéke (oszlopok) az időszakos vízfolyás szakaszok közösségeinek CWM értékei és az állandó szakaszok közösségeinek átlag CWM értéke között. Az időszakos szakaszok CWM értékeinek átlagos változása (•) és a teljes változás mértéke (oszlopok). A szín gradiens az időszakos szakaszok CWM értékeinek az állandó szakaszok átlagos CWM értékétől való eltérés mértékét jelöli.

A IndVal elemzés során 15 jellegállapot esetében mutattunk ki szignifikáns kapcsolatot az állandó szakaszok közösségeivel, ezzel szemben az időszakos szakaszokhoz mindössze 7 jellegállapot kapcsolódott (7. ábra). Harminckét jellegállapot esetében mutattunk ki erős, szignifikáns kapcsolatot valamelyik szakasztípussal (függelék 3. táblázat, 7. ábra). Minden jellegállapot-csoport mindkét szakasztípushoz kapcsolódott.



7. ábra: Sankey-diagram, ami az állandó és az időszakos szakaszok és a jellegállapotok közötti szignifikáns kapcsolatokat mutatja be. Csak a 60-nál nagyobb indikátorértékkel rendelkező jellegállapotokat mutatjuk be az ábrán. Minden, az ábrán megjelenített kapcsolat szignifikáns ($p < 0,05$).

Figyelembe véve a magyarázott variancia arányát és a főkomponensek tengelyei közötti kapcsolatot, az első 5 tengelyt használtuk a funkcionális jellegter vizsgálatához (Függelék 2. ábra). Ha a teljes makroszkopikus vízi gerinctelen közösség által elfoglalt funkcionális jellegteret tekintjük 100%-nak, akkor az állandó szakaszokon élő taxonok a funkcionális jellegter 98%-át, míg az időszakos szakaszokon élő taxonok a funkcionális jellegter 87%-át foglalják el.

2.1.5. Eredmények megvitatása

A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek a kiszáradásra adott reakciójáról rendelkezésre álló információk többnyire olyan régiókból származnak, ahol a vízfolyások időszakossága természetes, régóta fennálló jelenség. Ezzel szemben azokban az állandó patakokban élő közösségek reakciójáról, ahol a kiszáradás egy teljesen új jelenség, meglehetősen korlátozottak az ismereteink. Kutatásunkban a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek első reakcióját vizsgáltuk a kiszáradás megjelenésére egy újonnan kiszáradóvá váló vízrendszerben.

Kimutattuk, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek taxonszáma és egyedszáma kisebb az időszakos szakaszokon, de ez nem tükröződik a diverzitás mérőszámaiban. Az újonnan kiszáradó vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek szerveződésében a rezisztens jellegek fontosabbak, mint a reziliens jellegek, azonban a jellegállapotok szakaszonként eltérő választ mutattak a kiszáradásra. Az időszakos szakaszokon előforduló taxonok kisebb dimenziójú funkcionális jellegteret foglaltak el, mint az állandó szakaszokon előforduló taxonok, ami azt jelenti, hogy az újonnan kiszáradó vízfolyásokra alacsonyabb funkcionális redundancia jellemző.

A kiszáradás okozta diszturbancia általában csökkenti a közösségek szerkezeti metrikáinak értékét, például a taxonszámot vagy egyedszámot (Arscott et al., 2010; Bogan et al., 2013; Sarremejane et al., 2020b; Stubbington et al., 2017; White et al., 2017), ami azt jelenti, hogy a kevésbé rezisztens vagy a kevésbé reziliens taxonok eltűnnek a közösségekből (Chase, 2007), amikor a kiszáradás intenzitása nő. Korábbi eredményekkel összhangban, szignifikánsan alacsonyabb taxonszámot és egyedszámot találtunk az időszakos szakaszokon, mint az állandó vízfolyás szakaszokon (Boulton, 2003; Datry et al., 2014; Leigh és Datry, 2016). A taxonok többsége (66%, $N = 121$) azonban mind az állandó, mind az időszakos vízfolyás szakaszokon megtalálható. A rezisztencia túlélési stratégiával rendelkező taxonok az élőhelyen átvészeltetik a rövid száraz időszakokat. Ezek az időszakok néhány naptól akár hetekig is tarthatnak, de sosem haladják meg az egy hónapot. A reziliens stratégiákkal rendelkező taxonok gyorsan visszatérnek a vízáramlás újraindulásakor, hiszen erős diszperziós hajlamuknak köszönhetően hamar megtalálják az újra vizes fázisban lévő mederszakaszokat, így lehetővé téve a közösségek gyors helyreállítását (Pařil et al., 2019). A kiszáradásra érzékeny taxonok számának csökkenése azonnal csökkenti a közösség diverzitását (Arscott et al., 2010; Soria et al., 2017). Általában a taxonszám jelentősen alacsonyabb az időszakos vízfolyásokban, mint az állandó vízfolyásokban (Soria et al., 2017), a diverzitás változását azonban befolyásolhatja a kiszáradás

időpontja, gyakorisága és ciklikussága (Crabot et al., 2020, 2021a). A ritkán kiszáradó helyeken az alfa-diverzitás jelentősebb csökkenése gyakrabban fordul elő, mint a szezonálisan és rendszeresen kiszáradó helyeken (Sarremejane et al., 2020b), és a közelmúltban bekövetkező kiszáradás nagy hatással van a kiszáradás által érintett vízfolyások fajösszetételére (Carey et al., 2023). Ezzel szemben a mi vizsgálatunkban a taxonszám csökkenése nem eredményezte a szerkezeti diverzitás csökkenését, ahogy azt Řezníčková és munkatársai (2007) is megállapították közép-európai vízfolyásokban. Az egyik magyarázat a diszperzió útján történő gyors visszatérés lehet, hiszen a mintavételi területünkön a vizsgált élőhelyek között magas a konnektivitás, ami jelentősen megnöveli a rekolonizáció sikerességét (Sarremejane et al., 2020b). Másik magyarázat, hogy a taxonszámban és egyedszámban bekövetkező csökkenés egy kompromisszumot eredményez, amely magában foglalja a ritka taxonok eltűnését (Pimm et al., 1988; Sarremejane et al., 2020b), valamint a kiszáradás során eltűnt taxonokat és a kizárólag időszakos szakaszokon előforduló taxonok által okozott abundancia eltolódást. Ezt támasztja alá az, hogy az időszakosság megjelenésének hatására az abundancia viszonyok átrendeződnek (Hille et al., 2014; Sarremejane et al., 2018, 2020b), az egyenletességben mégsem mutattunk ki szignifikáns különbséget (4. ábra). Mindezek együttesen eredményezhetik azt, hogy annak ellenére, hogy az időszakos szakaszokon a közösség szerkezeti metrikák értékei, mint a taxonszám és az egyedszám csökkentek, a diverzitási metrikákban, mint a Shannon-diverzitás és az egyenletesség, nem mutattunk ki különbséget az időszakos és az állandó szakaszok között. Azaz az időszakos szakaszok szerkezeti átrendeződése nem tükröződik a diverzitási metrikákban. A taxonszám kismértékű csökkenése időszakos vízfolyásokban a kiszáradásra adott kezdeti választ jelezheti, amely a tartós kiszáradás során potenciálisan nagyobb és tartósabb csökkenést eredményezhet (Hill et al., 2019), így az később jelentkezhethet a szerkezeti diverzitás csökkenésében is.

Az eddigi kutatások azt mutatják, hogy a rezisztens és reziliens túlélési stratégiát követő fajok aránya egyre növekszik az időszakossági grádiens mentén. Ahogy a száraz periódusok száma és időtartama nő, a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekben egyre gyakoribbá válnak a rezisztens és reziliens jellegekkel rendelkező taxonok (Crabot et al., 2020, 2021a). Eredményeink alapján a kiszáradás megjelenésével csak a rezisztens jellegekkel bíró taxonok aránya nő. Az időszakos szakaszokon az alábbi rezisztens jellegek előnyösek: i) lárva és a tojás állapotok fejlődési időtartama, amelyeket a víz rendelkezésre állásának rövidebb időtartama korlátozhat; ii) a kis testméret, ami megkönnyíti a túlélést a száraz időszakok során az intersticiális vízben (Stubbington et al., 2019); iii) a diapauza vagy a nyugalmi állapot, és olyan kitartó képletek, tojások, amelyek lehetővé teszik az élőlények számára, hogy túléljék a száraz

időszakokat (Stubbington és Datry, 2013); iv) a limnofil jelleg, amely képessé teszi az egyedeket, hogy a lassabb áramlású élőhelyeken is fennmaradjanak (Hill et al., 2019); és v) a légköri oxigén légzése, ezáltal a melegebb, sekélyebb vizekben kevésbé rendelkezésre álló oldott oxigéntől való függetlenedés (Crabot et al., 2021a; Stubbington, 2012). Az időszakossággal összefüggő közösségbeli aránynövekedés azonban nem figyelhető meg a reziliens jellegállapotok esetében, mivel a kiszáradásra adott válaszok a reziliens jelleg esetében nagyon változatosak. Eredményeink alapján arra következtetünk, hogy a rezisztens jellegállapotok érzékenyebbek a kezdeti kiszáradásra, mint a reziliens jellegállapotok, mivel a rezisztens jellegállapotok között több pozitív általános változás következett be, mint reziliens jellegállapotokban (6. ábra). Általános vélekedés, hogy a kiszáradás fokozódásával a rezisztens és reziliens jellegállapotok a nem-rezisztens és nem-reziliens jellegállapotok háttérbe szorulását eredményezik (Aspin et al., 2018b; Crabot et al., 2020, 2021a; Townsend és Hildrew, 1994). Ezzel ellentétben a vizsgálatunkban nem mutattunk ki ezt az egyértelmű és egymást kizáró jelenséget a kiszáradás túlélését segítő és nem segítő jellegállapotok között. Az újonnan kiszáradó vízrendszerek jellegállapot alapú reakciói eltérőek voltak az egyes szakaszokon, aminek az oka az időszakos szakaszokon bekövetkezett kiszáradási periódusok eltérő hossza lehet, hiszen jelen vizsgálat nem terjedt ki a kiszáradási események hosszának közösségre gyakorolt hatásának elemzésére. Ez azt is okozhatja, hogy a taxonok között továbbra is lesznek olyanok, amelyek nem-rezisztens és nem-reziliens jellegállapotokkal rendelkeznek, mivel bármely taxonnak csak néhány rezisztens vagy reziliens jellegállapotra van szüksége a túléléshez. Ennek bizonyítására viszont a jellegállapotok változását egy kiszáradási gradiens mentén kell vizsgálni (Southwood, 1977; Townsend és Hildrew, 1994). A kiszáradási gradiens előállításához minden vizsgált mederszakaszon napi bontásban lenne célszerű nyomon követni a vízmélységet, így meg lehetne állapítani a teljes időszakra vonatkozó finom léptékű kiszáradási mintázatot.

A kiszáradás, mint elsődleges hidrológiai tényező (Leigh és Datry, 2016b) az időszakos szakaszokon az állandó szakaszoktól eltérő élőhelyeket hoz létre, amelyekben az állandó szakaszok közösségeitől nemcsak szerkezetileg, de funkcionálisan is eltérő összetételű közösségek alakulnak ki. A kiszáradás mértékének növekedésével az időszakos vízfolyás szakaszok közösségeiben a legtöbb (ha nem is az összes) rezisztens és reziliens jellegállapot nagyobb mértékben lesz jelen, mint az állandó szakaszok közösségeiben (Aspin et al., 2018b; Crabot et al., 2021b). Az újonnan kiszáradó vízfolyások vizsgálatában azonban nem mutattunk ki ilyen egységes tendenciát egy jellegállapot-csoport összes jellegállapotára vonatkozóan. Éppen ellenkező jelenséget figyeltünk meg, mivel minden jellegállapot-csoportból legalább egy

olyan jellegállapot van, amely nagyobb valószínűséggel köthető állandó vagy időszakos szakaszokhoz (lásd az 7. ábra). Az átmeneti időszakokban a közösségek nemcsak a kiszáradással, hanem a változó és kiszámíthatatlan környezeti tényezőkkel is szembe kell nézzenek, ami tovább bonyolítja a jellegállapotok megjelenését, eltűnését esetleg dominánssá válását. Az egyes taxonok közötti interakciók, például a versengés és a predáció, szintén befolyásolhatják, hogy mely jellegállapotok és túlélési stratégiák válnak dominánssá. Ezek a tényezők mind hozzájárulnak ahhoz, hogy nehéz megjósolni a végpont elérését (a rendszeresen visszatérő kiszáradás esetén), az átmeneti folyamat lezárását, többek között azért is, mert az életmenetbeli (life-history) jellegek, mint a rugalmas fenológia vagy növekedési sebesség, nem feltétlenül jó indikátorai a kiszáradásnak (Carey et al., 2021). Míg a fenológia jellemzően a stabil vízrendszerekre reagálva fejlődik, a populációk fenotípusos plaszticitás révén alkalmazkodhatnak az új körülményekhez (Robinson és Buser, 2007).

A makroszkopikus vízi gerinctelenek különböző niche-eket képesek betölteni a funkcionális jellegtérben az eltérő habitat típusokban (Schmera et al., 2022). Így a makroszkopikus vízi gerinctelenek funkcionális jellegterének értékelése segít megérteni a csoportok közötti funkcionális különbségeket, ami növeli a közösségek szerveződésének megértését a kiszáradó környezetben. Kimutattuk, hogy az időszakos szakaszokon a funkcionális jellegtér csökkent az állandó szakaszokhoz képest, ami arra utal, hogy az időszakos szakaszok funkcionális összetétele kevésbé komplex, és következésképpen az újonnan kiszáradó vízfolyások közösségei kevésbé képesek megbirkózni a környezeti változásokkal, ami sebezhetővé teszi őket a stresszhatásokkal szemben. A taxonok kicserélődése és a taxonok számának általános csökkenése a közösségek funkcionális összetételét is megváltoztatja, ami arra utal, hogy a funkcionális redundanciának kisebb szerepe van az állandó vízfolyások közösségeiben. Ezeket az újonnan kiszáradó vízfolyásokat is alacsonyabb funkcionális redundancia jellemezheti, mint a már régóta időszakos vízfolyásokat (Boersma et al., 2014; Crabot et al., 2021a; Sarremejane et al., 2020b). Ez a csökkenő funkcionális diverzitás nem csak az ökológiai rendszerek stabilitását veszélyezteti, hanem azt is jelenti, hogy ezek a közösségek kevésbé lesznek ellenállóak a későbbi potenciális külső környezeti hatásokkal szemben, mint például egy esetleges szennyezés vagy invazív fajok megjelenése. A kisebb funkcionális redundancia miatt minden faj elvesztése komoly következményekkel járhat az ökológiai egyensúlyra nézve. Az alkalmazkodási mechanizmusok, például a fenotípusos plaszticitás, csak részben képesek kompenzálni ezeket a veszteségeket.

A szerkezeti és funkcionális összetétel változásait azonban minden esetben a körülmények figyelembevételével kell értelmezni, és erősen befolyásolják őket olyan környezeti elemek,

mint az élőhelyek közötti kapcsolatok (Crabot et al., 2021b; Sarremejane et al., 2020b), a menedékhelyek (refúgiumok) közelsége (Gill et al., 2022), az éghajlati jellemzők (Vander Vorste et al., 2021), valamint a kiszáradás időbeli és térbeli aspektusai (Aspin et al., 2018a; Chanut et al., 2022; Crabot et al., 2021b; Crabot et al., 2020). A kiszáradó szakaszokon megtalálható közösségekre a fentebb felsorolt befolyásoló tényezők olyan hosszú távú hatást gyakorolhatnak, amelyeket jelen vizsgálat keretei között nem tudtunk figyelembe venni, mégis jelentős és visszafordíthatatlan változásokat idézhetnek elő (Cassidy et al., 2020).

Az éghajlatváltozás fokozódásával párhuzamosan (Engelbrecht és Monteiro, 2021) egyre nagyobb érdeklődés övezi a vízi élőlények kiszáradáshoz való alkalmazkodásának időbeli vonatkozásait (Carey et al., 2023; Crabot et al., 2020). Ebben a fejezetben bemutattuk, hogy az átmeneti időszakban, az éppen időszakossá váló vízfolyásokban a rezisztencia fontosabb túlélési stratégia, mint a reziliencia, azonban az újonnan fellépő kiszáradásra a makroszkopikus vízi gerinctelenek válasza jellegállapot szintjén szakaszspecifikus és eltéréseket mutat. A makroszkopikus vízi gerinctelen közösség nem rendelkezik jól meghatározott válasszal a soha nem tapasztalt környezeti stresszre. Általánosabb értelemben az eredményeink rávilágítanak arra, hogy figyelembe kell venni az időbeli kontextust (a kiszáradás első megjelenése óta eltelt idő tekintetében), különösen a kiszáradásra adott ökológiai válaszok értékelésénél.

2.2. Az emberi beavatkozásra történő vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére

2.2.1. Irodalmi áttekintés

A klímaváltozás indukálta vízjárás-változás mellett a közvetlen emberi beavatkozások is nagymértékben befolyásolhatják a vízi- és vizes élőhelyek vízjárását. A mezőgazdasági, energiatermelési és rekreációs tevékenységek mellett a leggyakoribb, amikor vízgazdálkodási célú beavatkozások által módosítják a felszíni vizek vízjárását. A felszíni és felszín alatti vizekből történő vízgazdálkodási célú vízkivételek, a vízviisszatartás és a mederrendezések mind nagymértékben befolyásolják a vízfolyások természetes vízjárását (King et al., 2015).

A természetvédelmi beavatkozások során elsősorban olyan területek helyreállítását végzik el, melyek unikálisak, nagy természetvédelmi szempontból rendkívül értékesek, azonban állapotuk leromlott és már eredeti funkciójukat nem tudják betölteni. Ezek a természetvédelmi beavatkozások is jelentős mértékű vízjárás változással járhatnak. Hazánkban a legtöbb – vizes élőhelyet érintő – természetvédelmi célú élőhely-helyreállítási beavatkozás a szikes tavakhoz, elárasztott gyepterületekhez és sós mocsarakhoz kötődik (Boros et al., 2013).

Ezek a sós mocsarak és szikes tavak különleges és egyedi környezeti feltételeket biztosítanak az ott élő élőlények számára. Ezek az élőhelyek elsősorban a vonuló madarak számára biztosítanak pihenő-, költő- és táplálkozóhelyeket. A szikes tavakon nagyszámú, sokszor többeszes vonuló madárcsapat van jelen a tavaszi és nyári hónapokban. A madarak táplálkozási és pihenési igényeit, akkor tudja kielégíteni az élőhely, ha megfelelő méretű nyílt vízfelület és a víztérben bőséges táplálékforrás van jelen. A partimadaraknak a fő táplálékforrásai a makroszkopikus vízi gerinctelenek, melyeket tömegesen fogyasztanak itt-tartózkodásuk során (Horváth et al., 2012). A szikes tavakban a tágtúrésű, ubikvista makroszkopikus vízi gerinctelen fajok mellett, megtalálhatóak olyan specifikusan ehhez a jellegzetes élőhelyhez köthető állatfajok, melyek más környezetben nem, vagy csak nagyon ritkán fordulnak elő. A specifikus sótartalom és egyedi környezeti feltételek miatt különleges élővilág alakult ki, amely jelentősen hozzájárul a régió biodiverzitásához. Európa szikes élőhelyeinek jelentős része a Pannon ökorégióban található, a meglévő jó állapotú szikes élőhelyek élőhelyláncolatot alkotnak, melyek elősegítik az élőhelyek megmaradását. Ezen élőhelyek degradációja vagy elvesztése negatív következményekkel járna a Pannon ökorégió biodiverzitására nézve (Boros et al., 2014). Összességében tehát, a Pannon régió sós mocsarai és szikes tavai egyedülálló ökológiai jellegük, csökkenő számuk, valamint az emberi tevékenységek és a klímaváltozás negatív hatásai miatt Európa legsebezhetőbb és

legveszélyeztetettebb vizes élőhelyei közé tartoznak (Ecsedi és mtsai., 2020; Boros és mtsai., 2014). Ezek az élőhelyek nemzetközi jelentőségű vizes élőhelyeknek minősülnek, és szerepelnek a Ramsari Egyezményben, mely egy környezetvédelmi megállapodás, amely a vizes élőhelyek pusztulásának megállítására és fenntartható használatuk biztosítására törekszik. A szikes vizes élőhelyek jelentőségét tovább növeli, hogy az EU 92/43/EGK élőhelyvédelmi irányelvének I. mellékletében (Európai Bizottság, 1992), amely a közösségi jelentőségű természetes élőhelytípusokat tartalmazza, amelyek védelme különös fontosságú az Európai Unióban (Európai Bizottság, 1992).

Magyarország természetes szikes tavainak túlnyomó többsége asztatikus, illetve szemi-asztatikus vízjárású. A vízutánpótlásuk a talajvízből, valamint a környező területekre hullott és összegyűlt csapadékvízről biztosított. A csapadékosabb őszi-téli időszakban töltődnek fel, majd a meleg, csapadékszegényebb időszakban veszítenek vízszintjükből, így nyárra a sekélyebb területek, vagy akár az egész szikes tó kiszáradhat (Boros et al., 2013). A 19-20. században több lépésben lecsapolták szikes tavakat és az azokhoz kapcsolódó elárasztott gyepterületeket, annak érdekében, hogy alkalmasak legyenek mezőgazdasági tevékenységek végzésére. A legtöbb esetben olyan csatornahálózatot alakítottak ki, ami egyből elszállította a területre hulló csapadékot, ennek következtében sokszor a szikes tavak medrében levő felszíni vizet is egyből elvezették. Emiatt a szikes tavak állapota is rohamosan romlani kezdett, hiszen nem alakulhatott ki a szikes területek fennmaradásához szükséges időtartamú elöntés, és nem alakulhatott ki a szikesekre jellemző élővilág. A szikes területek legeltetésének mértéke – mely a megfelelő időtartamú elöntés mellett nagyban hozzájárul a szikes tavak jó állapotban tartásához – az utóbbi évtizedekben lecsökkent, egyes területeken teljesen megszűnt (Ecsedi et al., 2020). E folyamatok révén a korábban jó állapotú szikes vízterek állapota leromlott, és a degradált állapotban lévő szikes tavak és sós mocsarak helyreállítása fontos természetvédelmi feladattá vált. A szikes tavak helyreállítása már a Hortobágyi Nemzeti Park alapító okiratában és a megalakulásáról szóló cikkeiben is említésre került (Rakonczay, 1983). Az ilyen természetvédelmi beavatkozások elsődleges célja, hogy a természetes vízjárás fenntartásával jó állapotú szikes élőhelyet érjenek el, ami képes a vonuló madarak számára megfelelő pihenő-, költő- vagy akár táplálkozóhelyet biztosítani (Boros et al., 2013; Lengyel et al., 2016; Stenger-Kovács et al., 2014).

A szikes tavak esetében a sikeres helyreállítási projekt során három fő beavatkozás együttes végrehajtása szükséges: 1. A szikes tó vízutánpótlását általában egy a környező területekre lehulló csapadékot is összegyűjtő felszíni vízfolyás biztosítja, amely a szikes tó medrén keresztül vagy annak közelében folyik. A megfelelő időtartamú elöntéshez szükséges víz

megtartásához ebben a vízfolyásban egy műtárgy segítségével meg kell tartani a vizet és vízmennyiség függvényében vízkormányzással a megfelelő mennyiségű vizet ki kell juttatni a szikes területre. 2. A megfelelő vízmennyiség kijuttatását meg kell könnyíteni a felszíni vízfolyásban végzett mederátalakítási munkálatokkal (a mederprofil megváltoztatása: a rézsűhajlás csökkentésével lapos völgyelet kialakítása), hogy a visszatartott víz ki tudjon futni az előnteni kívánt területre. 3. Ezzel párhuzamosan a szikes tavak területét és a hozzájuk kapcsolódó területet nagymértékű, fenntartható legeltető állattartással kell kezelni. A legeltetés egyrészt segít helyreállítani a talaj sótartalmát, ami előnyös a szikes élőhely fenntartásához, másrészt olyan mozaikos növényzetmintázatot hoz létre, ami biztosítja a szükséges rejtekhelyeket és biztonságos fészkelőhelyeket a partimadarak számára. A növényzet sűrűbb részei védelmet nyújtanak a ragadozók ellen, míg a nyíltabb területeken könnyebben találnak táplálékot (Adler et al., 2001; Skovlin, 1985). Mindezek alapján a szikes tavak vízutánpótlását biztosító felszíni vízfolyás – habár a közvetlen felszíni hidrológiai kapcsolat időszakos – a szikes tóval együtt egy élőhelykomplexet alkot. A felszíni vízfolyás több szerepet is betölt a szikes tó életében. Amellett, hogy biztosítja a szikes tó megfelelő vízjárásához szükséges vízutánpótlást, menedékhelyet biztosít a szikes tó élőlényei számára a szikes tó száraz periódusaiban, valamint vízforrásként szolgál a legelő állatok számára. A helyreállítási beavatkozások értékelése általában a természetvédelmi beavatkozásra tervezett projektben meghatározott célcsoportra (leginkább a madarakra) koncentrálnak, és nem ad pontos információt a beavatkozás közvetett hatásáról egyéb élőlények vonatkozásában. A vízutánpótlást biztosító vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségei sem tartoznak a helyreállítási projektek közvetlen célszervezetei közé, azonban a kezelések befolyásolhatják a közösségeik szerveződését.

A felszíni vízfolyáson a vízvisszatartás hatása hosszabb szakaszon jelentkezik, míg a mederrendezés és a legeltetés csak egy rövidebb szakaszt érint. Ebből adódóan, a vízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeit a helyreállítási beavatkozások során önálló (vízvisszatartás) vagy komplex (a vízvisszatartás mellett legeltetés és mederrendezés) terhelés érheti. A makroszkopikus vízi gerinctelenek a lotikus rendszerekben viszonylag gyorsan tudnak regenerálódni kis és rövidtávú terhelések esetén. A makroszkopikus vízi gerinctelen fauna heteken, de legfeljebb egy éven belül a zavarás előtti állapotba kerül egy rövid, önálló terhelést követően (Mackay, 1992; Whitaker et al., 1979; Yount és Niemi, 1990, 1990; Zawal et al., 2016). Azonban több terhelés a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségre gyakorolt hosszú távú együttes hatásait nehéz megjósolni, mivel a terhelések kombinációja különböző kölcsönhatásokat eredményez (Bækkeli et al., 2017; Calapez et al., 2017). Az önálló vagy

komplex terhelésre adott válaszok fajonként vagy magasabb rendszertani szintenként eltérhetnek, és szerkezeti vagy funkcionális változásokat idézhetnek elő a közösségben. Lourenço és munkatársai (2023) egy öt terhelésből álló komplex terhelés hatásának vizsgálatát végezték el a makroszkopikus vízi gerinctelenek szerkezeti és funkcionális összetételére. A komplex terhelést a tápanyagok felhalmozódása, a vízsebesség csökkenés, a növényzeti szerkezetváltozás, az oldott oxigén csökkenése és a hőterhelés együttes hatásai képezték. Ennek a több komponensből álló komplex terhelés a makroszkopikus vízi gerinctelenek fajszerkezetében és a funkcionális jellegek számában is csökkenést eredményezett. A vízvisszatartás és a mederrendezés szempontjából releváns vizsgálatok szerint a vízsebesség csökkenése és az ebből adódó üledékképződés az egyik legmeghatározóbb tényező, mely befolyásolja a makroszkopikus vízi gerinctelenek szerkezeti és funkcionális összetételét (Brooks et al., 2021; Juvigny-Khenafou et al., 2021).

Számos közösségszerkezeti metrika létezik a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerveződésének tér- és időbeli vizsgálatára, melyek segítségével számszerűsíthető a terhelésekre adott reakcióik (Bunn és Arthington, 2002; Carlisle et al., 2011; Poff és Zimmerman, 2010). Ezek mellett a funkcionális jelleg alapú megközelítések egyre nagyobb teret nyernek a közösségökológiában, lehetőséget nyújtva a terhelésre adott közösségszintű válaszok és az ökoszisztéma működés mélyebb megértésére (McGill et al., 2006; Schmera et al., 2017) a faji összetétel helyett a funkcionális diverzitásra koncentrálnak. A közösségszerkezet megváltozása vagy a taxon diverzitás megváltozása a funkcionális redundancia miatt nem biztos, hogy kifejeződik funkcionális szinten. Ezért a szerkezetin felül a funkcionális metrikák alkalmazása kulcsfontosságú a közösségek környezeti hatásokra adott válaszaik megértéséhez önálló vagy komplex terhelés során is.

2.2.2. Célkitűzés

Vizsgálatuk célja volt feltárni egy szikes tavon végzett természetvédelmi beavatkozás hatásaként a tó vízellátását biztosító vízfolyáson jelentkező vízjárás-változás hatását a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti, filogenetikai és funkcionális összetételére. A vízjárás megváltozása, mint önálló terhelés, mellett a beavatkozás során és után a vízfolyás egy szakaszán további terhelések is megjelentek (mederrendezés és a legeltetés), így vizsgálatunk egy komplex terhelés vizsgálatára is kiterjed. Feltételezzük, hogy a vízjárás megváltozása önmagában csak kismértékű változást okoz a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség összetételében, ami még nem figyelhető meg a filogenetikai és funkcionális összetételben, míg a komplex terhelés hatására a közösség szerkezeti változásai a filogenetikai és funkcionális összetételben is kifejeződnek.

2.2.3. Anyag és módszer

2.2.3.1. A mintavételi terület

A vizsgált szikes tó Hajdú-Bihar megye közepén, Balmazújváros közvetlen közelében található. Az 1910-es évek előtt természetes állapotában egy lefolyástalan szikes gyepterület volt, amit időszakosan csapadékvíz borított. A lefolyástalan területnek köszönhetően a szikes tó sajátos hidrológiai körforgását a csapadék, a talajvíz és a párolgás tartotta fenn. A világháborúk után a szikes tó legmélyebben fekvő részén egy lecsapoló csatornát építettek ki a csapadékvíz elvezetésének céljából, melyen a vízvisszatartáshoz szükséges műtárgyat nem építettek ki, így a szikes tó elveszítette vizes élőhely jellegét, az időszakos vízborítás megszűnt és leromlott a gyepterület állapota. A Magdolna-ér csak a csapadékból táplálkozott, összegyűjtötte a csapadékot és elvezette a belvizet a területről. Ezzel egyidejűleg a terület hasznosítása is megváltozott, az állattartás és a legeltetés megszűnt. A területet csak az 1990-es évek elején nyilvánították védetté, majd az egész területet bevonták a NATURA 2000 hálózatba. Egy 2012-ben induló LIFE projekt keretein belül kéthektárnyi szikes tómeder helyreállítására került sor (Boros et al., 2013). A megfelelő vízutánpótlás és az ökológiai szempontokból is megfelelő vízjárás biztosításának érdekében a Magdolna-érnek a szikes tavon átfolyó szakaszán végeztek helyreállítási kezelést, beleértve a meder átalakítását és vízvisszatartást segítő műtárgyak megépítését.

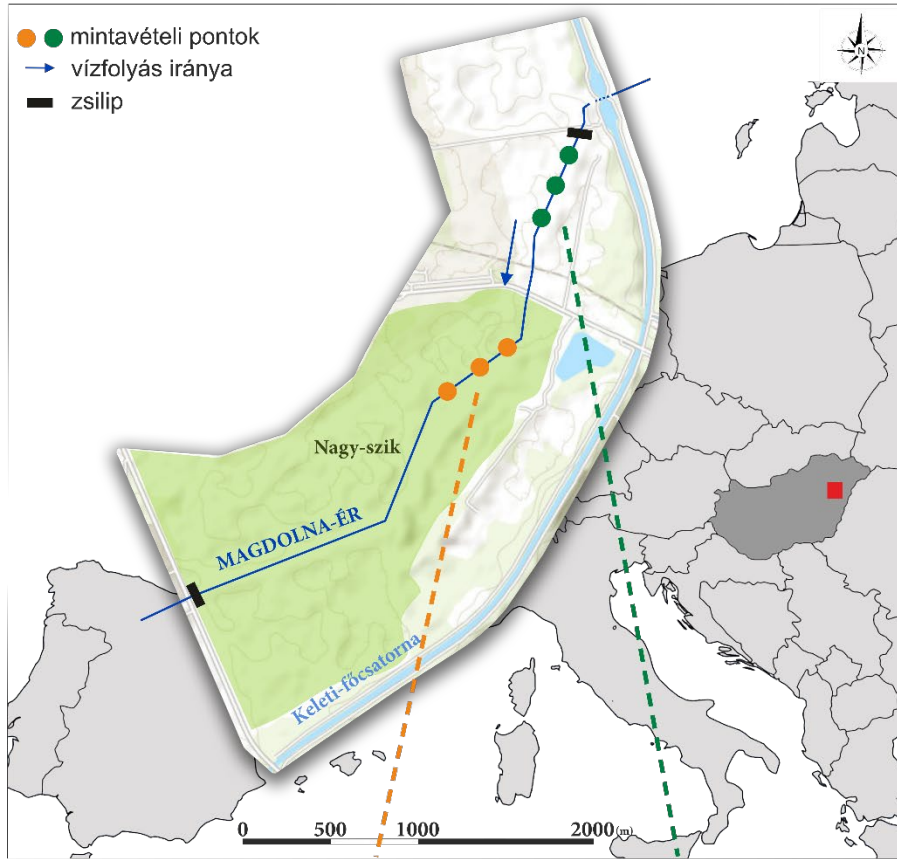
A beavatkozás során a Magdolna-érből kotrással eltávolították az összes vízi makrofita állományt és a 10 cm mélységben felhalmozódott üledéket. Ezután 5-10 m széles ellaposodó medret alakítottak ki 1:5 arányú lejtéssel. A meder átalakítása után a Magdolna-ér maximális mélysége 60-80 cm, vízfelülete pedig 15-20 m széles lett. Végül egy zsilipet telepítettek a tó alsó szegélyével egyvonalban (alsó zsilip), és egy másikat jóval a tó felső szegélye felett (felső zsilip). Ennek az lett a következménye, hogy a zsilipekkel visszatartott víz ki tudott futni a csatorna melletti szikes területre egész évben biztosítva ezzel a szikes tó természeteshez közel álló hidrológiai állapotait. A szikes tó felső szegélye és a felső zsilip között nem történt medermódosítás, így ott változatlan maradt a mederalakulat.

Jelenleg a szikes tó vízpótlása kétféleképpen biztosított: természetes módon a csapadékból, valamint mesterséges módon a Magdolna-érből, ellenőrzött elárasztással. A felső zsilip októbertől márciusig van nyitva, míg az alsó zsilip egész évben zárva van. A visszatartott vízmennyiség 256.800 m³/év. A meder helyreállítása után a terület ökológiailag fenntartható, magas szintű legeltetéssel történő kezelése is elkezdődött. Hektáronként 1,5 lábasállat

állománnyal kezdték legeltetni a szikes tó területét, beleértve a Magdolna-eret is. A beavatkozás hatására a szikes tó természetes vízjárása helyreállt, a legeltetés hatására a növényzet mozaikossá vált, a vonuló és parti madarak száma rohamosan növekedni kezdett, azaz a kezelés elérte a célját. A kezelés hatására a Magdolna-éren két típusú terhelés jött létre, egy önálló terhelés, a vízvisszatartás a szikes tó fölötti vízfolyás szakaszon, valamint egy komplex terhelés a Magdolna-ér szikes tóban levő szakaszán: vízvisszatartás, legeltetés és medermódosítás.

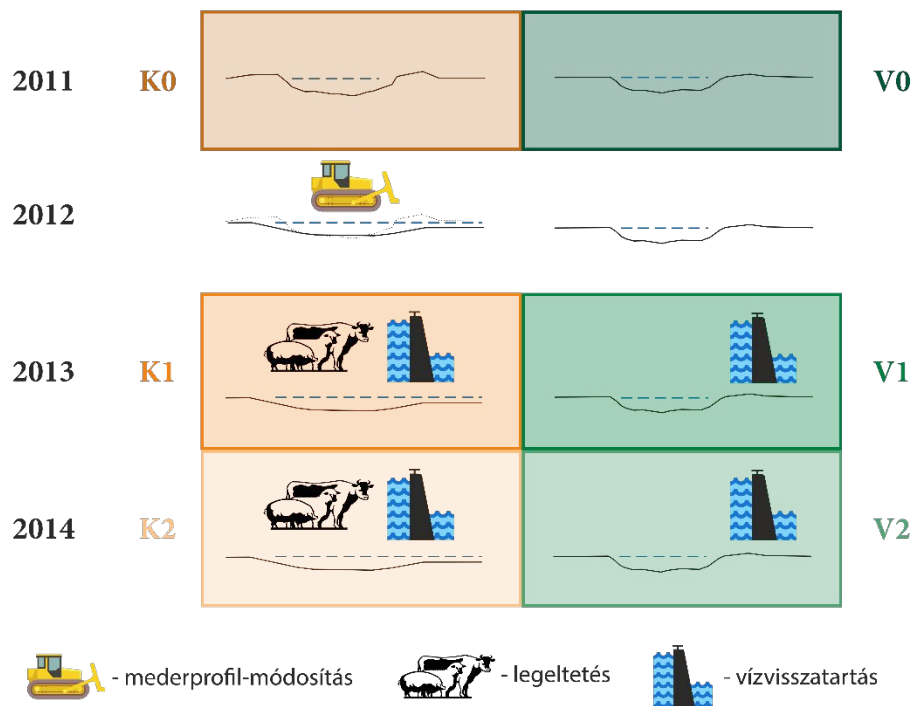
2.2.3.2. A mintavételi elrendezés

Az újonnan helyreállított szikes tó feletti szakaszon (ahol a vízvisszatartás, mint önálló terhelés éri a vízfolyást) lévő mintavételi szakaszt továbbiakban V szakaszként említjük. A szikes tóban levő szakaszon egyidejűleg több zavarás hat, amelyek komplex hatást gyakorolnak a vízfolyásra a továbbiakban K szakaszként említjük. A makroszkopikus vízi gerinctelenek közösség szerkezetének feltárására és mennyiségének becslésére 2011-ben, 2013-ban és 2014-ben végeztünk mintavételeket. Mindhárom évben 3-3 alkalommal gyűjtöttünk mintákat, míg 2012-ben, amikor rekonstrukciós munkálatok zajlottak, nem végeztünk mintavételt. Így a vízfolyás 2011. évi, kezelés előtti állapotát tekintettük alapállapotnak, és K0 és V0 néven hivatkozunk rá. A beavatkozás befejeztével a két egymást követő évben rögzített állapotot K1, K2, illetve V1, V2 kóddal jelöltük. Az eredmények értelmezésének megkönnyítése érdekében a továbbiakban a kezelés és az évek kombinációjára a 8. ábrán látható módon hivatkozunk. A mintavételi helyek és a térbeli ismétlések száma az egyes mintavételi helyeken viszonylag alacsony volt (3-3 a V és a K mintavételi szakaszokon); ezt a helyreállítási munkák meglehetősen kis területi kiterjedése miatt elegendőnek ítéltük, mert több helyszín bevonása növelhette volna a redundanciát. A természetvédelmi beavatkozás előtt csak egy év állt rendelkezésünkre, hogy feltárjuk az élőhelyek makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeit, azonban az egy év alatt gyűjtött három évszakos mintavétel elegendő információként szolgál, hogy meghatározzuk a kiindulási alapállapotot.



komplex terhelés

vízvisszatartás



8. ábra: A Nagy-szik szikes tó térképe a helyreállítási kezelés során végrehajtott beavatkozások bemutatásával. A komplex terhelést narancssárgával míg a vízvisszatartást zölddel jelöltük.

2.2.3.3. A makroszkopikus vízi gerinctelen mintavétel

A Magdolna-ér K és V mintavételi szakaszán egyaránt három mintavételi pontot jelöltünk ki (8. ábra) a térbeli ismétlések biztosítása érdekében. Az időbeli ismétlések és a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség szezonális változásának reprezentálása érdekében a vízfolyás mindkét szakaszán, minden évben háromszor (tavasszal, nyáron és ősszel) végeztünk mintavételt. Összesen 54 kvantitatív mintavételre került sor. A habitatarányos mennyiségi mintavételekhez az AQEM multihabitat mintavételi módszert és "kick and sweep" technikát alkalmaztuk, 25×25 cm kerettel rendelkező, 500 µm szembőségű kézi hálóval (Hering et al., 2003). A mintavételt a mintavételi évek során végig azonos személy végezte. A 70%-os etanollal tartósított mintákat laboratóriumba szállítottuk, ahol később minden egyedet kiválogattunk a mintából. A válogatás során 12 makroszkopikus vízi gerinctelen csoport egyedeinek azonosítását végeztük el (Gastropoda, Bivalvia, Oligochaeta, Hirudinea, Crustacea, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Megaloptera, Trichoptera és Diptera). A makroszkopikus vízi gerinctelenek határozása sztereómikroszkóp segítségével történt, mely során törekedtünk a fajszintű azonosításra, kivéve a Diptera csoportot, amely esetében családszintű azonosítás történt. A makroszkopikus vízi gerinctelen egyedek azonosítása Askew (2004), Andrikovics és Murányi (2002), Bauernfeind és Humpesch (2001), Csabai (2000), Csabai és munkatársai (2002), Eggers (2001), Eiseler (2005), Haybach (1999), Klonowska-Olejnik (2004), Kontschán és munkatársai (2002), Krno (2004), Lillehammer (1988), Neseemann (1997), Savage (1989), Waringer és Graf (2011), valamint Zwick (2004) határozókönyvei és leírásai alapján történt.

2.2.3.4. Az adatok elemzése

A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti összetételében bekövetkező időbeli változások vizsgálatához nem-metrikus többdimenziós skálázást (NMDS, Bray-Curtis távolságérték, abundancia adatok) és permutációs többváltozós varianciaanalízist (PERMANOVA Anderson, 2001) használtunk. Az elemzés előtt az adatokat évenként összevontuk, így egy év adatsorát mintavételi helyenként három mintavételi pont három időbeli ismétlése alkotta. Az egyedszám adatokat relatív abundancia adatokká alakítottuk. A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek diverzitás értékeinek – a mintavételi helyek és évek között – összehasonlításához Rényi-féle entrópiát használtunk (Borics et al., 2021; Kindt

et al., 2006). A Rényi-féle entrópia (Rényi, 1961) a Shannon-diverzitást általánosító skálaparamétert (α) használ. A Rényi-féle diverzitási profil skálaparaméterei különböző súlyokat adnak a fajok gyakoriságának, így lehetővé teszik a közösség diverzitásának többféle megközelítésben történő vizsgálatát. A különböző skálaparaméter értékek különböző ökológiai információkat tárnak fel: i) ha a skálaparaméter értéke 0, akkor a Rényi-diverzitás értéke a fajok számának logaritmus; ii) ha a skálaparaméter értéke 1, akkor a Rényi-diverzitás megegyezik a Shannon-féle diverzitás indexszel; iii) ha a skálaparaméter értéke 2, akkor a Rényi-diverzitás a Simpson-féle diverzitáshoz kapcsolódik; iv) és ha a skálaparaméter értéke nagy (megközelíti a pozitív végtelent), a Rényi-diverzitás a Berger-Parker dominanciaindexnek felel meg (Tóthmérész, 1995). Ha egy közösség diverzitásprofilja a skálaparaméter teljes tartományában egy másik közösség diverzitásprofilja felett helyezkedik el vagy azzal egyenlő, akkor az első közösség diverzitása nagyobb, mint a második közösségé. A két diverzitásprofil görbéi azonban metszhetik egymást, ebben az esetben a görbék metszéspontja azt jelzi, hogy a közösségek diverzitása eltérő súlyozással bír a ritka és gyakori fajok tekintetében, és az ökológiai jelentése attól függ, hogy a metszéspont hol helyezkedik el a diverzitási profilok mentén. A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek összetételét (NMDS, PERMANOVA) és diverzitását (Rényi-profilok) R környezetben a vegan (ver 2.5) csomag segítségével elemeztük és számoltuk ki (Oksanen et al., 2015).

A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételének összehasonlításához a helyek és évek között, két-utas varianciaanalízist (ANOVA) végeztünk post-hoc Tukey-teszttel kiegészítve. A közösség szerkezeti összetételének vizsgálatához 4 metrikát vizsgáltunk (taxonszám, egyedszám, Shannon-diverzitás és egyenletesség), emellett külön vizsgáltuk minden makroszkopikus vízi gerinctelen csoporton belül a taxonszám és egyedszám változását. A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek funkcionális összetételének vizsgálatához összesen 65 funkcionális jelleg adatait gyűjtöttük össze a freshwaterecology.info weboldaltól (Schmidt-Kloiber és Hering, 2015). A funkcionális jellegek adatait fajokra és génuszokra vonatkozóan is letöltöttük. Csak olyan funkcionális jellegeket választottunk ki, amelyek az adatsorunkban szereplő taxonok 10%-nál több taxonhoz elérhető volt. Így 30 fajsintű és 24 génusz-sintű funkcionális jelleget használtunk az elemzésekhez (Függelék 4. táblázat). A funkcionális jellegadatokból és a makroszkopikus vízi gerinctelenek relatív abundancia adataiból kiszámoltuk a jellegek súlyozott átlagát (Community Weighted Mean – CWM) minden jelleg, minden jellegállapotára. A CWM értékek felhasználásával funkcionális diverzitást számoltunk Shannon-diverzitást használva, valamint

a közösségek funkcionális egyenletességét is kiszámoltuk PAST (ver 3, Hammer et al., 2001) program segítségével.

A filogenetikai távolság a makroszkopikus gerinctelenek vonatkozásában még nincs meghatározva, ezért annak egy proxijával a taxonómiai távolságokkal jellemeztük a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség filogenetikai összetételében bekövetkező változásokat. A taxonómiai távolságokat PRIMER v6 (Clarke és Gorley, 2006) szoftverrel számoltuk ki. A taxonómiai távolság változását (AvTD, Δ^+) vizsgáltuk a helyek és az évek között. A vizsgálathoz a makroszkopikus vízi gerinctelen adatokat évenként összevontuk. Tölcsérdiagramon ábráztuk az átlagos Δ^+ értéket és a 95%-os konfidencia intervallumot, amit a teljes fajlistából történő 999 random kiválasztás alapján számoltunk ki.

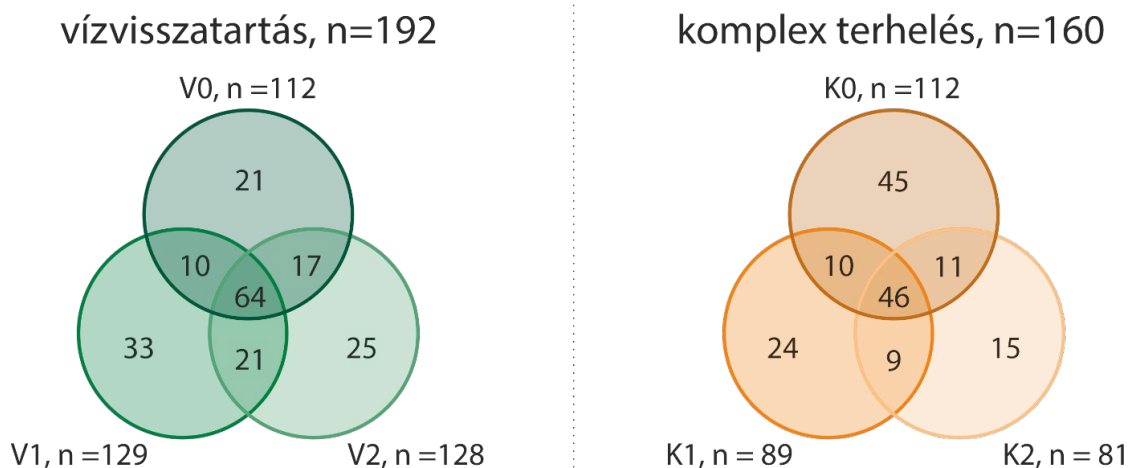
A helyreállítási munkák hatását a vízfolyás ökológiai minőségre, a Magyar Multimetrikus Makrozoobenton Index (Hungarian Multimetric Makrozoobenton Index, HMMI; Boda et al., 2023) segítségével vizsgáltuk. Az elemzéshez az indexcsalád síkvidéki kis és közepes vízfolyásaira specializált (HMMI_sl) metrikáját alkalmaztuk. A HMMI_sl négy mérőszámot tartalmaz: EPTCOB (Ephemeroptera, Plecoptera, Trichoptera, Coleoptera, Odonata, Bivalvia összes taxonszám), SH (Shannon-diverzitás), ASPT (átlagos taxononkénti pontszám) és LR% (limnofil-től a rheofil-ig a zonációs preferencia százalékos értéke). Így egy síkvidéki vízfolyás ökológiai állapotát leíró index értékét a következőképpen számítottuk ki:

$$HMMI_{sl} = \frac{EPTCOB_{EQR} + SH_{EQR} + ASPT_{EQR} + LR\%_{EQR}}{4}$$

2.2.4. Eredmények

A mintavételek során 11 584 makroszkopikus vízi gerinctelen egyedet gyűjtöttünk, mely egyedeket 228 taxonba soroltunk, amiből 176 esetben fajszintű azonosítás történt. A taxonok eloszlása a 12 makroszkopikus vízi gerinctelen csoportban a következőképp alakult: Bivalvia – 4; Gastropoda – 29; Oligochaeta – 1; Hirudinea – 10; Crustacea – 5; Ephemeroptera – 4; Odonata – 21; Heteroptera – 25; Coleoptera – 97; Megaloptera – 1; Trichoptera – 7; Diptera – 24.

Az összesített taxonszám (mintavételi helyen belül az összes mintavételi pont és időpont adata) a V szakaszon nagyobb volt (192), mint a K szakaszon (160). A V szakasz esetében több taxon egyedei kerültek elő a V1 és V2 mintavételi időpontban, mint a V0 esetében (129 és 128, szemben a 112-vel), míg a K szakaszon a K1 és K2 mintavételi időpontban kevesebb taxont mutattunk ki, mint a K0 időpontban (89, 81, illetve 112). A V szakaszon, a mintavételi szakaszok tekintetében több unikális, összesen 68 taxont mutattunk ki, míg 36 taxon kizárólag a K szakaszon fordult elő (9. ábra). Az egyedszám és a taxonszám alapján végzett ANOVA elemzés nem mutatott különbséget az egyes szakaszokon belül az évek között (2. és 3. táblázat). A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek taxonszámában a kezelést követő évben, 2013-ban szignifikáns különbséget mutattunk ki (2. táblázat). A közösségek egyedszáma minden vizsgált időpontban hasonló volt a két szakasztípus között (3. táblázat).



9. ábra: A mintavételi szakaszokra vonatkozó és a teljes taxonszám évek közötti eloszlását Venn-diagramon ábrázoltuk külön a V és K helyeken.

2. táblázat: A taxonszámban megfigyelhető szignifikáns különbségek a két szakasztípus és az évek között (ANOVA elemzés és post-hoc Tukey teszt; *- az adott csoportba tartozó érték).

taxonszám, $p = 0,07164$

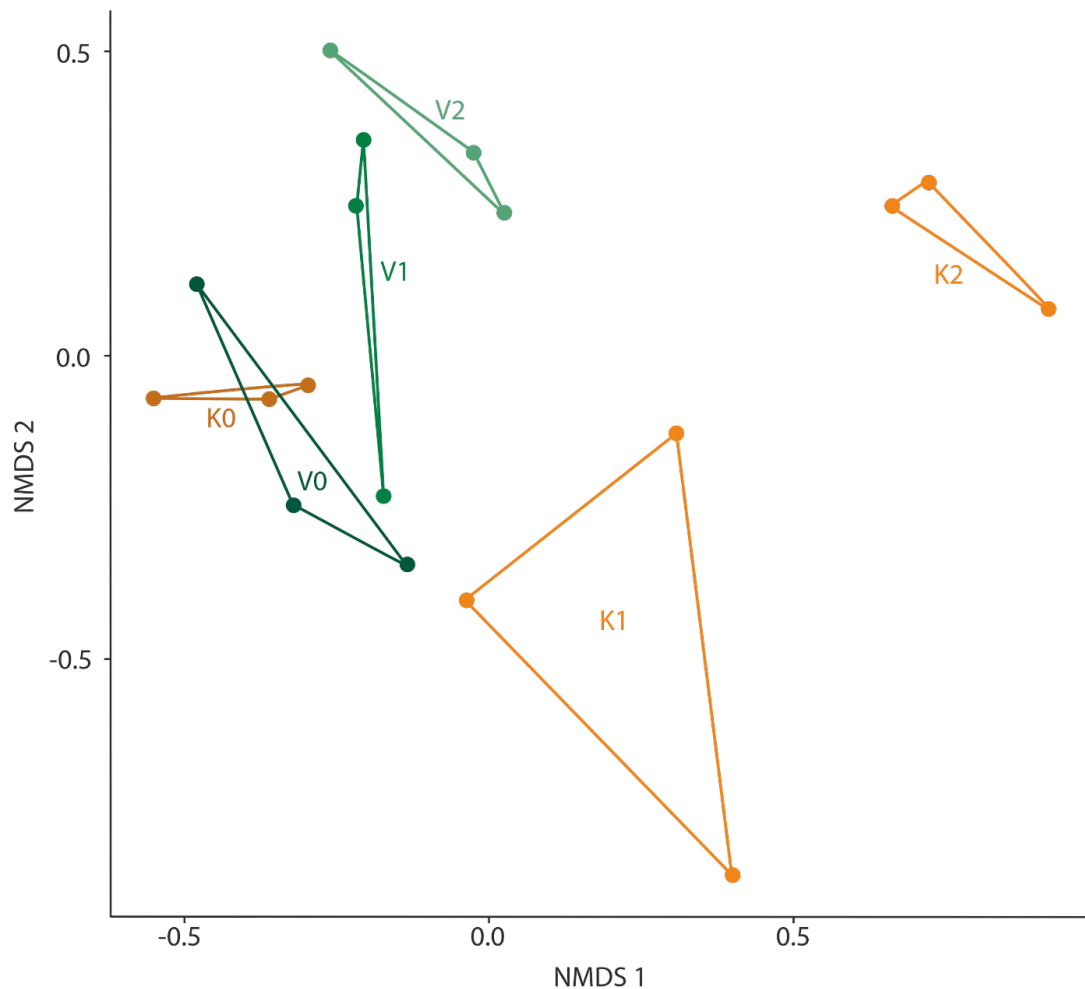
év	terhelés	átlag taxonszám	1	2
2011	vízvizsszatartás	28.111	*	*
2011	komplex	27.222	*	*
2013	vízvizsszatartás	31.778	*	
2013	komplex	16.222		*
2014	vízvizsszatartás	32.889	*	
2014	komplex	20.111	*	*

3. táblázat: Az egyedszámban megfigyelhető szignifikáns különbségek a két szakasztípus és az évek között (ANOVA elemzés és post-hoc Tukey teszt; *- az adott csoportba tartozó érték).

egyedszám, $p = 0,66410$

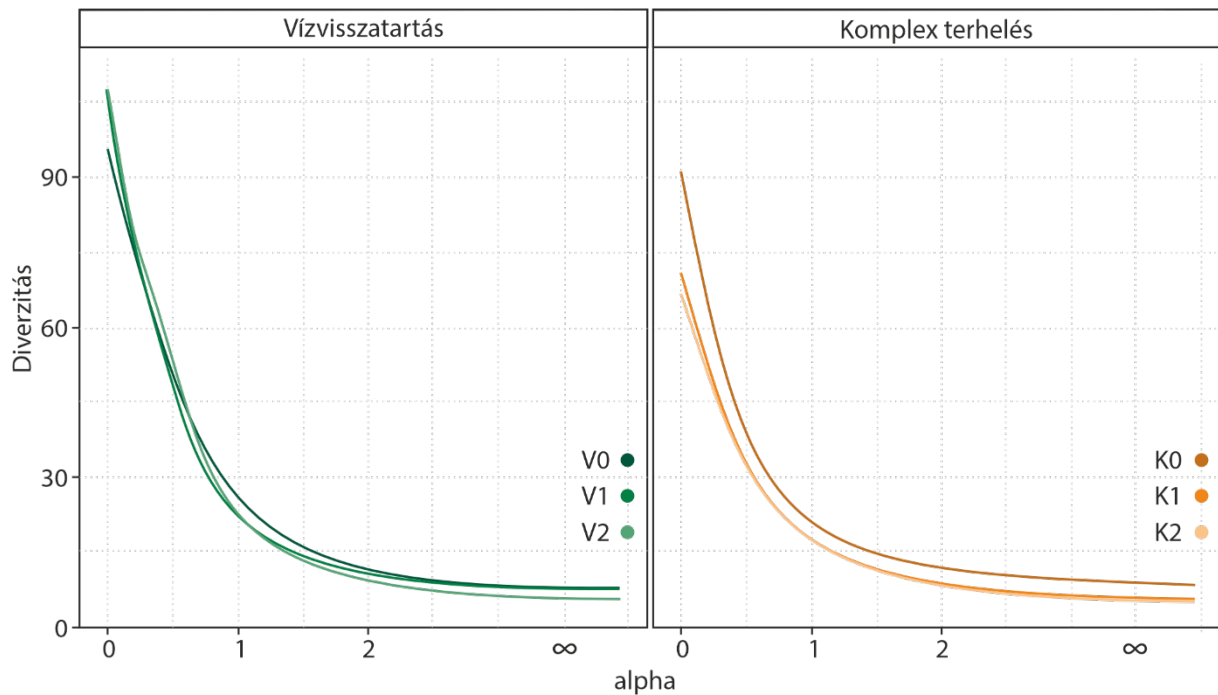
év	terhelés	átlag egyedszám	1
2011	vízvizsszatartás	184.333	*
2011	komplex	263.778	*
2013	vízvizsszatartás	263.667	*
2013	komplex	217.778	*
2014	vízvizsszatartás	177.000	*
2014	komplex	174.889	*

Az NMDS elemzés alapján a V és K szakaszok nagyon hasonlóak voltak a kezelés előtti évben (K0, V0, 2011). Egy évvel a rekonstrukciós munkálatok után (K1, V1, 2013) a V szakasz közösségének összetétele csak kismértékben változott, míg a K szakasz közösségének összetétele nagyon eltérő volt a kiindulási állapothoz (K0) képest és a mintavételi helyeken gyűjtött makroszkopikus gerinctelen közösségek szórása is nagyobb volt a kiindulási állapothoz képest a K1 szakaszon belül. Két évvel a kezelés után (K2, V2, 2014) a K szakaszok mintavételi helyein előforduló közösségek közötti különbség csökkent, de a közösség összetétele jobban eltért a kiindulási állapottól és a K1-től is különbözött (10. ábra). A közösségek közötti különbség (helyek \times évek) a PERMANOVA teszt alapján szignifikáns volt ($p = 0,0008$), de a páros összehasonlítások nem mutattak egyértelmű elkülönülést a minták kis ismétlésszáma miatt.



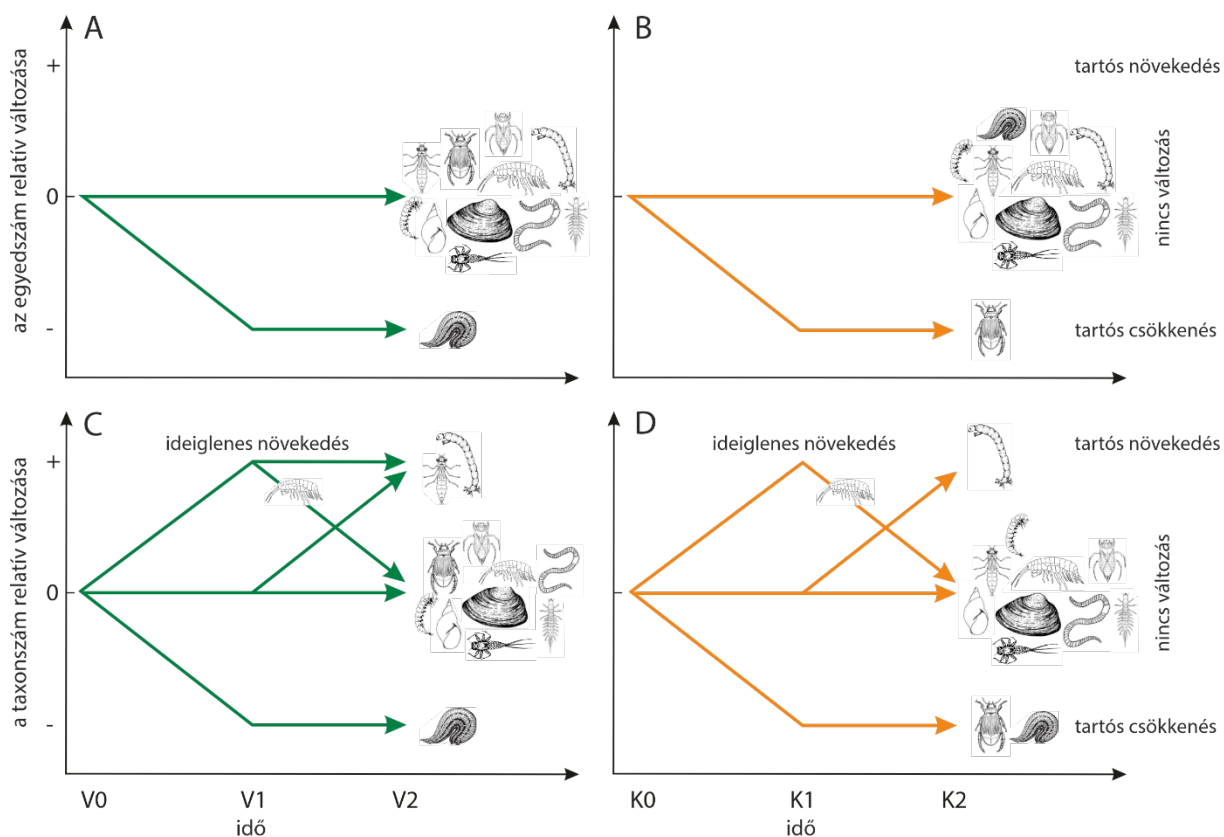
10. ábra: A nem-metrikus többdimenziós skálázás (NMDS) szórásdiagramja a helyekre és az évekre vonatkozó abundancia adatok alapján. K = komplex terhelés, V = vízvisszatartás; a számok a következőkre utalnak: 0 = 2012 (a kezelés előtt), 1 = 2013 (egy évvel a kezelés után) és 2 = 2014 (két évvel a kezelés után). Stressz = 0,1137

A Rényi-féle diverzitásprofilok alapján a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség diverzitása kisebb mértékben változott a kezelés után a V szakaszon, mint a K szakaszon. A V szakaszon a változások nem tekinthetők jelentősnek és egyértelműnek, mivel a diverzitásprofilok keresztezik egymást, ami azt jelenti, hogy a domináns és ritka fajok gyakorisága különböző irányban változott. Ezzel szemben a K szakaszon a közösség diverzitása egyértelműen és szignifikánsan csökkent a kiindulási állapothoz képest (11. ábra). A diverzitás két attribútuma, mint a fajszám és a fajok egyenletessége, a három év során azonos tendenciákat mutat, amit a Rényi-féle entrópia speciális eseteit alkotó egyes metrikák (fajgazdagság, Shannon, Simpson, Berger-Parker) közel azonos értékei eredményeznek.



11. ábra: A közösségek Rényi-féle diverzitási profiljai a V és K szakaszokon. Az y-tengelyen az alfa értékek a következőkre vonatkoznak: 0 = a fajgazdagságnak felel meg, 1 = a Shannon-diverzitás, 2, 3 és 4 = a nagyobb egyenletességnek megfelelő magasabb értékek.

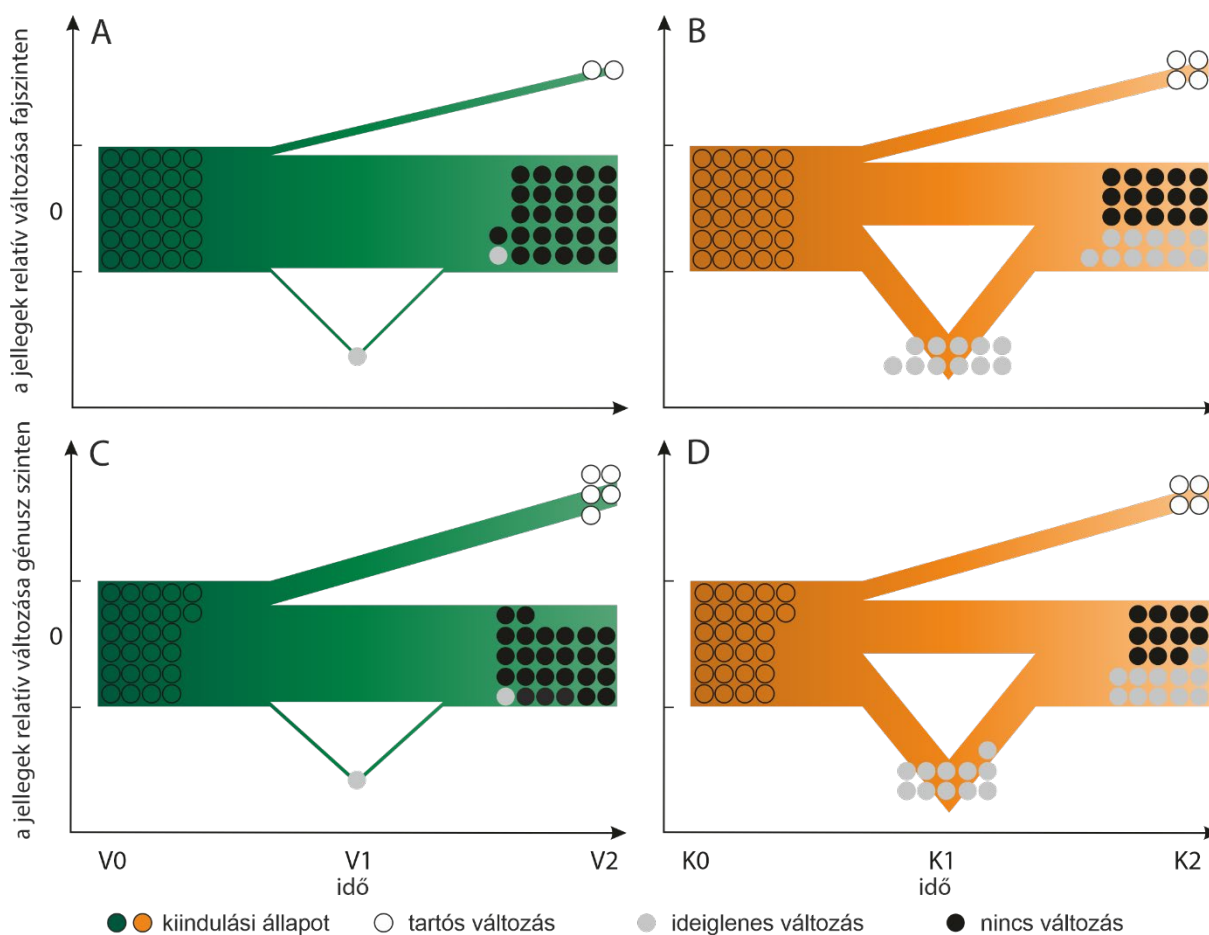
A makroszkopikus vízi gerinctelen csoportok egyedszámait vizsgálva két esetben találtunk szignifikáns időbeli különbséget: A V szakaszon a Hirudinea egyedszám ($p = 0,031$), valamint a K szakaszon a Coleoptera egyedszám ($p = 0,002$) évek alatt alacsonyabb volt (ANOVA, 12. A, B ábra). A 12 makroszkopikus vízi gerinctelen csoportból 5 esetben mutattunk ki szignifikáns különbséget a taxonszámban. Az évek alatt a Crustacea ($p = 0,002$), a Diptera ($p = 0,002$) és az Odonata ($p = 0,003$) taxonszám szignifikánsan nőtt, a Hirudinea taxonszám ($p = 0,007$) pedig szignifikánsan csökkent a V szakaszon, míg a Crustacea ($p = 0,003$) és a Diptera ($p = 0,012$) taxonszám szignifikánsan nőtt, a Hirudinea ($p = 0,008$) és a Coleoptera ($p < 0,001$) taxonszám pedig szignifikánsan csökkent a K szakaszon (ANOVA, 12. C, D ábra).



12. ábra: Az évenkénti relatív változások grafikus összefoglalása az ANOVA-elemzések eredményei alapján. Az egyedszám (A, B) és a taxonszám (C, D) relatív változásai makroszkopikus vízi gerinctelen csoportokban. A zöld nyilak a V szakaszra, míg a narancssárga nyilak a K szakaszra vonatkoznak.

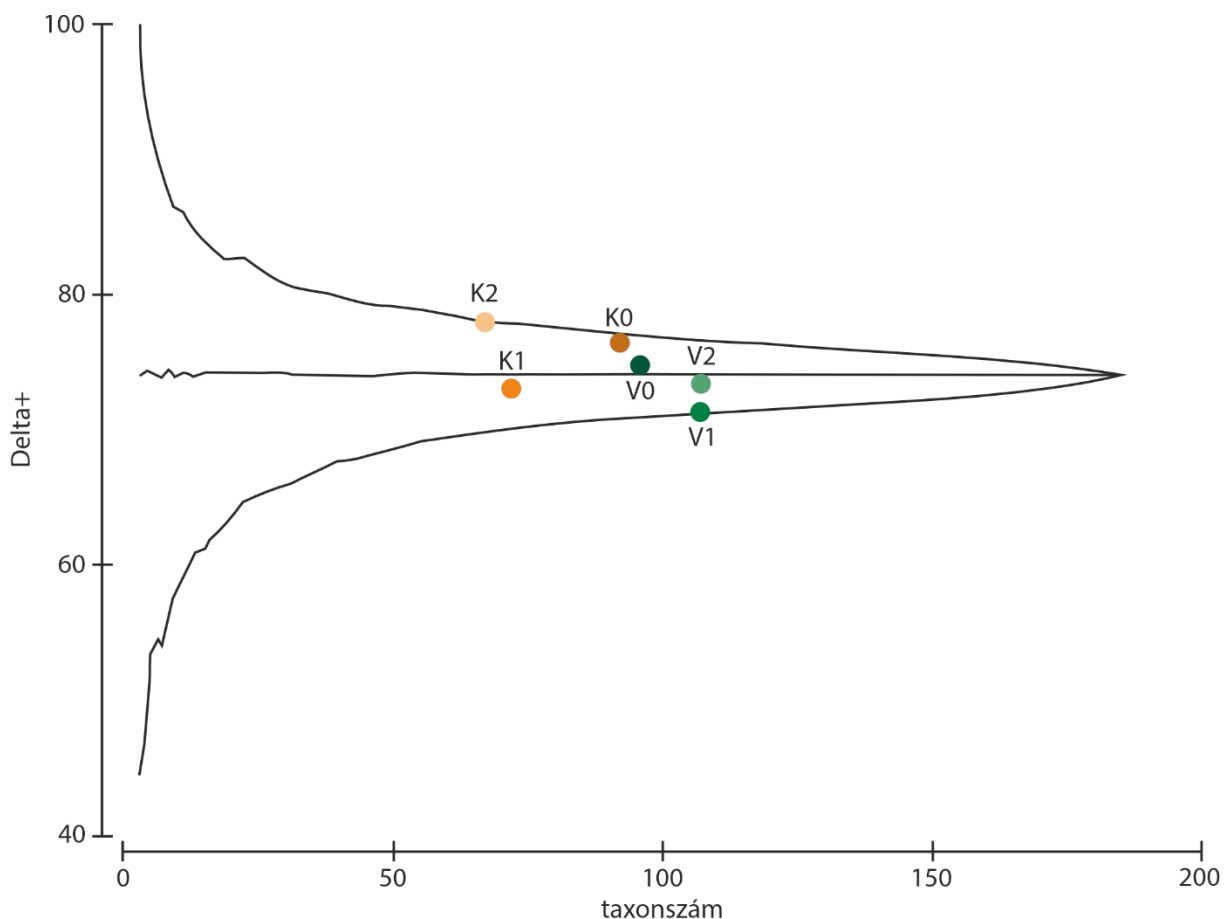
A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek funkcionális diverzitásának változását faj és génusz szinten összegyűjtött funkcionális jellegadatokat alapján végeztük el. A funkcionális diverzitás változásának vizsgálata során a két szakasz eltérő képet mutatott. A V szakaszon a fajszinten vizsgált 30 jelleg 90,0%-a és a génusz-szinten vizsgált 24 jelleg 76,9%-a nem mutatott szignifikáns változást, míg ezek az arányok a K szakaszon jóval alacsonyabbak voltak, 50,0% faj-szinten és 42,3% génusz-szinten.

Ideiglenes változás csak néhány esetben (fajszinten 3,3%, génusz-szinten 3,8%) volt megfigyelhető a V szakaszon, azonban a K szakaszon az ideiglenes változás aránya lényegesen magasabb volt (36,7% fajszinten és 42,3% génusz-szinten). A szignifikáns és tartós változások aránya fajszinten magasabb volt a K szakaszon (13,3%), mint a V szakaszon (6,7%), míg génusz-szinten a különbség nem volt meghatározó a szakaszok között (19,2% a V szakaszon és 15,4% a K szakaszon) (ANOVA, 13. ábra).



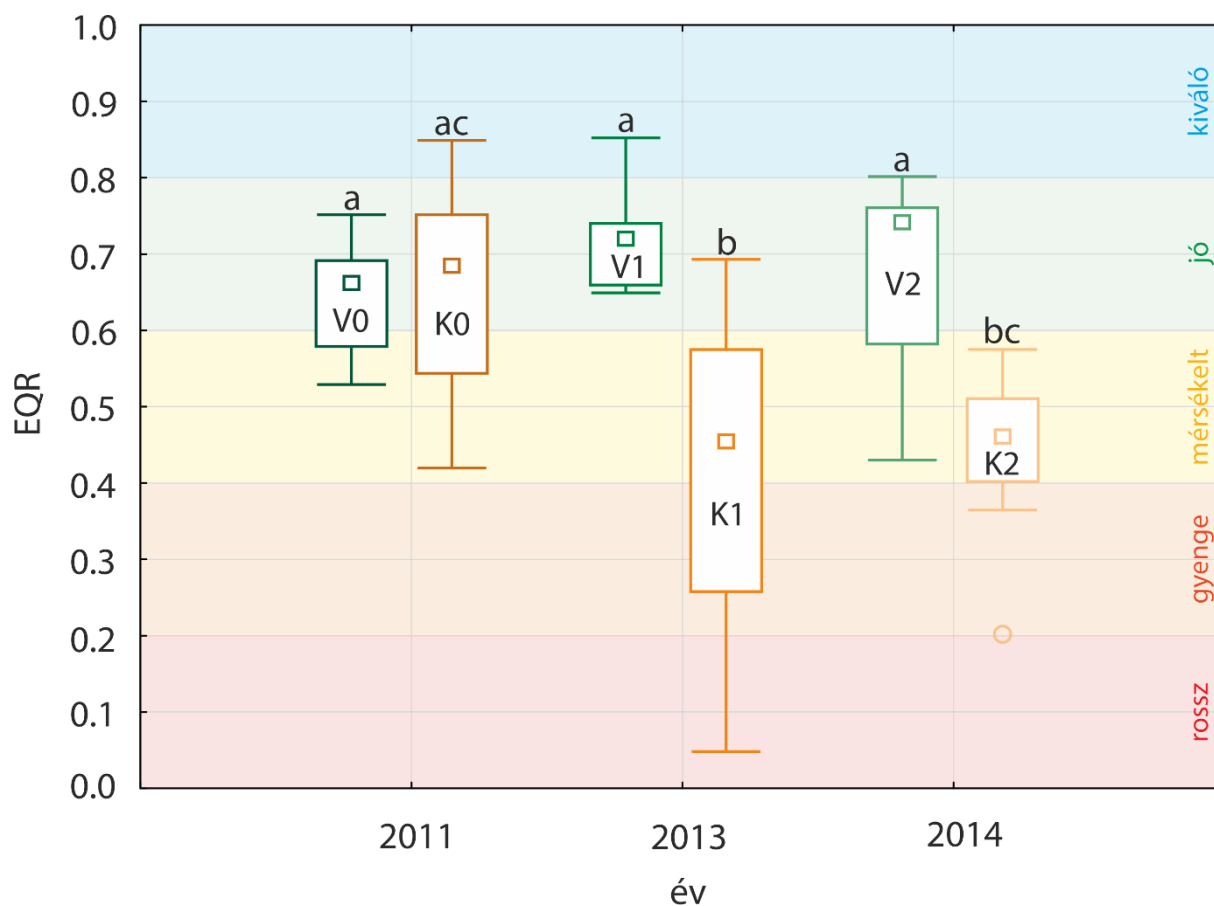
13. ábra: Az évenkénti relatív változások grafikus összefoglalása az ANOVA-elemzések eredményei alapján. A funkcionális jelegek diverzitásának relatív változásai a fajok (A, B) és a génuszok (C, D) szintjén. A zöld sávok a V szakaszra, míg a narancssárga sávok a K szakaszra vonatkoznak.

A közösségek filogenetikai összetételében bekövetkező változások vizsgálata során kimutattuk, hogy a K0 Δ^+ értéke magasabb az átlagnál, ami a nagyobb taxonszámra utal, azonban a Δ^+ értéke nem különbözött szignifikánsan a helyek között. A Δ^+ és a taxonszám is jelentősen csökkent a K1-ben, és a Δ^+ értéke az átlag alatt volt. A K2-ben a taxonszám tovább csökkent, de a Δ^+ értéke magasabb lett, mint a K0-ban, és majdnem szignifikánsan ($p = 0,076$) magasabb az átlagnál. A V0-ban a Δ^+ értéke majdnem megegyezik az átlagértékkel, viszonylag magas taxonszám mellett. Bár a V1-ben nőtt a taxonok száma, a Δ^+ értéke nagymértékben csökkent, és értéke az átlag alatt maradt. A V2-ben a taxonok száma nem változott, míg a Δ^+ értéke kissé nőtt, de az átlag alatt maradt (14. ábra).



14. ábra: A két vizsgált szakaszon jelenlevő makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek taxonómiai távolságának változása a helyreállítási kezelés előtti évben és az utána levő két évben. A pontok a helyekre és az évekre utalnak (zöld V: a vízvisszatartás által érintett szakasz, narancssárga K: a komplex terhelés által érintett szakasz, a számok az évekre utalnak, mint az 9. ábrán). A vízszintes vonal a gyűjtött fajok összességére vonatkozó átlagos taxonómiai távolság értéket, a tölcser pedig a 95%-os konfidencia intervallumot jelzi.

A vizsgált szakaszok ökológiai minősítése során kimutattuk, hogy a V szakaszon előforduló makroszkopikus vízi gerinctelen közösség alapján a vízfolyás szakasz jó ökológiai állapotban volt és a beavatkozást követően nem változott az évek során. A K szakaszon a helyreállítási munkákat megelőzően, a vízfolyás szakasz jó ökológiai minőségi kategóriába esik, azonban a beavatkozást követően a szakasz ökológiai minősége leromlott, a mérsékelt kategória alsó felébe került és ott is maradt a beavatkozást követő második évben is (15. ábra).



15. ábra: Az ökológiai minőségi arány (EQR) pontszámok ábrázolása a szakaszok és az évek függvényében. Ökológiai minőségi osztályok (EQC): kiváló (kék háttér), jó (zöld háttér), mérsékelt (sárga háttér), gyenge (narancssárga háttér) és rossz (piros háttér). A narancssárga ábrák a komplex terhelést kapott szakaszt ábrázolják a különböző években (K), a zöld ábrák pedig a vízviszatartással terhelte szakaszt a különböző években (V).

2.2.5. Eredmények megvitatása

A doktori munkám második fejezetében egy természetvédelmi célú élőhely-helyreállítás hatásait vizsgáltuk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti, filogenetikai (taxonómiai távolság) és funkcionális összetételére, valamint az ökológiai állapotra. A helyreállítási munkák során a vizes élőhely vízellátását biztosító vízfolyás is átalakításra került. A beavatkozás során két típusú terhelés alakult ki, mely befolyásolta a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség szerveződését. Vízvisszatartás, valamint egy komplex terhelés, ami a vízjárás megváltozása mellett mederprofil átalakítással és ökológiailag fenntartható, magas szintű legeltetéssel egészült ki. Az önálló és komplex terheléseknek a hatásáról van információnk makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekre (de Vries et al., 2019; Graeber et al., 2017; Schmidt-Kloiber és Hering, 2015), azonban kisléptékű helyreállítási munkákon eddig még nem vizsgálták. Vizsgálatunkkal rávilágítottunk, hogy a beavatkozás különböző módon okozhat változásokat a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti összetételében és funkcionális diverzitásában.

Eredményeink összhangban vannak korábbi vizsgálatok eredményeivel, miszerint a terhelés (akár komplex, akár önálló) változásokat idéz elő a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek összetételében, függetlenül attól, hogy a terhelés mértéke nagy (Horsák et al., 2009) vagy mérsékelt (Turunen et al., 2016). A meder átalakítása és kotrása, a vízvisszatartás, az állattartás és legeltetés, valamint az ezek közötti kölcsönhatások befolyásolják a vízfolyás hidrológiai és hidromorfológiai állapotát, ami ezáltal már nem nyújt megfelelő élőhelyet a beavatkozás előtt itt előforduló makroszkopikus vízi gerinctelen közösség számára. Ennek megfelelően a közösség szerkezeti összetétele megváltozik, fajok tűnnek el és új közösségösszetétel alakul ki, ahogy azt már korábbi vizsgálatokban is kimutatták (Bozóki et al., 2018; Perring et al., 2013).

A vízvisszatartás nincs hatással a közösség Shannon-diverzitására, azonban a komplex terhelés hatására megváltozott a fajösszetétel és a közösség diverzitása csökkent. Ez a diverzitás csökkenés összhangban van a komplex terhelés hatásait vizsgáló tanulmányok eredményeivel (Beermann et al., 2018; Graeber et al., 2017; Rasmussen et al., 2012; Turunen et al., 2016).

A közösségek fajösszetételében és a diverzitásban bekövetkező változások jelentősek, azonban magasabb rendszertani szinteken vizsgálva a közösséget (makroszkopikus vízi gerinctelen csoportok, pl. család, rend) a terhelések hatásai jobban kimutathatók (Mueller et al., 2011). A taxonómiai rendek szintjén az egyedszám mindössze egy magasabb szintű taxon esetében változik a vízvisszatartás hatására, azonban a taxonszám lényegesen több magasabb

szintű taxon esetében (5) mutat változást, mely változások a kezelést követő második évben nem állnak helyre, így tartós változásnak bizonyulnak. Annak ellenére, hogy a fajösszetételben változások zajlanak le (legyen az kisebb vagy nagyobb mértékű) mindkét szakaszon, a taxonómiai távolságokban nem okoznak jelentős változást. Ez azt jelenti, hogy a fajok közötti – a taxonómiai távolság alapján feltételezhető – evolúciós kapcsolatok mind a kiindulási, mind az új közösségekben szinte azonosak, függetlenül az élőhelyek állapotától. A taxonómiai távolságot proximálként alkalmazzák a filogenetikai diverzitás becslésére, a taxonómiai ranglétrán alapuló távolságokat használva az evolúciós kapcsolatok megközelítésére, emiatt csak bizonyos mértékig tükrözi az evolúciós kapcsolatokat, és nem olyan részletességgel, mint a filogenetikai fa. Ezért taxonómiai távolság alkalmazása önmagában nem határozza meg pontosan az evolúciós különbségek mértékét, ez magyarázhatja, hogy miért ellentmondásos a taxonómiai távolság szerepe a természetvédelmi tervezésben (Winter et al., 2013).

A makroszkopikus vízi gerinctelen csoportok túlnyomó többségére (Gastropoda, Bivalvia, Oligochaeta, Ephemeroptera, Heteroptera, Megaloptera és Trichoptera) nem volt hatással sem a vízviszatarlás, sem a komplex terhelés. Azok a csoportok (Crustacea, Hirudinea, Diptera, Coleoptera és Odonata) melyeken változást mutattunk ki, eltérő módon reagáltak a terhelésekre. Bár a taxon-specifikus válaszok mögött húzódó folyamatok megértése fontos lehet a helyreállítási kezelések hatásainak értékelésében, a részletes magyarázat messze meghaladja e tanulmány céljait, ezért a változások általános mintázataira koncentráltunk.

A funkcionális diverzitás mindkét szakaszon változott az évek alatt, azonban a funkcionális jellegeknek mindössze a 20%-a mutatott tartós változást. A megváltozott vízjárás hatása a víz áramlásával kapcsolatos jellegekre már ismert (Allan et al., 2021; Statzner et al., 1988), azonban a vízáramlás hatással van az üledékképződésre, a táplálék elérhetőségére, a hőmérséklet és a sótartalom változására, valamint a víz kémiai jellemzőire is, ami magyarázatot adhat számos jelleg változására (táplálkozási típus, áramlási sebesség preferencia, lárvák fejlődése, hosszanti eloszlás, sótartalom, hőmérsékleti tartomány; lásd a Függelék 5. táblázatát). Emellett, már korábbi tanulmányokban bizonyították a medermódosítás negatív hatásait a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségekre (Horsák et al., 2009; Turunen et al., 2016; Wyżga et al., 2012), valamint a legeltetés hatását a közösségekre (Silver és Vamosi, 2012). Ezek a terhelések befolyásolják a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerveződését és együttes hatásuk a funkcionális diverzitásban is különbségeket okozhat (Linares et al., 2019; Martínez et al., 2013). A funkcionális diverzitás változása a génusz-szintű vizsgálat során jobban kimutatható, mint a faj-szintű elemzések esetében. Azonban az eltérő mértékű adatokkal való feltöltöttsége

a két funkcionális jelleg adatbázisnak nagymértékben befolyásolhatja a funkcionális diverzitás vizsgálata során tapasztalt különbségeket.

A makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti, funkcionális és filogenetikai összetételében bekövetkező változások befolyásolják a vízfolyás ökológiai állapotértékelését. A funkcionális diverzitás a diverzitás azon elsődleges aspektusa, aminek változása közvetlen hatással van az ökoszisztéma működésére (Petchey és Gaston, 2006; Schmera et al., 2017; Tilman et al., 1997) azonban szerkezeti változások közvetve hatnak az ökoszisztéma működésére a funkcionális redundancia miatt, miszerint ugyanazt a funkciót több faj is betöltheti a közösségben. Így, ha olyan faj tűnik el a közösségből, melynek funkcióját a közösségbe maradó fajok betöltik, akkor a faj eltűnése nincs közvetlen hatással az ökoszisztéma működésére. Ez az elméleti következtetés érvényes lehet a V szakaszra, mivel a szerkezeti és funkcionális változások az ökológiai minőségi mutató (EQR) értékeinek változását idézték elő, de az ökológiai minőségi osztály (EQC, amelyet az EQR értéke határoz meg) nem változott. Ez azt jelenti, hogy a funkcionális sokféleségben a fajösszetétel változásai által okozott közel 20%-os visszafordíthatatlan változás nem érte el a küszöbértéket a minőségi osztályok között. Ezzel szemben a funkcionális diverzitás kisebb mértékű változása (15,4%) azt eredményezte, hogy az EQC jóról mérsékeltre csökkent a K szakaszon. Az egyetlen magyarázat erre a látszólagos ellentmondásra az lehet, hogy a tulajdonságok redundanciája eltérő az önálló vagy a komplex terhelés által érintett szakaszok között. Más szóval, a vízvisszatartás esetében a fajok elvesztését más, hasonló jellegekkel rendelkező és a közösség funkcionális diverzitásához hasonló mértékben hozzájáruló fajok ellensúlyozhatják, míg a komplex terhelés esetében új jellegekkel rendelkező fajok népesítik be az új körülményeket kínáló élőhelyet.

Eredményeink nem teljesen egyeznek a korábbi feltételezéseinkkel, miszerint a terhelések kisebb mértékben hatnak a funkcionális és filogenetikai diverzitásra, mint a taxonómiai diverzitásra (Feld et al., 2014; Podani et al., 2018; Vaughn, 2010). A makroszkopikus vízi gerinctelenek inkább a funkcionális jellemzőik, mint a taxonómiai jellemzőik révén járulnak hozzá az ökoszisztéma működéséhez (Lavorel et al., 1997; Schmera et al., 2017). A funkcionális és filogenetikai szinten eltérő válaszok oka lehet, hogy a környezeti tényezők hatással vannak a funkcionális és filogenetikai diverzitásra. Ez arra utal, hogy az alfa-diverzitás különböző aspektusai kiegészítik egymást (Moreno et al., 2009), és különböző információkat szolgáltatnak a közösségek szerveződéséről az egyes terhelések vagy terhelés csoportok hatása alatt (Münkemüller et al., 2012). Eredményeink alátámasztják azt a véleményt, hogy a szerkezeti diverzitás, a funkcionális diverzitás és a filogenetikai diverzitás a maguk módján megfelelő mérőszámok a terhelések makroszkopikus vízi gerinctelenekre gyakorolt hatásának

értékelésére (England és Wilkes, 2018; Saito et al., 2015), de a teljes, gyakran kifejezetten összetett kép megismeréséhez, minden részlet feltárásához és megértéséhez szükséges ezek együttes alkalmazása.

A leromlott állapotban levő élőhelyek természetvédelmi célú helyreállítása nélkülözhetetlen az unikális élőhelyek és a biodiverzitás fenntartása érdekében. A dolgozat ezen fejezetében rávilágítottunk arra, hogy a természetvédelmi célú beavatkozások hatással vannak a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére. A természetvédelmi kezelések értékelése során, azonban csak a helyreállítási projektbe foglalt célterület ökológiai állapotára és a cél élőlénycsoportra gyakorolt hatását értékelik a beavatkozásnak. Azokra a területekre (vizsgálatunk esetében a vízutánpótlást biztosító vízfolyás), melyek kapcsolatban vannak a célterülettel, és a cél élőlénycsoport mellett a területen előforduló más élőlénycsoportokra gyakorolt hatását a beavatkozásnak, már kevésbé veszik figyelembe a projektek értékelése során. Azonban ezeknek a hatásoknak az értékelése nélkülözhetetlen, hiszen már egy önálló terhelés is hatással van az élővilágra, valamint, ha egy komplex terhelés éri az élőhelyet, akkor visszafordíthatatlan, tartós változások mutathatók ki az ott jelenlevő élőlényközösségeken. Ezért javasoljuk a természetvédelmi beavatkozások hatásainak értékelésébe bevonni azokat az élőhelyeket és élőlénycsoportokat, melyekre kiterjedhet a beavatkozás hatása az élőhely-helyreállítás során.

3. Összefoglalás

A vízi- és vizes élőhelyek vízjárás-változása nagymértékben meghatározza az élőhelyen előforduló élőlényközösségek szerkezeti és funkcionális összetételét. A vízjárás megváltozhat egy természetes folyamat eredményeként, melynek fő mozgatóereje a globális klímaváltozás. Emellett emberi beavatkozás hatására is történhet változás, mely beavatkozás célja lehet vízgazdálkodási, mezőgazdasági, árvízvédelmi és természetvédelmi. Doktori munkám során a vízjárás változásának hatását vizsgáltuk a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére.

A klímaváltozás indukálta vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére

- A klímaváltozás hatására olyan vízfolyások, illetve vízfolyás szakaszok válhatnak időszakossá, melyek hosszú időn át állandó, áramló vízfolyások voltak. A megváltozott hidrológiai viszonyokra a közösségek reagálnak. A makroszkopikus vízi gerinctelenek két túlélési stratégia közül választhatnak a kedvezőtlen időszakok túlélésére. A rezisztens stratégia, mely során az élőhelyen maradván igyekeznek túlélni a száraz időszakot, valamint a reziliens stratégia, mely során elmenekülnek a száraz időszakban, és a víz visszatérését követő diszperzió segítségével rekolonizálják a vízteret.
- Kimutattuk, hogy a fajszám és az egyedszám kisebb az újonnan kiszáradó vízfolyás szakaszokban az állandó vízfolyás szakaszok közösségeihez viszonyítva, de a szerkezeti diverzitásban nincs különbség.
- Megállapítottuk, hogy az újonnan kiszáradó szakaszokban a közösségek szerveződésében a rezisztens jellegek fontosabbak, mint a reziliensek. A túlélési stratégiák közül a rezisztens stratégiát követő fajok nagyobb arányban jelennek meg a közösségekben, mint a reziliens stratégiát folytató fajok.
- Bebizonyítottuk, hogy az időszakos szakaszokon a funkcionális jellegtér csökkent az állandó szakaszokhoz képest, valamint az időszakos szakaszok funkcionális összetétele kevésbé komplex. Az újonnan kiszáradó szakaszokat alacsonyabb funkcionális redundancia jellemezi. Következésképpen az

újonnan kiszáradó vízfolyások közösségei kevésbé képesek megbirkózni a környezeti változásokkal, ami sebezhetővé teszi őket a stresszhatásokkal szemben.

- Alátámasztottuk, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség nem egy jól meghatározható válasszal reagál az új, eddig nem tapasztalt környezeti stresszre. Eredményeink alapján arra következtetünk, hogy a kiszáradás első megjelenése óta eltelt idő nagymértékben befolyásolhatja a kiszáradásra adott válaszokat, amit figyelembe kell venni az ökológiai értékelés során.

Az emberi beavatkozásra történő vízjárás-változás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére

- Az emberi beavatkozás hatására történő vízjárás-változást egy természetvédelmi, élőhely helyreállítási beavatkozás során vizsgáltuk. Egy szikes tó természetes vízjárását állították vissza, mely során a vízutánpótlást biztosító vízfolyás vízjárása is módosult. A beavatkozás hatására a vízfolyás két különböző szakaszán két eltérő terhelés alakult ki. Egy önálló terhelés, mely a víz visszatartás, valamint egy komplex terhelés, ami a víz visszatartás mellett mederrendezéssel és állattartással, legeltetéssel is kiegészült.
- Megállapítottuk, hogy a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség szerkezeti összetétele mindkét típusú terhelés hatására megváltozott. Azonban a Rényi-féle entrópia, a közösségek funkcionális diverzitása és a Magyar Multimetrikus Makrozoobenton Index alapján történő ökológiai vízminősítés vizsgálata során a víz visszatartás hatására a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség kisebb mértékű változást mutat, mint a komplex terhelés hatására. A közösségek taxonómiai távolságának vizsgálata során nem mutattunk ki szignifikáns különbséget egyik terheléstípus hatására sem.
- A természetvédelmi beavatkozás során megváltozott vízjárás, mint terhelés csak kismértékű változást idéz elő a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségben. Ezzel szemben a mederrendezés, a legeltetés és a

vízvisszatartás együttes hatása már a makroszkopikus vízi gerinctelen közösség jelentős változását okozza, mely változások hosszútávon is kimutathatók.

- Javaslatot tettünk arra, hogy a természetvédelmi célú beavatkozások értékelése során be kell vonni a célterülettől eltérő, de azzal kapcsolatban levő élőhelyeket és azok közösségeit is.

A vízfolyások fontos részét képezik az ökoszisztémának, nagymértékben hozzájárulnak a globális biodiverzitáshoz. A vízfolyások vízjárásának megváltozása az élőviláguk átalakulását eredményezi, ezért fontos olyan vízgazdálkodási tervek, vízvédelmi intézkedések és természetvédelmi stratégiák kidolgozása, mely jó ökológiai állapotokat fenntartja, a már leromlott területek ökológiai állapotát javítja. A kezelési tervek kidolgozása során kiemelt figyelmet kell fordítani a vizes élőhelyek jó vízgazdálkodására, ahol a megfelelő vízkezelés biztosítja az élőhelyek fennmaradásához szükséges vízjárást.

4. Summary

Changes in the hydrology of flowing waters significantly determine the composition of the communities. Hydrology can change due to natural processes driven primarily by global change, as well as human interventions aimed at economic, agricultural, flood control, and conservation purposes. In my doctoral thesis, we investigated the impact of hydrological changes on the structural and functional composition of macroinvertebrate communities.

The impact of climate change-induced hydrological changes on the structural and functional composition of macroinvertebrate communities

- Historically permanent flowing waters can change to intermittent by the climate change. The biota in these ecosystems must adapt to this change. Aquatic macroinvertebrates can survive unfavourable periods through two main survival strategies, resistance and resilience. Resistance reflects the ability of the species – and cumulatively the community – to survive the dry phase locally, while resilience describes the capacity to recolonize after water returns.
- We found that both species richness and abundance are lower in newly intermittent sections compared to the permanent sections, but there is no difference in diversity.
- We found that in the newly intermittent sections, resistant traits are more important than resilient traits in structuring community composition. Among the survival strategies, resistance is a more important strategy than resilience in intermittent streams.
- The functional trait space in intermittent sections is decreased compared to permanent sections, and the functional composition of intermittent sections is less functionally complex. Newly intermittent sections are characterized by lower functional redundancy. Consequently, communities in newly intermittent streams are less able to cope with environmental changes, making them more vulnerable to stressors.

- We supported the finding that macroinvertebrate communities do not exhibit a well-defined response to new, unprecedented environmental stress. Based on our results, we conclude that the time since the first occurrence of drying significantly influences the responses to drought, which should be considered in their ecological assessment.

The impact of human-induced hydrological changes on the structural and functional composition of macroinvertebrate communities

- We investigated the impact of human-induced hydrological changes through a habitat restoration intervention. The natural hydrology of a soda pan was restored, which involved altering the hydrology of the supply stream. This intervention created a single stressor through water retention and a complex stressor combining water retention, streambed modification, and livestock grazing.
- We found that the structural composition of macroinvertebrate communities changed under both types (single and complex) of stressors. However, based on the Rényi entropy, the functional diversity of the communities, and the ecological water quality assessment using the Hungarian Multimetric Macroinvertebrate Index, the communities showed less change under a single stressor (water retention) alone compared to the complex stressor. Examining the taxonomic distinctness of the communities, we did not find significant differences for either type of stressor.
- The altered hydrology resulting from habitat restoration causes only minor changes in macroinvertebrate communities. In contrast, the complex effects of channel modification, grazing, and water retention lead to significant changes in communities, which are detectable in the long term.
- We suggested that the evaluation of the success of conservation interventions should include habitats and their communities that are different from but connected to the target area.

Flowing waters are essential components of ecosystems, widely contributing to global biodiversity. Changes in the hydrology of streams result in alteration of their biota, making it important to develop water management plans and conservation strategies that maintain good ecological status and improve of degraded areas. Special attention should be given to good water management in flowing waters to ensure the hydrology for habitat preservation.

5. Irodalomjegyzék

- Acuña, V., Hunter, M., Ruhi, A. (2017). Managing temporary streams and rivers as unique rather than second-class ecosystems. *Biological Conservation*, 211, 12–19. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.025>
- Ács, F., Breuer, H., Skarbit, N. (2015). Climate of Hungary in the twentieth century according to Feddema. *Theoretical and Applied Climatology*, 119(1–2), 61–169. <https://doi.org/10.1007/s00704-014-1103-5>
- Adler, P., Raff, D., Lauenroth, W. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128(4), 465–479. <https://doi.org/10.1007/s004420100737>
- Allan, J. D., Castillo, M. M., Capps, K. A. (2021). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer, New York.
- Ambrus, A., Bánkuti, K., Kovács, T. (1996). Lárva és imágó adatok Magyarország Odonata faunájához. *Odonata stadium larvale* 1: 51–68.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32–46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- Andrikovics, S., Murányi, D. (2002). *Az álkérészek (Plecoptera) kishatározója*. Vízi Természet- és Környezetvédelem, KGI, Budapest
- Arnell, N., Gosling, S. (2013). The impacts of climate change on river flow regimes at the global scale. *Journal of Hydrology*, 486, 351–364. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.02.010>
- Arscott, D., Larned, S., Scarsbrook, M., Lambert, P. (2010). Aquatic Invertebrate Community Structure along an Intermittence Gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 530–545. <https://doi.org/10.1899/08-124.1>
- Askew, R. R. (2004). *The dragonflies of Europe*. Harley Books, Colchester, 308.
- Aspin, T., Khamis, K., Matthews, T., Milner, A., O’Callaghan, M., Trimmer, M., Woodward, G., Ledger, M. (2018b). Extreme drought pushes stream invertebrate communities over functional thresholds. *Global Change Biology*, 25(1), 230–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.14495>
- Aspin, T., Matthews, T., Khamis, K., Milner, A., Wang, Z., O’Callaghan, M., Ledger, M. (2018a). Drought intensification drives turnover of structure and function in stream

- invertebrate communities. *Ecography*, 41(12) 1992–2004.
<https://doi.org/10.1111/ecog.03711>
- Bækkelie, K. A. E., Schneider, S. C., Hagman, C. H. C., Petrin, Z. (2017). Effects of flow events and nutrient addition on stream periphyton and macroinvertebrates: An experimental study using flumes. *Knowledge Management of Aquatic Ecosystems*, 47 (418). 1–11.
<https://doi.org/10.1051/kmae/2017041>
- Bartholy, J., Pongrácz, R., Pieczka, I. (2014). How the climate will change in this century? *Hungarian Geographical Bulletin*, 63(1), 55–67.
<https://doi.org/10.15201/hungeobull.63.1.5>
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., Walker, S. (2014). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *ArXiv e-prints*, arXiv:1406. <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>
- Bauernfeind, E., Humpesch, U. H. (2001). *Die Eintagsfliegen Zentraleuropas (Insecta: Ephemeroptera): Bestimmung und Ökologie*. Verlag Naturhistorisches Museum Wien
- Bauernfeind, E., Soldán, T. (2012). *The mayflies of Europe (Ephemeroptera)*. Apollo Books, Ollerup
- Bêche, L. A., Mcelravy, E. P., Resh, V. H. (2006). Long-term seasonal variation in the biological traits of benthic-macroinvertebrates in two Mediterranean-climate streams in California, U.S.A. *Freshwater Biology*, 51(1), 56–75. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01473.x>
- Beermann, A. J., Elbrecht, V., Karnatz, S., Ma, L., Matthaei, C. D., Piggott, J. J., Leese, F. (2018). Multiple-stressor effects on stream macroinvertebrate communities: A mesocosm experiment manipulating salinity, fine sediment and flow velocity. *Science of The Total Environment*, 610–611, 961–971.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.084>
- Belmar, O., Bruno, D., Guareschi, S., Mellado-Díaz, A., Millán, A., & Velasco, J. (2019). Functional responses of aquatic macroinvertebrates to flow regulation are shaped by natural flow intermittence in Mediterranean streams. *Freshwater Biology*, 64(5), 1064–1077.
- Boda P., Várbiro G., Ficsor M. (2023). Módszertani Kézikönyv a Víz Keretirányelv feladataihoz kapcsolódóan a makroszkopikus vízi gerinctelenek mintavételéhez és ökológiai állapotértékeléséhez. *Ökológiai Kutatóközpont*. <https://real.mtak.hu/157944/>

- Boda, P., Csabai, Z. (2013). When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia*, 703(1), 133–147. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1350-3>
- Boda, P., Horváth, G., Kriska, G., Blahó, M., Csabai, Z. (2014). Phototaxis and polarotaxis hand in hand: Night dispersal flight of aquatic insects distracted synergistically by light intensity and reflection polarization. *Naturwissenschaften*, 101(5), 385–395. <https://doi.org/10.1007/s00114-014-1166-2>
- Boersma, K. S., Bogan, M., Henrichs, B., Lytle, D. (2013). Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology*, 59(3), 491–501. <https://doi.org/10.1111/fwb.12280>
- Boersma, K. S., Lytle, D. A. (2014). Overland dispersal and drought-escape behavior in a flightless aquatic insect, *Abedus herberti* (Hemiptera: Belostomatidae). *The Southwestern Naturalist*, 59(2), 301–302. <https://doi.org/10.1894/N09-FRG-07.1>
- Bogan, M. T., Boersma, K. S., Lytle, D. A. (2015). Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasedasonal drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology*, 60(12), 2547–2558. <https://doi.org/10.1111/fwb.12522>
- Bogan, M. T., Boersma, K., Lytle, D. (2013). Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology*, 57(5), 1016–1028. <https://doi.org/10.1111/fwb.12105>
- Bogan, M. T., Chester, E., Datry, T., Murphy, A., Robson, B., Ruhi, A., Stubbington, R., Whitney, J. (2017). Chapter 4.8: Resistance, resilience, and community recovery in intermittent rivers and ephemeral streams. In *Intermittent rivers and ephemeral streams*. Academic Press, pp. 349–376.
- Bogan, M. T., Lytle, D. A. (2007). Seasonal flow variation allows ‘time-sharing’ by disparate aquatic insect communities in montane desert streams. *Freshwater Biology*, 52(2), 290–304. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01691.x>
- Bonada, N., Rieradevall, M., Prat, N. (2007). Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia*, 589(1), 91–106. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0723-5>

- Borics, G., Abonyi, A., Salmaso, N., Ptacnik, R. (2021). Freshwater phytoplankton diversity: Models, drivers and implications for ecosystem properties. *Hydrobiologia*, 848(1), 53–75. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04332-9>
- Boros, E., Ecsedi, Z., Oláh, J., Regina S., Dunn, J. (2013). Ecology and management of soda pans in the Carpathian Basin. Hortobágy Environmental Association, Balmazújváros. pp. 553.
- Boros, E., Horváth, Z., Wolfram, G., Vörös, L. (2014). Salinity and ionic composition of the shallow astatic soda pans in the Carpathian Basin. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 50(1), 59–69. <https://doi.org/10.1051/limn/2013068>
- Boulton, A. J. (2003). Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology*, 48(7), 1173–1185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x>
- Boulton, A. J., Lake, P. S. (1992). The ecology of two intermittent streams in Victoria, Australia. *Freshwater Biology*, 27(1), 99–121. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1992.tb00527.x>
- Boulton, A. J., Lake, P. S. (2008). Effects of drought on stream insects and its ecological consequences. *Aquatic insects: challenges to populations*, 81–102. <https://doi.org/10.1079/9781845933968.0081>
- Bozóki, T., Krasznai-Kun, E. Á., Csercsa, A., Várbíró, G., Boda, P. (2018). Temporal and spatial dynamics in aquatic macroinvertebrate communities along a small urban stream. *Environmental Earth Sciences*, 77(15), 1–10. <https://doi.org/10.1007/s12665-018-7735-5>
- Böhmer, J., Rawer-Jost, C., Zenker, A. (2004). Multimetric Assessment of Data Provided by Water Managers from Germany: Assessment of Several Different Types of Stressors with Macrozoobenthos Communities. In D. Hering, P. F. M. Verdonschot, O. Moog, L. Sandin (Eds.), *Integrated Assessment of Running Waters in Europe* (pp. 215–228). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-0993-5_13
- Brauman, K. A., Daily, G. C., Duarte, T. K., Mooney, H. A., (2007). The nature and value of ecosystem services: An overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources*, 32, 67–98.

- Brooks, A. J., Bray, J., Nichols, S. J., Shenton, M., Kaserzon, S., Nally, R. M., Kefford, B. J. (2021). Sensitivity and specificity of macroinvertebrate responses to gradients of multiple agricultural stressors. *Environmental Pollution*, 291, 118092. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2021.118092>
- Bruce, J. W., Webster, J. R. (1996). The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual Review of Entomology*, 41(1), 115–139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Bunn, S. E., Arthington, A. H. (2002). Basic Principles and Ecological Consequences of Altered Flow Regimes for Aquatic Biodiversity. *Environmental Management*, 30(4), 492–507. <https://doi.org/10.1007/s00267-002-2737-0>
- Buzási, A., Pálvölgyi, T., Esses, D. (2021). Drought-related vulnerability and its policy implications in Hungary. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 26(3), 11. <https://doi.org/10.1007/s11027-021-09943-8>
- Calapez, A. R., Branco, P., Santos, J. M., Ferreira, T., Hein, T., Brito, A. G., Feio, M. J. (2017). Macroinvertebrate short-term responses to flow variation and oxygen depletion: A mesocosm approach. *Science of The Total Environment*, 599–600, 1202–1212. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.056>
- Cao, X., Chai, L., Jiang, D., Wang, J., Liu, Y., Huang, Y. (2018). Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams: Potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere*, 9(10), e02445. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2445>
- Carey, N., Chester, E., Robson, B. (2021). Life history traits are poor predictors of species responses to flow-regime change in headwater streams. *Global Change Biology*, 27(15), 3547–3564. <https://doi.org/10.1111/gcb.15673>
- Carey, N., Chester, E., Robson, B. (2023). Loss of functionally important and regionally endemic species from streams forced into intermittency by global warming. *Global change biology*, 29(11), 3019–3038. <https://doi.org/10.1111/gcb.16650>
- Carlisle, D. M., Wolock, D. M., Meador, M. R. (2011). Alteration of streamflow magnitudes and potential ecological consequences: A multiregional assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(5), 264–270. <https://doi.org/10.1890/100053>
- Cassidy, C., Grange, L. J., Garcia, C., Bolam, S. G., Godbold, J. A. (2020). Species interactions and environmental context affect intraspecific behavioural trait variation and ecosystem

- function. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 287(1919), 20192143. <https://doi.org/10.1098/rspb.2019.2143>
- Chadd, R. P., England, J. A., Constable, D., Dunbar, M. J., Extence, C. A., Leeming, D. J., Murray-Bligh, J. A., Wood, P. J. (2017). An index to track the ecological effects of drought development and recovery on riverine invertebrate communities. *Ecological Indicators*, 82, 344–356.
- Chanut, P., Drost, A., Siebers, A., Paillex, A., Robinson, C. (2022). Flow intermittency affects structural and functional properties of macroinvertebrate communities in alpine streams. *Freshwater Biology*, 68(2) 212–228. <https://doi.org/10.1111/fwb.14018>
- Chase, J. (2007). Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proc Natl Acad Sci USA* 104: 17430–17434. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104, 17430–17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>
- Chessman, B. (2014). Relationships between lotic macroinvertebrate traits and responses to extreme drought. *Freshwater Biology*, 60(1), 50–63. <https://doi.org/10.1111/fwb.12466>
- Čížková, H., Květ, J., Comín, F. A., Laiho, R., Pokorný, J., Pithart, D. (2013). Actual state of European wetlands and their possible future in the context of global climate change. *Aquatic Sciences*, 75(1), 3–26. <https://doi.org/10.1007/s00027-011-0233-4>
- Clarke, K., Gorley, R. (2006). “PRIMER v6.” user manual/tutorial, Plymouth, UK.
- Cornwell, W. K., Schwilk, D. W., Ackerly, D. D. (2006). A Trait-Based Test for Habitat Filtering: Convex Hull Volume. *Ecology*, 87(6), 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2)
- Cover, M. R., Seo, J. H., Resh, V. H. (2015). Life History, Burrowing Behavior, and Distribution of *Neohermes filicornis* (Megaloptera: Corydalidae), a Long-Lived Aquatic Insect in Intermittent Streams. *Western North American Naturalist*, 75(4), 474–490. <https://doi.org/10.3398/064.075.0405>
- Crabot, J., Mondy, C. P., Usseglio-Polatera, P., Fritz, K. M., Wood, P. J., Greenwood, M. J., Bogan, M. T., Meyer, E. I., Datry, T. (2021a). A global perspective on the functional responses of stream communities to flow intermittence. *Ecography*, 44(10), 1511–1523. <https://doi.org/10.1111/ecog.05697>

- Crabot, J., Polášek, M., Launay, B., Pařil, P., Datry, T. (2020). Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology*, 66(4), 730–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13673>
- Crabot, J., Polášek, M., Launay, B., Pařil, P., Datry, T. (2021b). Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology*, 66(4), 730–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13673>
- Crichton, M. I. (1971). A study of caddis flies (Trichoptera) of the family Limnephilidae, based on the Rothamsted Insect Survey, 1964–68. *Journal of Zoology*, 163(4), 533–563. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1971.tb04548.x>
- Cunillera-Montcusí, D., Calero, J. M., Pölsterl, S., Argelich, R., Fortuño, P., Cid, N., Bonada, N., Cañedo-Argüelles, M. (2023). Navigating through space and time: A methodological approach to quantify spatiotemporal connectivity using stream flow data as a case study. *Methods in Ecology and Evolution*, 14(7), 1780–1795. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14105>
- Csabai, Z. (2000). *Vízibogarak kishatározója I. (Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae). (Identification guide for the aquatic beetles of Hungary I. (Coleoptera: Haliplidae, Hygrobiidae, Dytiscidae, Noteridae, Gyrinidae). Víz Természet- és Környezetvédelem, 15. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest. pp. 277.*
- Csabai, Z., Gidó, Zs., Szél, Gy. (2002). *Vízibogarak kishatározója II. (Coleoptera: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). (Identification guide for the aquatic beetles of Hungary II. (Coleoptera: Georissidae, Spercheidae, Hydrochidae, Helophoridae, Hydrophilidae). Víz Természet- és Környezetvédelem, 16. Környezetgazdálkodási Intézet, Budapest. pp. 204.*
- Csabai, Z., Kálmán, Z., Szivák, I., Boda, P. (2012). Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften*, 99(9), 751–765. <https://doi.org/10.1007/s00114-012-0957-6>
- Datry, T., Boulton, A. J., Bonada, N., Fritz, K., Leigh, C., Sauquet, E., Tockner, K., Hugueny, B., Dahm, C. N. (2018). Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 353–364. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12941>

- Datry, T., Boulton, A., BONADA, N., Fritz, K., Leigh, C., Eric, S., Tockner, K., Hugueny, B., Dahm, C. (2017). Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology*, 55(1), 353–364. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12941>
- Datry, T., Larned, S., Tockner, K. (2014). Intermittent Rivers: A Challenge for Freshwater Ecology. *BioScience*, 64(3) 229–235. <https://doi.org/10.1093/biosci/bit027>
- De Cáceres, M., Legendre, P. (2009). Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology*, 90(12), 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- de Vries, J., Kraak, M. H. S., Verdonshot, R. C. M., Verdonshot, P. F. M. (2019). Quantifying cumulative stress acting on macroinvertebrate assemblages in lowland streams. *Science of The Total Environment*, 694, 133630. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.133630>
- Dobson, M. (2012). Identifying Invasive Freshwater Shrimps and Isopods. Ambleside: Freshwater Biological Association.
- Dokulil, M. T. (2014). Impact of climate warming on European inland waters. *Inland Waters*, 4(1), 27–40. <https://doi.org/10.5268/IW-4.1.705>
- Donohue, I., McGarrigle, M. L., Mills, P. (2006). Linking catchment characteristics and water chemistry with the ecological status of Irish rivers. *Water Research*, 40(1), 91–98. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2005.10.027>
- Döll, P., Schmied, H. M. (2012). How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters*, 7(1), 014037. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014037>
- Drummond, L. R., McIntosh, A. R., Larned, S. T. (2015). Invertebrate community dynamics and insect emergence in response to pool drying in a temporary river. *Freshwater Biology*, 60(8), 1596–1612. <https://doi.org/10.1111/fwb.12591>
- Dudgeon, D., Arthington, A.H., Gessner, M.O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J., Sullivan C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81, 163–82.

- Dufrêne, M., Legendre, P. (1997). Species Assemblages and Indicator Species: the Need for a Flexible Asymmetrical Approach. *Ecological Monographs*, 67(3), 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Ecsedi, Z., Zalai, T., Oláh, J. (2020). Legeltetett szikes mocsarak ökológiája és kezelése a Hortobágyon, Hortobágy Természetvédelmi Egyesület, Balmazújváros pp. 311
- Eggers, T. O., Martens, A. (2001). Bestimmungsschlüssel der Süßwasser-Amphipoda (Crustacea) Deutschlands / A key to the freshwater Amphipoda (Crustacea) of Germany. Mauch.
- Eiseler, B. (2005). Bildbestimmungsschlüssel für die Eintagsfliegenlarven der deutschen Mittelgebirge und des Tieflandes. *Lauterbornia* 53. 1–112.
- Engelbrecht, F., Monteiro, P. (2021). Climate Change: The IPCC's latest assessment report. *Quest*, 17(3), 34–35. <https://doi.org/10.10520/ejc-quest-v17-n3-a12>
- England, J., Wilkes, M. A. (2018). Does river restoration work? Taxonomic and functional trajectories at two restoration schemes. *Science of The Total Environment*, 618, 961–970. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.014>
- Európai Bizottság (1992). Habitats Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Union* 206: 7–50.
- Európai Bizottság (2003). River and lakes – Typology, reference conditions and classification systems. Common Implementation Strategy for the Water Framework Directive 2000/60/EC, Guidance document n.o 10, Produced by working group 2.3. Official publications of the European Community, Luxembourg.
- Feld, C. K., de Bello, F., Dolédec, S. (2014). Biodiversity of traits and species both show weak responses to hydromorphological alteration in lowland river macroinvertebrates. *Freshwater Biology*, 59(2), 233–248. <https://doi.org/10.1111/fwb.12260>
- Forouzani, M., Karami, E. (2011). Agricultural water poverty index and sustainability. *Agronomy for Sustainable Development*, 31, 415-431.
- Garrett, R., Nar, A., Fisher, T., Maurer, K. (2018). ggvoronoi: Voronoi Diagrams and Heatmaps with ggplot2. *Journal of Open Source Software*, 3(32), 1960. <https://doi.org/10.21105/joss.01096>

- Gill, B., Sanabria, A., Gonzales, M., Carlson, S., Bogan, M. (2022). Effects of drying and orientation to perennial refuges on aquatic biodiversity across two basins differing in aridity. *Ecosphere*, 13(5), e4071. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4071>
- Graeber, D., Jensen, T. M., Rasmussen, J. J., Riis, T., Wiberg-Larsen, P., Baattrup-Pedersen, A. (2017). Multiple stress response of lowland stream benthic macroinvertebrates depends on habitat type. *Science of The Total Environment*, 599, 1517–1523. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.05.102>
- Hammer, Ø., Harper D. A., Ryan, P. D. (2001). PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Haybach, A. (1999) Beitrag zur Larvaltaxonomie der Ecdyonurus venosus-Gruppe in Deutschland. *Lauterbornia* 37, 113–150.
- Hering, D., Buffagni, A., Moog, O., Sandin, L., Sommerhauser, M., Stubauer, I., Feld, C., Johnson, R., Pinto, P., Skoulikidis, N., Verdonschot, P., Zahrádková, S. (2003). The development of a system to assess the ecological quality of streams based on macroinvertebrates – Design of the sampling programme within the AQEM project. *International Review of Hydrobiology* 88: 345–361.
- Hering, D., Carvalho, L., Argillier, C., Beklioglu, M., Borja, A., Cardoso, A. C., Duel, H., Ferreira, T., Globevnik, L., Hanganu, J., Hellsten, S., Jeppesen, E., Kodeš, V., Lyche Solheim, A., Nöges, T., Ormerod, S., Panagopoulos, Y., Schmutz, S., Venohr, M., Birk, S. (2015). Managing aquatic ecosystems and water resources under multiple stress – An introduction to the MARS project. *Science of the Total Environment* 503, 10–21.
- Hill, M., Mathers, K., Little, S., Worrall, T., Gunn, J., Wood, P. (2019). Ecological effects of a supra-seasonal drought on macroinvertebrate communities differ between near-perennial and ephemeral river reaches. *Aquatic Sciences*, 81, 1–12. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0659-7>
- Hille, S., Kristensen, E., Graeber, D., Riis, T., Jørgensen, N., Baattrup-Pedersen, A. (2014). Fast reaction of macroinvertebrate communities to stagnation and drought in streams with contrasting nutrient availability. *Freshwater Science*, 33, 847–859. <https://doi.org/10.1086/677554>
- Horsák, M., Bojková, J., Zahrádková, S., Zhai, M., Helesic, J. (2009). Impact of reservoirs and channelization on lowland river macroinvertebrates: A case study from Central Europe.

- Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters, 39(2), 140–151.
<https://doi.org/10.1016/j.limno.2008.03.004>
- Horváth, Z., Ferenczi, M., Móra, A., Vad, C. F., Ambrus, A., Forró, L., Szövényi, G., Andrikovics, S. (2012). Invertebrate food sources for waterbirds provided by the reconstructed wetland of Nyirkai-Hany, northwestern Hungary. *Hydrobiologia*, 697(1), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1170-5>
- IEA (2021). Energy Technology RD&D Budgets: Analysis. <https://www.iea.org/articles/hungary-climate-resilience-policy-indicator>.
- Ionita, M., Caldarescu, D. E., Nagavciuc, V. (2021). Compound Hot and Dry Events in Europe: Variability and Large-Scale Drivers. *Frontiers in Climate*, 3, 688991. <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.688991>
- Ippolito, A., Kattwinkel, M., Rasmussen, J. J., Schäfer, R. B., Fornaroli, R., Liess, M. (2015). Modeling global distribution of agricultural insecticides in surface waters. *Environmental Pollution*, 198, 54–60. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.12.016>
- Jeppesen, E., Brucet, S., Naselli-Flores, L., Papastergiadou, E., Stefanidis, K., Noges, T., Nöges, P., Attayde, J. L., Zohary, T., Coppens, J., Bucak, T., Menezes, R. F., Freitas, R. F. S., Kernan, M., Søndergaard, M., Beklioglu, M. (2015). Ecological impacts of global warming and water abstraction on lakes and reservoirs due to changes in water level and related changes in salinity. *Hydrobiologia*, 750, 201–227.
- Juvigny-Khenafou, N. P. D., Piggott, J. J., Atkinson, D., Zhang, Y., Macaulay, S. J., Wu, N., Matthaei, C. D. (2021). Impacts of multiple anthropogenic stressors on stream macroinvertebrate community composition and functional diversity. *Ecology and Evolution*, 11(1), 133–152. <https://doi.org/10.1002/ece3.6979>
- Karr, J. R. (1991). Biological Integrity: A Long-Neglected Aspect of Water Resource Management. *Ecological Applications*, 1(1), 66–84. <https://doi.org/10.2307/1941848>
- Kindt, R., Van Damme, P., Simons, A. J. (2006). Tree diversity in western Kenya: Using profiles to characterise richness and evenness. In D. L. Hawksworth A. T. Bull (Eds.), *Forest Diversity and Management* (pp. 193–210). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5208-8_11
- King, A. J., Townsend, S. A., Douglas, M. M., Kennard, M. J. (2015). Implications of water extraction on the low-flow hydrology and ecology of tropical savannah rivers: An

- appraisal for northern Australia. *Freshwater Science*, 34(2), 741–758.
<https://doi.org/10.1086/681302>
- Klonowska-Olejnik, M. (2004) Redescription of *Electrogena quadrilineata* (Landa, 1969) from type material (Ephemeroptera, Heptageniidae). *Aquatic Insects*, 26(2), 85–95.
<https://doi.org/10.1080/01650420412331325828>
- Krno, I. (2004). Nemouridae (Plecoptera) of Slovakia: autecology and distribution, morphology of nymphs. *Entomological Problems*, 34(1–2), 125–138.
- Laini, A., Burgazzi, G., Chadd, R., England, J., Tziortzis, I., Ventrucci, M., Vezza, P., Wood, P., Viaroli, P., Guareschi, S. (2022). Using invertebrate functional traits to improve flow variability assessment within European rivers. *Science of The Total Environment*, 832, 155047. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155047>
- Lake, P. S. (2011). *Drought and Aquatic Ecosystems: Effects and Responses*. John Wiley Sons.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T. D. A. (1997). Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology Evolution*, 12(12), 474–478.
[https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01219-6](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01219-6)
- Leigh, C., Datry, T. (2016). Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: A broad-scale analysis. *Ecography*, 40(4), 487–499.
<https://doi.org/10.1111/ecog.02230>
- Lengyel, E., Padisák, J., Hajnal, É., Szabó, B., Pellingner, A., Stenger-Kovács, C. (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(1), 95–110. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2768-9>
- Lillehammer, A. (1988). *Stoneflies (Plecoptera) of Fennoscandian and Denmark (Vol. 21)*. Brill
- Linares, M. S., Assis, W., de Castro Solar, R. R., Leitão, R. P., Hughes, R. M., Callisto, M. (2019). Small hydropower dam alters the taxonomic composition of benthic macroinvertebrate assemblages in a neotropical river. *River Research and Applications*, 35(6), 725–735. <https://doi.org/10.1002/rra.3442>
- Lourenço, J., Gutiérrez-Cánovas, C., Carvalho, F., Cássio, F., Pascoal, C., Pace, G. (2023). Non-interactive effects drive multiple stressor impacts on the taxonomic and functional

- diversity of atlantic stream macroinvertebrates. *Environmental Research*, 229, 115965. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2023.115965>
- Lowe, W. H., Likens, G. E. (2005). Moving Headwater Streams to the Head of the Class. *BioScience*, 55(3), 196-197. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0196:MHSTTH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0196:MHSTTH]2.0.CO;2)
- Lucas-Picher, P., Argüeso, D., Brisson, E., Trambly, Y., Berg, P., Lemonsu, A., Kotlarski, S., Caillaud, C. (2021). Convection-permitting modeling with regional climate models: Latest developments and next steps. *WIREs Climate Change*, 12(6), e731. <https://doi.org/10.1002/wcc.731>
- Lytle, D. A., Olden, J. D., McMullen, L. E. (2008). Drought-Escape Behaviors Of Aquatic Insects May Be Adaptations To Highly Variable Flow Regimes Characteristic Of Desert Rivers. *The Southwestern Naturalist*, 53(3), 399–402. <https://doi.org/10.1894/JS-19.1>
- Mackay, R. J. (1992). Colonization by Lotic Macroinvertebrates: A Review of Processes and Patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49(3), 617–628. <https://doi.org/10.1139/f92-071>
- Margeta, J. (2014). Water storage as energy storage in green power system. *Sustainable Energy Technologies and Assessments*, 5, 75–83. <https://doi.org/10.1016/j.seta.2013.12.002>
- Martínez, A., Larrañaga, A., Basaguren, A., Pérez, J., Mendoza-Lera, C., Pozo, J. (2013). Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: From structural changes to functional implications. *Hydrobiologia*, 711(1), 31–42. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1459-z>
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Menció, A., Boix, D. (2018). Response of macroinvertebrate communities to hydrological and hydrochemical alterations in Mediterranean streams. *Journal of Hydrology*, 566, 566–580. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2018.09.040>
- Messenger, M., Lehner, B., Cockburn, C., Lamouroux, N., Pella, H., Snelder, T., Tockner, K., Trautmann, T., Watt, C., Datry, T. (2021). Global prevalence of non-perennial rivers and streams. *Nature*, 594, 391–397. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03565-5>

- Metcalfe, J. L. (1989). Biological water quality assessment of running waters based on macroinvertebrate communities: History and present status in Europe. *Environmental Pollution*, 60(1), 101–139. [https://doi.org/10.1016/0269-7491\(89\)90223-6](https://doi.org/10.1016/0269-7491(89)90223-6)
- Metcalfe-Smith, J. L. (1994). Biological Water-Quality Assessment of Rivers: Use of Macroinvertebrate Communities. In *The Rivers Handbook* (pp. 144–170). John Wiley Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781444313871.ch8>
- Mezosi, G. (2017). Physical geography of Hungary. In *Magyarország természetföldrajza* pp. 117. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-45183-1>
- Mittal, N., Bhave, A. G., Mishra, A., Singh, R. (2016). Impact of Human Intervention and Climate Change on Natural Flow Regime. *Water Resources Management*, 30(2), 685–699. <https://doi.org/10.1007/s11269-015-1185-6>
- Moreno, C. E., Castillo-Campos, G., Verdú, J. R. (2009). Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science*, 20(5), 935–943. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01094.x>
- Mueller, M., Pander, J., Geist, J. (2011). The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology*, 48(6), 1450–1461. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2011.02035.x>
- Münkemüller, T., Lavergne, S., Bzeznik, B., Dray, S., Jombart, T., Schiffrers, K., Thuiller, W. (2012). How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution*, 3(4), 743–756. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2012.00196.x>
- Nesemann, H. (1997). Egel und Krebsigel Österreichs. Sonderheft der Ersten Vorarlberger Malakologischen Gesellschaft, Rankweil
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P., O'Hara, B., Simpson, G., Solymos, P., Stevens, H., Wagner, H. (2015). *Vegan: Community Ecology Package*. R Package Version 2.2-1, 2, 1–2.
- OMSZ (2024). Országos Meteorológiai Szolgálat <http://omsz.hu>. National Meteorological Service. <http://omsz.hu>
- Palmer, M., Reidy Liermann, C., Nilsson, C., Flörke, M., Alcamo, J., Bond, N. (2008). Climate change and the world's river basins: Anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 6(2), 81–89. <https://doi.org/10.1890/060148>

- Pařil, P., Polářek, M., Loskotová, B., Straka, M., Crabot, J., Datry, T. (2019). An unexpected source of invertebrate community recovery in intermittent streams from a humid continental climate. *Freshwater Biology*, 64(11), 1971–1983. <https://doi.org/10.1111/fwb.13386>
- Perring, M. P., Standish, R. J., Hobbs, R. J. (2013). Incorporating novelty and novel ecosystems into restoration planning and practice in the 21st century. *Ecological Processes*, 2(1), 1–8. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-18>
- Petchey, O. L., Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters*, 9(6), Article 6. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00924.x>
- Pimm, S. L., Jones, H. L., Diamond, J. (1988). On the Risk of Extinction. *The American Naturalist*, 132(6), 757–785. <https://doi.org/10.1086/284889>
- Plafkin, J., Barbour, M., Porter, K., Gross, S., Hughes, R. (1989). Rapid bioassessment protocols for use in streams and rivers: Benthic macroinvertebrates and fish. United States Environmental Protection Agency, Office of Water.
- Podani, J., Kalapos, T., Barta, B., Schmera, D. (2021). Principal component analysis of incomplete data – A simple solution to an old problem. *Ecological Informatics*, 61, 101235. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101235>
- Podani, J., Pavoine, S., Ricotta, C. (2018). A generalized framework for analyzing taxonomic, phylogenetic, and functional community structure based on presence–absence data. *Mathematics*, 6(11), 250. <https://doi.org/10.3390/math6110250>
- Poff, N. L., Zimmerman, J. K. H. (2010). Ecological responses to altered flow regimes: A literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology*, 55(1), 194–205. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x>
- Poff, N.L., Allan, J.D., Bain, M.B., Karr, J.R., Prestegard, K.L., Richter, B.D., Sparks, R.E., Stromberg, J.C. (1997). The natural flow regime: a paradigm for river conservation and restoration. *BioScience*, 47, 769–784.
- Rakonczay, Z., (1983) A Hortobágy, első Nemzeti Parkunk. Debrecen.
- Rasmussen, J., Mcknight, U., Loinaz, M., Thomsen, N., Olsson, M., Bjerg, P., Binning, P., Kronvang, B. (2012). A catchment scale evaluation of multiple stressor effects in headwater streams. *Science of The Total Environment*, 442, 420–431. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2012.10.076>

- Reeves, P. N., Champion, P. D. (2004). Effects of livestock grazing on wetlands: literature review. Environment Waikato Regional Council.
- Rényi, A. (1961). On Measures of Entropy and Information. In Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Volume 1: Contributions to the Theory of Statistics: 4.1. University of California Press. pp. 547–562
- Resh, V. H., Norris, R. H., Barbour, M. T. (1995). Design and implementation of rapid assessment approaches for water resource monitoring using benthic macroinvertebrates. *Australian Journal of Ecology*, 20(1), 108–121. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1995.tb00525.x>
- Řezníčková, P., Pařil, P., Zahrádková, S. (2007). The Ecological Effect of Drought on the Macroinvertebrate Fauna of a Small Intermittent Stream – An Example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology*, 92(4–5), 514–526. <https://doi.org/10.1002/iroh.200610997>
- Rieb, J. T., Chaplin-Kramer, R., Daily, G. C., Armsworth, P. R., Böhning-Gaese, K., Bonn, A., Cumming, S. G., Eigenbrod, F., Grimm, V., Jackson, B. M., Marques, A., Pattanayak, S. K., Pereira, H. M., Peterson, G. D., Ricketts, T. H., Robinson, B. E., Schröter, M., Schulte, L. A., Seppelt, R., Turner, M. G., Bennett, E. M. (2017). When, where, and how nature matters for ecosystem services: challenges for the next generation of ecosystem service models. *BioScience*, 67(9), 820–833.
- Robinson, C., Buser, T. (2007). Density-dependent life history differences in a stream mayfly (*Deleatidium*) inhabiting permanent and intermittent stream reaches. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 41, 265–271. <https://doi.org/10.1080/00288330709509914>
- Rolls, R. J., Heino, J., Chessman, B. C. (2016). Unravelling the joint effects of flow regime, climatic variability and dispersal mode on beta diversity of riverine communities. *Freshwater Biology*, 61(8), 1350–1364. <https://doi.org/10.1111/fwb.12793>
- Rubel, F., Kottek, M. (2010). Observed and projected climate shifts 1901-2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift*, 19, 135–141. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2010/0430>

- Ruiz-García, A., Ferreras-Romero, M. (2007). The larva and life history of *Stenophylax crossotus* McLachlan, 1884 (Trichoptera: Limnephilidae) in an intermittent stream from the southwest of the Iberian Peninsula. *Aquatic Insects*, 29(1), 9–16. <https://doi.org/10.1080/01650420601153308>
- Saito, V. S., Siqueira, T., Fonseca-Gessner, A. Ap. (2015). Should phylogenetic and functional diversity metrics compose macroinvertebrate multimetric indices for stream biomonitoring? *Hydrobiologia*, 745(1), 167–179. <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2102-3>
- Sandberg, J. B., Stewart, K. W. (2004). Capacity for extended egg diapause in six *Isogenoides* klapálek species (Plecoptera: Perlodidae). *Transactions of the American Entomological Society*, 130(4), 411–423.
- Sarremejane, R., Cid, N., Stubbington, R., Datry, T., Alp, M., Cañedo-Argüelles, M., Cordero-Rivera, A., Csabai, Z., Gutiérrez-Cánovas, C., Heino, J., Forcellini, M., Millán, A., Paillex, A., Pařil, P., Polášek, M., Tierno de Figueroa, J. M., Usseglio-Polatera, P., Zamora-Muñoz, C., Bonada, N. (2020a). DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data*, 7(1), 386. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7>
- Sarremejane, R., Mykrä, H., Huttunen, K.-L., Mustonen, K.-R., Marttila, H., Paavola, R., Sippel, K., Veijalainen, N., Muotka, T. (2018). Climate-driven hydrological variability determines inter-annual changes in stream invertebrate community assembly. *Oikos*, 127(11), 1586–1595. <https://doi.org/10.1111/oik.05329>
- Sarremejane, R., Truchy, A., Mckie, B., Mykrä, H., Johnson, R., Huusko, A., Sponseller, R., Muotka, T. (2020b). Stochastic processes and ecological connectivity drive stream invertebrate community responses to short-term drought. *Journal of Animal Ecology*, 90(4), 886–898. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13417>
- Savage, A. A. (1989). Adults of the British aquatic Hemiptera Heteroptera: A key with ecological notes. Scientific Publication, Freshwater Biological Association (UK), 50. <https://agris.fao.org/search/en/providers/122469/records/647753c35eb437ddff750d02>
- Schmera, D., Heino, J., Podani, J. (2022). Characterising functional strategies and trait space of freshwater macroinvertebrates. *Scientific Reports*, 12(1), 12283. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16472-0>

- Schmera, D., Heino, J., Podani, J., Erős, T., Dolédec, S. (2017). Functional diversity: A review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia*, 787(1), 27–44. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2974-5>
- Schmidt-Kloiber, A., Hering, D. (2015). www.freshwaterecology.info – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators*, 53, 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007>
- Schneider, C., Laizé, C. L. R., Acreman, M. C., Flörke, M. (2013). How will climate change modify river flow regimes in Europe? *Hydrology and Earth System Sciences*, 17(1), 325–339. <https://doi.org/10.5194/hess-17-325-2013>
- Silver, C. A., Vamosi, S. M. (2012). Macroinvertebrate Community Composition of Temporary Prairie Wetlands: A Preliminary Test of the Effect of Rotational Grazing. *Wetlands*, 32(1), 185–197. <https://doi.org/10.1007/s13157-012-0268-x>
- Skovlin, J. M. (1985). Impacts of Grazing on Wetlands and Riparian Habitat: A Review of Our Knowledge. In *Developing Strategies For Rangeland Management*. CRC Press.
- Soria, M., Leigh, C., Datry, T., Bini, L. M., Bonada, N. (2017). Biodiversity in perennial and intermittent rivers: A meta-analysis. *Oikos*, 126(8), 1078–1089. <https://doi.org/10.1111/oik.04118>
- Southwood, T. R. E. (1977). Habitat, the Templet for Ecological Strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46(2), 337–365. <https://doi.org/10.2307/3817>
- Statzner, B., Gore, J. A., Resh, V. H. (1988). Hydraulic stream ecology: Observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society*, 7(4), 307–360. <https://doi.org/10.2307/1467296>
- Stenger-Kovács, C., Lengye, E., Buczkó, K., Tóth, F. M., Crossetti, L. O., Pellingner, A., Doma, Z. Z., Padisák, J. (2014). Vanishing world: Alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. *Inland Waters*, 4(4), 383–396. <https://doi.org/10.5268/IW-4.4.722>
- Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G. K., Alexander, L. V., Allen, S. K., Bindoff, N. L., ... & Xie, S. P. (2013). Technical summary. In *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. pp. 33-115

- Strachan, S. R., Chester, E. T., Robson, B. J. (2015). Freshwater Invertebrate Life History Strategies for Surviving Desiccation. *Springer Science Reviews*, 3(1), 57–75. <https://doi.org/10.1007/s40362-015-0031-9>
- Stubbington, R. (2012). The hyporheic zone as an invertebrate refuge: A review of variability in space, time, taxa and behaviour. *Marine and Freshwater Research*, 63, 293–311. <https://doi.org/10.1071/MF11196>
- Stubbington, R., Bogan, M. T., Bonada, N., Boulton, A. J., Datry, T., Leigh, C., Vander Vorste, R. (2017). The biota of intermittent rivers and ephemeral streams: Aquatic invertebrates. In *Intermittent rivers and ephemeral streams* (pp. 217-243). Academic Press.
- Stubbington, R., Datry, T. (2013). The macroinvertebrate seedbank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology*, 58(6). 1202–1220. <https://doi.org/10.1111/fwb.12121>
- Stubbington, R., Sarremejane, R., Datry, T. (2019). Alpha and beta diversity of connected benthic–subsurface invertebrate communities respond to drying in dynamic river ecosystems. *Ecography*, 42 (12), 2060–2073. <https://doi.org/10.1111/ecog.04592>
- ter Braak, C., Smilauer, P. (1998). CANOCO Reference Manual and User’s Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4). In *Microcomputer Power*, Ithaca, New York, USA, 352 pp.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., Siemann, E. (1997). The Influence of Functional Diversity and Composition on Ecosystem Processes. *Science*, 277, 1300–1302. <https://doi.org/10.1126/science.277.5330.1300>
- Tóthmérész, B. (1995). Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of Vegetation Science*, 6(2), 283–290. <https://doi.org/10.2307/3236223>
- Townsend, C. R., Hildrew, A. G. (1994). Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, 31(3), 265–275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>
- Turunen, J., Muotka, T., Vuori, K.-M., Karjalainen, S., Rääpysjärvi, J., Sutela, T., Aroviita, J. (2016). Disentangling the responses of boreal stream assemblages to low stressor levels of diffuse pollution and altered channel morphology. *Science of The Total Environment*, 544, 954–962. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.031>

- Van De Bund, W., Solimini, A. (2007). Ecological Quality Ratios for Ecological Quality Assessment in Inland and Marine Waters. JRC Publications Repository. <https://publications.jrc.ec.europa.eu/repository/handle/JRC36757>
- Vanneuville, W., Werner, B., Kjeldsen, T., Miller, J., Kossida, M., Tekidou, A., Kakava, A., Crouzet, P. (2012). Water resources in Europe in the context of vulnerability: EEA 2012 state of water assessment [Publication - Report]. European Environment Agency. http://www.eea.europa.eu/publications/water-resources-and-vulnerability/at_download/file
- Vaughn, C. C. (2010). Biodiversity Losses and Ecosystem Function in Freshwaters: Emerging Conclusions and Research Directions. *BioScience*, 60(1), 25–35. <https://doi.org/10.1525/bio.2010.60.1.7>
- Velasco, J., Millan, A. (1998). Insect dispersal in a drying desert stream: Effects of temperature and water loss. *Southwestern Naturalist*, 43(1), 80–87.
- Voshell, J. R., Smith, E. P., Evans, S. K., Hudy, M. (1997). Effective and scientifically sound bioassessment: Opinions and corroboration from academe. *Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal*, 3(6), 941–954. <https://doi.org/10.1080/10807039709383738>
- Waringer, J., Graf, W. (2011). Atlas of Central European Trichoptera Larvae. Erik Mauch Verlag, Dinkelscherben. pp. 468.
- Whitaker, G. A., McCuen, R. H., Brush, J. (1979). Channel Modification and Macroinvertebrate Community Diversity in Small Streams¹. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 15(3), 874–879. <https://doi.org/10.1111/j.1752-1688.1979.tb00404.x>
- White, J., House, A., Punched, N., Hannah, D., Wilding, N., Wood, P. (2017). Macroinvertebrate community responses to hydrological controls and groundwater abstraction effects across intermittent and perennial headwater streams. *Science of The Total Environment*, 610–611. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.081>
- Whitworth, K. L., Baldwin, D. S., Kerr, J. L. (2012). Drought, floods and water quality: Drivers of a severe hypoxi blackwater event in a major river system (the southern Murray–Darling Basin, Australia). *Journal of Hydrology*, 450, 190–198.

- Williams, D. D., Hynes, H. B. N. (1976). The Recolonization Mechanisms of Stream Benthos. *Oikos*, 27(2), 265–272. <https://doi.org/10.2307/3543905>
- Winter, M., Devictor, V., Schweiger, O. (2013). Phylogenetic diversity and nature conservation: Where are we? *Trends in Ecology Evolution*, 28(4), 199–204. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.015>
- Wyżga, B., Zawiejska, J., Radecki-Pawlik, A., Hajdukiewicz, H. (2012). Environmental change, hydromorphological reference conditions and the restoration of Polish Carpathian rivers. *Earth Surface Processes and Landforms*, 37(11), 1213–1226. <https://doi.org/10.1002/esp.3273>
- Yount, J. D., Niemi, G. J. (1990). Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance—A narrative review of case studies. *Environmental Management*, 14(5), 547–569. <https://doi.org/10.1007/BF02394709>
- Zawal, A., Drozd, A., Jankowiak, Ł., Stępień, E., Szlauer-Łukaszewska, A. (2016). Regeneration of the molluscan fauna of a small lowland river after dredging. *Fundamental and Applied Limnology*, 187(4). <https://doi.org/10.1127/fal/2016/0753>
- Zipper, S., Hammond, J., Shanafield, M., Zimmer, M., Datry, T., Jones, C., Kaiser, K., Godsey, S., Burrows, R., Blaszczyk, J., Busch, M., Price, A., Boersma, K., Ward, A., Costigan, K., Allen, G., Krabbenhoft, C., Dodds, W., Mims, M., Allen, D. (2021). Pervasive changes in stream intermittency across the United States. *Environmental Research Letters*, 16, 084033. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac14ec>
- Zwick, P. (2004). Key to the West Palearctic genera of stoneflies (Plecoptera) in the larval stage. *Limnologica* 34, 315–348.

6. Publikációk jegyzéke

6.1. A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények

Bozóki, T., Várbíró, G., Csabai, Z., Schmera, D., Boda, P. (2024). Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. *Hydrobiologia*, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05518-1> (IF = 2,2; SJR = Q1)

Boda, P., **Bozóki, T.,** Krasznai-K, E. Á., Várbíró, G., Móra, A., Csabai, Z. (2021). Restoration-mediated alteration induces substantial structural changes, but negligible shifts in functional and phylogenetic diversity of a non-target community: a case study from a soda pan. *Hydrobiologia*, 848, 857–871. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04494-6> (IF = 2.822; SJR = Q1)

Ezek összesített impakt faktora: 5.022

6.2. A doktori értekezés témájában elhangzott szóbeli előadások és poszterek

szóbeli előadások

Bozóki, T., Várbíró, G., Csabai, Z., Schmera, D., Boda, P. (2024). Resistance, not resilience traits, structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.

Bozóki, T., Várbíró, G., Csabai, Z., Schmera, D., Boda, P. (2023). Útban a változás felé: A vízi makrogerinctelen együttesek jellegalapú reakciója az állandó vízfolyások szakaszossá válására. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.

Bozóki, T., Csabai, Z., Móra, A., Perneckner, B., Schmera, D., Várbíró, G., Boda, P. (2021). A kiszáradási periódus hosszának hatása pataklakó makrogerinctelen közösségekre. XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Agárd. 2021.

Boda, P., **Bozóki, T.,** B-Béres, V., Fekete, J., Schmera, D., Várbíró, G., Csabai, Z. (2021). A kiszáradás hatása a makroszkopikus vízi gerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális összetételére. 12. Magyar ökológus Kongresszus. Vác. 2021.

- Bozóki, T., Boda, P., Csabai, Z. (2021).** A vízfolyások kiszáradásának hatása a vízi makrogerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális jellemzőinek alakulására. I. Debreceni Alkalmazott Rovartani Konferencia. Debrecen. 2012.
- Bozóki, T., Krasznai-Kun, E. Á., Deák, Cs., Móra, A., Várbíró, G., Boda, P. (2019).** Kockázatok és Mellékhatások: Vízi makrogerinctelen közösségek változása mederrendezés hatására egy alföldi kisvízfolyásban. XIV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Debrecen. 2019.
- Bozóki, T., Krasznai-Kun, E. Á., Deák, Cs., Móra, A., Várbíró, G., Boda, P. (2019).** Kockázatok és Mellékhatások: Vízi makrogerinctelen közösségek változása mederrendezés hatására egy alföldi kisvízfolyásban. LXI. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2019.
- Bozóki, T., Deák, Cs., Krasznai-Kun, E. Á., Lukács, B. A., Csercsa, A., Várbíró, G., Móra, A., Boda, P. (2018).** Mederrendezési munkák hatása a vízi makrogerinctelen közösségek tér- és időbeli mintázatára egy alföldi kisvízfolyáson. LX. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2018.

poszterek

- Bozóki, T., Krasznai-Kun, E. Á., Deák, Cs., Móra, A., Várbíró, G., Boda, P. (2019).** Risks and side effects: Structural and functional responses of aquatic macroinvertebrate communities to restoration mediated alterations in a small lowland stream. 11th Symposium for European Freshwater Sciences. Zágráb. 2019.

6.3. Egyéb témában készült tudományos közlemények

- Boda, P. & Szeles, J., Lukács, Á., B-Béres, V., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Ficsór, M., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2024). Hidden results of functional diversity in macroinvertebrates: Trait-groups specific response to flow intermittency in lowland streams. *Inland Waters*, (just-accepted), 1-36. <https://doi.org/10.1080/20442041.2024.2386208%20>
- Karádi-Kovács, K., Szivák, I., **Bozóki, T.**, Kovács, K., Móra, A., Padisák, J., Selmeczy, G. B., Boda, P. (2024). Long-term recovery dynamics determined by the degree of the disturbance—Ten years tracking of aquatic macroinvertebrate recolonisation after an industrial disaster (Red Sludge Disaster, Hungary). *Science of The Total Environment*, 171071. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.171071>

- Bozóki, T.**, Krasznai-Kun, E. Á., Csercsa, A., Várbíró, G., Boda, P. (2018). Temporal and spatial dynamics in aquatic macroinvertebrate communities along a small urban stream. *Environmental Earth Sciences*, 77, 559. <https://doi.org/10.1007/s12665-018-7735-5>
- Boda, P., **Bozóki, T.**, Vásárhelyi, T., Bakonyi, G., Várbíró, G. (2015). Revised and annotated checklist of aquatic and semi-aquatic Heteroptera of Hungary with comments on biodiversity patterns. *ZooKeys*, 501, 89–108.
- Bozóki, T.**, Móra, A., Berta, B. J., Pernecker, B., Deák Cs., Málnás, K., Boda, P. (2022). Contribution to the knowledge of the aquatic macroinvertebrate fauna of Bükkösdí-víz (Mecsek Mountain, SW Hungary). *Natura Somogyiensis*, 38, 29–42.
- Bozóki, T.**, Krasznai-Kun, E. Á., Csercsa, A., Várbíró, G., Boda, P. (2019). Az urbanizáció hatása a vízi makrogerinctelen közösségekre az Eger-patakon. *Hidrológiai Közlöny*, 99, 44–50.
- Szeles, J., Tamás, M., Krakomperger, M., **Bozóki, T.**, Krasznai, E. Á., Gyulai, I., Kókai, Zs., Várbíró, G. (2018). Vízi makrogerinctelen taxonok megjelenése Ipoly menti időszakos vízterekben. *Hidrológiai Közlöny*, 98, 71–76.
- Csercsa, A., **Bozóki, T.**, Krasznai, E. Á., Ficsor, M., Várbíró, G. (2015). Contribution to the aquatic macroinvertebrate fauna of the Eger-patak (Eger stream) in Northern Hungary. *Folia Historico – Naturalia Musei Matraiensis*, 39, 5–19.

6.4. Egyéb témában elhangzott szóbeli előadások és poszterek

szóbeli előadások

- Karádi-Kovács, K., Szivák, I., **Bozóki, T.**, Kovács, K., Móra, A., Padišák, J., Selmeczy, G.B., Schmera, D., Boda, P. (2024). Long-term recovery of aquatic macroinvertebrates determined by the degree of the disturbance after an industrial disaster (Red Sludge Disaster, Hungary). 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.
- Szeles, J., B-Béres, V., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Ficsór, F., Boda, P., Várbíró, G. (2024). The effects of drought and habitat degradation on environmental filtering and limiting similarity. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.

- Várbíró, G., Schmera, D., Szeles, J., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Boda, P. (2024). Drought driven directional changes in presence-absence macroinvertebrates community metrics. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research (CESAMIR 2024). Plant Science and Biodiversity Centre, Slovak Academy of Sciences, Bratislava, Slovakia
- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Megyeri, E., Várbíró, G., Deák, Cs., Málnás, K., Krasznai-K., E., Móra, A., Boda, P. (2023). Holtmedrek diffúz terhelésének vizsgálata makroszkopikus vízi gerinctelen közösség alapján. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia Tihany. 2023.
- Fekete, J., Várbíró, G., **Bozóki, T.**, Szeles, J., Boda, P. (2023). A mintavételi erőfeszítés hatása a víztestek vízi gerinctelen közösségei alapján történő ökológiai állapotminősítésére XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.
- Simon, A. B., Bartalovics, B., Boda, P., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Móra, A. (2023). Árvaszűnyog-egyettesek, mint a kisvízfolyások időszakosságának lehetséges indikátorai. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.
- Bartalovics, B., Simon, A. B., Boda, P., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Móra, A. (2023). Jelzik-e a kisvízfolyások időszakosságát az árvaszűnyogok funkcionális csoportjai?. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.
- Békési, Cs., Boda, P., **Bozóki, T.**, Várbíró, G., Fekete, J., B-Béres, V., Deák, Cs., Szeles, J. (2023). Kiszáradással érintett síkvidéki vízfolyások makroszkopikus gerinctelen közösség szerkezeti változásának elemzése. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.
- Bozóki, T.**, Pernecker, B., Csabai, Z., Boda, P. (2023). Terepi mérőszondák alkalmazása a hidrológiai állapot nyomonkövetésére: Egy kutatás terepi tapasztalatai. XVI. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Tihany. 2023.
- Csépes, E., Szántó, N., Teszárné Nagy, M., **Bozóki, T.**, Lukács, Á., B-Béres, V. (2023). A csapadékmennyiség és vízhozam hatása a Tisza-tó árvaszűnyog faunájára. LXIV. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2023.
- B-Béres, V., Bácsi, I., Lukács, Á., Márton, K., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Boda, Pál. (2023). Tározók hatása a kiszáradó kisvízfolyások fizikai és kémiai paramétereire. LXIV. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2023.

- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Ficsór, M., B-Béres, V., Nagy, S. A., Drenovác, M., Békési, Cs., Várbíró, G. (2022). Kiszáradás, mint környezeti szűrő szerepe a síkvidéki vízterek makroszkopikus gerinctelenek trait alapú közösség szerkezetére. LXIII Hidrobiológus Napok. Tihany. 2022.
- Megyeri, E., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Szeles, J., Várbíró, G., Deák, Cs., Málnás, K., Krasznai-K, E. Á., Móra, A., Boda, P. (2022). Makroszkopikus vízi gerinctelenek faunisztikai vizsgálata Duna és Tisza menti holtmedrekben. II. Debreceni Alkalmazott Rovartani Konferencia. Debrecen. 2022.
- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Ficsór, M., B-Béres, V., Drenovác, M., Békési, Cs., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2022). Síkvidéki kisvízfolyások makroszkopikus közösség. II. Debreceni Alkalmazott Rovartani Konferencia. Debrecen. 2022.
- Drenovác, M., Várbíró, G., Ficsór, M., **Bozóki, T.**, Szeles, J. (2022). Makroszkopikus gerinctelen csoportok faunisztikai vizsgálata kiszáradó kisvízfolyásokban. II. Debreceni Alkalmazott Rovartani Konferencia. Debrecen. 2022.
- Bozóki, T.**, Fekete, J., Várbíró, G., Boda, P. (2021). Pontszerű termálvíz terhelés hatása a felszíni vizek vízi makrogerinctelen közösségekre. LXII. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2021.
- B-Béres, V., Kókai, Zs., Várbíró, G., **Bozóki, T.**, Móra, A., Pernecker, B., Csabai, Z., Bácsi, I., Fekete, J., Figler, A., Borics, G., Boda, P. (2021). Kiszáradás hatása dombvidéki kisvízfolyások bentikus kovaalga közösségeire. 12. Magyar Ökológus Kongresszus. Vác. 2021.
- Rimcheska, B., Fehlinger, L., Martín, M. T., ..., **Bozóki, T.**, ..., Zawadzka, M. (2021). Overseen ecosystem services of ponds and their insects – their role for supporting terrestrial consumers and biodiversity "EUROPONDS". 5. BalkanBio. Plovdiv. 2021.
- Fehlinger, L., Rimcheska, B., ..., **Bozóki, T.**, ..., Zawadzka, M. (2021). Preliminary results of EUROPONDS: early researchers shedding light on overlooked water bodies. 12th Symposium for European Freshwater Sciences. Dublin. 2021.
- Fehlinger, L., Rimcheska, B., ..., **Bozóki, T.**, ..., Zawadzka, M. (2021). Ecological assessment of a renaturalised pond in the quarries of Alpedrete (Spain). 12th Symposium for European Freshwater Sciences. Dublin. 2021.

- Bozóki, T.,** Boda, P., Csabai, Z. (2021). A vízfolyások kiszáradásának hatása a vízi makrogerinctelen közösségek szerkezeti és funkcionális jellemzőinek alakulására. I. Debreceni Alkalmazott Rovartani Konferencia. Debrecen. 2021.
- Fehlinger, L., Rimcheska, B., ..., **Bozóki, T.,** Fekete, J. (2020). 3rd European FreshProject “EUROPONDS”. IX Simposio de Investigación en Ciencias Experimentales. Almeria. 2020.
- Szeles, J., Tamás, M., Krakomperger, M., **Bozóki, T.,** Krasznai, E. Á., Gyulai, I., Kókai, Zs., Várbíró, G. (2018). Kisvízterek természetvédelmi jelentőségének vizsgálata makroszkopikus gerinctelen taxonok alapján. XIV. Kárpát-Medencei Környezettudományi Konferencia Konferenciakiadvány. 2018.
- Boda, P., **Bozóki, T.,** Mauchart, P., Pernecker, B., Móra, A., Csabai, Z. (2017). Preferencia versus kompetíció: A fenékjáró poloska mikroélőhely-választási stratégiája. LIX. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2017.
- Bozóki, T.,** Csercsa, A., Ficsór, M., Krasznai, E., Várbíró, G., Boda, P. (2017). Az urbanizáció hatása a vízi makrogerinctelen közösségekre az Eger-patakon. LIX. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2017.
- Szeles, J., Tamás, M., Krakomperger, M., **Bozóki, T.,** Krasznai, E. Á., Viski V. B., Gyulai, I., Várbíró, G. (2017). Vízi makrogerinctelen taxonok megjelenése Ipoly menti időszakos vízterekben. LIX. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2017.
- Bozóki, T.,** Csercsa, A., Ficsór, M., Krasznai, E., Várbíró, G., Boda, P. (2017). Az urbanizáció hatása a vízi makrogerinctelen közösségekre az Eger-patakon. XIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Pécs. 2017.
- Boda, P., **Bozóki, T.,** Várbíró, G. (2014). Revised and annotated checklist of Hungarian aquatic Heteroptera (Nepomorpha, Gerromorpha) with notes on occurrence frequency and conservation 1st Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Szarvas. 2014.

poszter és kiselőadások

- Bartalovics, B., Simon, A.B., Boóz, B., Boda, P., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Móra, A. (2024). Can Chironomidae assemblages indicate water scarcity in temperate streams?. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.
- Békési, Cs., Szeles, J., **Bozóki, T.**, Várbíró, G., Fekete, J., B-Béres, V., Boda, P. (2024). Changes in diversity metrics of aquatic macroinvertebrate assemblages along the intermittency gradient. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.
- Fekete, J., Csabai, Z., Pernecker, B., **Bozóki, T.**, Szeles, J., Várbíró, G., Boda, P. (2024). Unravelling the impact of drying events and land use on the distribution of Balkan Goldenring in a Pannonian river network. Poster. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.
- Gyökeres, E., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Szeles, J., Várbíró, G., Boda, P. (2024). The long-lasting effect of dredging on aquatic macroinvertebrate communities in streams. Poster. 4th Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Stará Lesná. 2024.
- Várbíró, G., Szeles, J., **Bozóki, T.**, Fekete, J., Boda, P. (2023). Tracking the long term changes of Ecological Status of Rivers: Biodiversity pathways of Aquatic Macroinvertebrates 13th Symposium for European Freshwater Sciences. Newcastle 2023.
- Békési, Cs., **Bozóki, T.**, Szeles, J., B-Béres, V., Nagy, S. A., Boda, P. (2022). Alföldi kiszáradó kisvízfolyások makroszkopikus vízi gerinctelen közösségeinek vizsgálata: Faunisztikai eredmények. LXIII Hidrobiológus Napok. Tihany. 2022.
- Bartalovics, B., Simon, A. B., Boóz, B., Boda, P., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Móra, A. (2022). Árvaszúnyog-együttesek funkcionális csoportjai időszakos és állandó kisvízfolyásokban. LXIII Hidrobiológus Napok. Tihany. 2022.
- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Ficsór, M., B-Béres, V., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2021). Alföldi időszakos vízfolyások makroszkopikus gerinctelen közösségek vizsgálata. LXII. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2021.

- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Ficsór, M., B-Béres, V., Drenovác, M., Békési, Cs., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2021). Síkvidéki kisvízterek válasza az eltérő vízszintekre. XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Agárd. 2021.
- Simon, A. B., Bartalovics, B., Boóz, B., Boda, P., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Móra, A. (2021). Kiszáradás hatása pataklakó árvaszúnyog-együttesek (Diptera: Chironomidae) strukturális és funkcionális összetételére. XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Agárd. 2021.
- Hársányi, D., Boda, P., **Bozóki, T.**, Móra, A., Csabai, Z. (2021). Jelzik-e a tegzesek (Trichoptera) a kisvízfolyások időszakosságát?. XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Agárd. 2021.
- Fehlinger, L., Rimcheska, B., Fekete, J., **Bozóki, T.**, Mondav, R., ..., Zawadzka, M. (2021). EUROPONDS – A European Federation of Freshwater Sciences 3rd fresh project bemutatás. XV. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Agárd. 2021.
- Krasznai-Kun, E. Á., Boda, P., **Bozóki, T.**, Várbíró, G. (2019). Differences in the structural and functional organization of macroinvertebrate communities in the sub-basins of the Tisza River 11th Symposium for European Freshwater Sciences. Zágráb. 2019.
- Szeles, J., **Bozóki, T.**, Kókai, Zs., Harnos, K., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2019). Food web of artificial ponds near Ipoly (Ipel') floodplain. 7th International Conference Selected Aspects of Integrated Environmental Management. Zvolen és Banská Štiavnica. 2019.
- Boda, P., **Bozóki, T.**, Mauchart, P., Pernecker, B., Móra, A., Csabai, Z. (2018) Lessons learned in lab experiments on habitat selection and intraspecific competition of *Aphelocheirus aestivalis* (Fabr.) (Heteroptera: Nepomorpha). 3rd Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Lodz. 2018.
- Szeles, J., Tamás, M., **Bozóki, T.**, Boda, P., Kraszna, E., Gyulai, I., Kókai, Zs., Nagy, S. A., Várbíró, G. (2018). Artificial ponds in the floodplain – More than refugia for amphibians. 3rd Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Lodz. 2018.
- Bozóki, T.**, Krasznai-Kun, E. Á., Csercsa, A., Várbíró, G., Boda, P. (2018). Temporal and spatial dynamics in aquatic macroinvertebrate communities along a small urban stream. 3rd Central European Symposium for Aquatic Macroinvertebrate Research. Lodz. 2018.

- Szeles, J., Tamás, M., Krakomperger, M., **Bozóki, T.**, Krasznai, E. Á., Viski, V. B., Gyulai, I., Várbíró, G. (2017). Vízi makrogerinctelen taxonok megjelenése Ipoly menti időszakos vízterekben. XIII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Pécs. 2017.
- Csercsa, A., **Bozóki, T.**, Krasznai, E. Á., Várbíró, G., Ficsór, M., Boda, P. (2015). Az Eger-patak hidrozoológiai vizsgálata. XII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Csapod. 2015.
- Csercsa, A., Krasznai, E. Á., Várbíró, G., Boda, P., Bódis, E., **Bozóki, T.**, Csabai, Z., Mauchart, P., Tóth, M., Móra, A., Árva, D., Szivák, I., Erős, T. (2015). Környezeti tényezők hatásai különböző típusú vízfolyások makrogerinctelen közösségére. XII. Makroszkopikus Vízi Gerinctelenek Kutatási Konferencia. Csapod. 2015.
- Bozóki, T.**, Bakonyi, G., Vásárhelyi, T., Várbíró, G., Boda, P. (2014). Változások a hazai vízi- és vízfelszíni poloskafaunában az első fajlistáktól napjainkig. LVI. Hidrobiológus Napok. Tihany. 2014.

7. Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani két témavezetőmnek dr. Csabai Zoltánnak a Pécsi Tudományegyetem Természettudományi Kar Hidrobiológiai Tanszék vezetőjének és dr. Boda Pálnak a Magyar Kutatási Hálózat Ökológiai Kutatóközpont Vízi Ökológiai Intézet tudományos főmunkatársának, hogy irányították a munkámat és a doktori képzés minden fázisában a lehető legtöbbet megtettek azért, hogy sikeresen elvégezzem a képzést és sikeres disszertációval fejezzem be tanulmányaimat.

Köszönöm a Magyar Kutatási Hálózat (HUN-REN) Ökológiai Kutatóközpont Vízi Ökológiai Intézet Makroszkopikus Vízi Gerinctelen Kutatócsoport minden tagjának, hogy segítettek a tudományos munka minden fázisában. Külön kiemelném dr. Várbíró Gábort, aki statisztikai tudásával nagy segítséget nyújtott az adatelemzések során.

Köszönöm a Magyar Kutatási Hálózat (HUN-REN) Ökológiai Kutatóközpont Tisza-kutató Osztálynak, hogy szakmai és intézményi háttérrel biztosítottak a doktori munkám elvégzéséhez.

Köszönet illeti a Pécsi Tudományegyetem TTK Hidrobiológiai Tanszék minden dolgozóját és hallgatóját, akik szintén sok segítséget nyújtottak a doktori munkám elkészüléséhez.

Köszönöm a Hortobágy Természetvédelmi Egyesület vezető tagjainak, hogy segítettek a terepi munkák során és részletes betekintést engedtek a természetvédelmi helyreállítási munkák minden fázisába.

Külön köszönet illeti Ficsór Márkot, a Borsod-Abaúj-Zemplén Vármegyei Kormányhivatal Népegészségügyi Főosztálya Környezetvédelmi Mérőközpontjának biológusát és a PTE TTK Biológiai és Sportbiológiai Doktori Iskola volt PhD hallgatóját, hogy végig segített és támogatott a közösen elvégzett doktori képzés során.

Végül köszönöm az egész családom minden tagjának, feleségemnek, szüleimnek és testvéremnek, hogy támogattak, biztattak és olyan háttérrel biztosítottak, mely lehetővé tette, hogy elvégezzem a doktori képzést.

Jelen doktori munka a Pécsi Tudományegyetem Biológiai és Sport biológiai Doktori Iskola anyagi támogatásának köszönhetően valósult meg. A dolgozatban bemutatott eredmények elérésében jelentős segítséget nyújtottak a következő pályázatok: NKFIH OTKA FK-135136; 2022/2023 Új Nemzeti Kiválóság Program - Kulturális és Innovációs Minisztérium ÚNKP-22-3-II.

FÜGGELÉK

1. táblázat: A mintavételi szakaszok hidrológiai állapotai a mintavételek és a további két hidrológiai felmérés során. F: áramló víz; D: száraz meder

szakasz kód	szakasz típus	kiszáradási események száma	2018 Október	2019 Február	2019 Április	2019 Július	2020 Július	2020 Szeptember	2020 Október	2020 December	2021 Február	2021 Május
P-1	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-2	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-3	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-4	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-5	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-8	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-10	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-11	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-12	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-15	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-19	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-22	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-30	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-32	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-37	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-42	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-44	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
P-45	állandó	0	F	F	F	F	F	F	F	F	F	F
I-6	időszakos	1	F	F	F	F	F	D	F	F	F	F
I-18	időszakos	1	F	F	F	F	F	D	F	F	F	F
I-20	időszakos	1	F	F	F	F	F	D	F	F	F	F
I-24	időszakos	1	F	F	F	F	F	D	F	F	F	F
I-31	időszakos	1	F	F	D	F	F	F	F	F	F	F
I-47	időszakos	1	F	F	F	D	F	F	F	F	F	F
I-9	időszakos	2	F	F	F	F	D	D	F	F	F	F
I-14	időszakos	2	F	F	F	F	D	D	F	F	F	F
I-23	időszakos	2	F	F	F	F	D	D	F	F	F	F
I-35	időszakos	2	F	F	F	F	D	F	F	D	F	F
I-13	időszakos	3	F	F	F	D	D	D	F	F	F	F
I-16	időszakos	3	F	F	F	F	D	D	D	F	F	F
I-25	időszakos	3	F	F	F	F	D	D	D	F	F	F
I-36	időszakos	3	F	F	F	F	D	D	D	F	F	F
I-38	időszakos	3	F	F	F	F	D	D	D	F	F	F
I-39	időszakos	3	F	F	F	F	D	D	D	F	F	F
I-21	időszakos	5	D	F	F	F	D	D	D	D	F	F
I-27	időszakos	5	F	D	F	F	F	D	D	D	F	D
I-40	időszakos	6	D	F	F	D	D	D	D	D	F	F
I-49	időszakos	8	D	D	D	D	D	D	D	D	F	F
I-28	időszakos	9	F	D	D	D	D	D	D	D	D	D
I-48	időszakos	9	D	F	D	D	D	D	D	D	D	D

2. táblázat: A kiválasztott 12 jelleg 62 jellegállapota és besorolásuk jellegállapot-csoportokba: rezisztens – RT; reziliens – RL; nem rezisztens – non RT; nem reziliens – non RL.

	a jelleg neve	a jellegállapot neve	kód	csoport	
rezisztens jellegek	maximális testméret (cm)	≤ 0.25	mbs1	RT	
		0.25-0.5	mbs2	RT	
		0.5-1	mbs3	non RT	
		1-2	mbs4	non RT	
		2-4	mbs5	non RT	
		4-8	mbs6	non RT	
		>8	mbs7	non RT	
	légzés	bőrlégzés	res1	non RT	
		kopoltyú	res2	non RT	
		plasztron	res3	non RT	
		légső (légköri)	res4	RT	
		hidrosztatikus vezikulum (légköri)	res5	RT	
	ellenálló képesség (Tachet)	tojás	ref1	RT	
		kitartó képletek	ref2	RT	
		kiszáradás elleni védelem (ház)	ref3	RT	
		diapauza vagy nyugalmi állapot	ref4	RT	
		nincs	ref5	non RT	
	áramlási sebesség preferencia (Tachet)	álló víz	cuv1	RT	
		lassú áramlás	cuv2	RT	
		közepes áramlás	cuv3	non RT	
		gyors áramlás	cuv4	non RT	
	áramlási típus preferencia	limnobiont	cup1	RT	
		monofil	cup2	RT	
		limno- to rheofil	cup3	RT	
		rheo- to limnofil	cup4	RT	
		rheofil	cup5	non RT	
		rheobiont	cup6	non RT	
		indiferens	cup7	non RT	
	reziliens jellegek	szárnypár típus	nincs szárny	wpt1	non RL
			1 pár + halters	wpt2	non RL
			1 pár + 1 pár kicsi hátsó szárny	wpt3	non RL
			1 pár + fedőszárny vagy félfedő	wpt4	RL
			2 egyforma méretű szárny	wpt5	RL
		kifejlett életciklus hossza	< 1 hét	als1	non RL
			1 hét – 1 hónap	als2	non RL
		1 hónap – 1 év	als3	RL	
		≥ 1 év	als4	RL	
teljes életciklus időtartama		≤ 1 év	lcd1	RL	
		> 1 év	lcd2	non RL	
lesodródásra való hajlam		ritka	ptd1	non RL	
		alkalmanként	ptd2	RL	
		gyakori	ptd3	RL	
szaporodás (Tachet)		ovovivipar	rep1	RL	
		izolált tojás, lebegő	rep2	non RL	
		izolált tojás, rögzített	rep3	non RL	
		tojások, rögzített	rep4	non RL	
		tojások, szabadonálló	rep5	non RL	
		tojások, növényzetre rakott	rep6	non RL	
		tojások, szárazföldre rakott	rep7	RL	
		aszexuális szaporodás	rep8	RL	
helyváltoztatás és aljzat kapcsolata (Tachet)		repülő	lsr1	RL	
		felszínen úszó	lsr2	RL	
		úszó	lsr3	RL	
		kapaszkodó	lsr4	non RL	
		ásó (epibentikus)	lsr5	non RL	
		ásó (endobentikus)	lsr6	RL	
		időszakosan rögzült	lsr7	non RL	
		állandóan rögzült	lsr8	non RL	
diszperziós stratégia		vízben passzív	dis1	non RL	
		vízben aktív	dis2	RL	
		levegőben passzív	dis3	non RL	
		levegőben aktív	dis4	RL	

3. táblázat: A szakaszok (időszakos és állandó) és a jellegállapotok közötti kapcsolatok. A jellegállapotok és a szakaszok (az állandó és az időszakos) közötti kapcsolatokat vizsgálatához a BiomonitorR R csomagot használtuk az Indicator Taxa Analysis funkcióval. A `plot_indicator_taxa` függvény Az IndVal elemzés során egyaránt figyelembe veszi a jelenlét-hiány és abundancia adatokat.

Jellegállapot-csoportok	Jellegállapot-csoport kódok	Jellegállapot neve	jellegállapot kód	IndVal érték az állandó szakaszon	IndVal érték az időszakos szakaszon	IndVal érték a két szakaszon együtt	Kapcsolódás időszakos vagy évelő szakaszokhoz	p-érték	szignifikancia érték 0.001***, 0.005**, 0.05*	A 6. ábrán való feltüntetése
Reziliens	RL	teljes életciklus időtartama ≤ 1 év	lcd1	0,686	0,728	1	időszakos	0.017	*	Igen
Reziliens	RL	diszperziós stratégia – vízben aktív	dis2	0,722	0,692	1	állandó	0.011	*	Igen
nem-Reziliens	non RL	diszperziós stratégia – vízben passzív	dis1	0,733	0,680	1	állandó	0.001	***	Igen
Rezisztens	RT	áramlási sebesség preferencia – lassú áramlás	cuv2	0,714	0,695	0,996	állandó	0.036	*	Igen
nem-Rezisztens	non RT	áramlási sebesség preferencia – közepes áramlás	cuv3	0,742	0,665	0,996	állandó	0.001	***	Igen
nem-Rezisztens	non RT	légzés – kopolyú	res2	0,728	0,675	0,993	állandó	0.001	***	Igen
Reziliens	RL	kifejlett életciklus hossza ≥ 1 hónap – 1 év	als3	0,655	0,741	0,989	időszakos	0.001	***	Igen
Rezisztens	RT	áramlási sebesség preferencia – állóvíz	cuv1	0,676	0,721	0,989	időszakos	0.001	***	Igen
nem-Rezisztens	non RT	ellenálló képesség – nincs	ref5	0,742	0,655	0,989	állandó	0.001	***	Igen
Reziliens	RL	szaporodás – ovovivipar	rep1	0,719	0,676	0,987	állandó	0.047	*	Igen
nem-Reziliens	non RL	szárny pár típus – nincs szárny	wpt1	0,729	0,655	0,980	állandó	0.005	**	Igen
Reziliens	RL	kifejlett életciklus hossza ≥ 1 év	als4	0,737	0,644	0,978	állandó	0.002	**	Igen
Reziliens	RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – ásó (endobentikus)	lsr6	0,705	0,625	0,942	állandó	0.010	**	Igen
Reziliens	RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – úszó	lsr3	0,733	0,567	0,922	állandó	0.001	***	Igen
Reziliens	RL	lesodródásra való hajlam – gyakori	ptd3	0,698	0,589	0,912	állandó	0.003	**	Igen
nem-Rezisztens	non RT	áramlási sebesség preferencia – gyors áramlás	cuv4	0,700	0,581	0,908	állandó	0.003	**	Igen
nem-Rezisztens	non RT	maximális testméret $\rightarrow 2-4$	mbs5	0,705	0,567	0,902	állandó	0.005	**	Igen
nem-Rezisztens	non RT	áramlási típus preferencia – rheofil	cup5	0,649	0,408	0,751	állandó	0.001	***	Igen
nem-Rezisztens	non RT	maximális testméret $\rightarrow 0.5-1$	mbs3	0,400	0,556	0,674	időszakos	0.011	*	Igen

Reziliens	RL	diszperziós stratégia – levegőben aktív	dis4	0,381	0,554	0,660	időszakos	0.004	**	Igen
nem-Reziliens	non RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – ásó (epibentikus)	lsr5	0,328	0,606	0,657	időszakos	0.001	***	Igen
nem-Rezisztens	non RT	légzés – tegument	res1	0,353	0,571	0,652	időszakos	0.002	**	Igen
nem-Rezisztens	non RT	maximális testméret – > 1-2	mbs4	0,678	0,705	0,978				
nem-Reziliens	non RL	lesodródásra való hajlam – ritka	ptd1	0,687	0,726	1				
nem-Reziliens	non RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – kapaszkodó	lsr4	0,717	0,697	1				
nem-Reziliens	non RL	teljes életciklus időtartama – > 1 year	cd2	0,719	0,679	0,989				
Reziliens	RL	lesodródásra való hajlam - alkalmankénti	ptd2	0,700	0,664	0,965				
Rezisztens	RT	maximális testméret – > .25-.5	mbs2	0,425	0,427	0,602				
Rezisztens	RT	ellenálló képesség – diapauza vagy nyugalmi állapot	ref4	0,253	0,561	0,571	időszakos	0.001	***	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
Rezisztens	RT	ellenálló képesség - tojás	ref1	0,286	0,512	0,561	időszakos	0.003	**	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Reziliens	non RL	diszperziós stratégia – levegőben passzív	dis3	0,321	0,371	0,488				
nem-Reziliens	non RL	szaporodás – izolált tojás, rögzített	rep3	0,160	0,531	0,484	időszakos	0.001	***	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Rezisztens	non RT	áramlási típus preferencia - indifferens	cup7	0,239	0,434	0,473	időszakos	0.015	*	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Reziliens	non RL	szaporodás – tojások, rögzített	rep4	0,379	0,287	0,473				
Reziliens	RL	szárnypr típus – 2 egyforma méretű szárny	wpt5	0,185	0,482	0,469	időszakos	0.001	***	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Reziliens	non RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – időszakosan rögzült	lsr7	0,226	0,441	0,469	időszakos	0.004	**	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Reziliens	non RL	szárnypár típus – 1 pár + 1 pár kicsi hátsó szárny	wpt3	0,277	0,383	0,465				
nem-Reziliens	non RL	kifejlett életciklus hossza – < 1 hét	als1	0,282	0,378	0,465				
nem-Reziliens	non RL	kifejlett életciklus hossza – ≥ 1 hét – 1 hónap	als2	0,101	0,233	0,234				
nem-Reziliens	non RL	szaporodás – izolált tojások, lebegő	rep2	0,025	0,251	0,191	időszakos	0.004	**	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
Reziliens	RL	szárnypár típus – 1 pár + fedőszárny vagy félfedő	wpt4	0,198	0,055	0,182				
Rezisztens	RT	légzés – légcső (légköri)	res4	0,027	0,204	0,160	időszakos	0.044	*	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Rezisztens	non RT	légzés – plaztron	res3	0,221	0,000	0,160	állandó	0.014	*	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.
nem-Reziliens	non RL	szaporodás – tojások, növényzetre rakott	rep6	0,066	0,145	0,148				
Rezisztens	RT	áramlási típus preferencia – rheo- limnofil között	cup4	0,000	0,175	0,121	időszakos	0.043	*	Nem, az alacsony IndVal érték miatt.

Reziliens	RL	szaporodás – tojások, szárazföldre rakott	rep7	0,000	0,152	0,105				
Reziliens	RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – felszínen úszó	lsr2	0,058	0,063	0,086				
Rezisztens	RT	áramlási típus preferencia - limno- és rheofil között	cup3	0,000	0,088	0,061				
Reziliens	RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – repülő	lsr1	0,000	0,088	0,061				
Rezisztens	RT	ellenálló képesség – kitaró képletek	ref2	0,000	0,088	0,061				
nem-Rezisztens	non RT	maximális testméret – > 4-8	mbs6	0,084	0,000	0,061				
A kis százalékos arány miatt kimaradt az elemzésből										
Rezisztens	RT	maximális testméret – ≤ 0.25								
nem-Rezisztens	non RT	maximális testméret – > 8								
Rezisztens	RT	légzés – hidrosztatikus vezikulum (légköri)								
Rezisztens	RT	ellenálló képesség – kiszáradás elleni védelem (ház)								
Rezisztens	RT	áramlási típus preferencia – limnobiont								
Rezisztens	RT	áramlási típus preferencia – limnofil								
nem-Rezisztens	non RT	áramlási típus preferencia – rheobiont								
nem-Reziliens	non RL	szárnypár típus – 1 pár + billér								
nem-Reziliens	non RL	szaporodás – tojások, szabadon álló								
Reziliens	RL	szaporodás – aszexuális szaporodás								
nem-Reziliens	non RL	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata – állandóan rögzült								

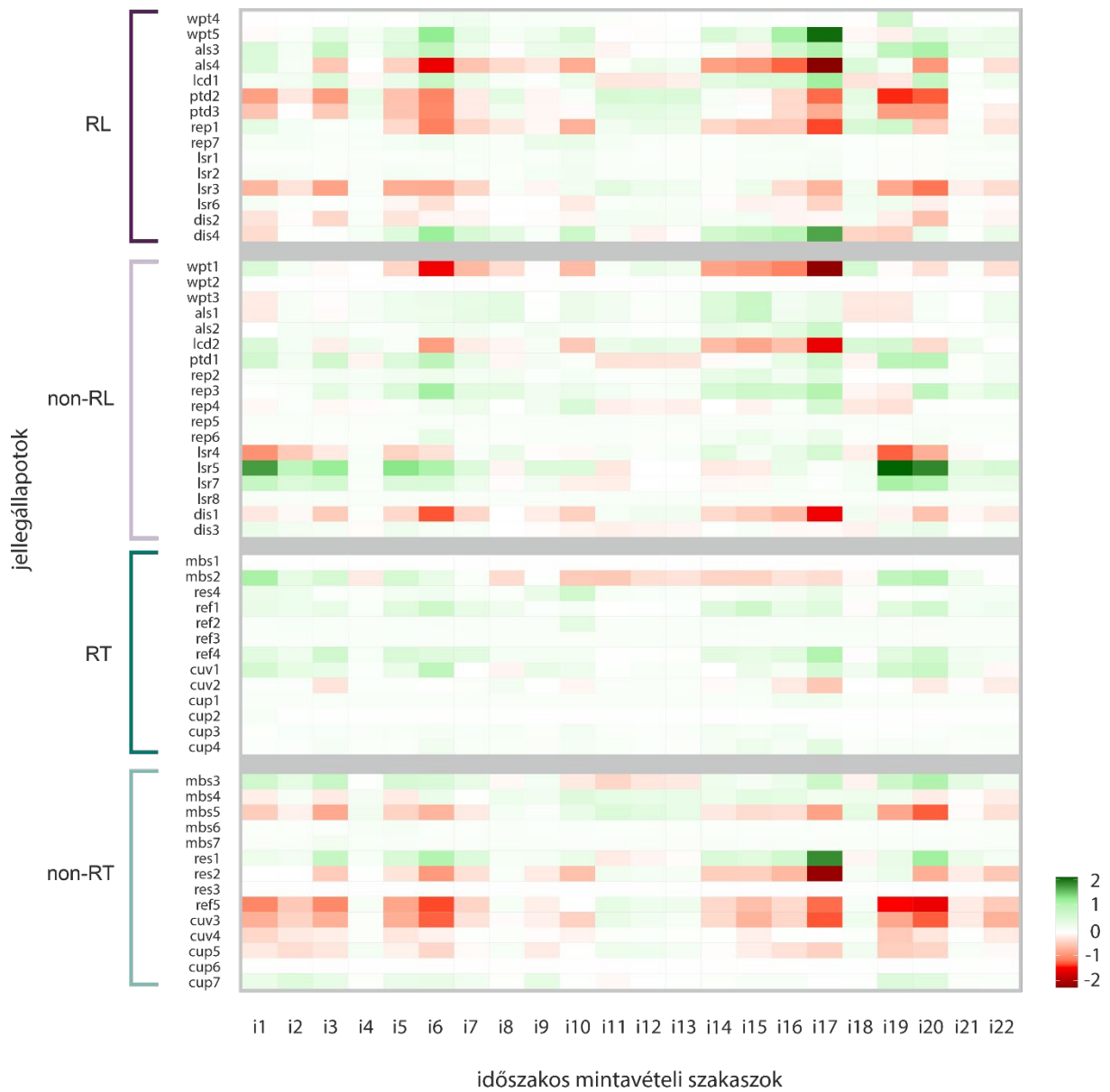
4. táblázat: Az elemzés során használt funkcionális jellegek listája

	Fajsztintű jellegek
1	vízfolyás zonáció preferencia
2	táplálkozási típus
3	áramlási típus preferencia
4	helyváltoztatás típusa
5	hidrológiai preferencia
6	hőmérséklet tartomány preferencia
7	hosszmenti elterjedés
8	táplálkozás (Tachet)
9	potamál preferencia
10	áramlási sebesség preferencia (Tachet)
11	rhithral preferencia
12	rheo index
13	pH preferencia
14	pH preferencia (Tachet)
15	keresztirányú eloszlás
16	tengerszintfeletti magasság preferencia (Tachet)
17	aljzat preferencia (Tachet)
18	sótartalom preferencia (Tachet)
19	táplálkozási forma (Tachet)
20	légzés (Tachet)
21	maximális testméret (Tachet)
22	diszperzió (Tachet)
23	vízi életforma típusok (Tachet)
24	szaporodás (Tachet)
25	sótartalom preferencia
26	trofikus szint preferencia (Tachet)
27	éves szaporodási ciklusok száma (Tachet)
28	lárav fejlődési ciklusa
29	indikátor fajok
30	teljes életciklus időtartama (Tachet)
	Génusz-szintű jellegek
1	táplálkozási típus
2	helyváltoztatás és aljzat kapcsolata (Tachet)
3	sótartalom preferencia (Tachet)
4	tengerszintfeletti magasság preferencia (Tachet)
5	vízi életszakaszok (Tachet)
6	áramlási sebesség preferencia (Tachet)
7	diszperzió (Tachet)
8	táplálkozási forma (Tachet)
9	táplálék (Tachet)
10	teljes életciklus időtartama (Tachet)
11	hosszmenti elterjedés
12	maximális testméret (Tachet)
13	pH preferencia (Tachet)
14	éves szaporodási ciklusok száma (Tachet)
15	szaporodás (Tachet)
16	aljzat preferencia (Tachet)
17	transversal distribution according to Tachet
18	trofikus szint preferencia (Tachet)
19	rezisztencia (Tachet)
20	hőmérséklet preferencia (Tachet)
21	helyváltoztatás típusa
22	áramlási típus preferencia
23	rhithral preferencia
24	potamál preferencia

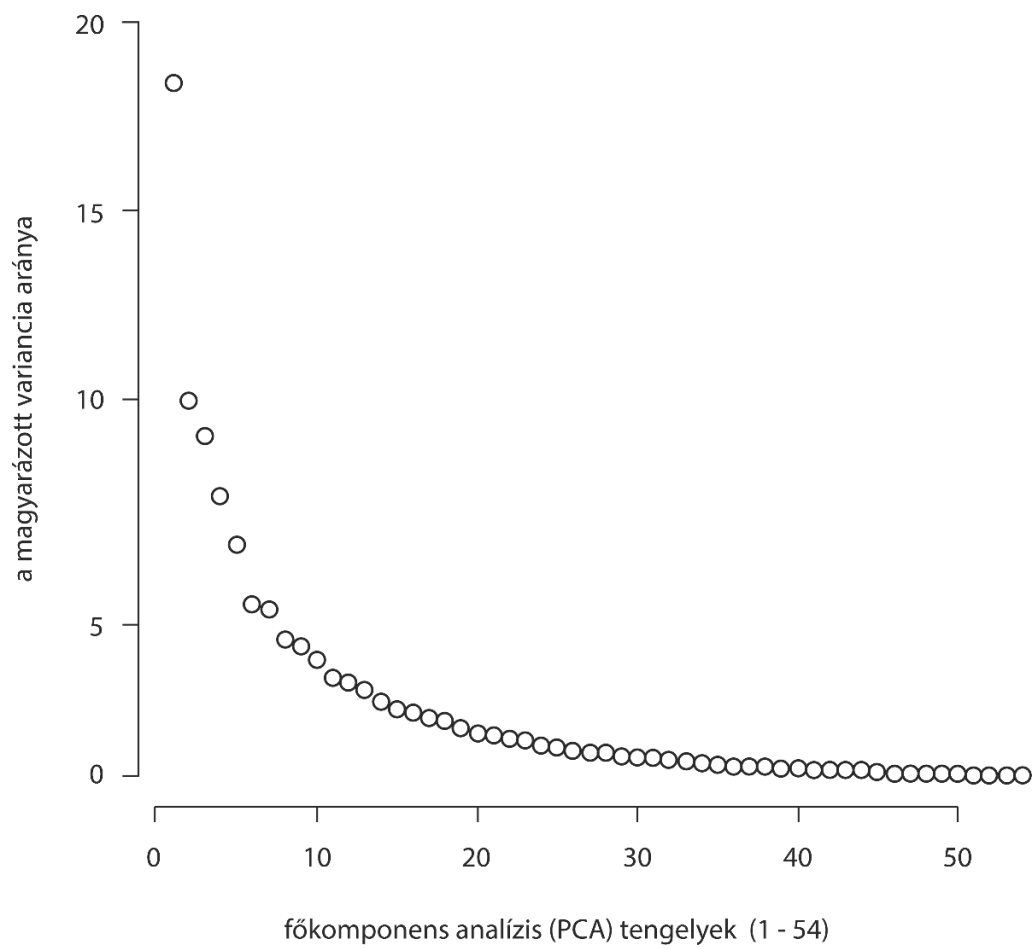
5. táblázat: Az ANOVA elemzés szignifikancia értékei, ns: nem szignifikáns értékek, a vastag betűs számok $p < 0,05$; NA: az adott szinten nem található megfelelő mennyiségű jellegadat az elemzéshez. ** a Tukey-tesztek alapján tartós változásokat mutatnak, * a Tukey-tesztek alapján változást mutatnak.

Jellegek	Faj szint		Nemzetség szint	
	Shannon		Shannon	
	V	K	V	K
tengerszintfeletti magasság preferencia (Tachet)	ns	ns	ns	ns
vízi életforma típusok (Tachet)	ns	ns	ns	ns
áramlási típus preferencia	ns	ns	ns	ns
áramlási sebesség preferencia (Tachet)	ns	0,046*	ns	0,002*
diszperzió (Tachet)	ns	ns	ns	<0,000*
táplálkozási forma (Tachet)	ns	0,003**	ns	ns
táplálkozási típus	ns	0,001*	0,002**	ns
táplálék (Tachet)	ns	ns	0,008**	<0,000*
hidrológiai preferencia	ns	ns	NA	NA
indikátor fajok	ns	ns	NA	NA
lárva fejlődési ciklusa	0,007**	0,034**	NA	NA
teljes életciklus időtartama (Tachet)	NA	NA	<0,000**	<0,000*
helyváltoztatás és aljzat kapcsolata (Tachet)	NA	NA	ns	<0,000*
helyváltoztatás típusa	ns	0,014*	ns	ns
hosszmenti elterjedés	ns	0,003*	ns	<0,000**
maximális testméret (Tachet)	ns	ns	ns	0,002*
pH preferencia (Tachet)	ns	ns	ns	<0,000*
pH preferencia	ns	0,012*	NA	NA
éves szaporodási ciklusok száma (Tachet)	ns	ns	ns	0,001**
szaporodás (Tachet)	ns	ns	ns	ns
rezisztencia (Tachet)	NA	NA	0,004*	<0,000*
légzés (Tachet)	ns	ns	ns	0,002*
sótartalom preferencia (Tachet)	ns	ns	<0,000**	<0,000**
vízfolyás zonáció preferencia	ns	<0,000*	NA	NA
aljzat preferencia (Tachet)	ns	0,009*	ns	ns
hőmérséklet preferencia (Tachet)	NA	NA	ns	<0,000*
hőmérséklet tartomány preferencia	<0,000**	0,013**	NA	NA
keresztirányú eloszlás	ns	0,015*	ns	0,001*
trofikus szint preferencia (Tachet)	ns	ns	ns	ns
szignifikáns jellegek / össz jelleg száma (%)	7.69	42.31	20.83	58.33

Jellegek	Faj szint		Nemzetség szint	
	V	K	V	K
	potamál preferencia	ns	0,002*	<0,000**
rheo index	ns	0,003*	NA	NA
rhithral preferencia	ns	0,007*	ns	ns
sótartalom preferencia	0,023*	<0,000**	NA	NA



1. ábra: Az időszakos szakaszok CWM értékeinek eltérése az állandó szakaszok átlagos CWM értékeitől. A piros és a zöld szín az állandó szakaszoktól való negatív és pozitív eltérést jelöli. A színek árnyalatai az állandó szakaszoktól való eltérés mértékét jelöli.



2. ábra: A főkomponensek által magyarázott variancia aránya

A doktori értekezés alapjául szolgáló tudományos közlemények



Resistance not resilience traits structure macroinvertebrate communities in newly drying stream sections

Tamás Bozóki · Gábor Várbíró ·
Zoltán Csabai · Dénes Schmera · Pál Boda

Received: 12 January 2024 / Revised: 28 February 2024 / Accepted: 7 March 2024
© The Author(s) 2024

Abstract Transitioning from perennial to non-perennial flow regimes causes ecological shifts in aquatic communities. Aquatic macroinvertebrates deploy resistance and resilience strategies to cope with flow intermittency, crucial in rivers with long-term seasonal dry episodes. Less is known, about how these strategies support community persistence in streams that only recently have experienced drying, and where local assemblages lack such adaptations. Our study conducted two four-season campaigns, separated by a one-year break, to assess macroinvertebrate responses in newly drying intermittent streams by comparing intermittent and perennial stream sections. We characterize communities from structural

and functional perspectives, and then evaluate the response at the trait state level. We observed a decline in taxa richness and abundance, but not structural diversity, in response to flow intermittency. Resistance traits are more important than resilient traits in structuring macroinvertebrate communities in newly intermittent stream sections. Taxa in intermittent sections exhibit a smaller trait space, indicating lower functional redundancy. The macroinvertebrate response to intermittency lacks a predictable pattern, suggesting time-dependent and trait-state-specific colonization by adapted taxa and community assembly with resistance and resilience strategies. As river drought increases due to climate change, recognizing the temporal dimension becomes crucial for understanding ecological responses to intermittency.

Handling editor: Sally A. Entrekin

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s10750-024-05518-1>.

T. Bozóki (✉) · G. Várbíró · Z. Csabai · P. Boda
Institute of Aquatic Ecology, HUN-REN Centre
for Ecological Research, Bem tér 18/c, Debrecen 4026,
Hungary
e-mail: bozoki.tamas@ecolres.hu

T. Bozóki · Z. Csabai
Department of Hydrobiology, Faculty of Sciences,
University of Pécs, Ifjúság útja 6, Pécs 7624, Hungary

Z. Csabai · D. Schmera
HUN-REN Balaton Limnological Research Institute,
Klebelsberg Kuno utca 3, Tihany 8237, Hungary

Keywords Community assembly · Drought ·
Functional trait · Hydrological regime · Trait space

Introduction

Global change affects stream communities directly and indirectly through changes in flow regimes (Arnell & Gosling, 2013; Schneider et al., 2013). A global increase in the spatial and temporal extent of river drying, representing a fundamental shift in the hydrological regime of newly intermittent streams (Carey et al., 2021; Zipper et al., 2021; Lucas-Picher et al., 2022) is predicted to continue (Palmer et al.,

2008). The interactive effects of global change and anthropogenic pressures, such as water abstraction and impoundment, lead to more frequent dry phases by influencing stream flow dynamics (Messenger et al., 2021; Cunillera-Montcusí et al., 2023). Intermittent rivers constitute more than 50% of the total length of the current global river network (Datry et al., 2014; Messenger et al., 2021). Low-order streams are more at risk of drying due to their small size and low discharge because they can form more than 70% of river networks, the global river network is also strongly affected by drying (Lowe & Likens, 2005; Döll & Schmied, 2012; Datry et al., 2014, 2018). The shift from perennial to non-perennial flow regimes causes substantial changes in community and ecosystem dynamics (Aspin et al., 2018; Crabot et al., 2021a, 2021b; Carey et al., 2023).

The taxonomic alpha diversity of macroinvertebrates is generally lower in intermittent compared to perennial streams across regions, seasons, network positions and stream types (Bonada et al., 2007; Soria et al., 2017; Carey et al., 2023). Environmental filtering acts on traits rather than species, and therefore, the functional aspects of communities are receiving increasing attention. Resistance and resilience are the most important strategies that enable aquatic organisms to survive drying events (Bogan et al., 2015, 2017; Chessman, 2015; Strachan et al., 2015; Aspin et al., 2019). Resistance reflects the ability of the species—and cumulatively the community—to survive the dry phase locally, while resilience describes the capacity to recolonize after water returns (Bogan et al., 2017; Carey et al., 2021).

Our knowledge of how macroinvertebrate assemblages respond to drought originates from the regions where seasonal drought is a natural phenomenon and has occurred historically or has been observed in the past decade (e.g. Australia: Rolls et al., 2016, Mediterranean: Bonada et al. 2007, United Kingdom: Hill et al., 2019; Sarremejane et al., 2020b; and several regions reviewed in Acuña et al., 2017). In contrast, shifts from perennial to intermittent flow are a relatively new phenomenon in the Continental biogeographical region (including the Pannonian ecoregion, Vanneville et al. 2012) of Europe (Rubel & Kottek, 2010; Arnell & Gosling, 2013; Bartholy et al., 2014). Despite predicted increases in climatic extremity and associated river drying (IPCC, 2021), few studies have characterized ecological responses

to the transition from perennial to intermittent flow, including the mechanisms and processes that drive macroinvertebrate community responses to unprecedented river drying (Řezníčková et al. 2007; Pařil et al., 2019; Crabot et al., 2021a, 2021b). Characterizing how macroinvertebrate communities respond to the first dry phase in newly intermittent rivers can help to develop strategies that support the resilience of ecosystems adapting to climate change.

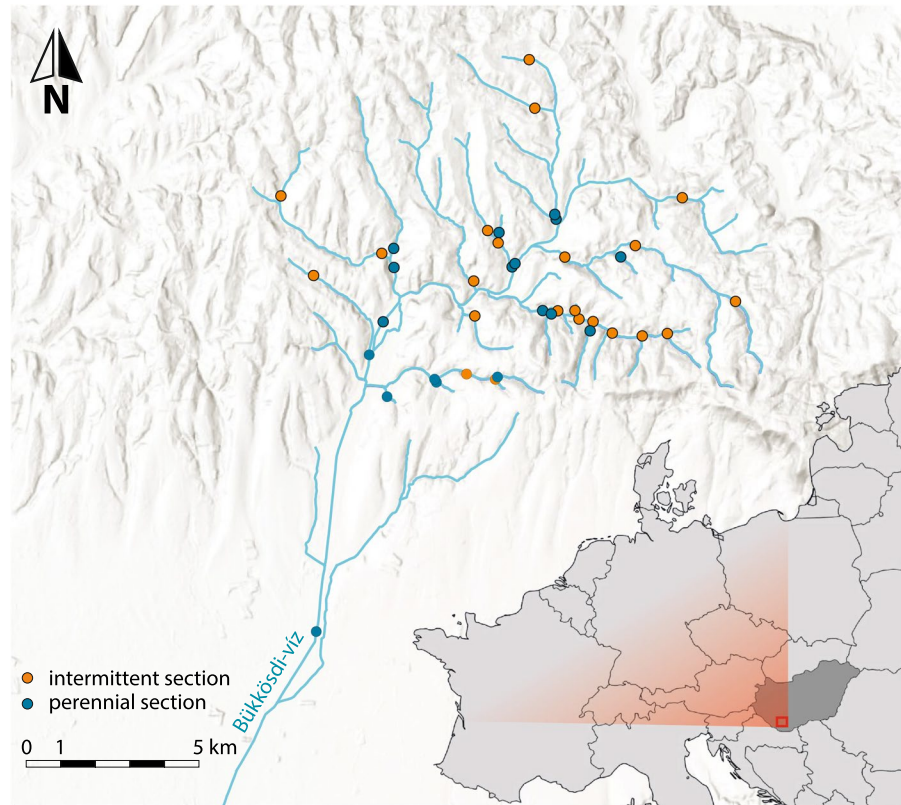
This study aimed to report the response of macroinvertebrate assemblages in previously perennial streams to the first appearance of drying. We characterize communities from a functional perspective and evaluate the response at the trait state level. To achieve this, we surveyed macroinvertebrate assemblages during and after the first drying event at multiple sites in a river network, and compared the perennial and intermittent sections, to characterize how assemblages adapted to perennial flow response to the first drying event in newly intermittent streams. We hypothesized that traits promoting resistance and resilience strategies are more important in structuring macroinvertebrate communities in newly drying intermittent stream sections compared to perennial ones.

Material and methods

Study area

Field sampling was performed across a dendritic river network, the Bükkösi-víz catchment, located in the Mecsek mountains in south-west Hungary (Fig. 1) within the Pannonian ecoregion (Vanneville et al. 2012). The recent climate is mainly temperate with a slight sub-Mediterranean influence, resulting in a moderately cool and dry climate. The annual temperature is 10.0–10.2 °C, the total annual sunshine duration is more than 2,000 h, and the average annual precipitation is approximately is around 760 mm, with slight differences among seasons (Ács et al., 2015; Mezősi, 2017). In the vicinity of the sampling site, as evidenced by data spanning the years 1991 to 2020, summer exhibits warm temperatures (mean: +21.4 °C) accompanied by notable precipitation (mean: 72.3 mm), while winter is characterized by cold temperatures (mean: +1.2 °C) and low precipitation levels (mean: 38.7 mm). Spring is marked by moderate temperatures (mean: +11.6 °C)

Fig. 1 The study area is within the Bükkösi-víz catchment, located in the Mecsek mountains in south-west Hungary



and precipitation (mean: 53 mm), whereas autumn experiences a gradual decline in temperatures (mean: +11.6 °C) coupled with an increase in precipitation (mean: 60.3 mm) (OMSZ, 2024). Between 1981 and 2020, Hungary experienced a 1.7 °C increase in annual mean temperature, with the southwestern region, including the study site, showing a 1.5 °C rise. From 1901 to 2020, there was a 10% decrease in annual precipitation within the study area. Additionally, during this timeframe, the number of days with precipitation decreased by 17 days, while the longest dry period increased by 4 days (IEA, 2021). In line with global warming, regional temperatures are rising, and the study area is also becoming increasingly dry, rendering it one of the most vulnerable counties to drought and susceptible to the anticipated effects of drying (Buzási et al., 2021).

Sampling design

We studied 40 stream sections on first- to third-order streams including 18 perennial and 22 newly intermittent sections (Fig. 1). Sections alternating among

flowing, non-flowing and dry phases were collectively called intermittent sections. Streams are characterized by a negligible amount of aquatic macrovegetation (less than 5% coverage), and rocky streambeds. In the upper part of the catchment, streams are in near-natural reference conditions; modest settlements are situated along the primary stream branch (along the third-order main stem), with minimal anthropogenic impact. All study stream sections belong to the same type in the European Union Water Framework Directive typology, i.e. high-altitude, calcareous streams with small or medium catchment areas, and they share the same regional species pool (Boda et al., 2023). During the Summer of 2012, a notable occurrence of drying phases was observed in certain sections, coinciding with the region's record-breaking heatwave duration, particularly in the southeastern part of Europe, encompassing Hungary (Ionita et al. 2021). However, apart from a single short-term (five weeks) drying event in 2012, the studied streams were characterized by stable, perennial flow until 2018, when drying was observed in September in several sections of streams. Macroinvertebrate sampling

was initiated immediately after the onset of the first drying event.

Macroinvertebrate sampling

Macroinvertebrates were sampled seasonally in two four-season campaigns separated by a one-year break: in September 2018, February, April and July 2019; then in July and October 2020, and February and May 2021. Samples were collected if flowing water was present. Macroinvertebrate samplings were performed seasonally in eight sampling campaigns. Samples were collected using a standardized kick-and-sweep method with a 1-mm-mesh kick net with a 25 × 25 cm frame ensuring that all major habitat types were sampled in proportion to their occurrence (Boda et al., 2023). Each sample comprised 12 and 10 sample units in the first and second years, respectively. Each sample unit covers a 0.25 × 0.25 m area, thus the total sampling area was 0.625 m² for 10 sampling units, and 0.75 m² for 12 sample units, respectively. To account for the different numbers of sampling units in years 1 and 2, abundance data were converted to individuals m⁻². Samples were pre-sorted in the field to identify protected species, which were registered and released. The rest of the sample was preserved in 70% ethanol. In the laboratory, all samples were sorted and all individuals were identified to species level, except for Diptera and Turbellaria, which were identified to family level.

In addition to the dates of the biological samplings, the entire sampling area, including all sampling sections, was checked on two additional occasions (in September and December 2020), resulting in a total of 10 instances when the wet or dry phases in the streambed were registered during the sampling campaigns (Online Resource Table S1).

Data analysis

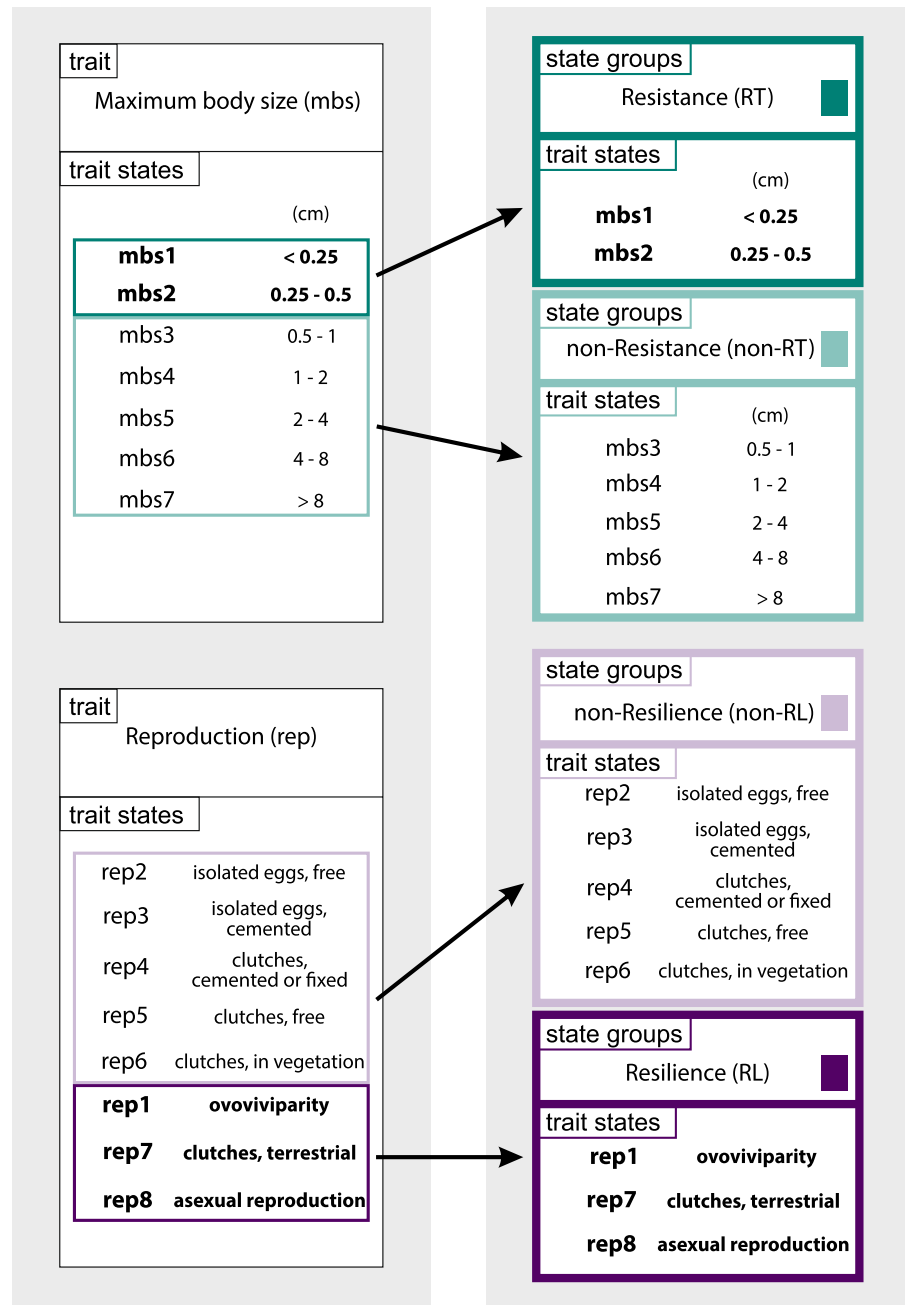
To investigate the spatial autocorrelation, a Mantel test was conducted using Pearson's product-moment for correlation with 999 permutations comparing compositional distance with both direct geographical and (along-stream) hydrological distances. We first created dissimilarity matrices for the taxa data by calculating the pairwise community dissimilarities using the Bray–Curtis distance, then for the spatial distance, we calculated the dissimilarity

matrices on pairwise Euclidean geographic and pairwise hydrological distances. The correlation between the geographical and hydrological distance was also tested. We calculated four structural metrics to compare macroinvertebrate assemblages in perennial and intermittent sections: mean taxa richness, abundance, Shannon diversity and evenness. The model matrix contains the calculated structural metrics, type (intermittent and perennial), sections and time. A linear mixed model was performed using the restricted maximum likelihood (REML) estimation method via the 'lmer' function in the lme4 R package (Bates et al., 2014), with section type (intermittent, perennial) as a fixed effect and sections and time (sampling date) as random effects.

A taxon can be referred to as a trait complex. As each taxon can possess several 'trait states' (i.e. trait categories or trait modalities), taxa can have a resistance-related trait state for one trait and a resilience-related trait state for another, while also possessing a non-related trait state. The functional trait data were gathered from the website freshwaterecology.info (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015) and the DISPERSE database (Sarremejane et al., 2020a). To ensure the highest coverage, we used genus- and family-level data. If a trait was included in both databases, we used the database that had a higher data coverage for our dataset. We selected 62 trait states across 12 trait categories, including biological traits and ecological preferences associated with drying (Online Resource, Table S2).

Drought-relevant traits can be linked to either resilience or resistance, as they are the two main mechanisms for survival that act in different ways (Stubbington et al., 2017). Based on (Stubbington et al., 2017), See Table 4.3.1), for each trait, we identified the trait states that do/do not promote survival in case of flow intermittency (Online Resource, Table S2). For instance, a small body size trait state enhances resistance by promoting movement into the hyporheic zone during drying episodes, whereas large body sizes do not (Fig. 2). The same principle applies to resilience, where certain types of reproduction (such as ovoviviparity, terrestrial clutches, or asexual reproduction) increase resilience by promoting survival during dry episodes, but other states (e.g. isolated eggs and free clutches) do not (Fig. 2). Considering these distributions, all 62 trait states were assigned to one of four trait groups: Resilience (RL),

Fig. 2 Conceptual explanation for the interpretation of traits, trait states and establishment of state groups. The flow chart shows the division of body size and reproduction traits, as examples of how traits were categorized into trait states and state groups



non-Resilience (non-RL), Resistance (RT), and non-Resistance (non-RT) (Online Resource, Table S2).

We then compiled a biotic matrix (sampling occasion × genus) of relative abundance data (percentage of individuals / m²) and a trait matrix (genus × trait state) filled with the values of fuzzy codes from the trait databases. We calculated community-weighted means (CWM) to estimate community trait values

weighted by the abundance of taxa in that community. Thus, combining these two matrices, a CWM matrix (sample × trait state) was calculated using Canoco (ter Braak & Smilauer, 1998). As a result, we got the CWM values for all sampling sections (both for intermittent and perennial sections) and the date for each state, respectively. The mean CWM values for each perennial and intermittent section, pertaining

to each trait state, were calculated, respectively. T-test was used to calculate the difference between CWM values of intermittent and perennial sections. For each intermittent section, we subsequently computed the difference between the CWM values of trait states and the mean CWM values derived from all perennial sections. Utilizing a bar chart, we graphically illustrated the range of these differences, spanning from the highest to the lowest, with the median value prominently displayed within each bar. To visualize the differences for each trait state in each intermittent section, respectively, we created heatmaps in the R package `ggplot2` (Garrett et al., 2018).

We plotted the trait states in each trait group associated with intermittent and perennial sections using the Indicator Taxa Analysis function in the `biomonitorR` package (Laini et al., 2022) with the Indicator Taxa Analysis function (`IndVal`; Dufrene & Legendre, 1997). The function `plot_indicator_taxa` implements the group-equalised `IndVal` for both presence-absence and abundance data (De Cáceres & Legendre, 2009). We visualized significant relationships and trait states with indicator values higher than 60 with a Sankey diagram that links indicator trait states (De Cáceres & Legendre, 2009) to perennial and intermittent sections.

We quantified the amount of functional trait space occupied by the macroinvertebrate assemblages in intermittent and perennial sections. Two trait states (respiration: hydrostatic vesicle [aerial]; reproduction: asexual) that showed zero variance were omitted from the analyses. Following Schmera et al. (2022), the values of trait states belonging to the same trait were standardised to an interval [0,1], then a centred principal component analysis of incomplete data (Podani et al., 2021) was used to produce functional trait space. The multidimensional convex hull volume for the first five axes was calculated following the methodology outlined by Cornwell et al. (2006).

Results

We collected 598,573 individuals belonging to 280 taxa, from which 160 were identified species level and at 13 higher taxa (10 Gastropoda, 1 Bivalvia, 7 Hirudinea, 6 Crustacea, 19 Ephemeroptera, 14 Odonata, 3 Plecoptera, 23 Heteroptera, 35 Coleoptera,

4 Megaloptera, 30 Trichoptera, 7 Diptera and 1 Turbellaria).

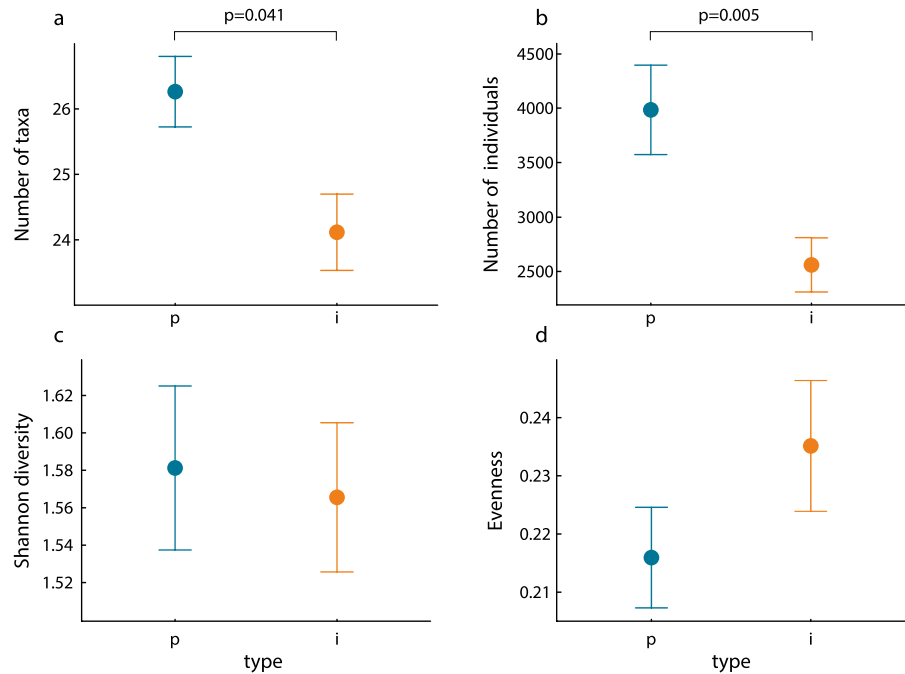
The total number of taxa in perennial sections was higher ($N=161$) than in intermittent sections ($N=142$). Forty taxa were found exclusively in perennial sections, 21 taxa in intermittent sections and 121 taxa were observed in both sections. Linear mixed effect models showed that taxa richness was higher in perennials compared to intermittent sections ($P=0.041$). Similarly, abundance was higher in perennial compared to intermittent sections ($P=0.005$). In contrast, Shannon diversity and evenness were comparable in both section types ($P=0.550$, $P=0.278$ respectively; Fig. 3, Online Resource, Table S3).

There was no significant correlation between the taxonomic composition matrix and either the geographical ($r=0.139$, $P=0.095$) or hydrological ($r=0.695$, $P=0.001$) distance matrices, compositional similarity among sites was comparable regardless of distances between sections. There was a significant correlation between the geographical and hydrological distance ($r=0.694$, $P=0.001$).

The range of changes in the intermittent sections varied highly among intermittent sampling sections (Fig. 4b). The largest range of changes was observed at the following trait states the ≥ 1 -year adult life span (als4), 2 similar-sized pairs of wings (wpt5), aerial active dispersal strategy (dis4), ovoviviparity reproduction (rep1) (RL); gill and tegument respiration (res2 and res1) [non-RT]; and No wings (Wpt1), burrower (lsr5) [non-RL]. RT states have generally a smaller range of changes (Fig. 4b). Individually, the smallest range of changes showed by clutches, free reproduction (Rep 5, non-RL), the housings against desiccation (ref3, RT), rheobiont in current preference (cup6, non-RT). Out of the 62 trait states, only three—the housings against desiccation (ref3-RT), rheobiont in current preference (cup6-non-RT) and preference for fast current velocity (cuv4-non-RT)—showed uniform pattern as they had negative deviations (red colour) in all intermittent sections compared to the mean of CWM of all perennial sections (Online Resource, Fig. S1). The section-specific changes varied highly among intermittent sampling sections (Online Resource, Fig. S1).

In case of all-section changes in RT states, CWM values for 7 out of 8 states were higher in intermittent compared to perennial sections (Fig. 4a). For RL

Fig. 3 Macroinvertebrate community metrics in perennial (p) and intermittent (i) stream sections: **a** Taxa richness, **b** Abundance, **c** Shannon diversity, **d** Evenness (Linear mixed effect models)



states, CWM values were higher in intermittent and perennial sections for six and nine states, respectively (Fig. 4a).

Most of the trait states were related to the perennial sections, and seven trait states were associated with intermittent sections (Fig. 5). Strong, significant relationships with section type were identified for 32 trait states: 16 with intermittent sections and 16 with perennial sections, whereas other states were not linked to either section (Online Resource, Table S3). No state group was detected where all the states are related only to perennial or intermittent sections. (Fig. 5). Macroinvertebrate assemblages from perennial and intermittent sections occupied 98% and 87% of the total functional space, respectively (Online Resource, Fig. S2).

Discussion

The information we have on how macroinvertebrate assemblages respond to a drought mostly originates from regions where seasonal drought is a natural phenomenon, while our knowledge of how communities in perennial streams respond to drying is rather limited. We carried out two, four-season campaigns separated by a one-year break to examine the initial

responses of macroinvertebrate assemblages to the drying of historically perennial streams by comparing macroinvertebrate assemblages from actual perennial and intermittent sections. We found that the richness and abundance of macroinvertebrate assemblages were lower in intermittent sections, but this is not reflected in diversity metrics. Resistance traits are more important than resilient traits in structuring macroinvertebrate communities in newly intermittent streams; however, trait states showed a section-specific and uneven response to drying. Our results also showed that taxa in intermittent sections occupied a lower amount of trait space than those of perennial ones, meaning that newly intermittent streams may be characterized by lower functional redundancy.

Drought-related disturbances generally reduce structural biological attributes such as taxa richness or abundance (Arscott et al., 2010; Bogan et al., 2013; Stubbington et al., 2017; White et al., 2018; Sarremejane et al., 2020b), which means that the less-resistant or less-resilient taxa vanish from the macroinvertebrate assemblages (Chase, 2007) when the drought intensity or severity increases. In line with previous findings, we found significantly lower taxa numbers and abundances in intermittent than in perennial stream sections (Boulton, 2003; Datry et al., 2014; Leigh & Datry, 2017). However, most

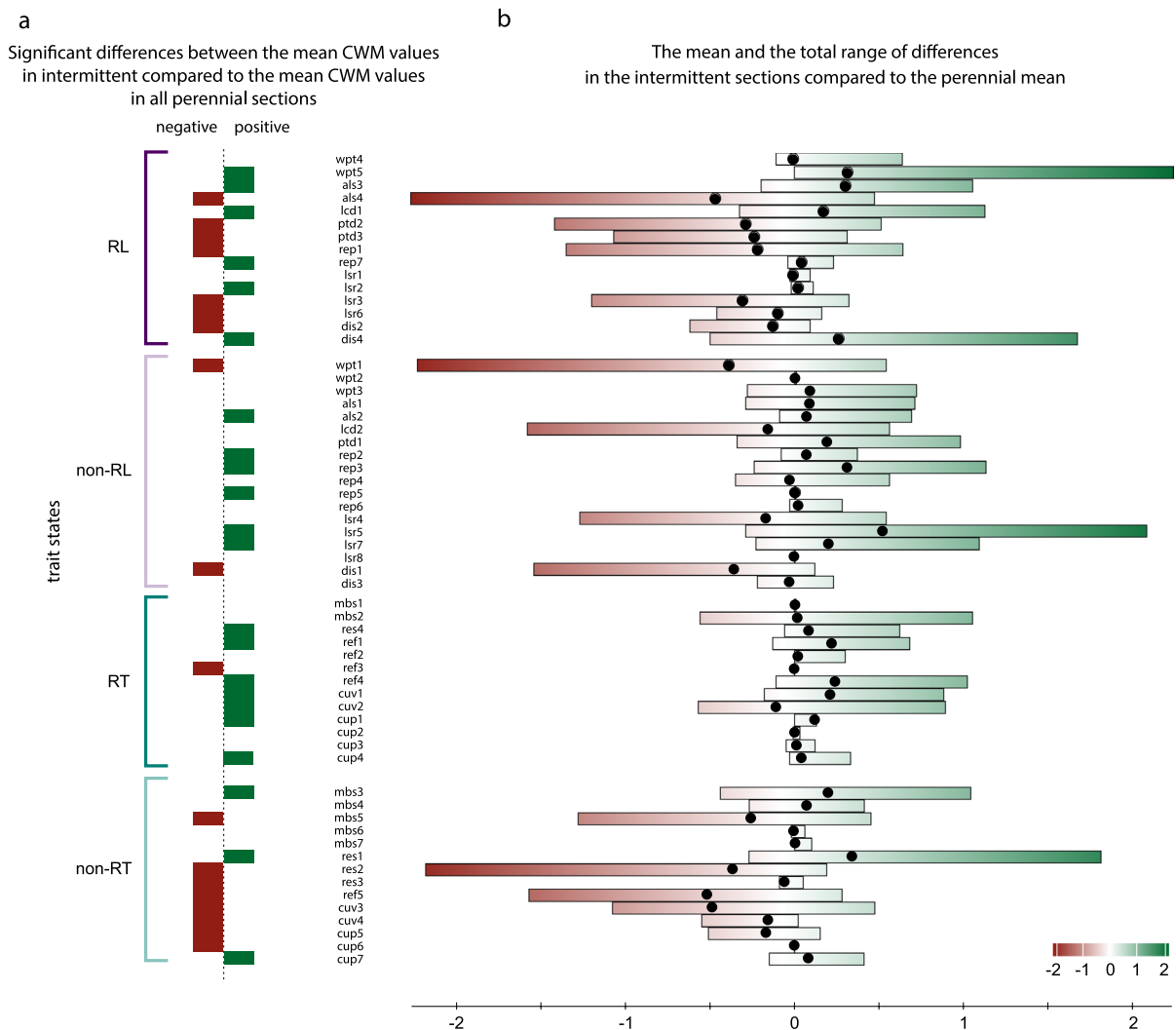


Fig. 4 Functional trait state responses of macroinvertebrate communities to stream intermittency. **a** Significant (T-test, $P < 0.05$) negative (red) and positive (green) differences between the mean CWM values of trait states in intermittent compared to the mean CWM values in perennial streams for all sections, **b** The total range of the differences

(bars) between the CWM values of trait states of intermittent sections and the mean CWM values derived from all perennial sections. The mean (●) and the total range (bars) of the intermittent sections are given. The gradient of colour represents the extent of differences from mean CWM values calculated from all perennial sections

of the taxa (66%, $N = 121$) can be found in both perennial and intermittent stream sections. Taxa that lack drying-resistance traits are able to tolerate short periods (from days to weeks, but not longer than a month) of drying, while taxa with resilient strategies can swiftly recover upon flow resumption, enabling rapid assemblage recovery (Pařil et al., 2019). A reduced number of drought-sensitive taxa consequently immediately decrease the diversity of a community (Arscott et al., 2010; Soria et al.,

2017). Generally, taxa richness is significantly lower in intermittent than in perennial rivers (Soria et al., 2017). However, diversity changes can be affected by the timing, frequency and periodicity of drying (Crabot et al., 2020, 2021b). Greater decreases in alpha diversity occur more frequently at sites that are rarely dry compared to those that dry seasonally (Sarremejane et al., 2020b), and recent intermittency had a profound effect on species composition in streams affected by drying (Carey et al., 2023). In

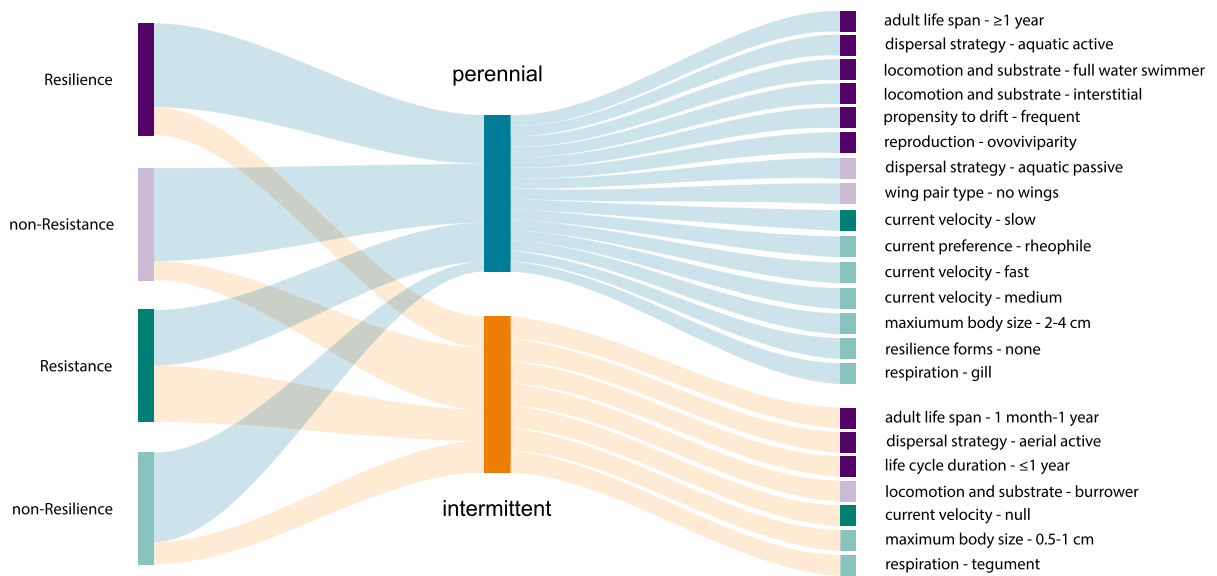


Fig. 5 Sankey diagram illustrating significant linkages between intermittent and perennial sections and trait states. Only states with indicator values higher than 60 are shown; others are listed in Online Resource, Table S3. All relation-

ships are significant ($P < 0.05$); dark purple: Resistance trait states, light purple: non-Resistance trait states, dark green: Resilience trait states, light green: non-Resilience trait states

contrast, in our study, the decrease in taxa richness did not result in reduced diversity, as also found by Řezníčková et al. in Central European streams (2007). The modest reduction in taxa richness in our intermittent streams may indicate an initial response to the drying phenomenon, potentially escalating to a more pronounced and enduring decline during persistent drought (Hill et al., 2019). Alternatively, it could result from a rapid recovery process from nearby aquatic habitats, as connectivity considerably influences recolonization (Sarremejane et al., 2020b). Such decreases in taxa richness and abundance may represent a trade-off involving the non-selective elimination of the least abundant taxa (Pimm et al., 1988; Sarremejane et al., 2020b), the taxa eliminated by the drought and the abundance shift caused by taxa that exclusively occurs in intermittent sections. Even though the realignment of abundance features is a typical pattern in response to flow intermittency (Hille et al., 2014; Sarremejane et al., 2018, 2020b), no significant difference in evenness was observed (Fig. 4). Despite the reduced structural metrics, like richness and abundance in intermittent sections, diversity metrics such as Shannon diversity and Evenness did not differ between intermittent and perennial sections.

This implies that the structural realignment in the intermittent sections was not reflected in the diversity metrics.

Generally, resistance and resilience strategies strongly respond to the flowing intermittency gradient. As flow intermittency increases, taxa with trait states that confer resistance and resilience to drying become more common in macroinvertebrate communities (Crabot et al., 2020, 2021a). Our findings reveal a prevalence of traits promoting resistance strategies in intermittent sections, driven by the following ecological factors: (i) shortened durations of water availability, which can limit larval and egg development of aquatic organisms; (ii) small size facilitating survival in interstitial water during dry episodes (Stubbington et al., 2019); (iii) the presence of resistance forms such as diapause or dormancy, eggs, or cocoons enabling organisms to withstand severe drying (Stubbington & Datry, 2013); (iv) limnophilic taxa showing a preference for slower currents (Hill et al., 2019); and (v) aerial respiration unaffected by drying due to independence from dissolved oxygen, which is less available in warmer shallow water (Stubbington, 2012; Crabot et al., 2021b). However, this intermittency-related increase cannot be observed for resilience trait states, as responses

in these states are highly varied. The resistance trait states seem to be more sensitive to initial drying than the resilience ones, as more positive general changes occurred among resistance trait states than among resilience trait states (Fig. 4). Furthermore, with the increasing severity of drying, trait states that infer flow intermittency resistance or resilience may be selected at the expense of non-resistance and non-resilience states (Townsend & Hildrew, 1994; Aspin et al., 2018; Crabot et al., 2020, 2021b). Contrary to this, an unambiguous and mutually exclusive phenomenon in the relationship of intermittency-related and non-related states was not observed in our study. The section-specific and uneven response to the initial drought may be due to the transitional nature of hydrological regimes from perennial to intermittent across the whole catchment and the difference in their duration of flow cessation among the intermittent sections. Alternatively, it may indicate that taxa will inevitably continue to include some non-resistance and non-resilience trait states because any taxon only needs a few resistance or resilience traits to survive. Traits should be sorted along predictable lines for disturbance gradients (Southwood, 1977; Townsend & Hildrew, 1994). Drying as the primary hydrological determinant (Leigh & Datry, 2017) creates different habitats in perennial and intermittent sections that can accommodate taxa with different traits. This means that when the severity of drying increases, most (if not all) of the resistance- and resilience-related states are higher in the intermittent stream sections (Aspin et al., 2018; Crabot et al., 2021a). However, in our study of newly intermittent streams, we detected no such single trend for all states in a state group. The opposite phenomenon was observed since there is at least one state from each state group that can be linked more likely to perennial or intermittent sections (see Fig. 5). The potential endpoint of states or state groups at the conclusion of the transition process cannot be easily predicted, as flexible phenology or growth rates are not necessarily indicated by life-history traits (Carey et al., 2021). While phenology typically evolves in response to stable water regimes, populations can adapt to new conditions through phenological plasticity (Robinson & Buser, 2007).

Assemblages can fill different niches in the functional trait space between different types of habitats (Schmera et al., 2022). Thus, evaluating the functional traits space of macroinvertebrates helps identify

functional differences among groups, enhancing our understanding of ecological communities in drying environments. We found that the functional trait space in intermittent sections is reduced compared to perennial sections, which suggests that intermittent sections have less complexity in their functional structure and that, consequently, communities in newly intermittent streams may have reduced capacity to cope with environmental change. Taxa replacement and an overall decrease in taxa numbers may reduce functioning, suggesting that functional redundancy should have a minor role in the assemblages in perennial streams. These streams may be characterized by lower functional redundancy than historically intermittent drying networks (Boersma et al., 2013; Sarremejane et al., 2020b; Crabot et al., 2021b). Changes in structural and functional aspects, however, are context-dependent, and they are strongly influenced by environmental elements such as connectivity (Sarremejane et al., 2020b; Crabot et al. 2021a), proximity of refuges (Gill et al., 2022), climatic characteristics (Vander Vorste et al., 2021), and temporal and spatial aspects of the drought (Aspin et al., 2019; Crabot et al., 2020, 2021a; Chanut et al., 2023). Therefore, these influencing factors of drought can have long-lasting effects on stream communities, potentially triggering substantial and irreversible changes (Casidy et al. 2020).

Along with the intensification of climate change, the temporal aspects of the adaptation of aquatic organisms to drying are gaining more interest (Crabot et al., 2020; Carey et al., 2023). In this study, we showed that resistance is a more important strategy than resilience in intermittent streams; however, the response at the trait state level is section-specific and uneven to initial drying. The macroinvertebrate community does not have a well-defined response to a never-experienced environmental stress. More broadly, our results illustrate the need to consider the temporal context (in terms of time elapsed since the first appearance of drying), especially when evaluating ecological responses to drying.

Acknowledgements We extend our grateful thanks to Balázs J. Berta, Bernadett Boóz, Márk Ficsór, Arnold Móra, Bálint Pernecker, and Khoulood Sebtouei (University of Pécs), Csaba Békési, Gabriella Bodnár, Péter Borza, Judit Fekete, Szabolcs Mecsei, József Szekeres, and Júlia Szeles (Centre for Ecological Research) Csaba Deák and Kristóf Málnás for help in sample collection, taxa identification, and data curation. The

authors thank Rachel Stubbington for her many insightful comments and suggestions on a previous version of the manuscript. The authors thank the anonymous reviewers for their constructive comments and suggestions.

Author contributions TB contributed towards conceptualization, investigation, data curation, formal analysis, methodology, visualization and writing—original draft. GV contributed towards data curation, formal analysis and writing—review and editing. ZC contributed towards conceptualization, investigation, methodology and writing—review and editing. DS contributed towards methodology, formal analysis and writing—review and editing. PB contributed towards conceptualization, investigation, methodology, writing—original draft, writing—review and editing, supervision and funding acquisition.

Funding Open access funding provided by HUN-REN Centre for Ecological Research. The project is exclusively supported by the National Research, Development and Innovation Office – NKFIH FK 135 136 grant (PB). PB is supported by the János Bolyai Research Scholarship of the Hungarian Academy of Sciences BO-00106-21 and by the ÚNKP-23-5 New National Excellence Program of the Ministry for Innovation and Technology from the source of the National Research, Development and Innovation Fund. DS was supported by the National Multidisciplinary Laboratory for Climate Change (RRF-2.3.1-21-2022-00014) and by the Sustainable Development and Technologies National Programme of the Hungarian Academy of Sciences (FFT NP FTA). BT is supported by ÚNKP-22-3-II New National Excellence Program of the Ministry for Innovation and Technology from the source of the National Research, Development and Innovation Fund.

Data availability Data are available from the authors upon reasonable request.

Declarations

Conflict of interest The authors declare that there is no conflict of interest.

Ethical approval Not applicable.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article's Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article's Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

References

- Ács, F., H. Breuer & N. Skarbit, 2015. Climate of Hungary in the twentieth century according to Feddema. *Theoretical and Applied Climatology* 119: 161–169. <https://doi.org/10.1007/s00704-014-1103-5>.
- Acuña, V., M. Hunter & A. Ruhi, 2017. Managing temporary streams and rivers as unique rather than second-class ecosystems. *Biological Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.12.025>.
- Arnell, N. & S. Gosling, 2013. The impacts of climate change on river flow regimes at the global scale. *Journal of Hydrology* 486: 351–364. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2013.02.010>.
- Arcott, D., S. Larned, M. Scarsbrook & P. Lambert, 2010. Aquatic invertebrate community structure along an intermittence gradient: Selwyn River, New Zealand. *Journal of the North American Benthological Society* 29: 530–545. <https://doi.org/10.1899/08-124.1>.
- Aspin, T., T. Matthews, K. Khamis, A. Milner, Z. Wang, M. O'Callaghan & M. Ledger, 2018. Drought intensification drives turnover of structure and function in stream invertebrate communities. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.03711>.
- Aspin, T. W. H., K. Khamis, T. J. Matthews, A. M. Milner, M. J. O'Callaghan, M. Trimmer, G. Woodward & M. E. Ledger, 2019. Extreme drought pushes stream invertebrate communities over functional thresholds. *Global Change Biology* 25: 230–244. <https://doi.org/10.1111/gcb.14495>.
- Bartholy, J., R. Pongrácz & I. Pieczka, 2014. How the climate will change in this century? *Hungarian Geographical Bulletin* 63: 55–67. <https://doi.org/10.15201/hungeobull.63.1.5>.
- Bates, D., M. Mächler, B. Bolker & S. Walker, 2014. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *ArXiv e-prints arXiv:1406*: <https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Boda, P., G. Várbíró & M. Ficsór, 2023. Módszertani Kézikönyv a Víz Keretirányelv feladataihoz kapcsolódóan a makroszkopikus vízi gerinctelenek mintavételéhez és ökológiai állapotértékeléséhez. *Ökológiai Kutatóközpont, Budapest*, <http://real.mtak.hu/157944/>.
- Boersma, K., M. Bogan, B. Henrichs & D. Lytle, 2013. Invertebrate assemblages of pools in arid-land streams have high functional redundancy and are resistant to severe drying. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.12280>.
- Bogan, M., K. Boersma & D. Lytle, 2013. Flow intermittency alters longitudinal patterns of invertebrate diversity and assemblage composition in an arid-land stream network. *Freshwater Biology* 57: 1016–1028. <https://doi.org/10.1111/fwb.12105>.
- Bogan, M. T., K. S. Boersma & D. A. Lytle, 2015. Resistance and resilience of invertebrate communities to seasonal and suprasedonal drought in arid-land headwater streams. *Freshwater Biology* 60: 2547–2558. <https://doi.org/10.1111/fwb.12522>.
- Bogan, M., E. Chester, T. Datry, A. Murphy, B. Robson, A. Ruhi, R. Stubbington & J. Whitney, 2017. Chapter 4.8: Resistance, resilience, and community recovery in intermittent rivers and ephemeral streams.

- Bonada, N., M. Rieradevall & N. Prat, 2007. Macroinvertebrate community structure and biological traits related to flow permanence in a Mediterranean river network. *Hydrobiologia* 589: 91–106. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-0723-5>.
- Boulton, A. J., 2003. Parallels and contrasts in the effects of drought on stream macroinvertebrate assemblages. *Freshwater Biology* 48: 1173–1185. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2003.01084.x>.
- ter Braak, C. & P. Smilauer, 1998. CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination (Version 4) Micro-computer Power, Ithaca, New York, USA, pp. 352
- Buzási, A., T. Pálvölgyi & D. Esses, 2021. Drought-related vulnerability and its policy implications in Hungary. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change* 26: 1–20. <https://doi.org/10.1007/s11027-021-09943-8>.
- Carey, N., E. Chester & B. Robson, 2021. Life history traits are poor predictors of species responses to flow-regime change in headwater streams. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.15673>.
- Carey, N., E. Chester & B. Robson, 2023. Loss of functionally important and regionally endemic species from streams forced into intermittency by global warming. *Global Change Biology*. <https://doi.org/10.1111/gcb.16650>.
- Cassidy, C., L. J. Grange, C. Garcia, S. G. Bolam & J. A. Godbold, 2020. Species interactions and environmental context affect intraspecific behavioural trait variation and ecosystem function. *Proceedings of the Royal Society B* 287(1919): 20192143. <https://doi.org/10.1098/RSPB.2019.21>.
- Chanut, P., A. Drost, A. Siebers, A. Paillex & C. Robinson, 2023. Flow intermittency affects structural and functional properties of macroinvertebrate communities in alpine streams. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.14018>.
- Chase, J., 2007. Drought mediates the importance of stochastic community assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 17430–17434. <https://doi.org/10.1073/pnas.0704350104>.
- Chessman, B., 2015. Relationships between lotic macroinvertebrate traits and responses to extreme drought. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.12466>.
- Cornwell, W. K., D. W. Schwilk & D. D. Ackerly, 2006. A trait-based test for habitat filtering: convex hull volume. *Ecology* 87: 1465–1471. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\[1465:ATTFHF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87[1465:ATTFHF]2.0.CO;2).
- Crabot, J., J. Heino, B. Launay & T. Datry, 2020. Drying determines the temporal dynamics of stream invertebrate structural and functional beta diversity. *Ecography* 43: 620–635. <https://doi.org/10.1111/ecog.04835>.
- Crabot, J., M. Polášek, B. Launay, P. Pařil & T. Datry, 2021a. Drying in newly intermittent rivers leads to higher variability of invertebrate communities. *Freshwater Biology* 66(4): 730–744. <https://doi.org/10.1111/fwb.13673>.
- Crabot, J., C. Mondy, P. Usseglio-Polatera, K. Fritz, P. Wood, M. Greenwood, M. Bogan, E. Meyer & T. Datry, 2021b. A global perspective on the functional responses of stream communities to flow intermittence. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.05697>.
- Cunillera-Montcusí, D., J. M. Calero, S. Pölsterl, R. Argelich, P. Fortuño, N. Cid, N. Bonada & M. Cañedo-Argüelles, 2023. Navigating through space and time: A methodological approach to quantify spatiotemporal connectivity using stream flow data as a case study. *Methods in Ecology and Evolution* 14: 1–16. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.14105>.
- Datry, T., S. T. Larned, K. M. Fritz, M. T. Bogan, P. J. Wood, E. I. Meyer & A. N. Santos, 2014. Broad-scale patterns of invertebrate richness and community composition in temporary rivers: effects of flow intermittence. *Ecography* 37: 94–104. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.2013.00287.x>.
- Datry, T., A. Boulton, N. Bonada, K. Fritz, C. Leigh, S. Eric, K. Tockner, B. Hugueny & C. Dahm, 2018. Flow intermittence and ecosystem services in rivers of the Anthropocene. *Journal of Applied Ecology*. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12941>.
- De Cáceres, M. & P. Legendre, 2009. Associations between species and groups of sites: Indices and statistical inference. *Ecology* 90: 3566–3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>.
- Döll, P. & H. M. Schmied, 2012. How is the impact of climate change on river flow regimes related to the impact on mean annual runoff? A global-scale analysis. *Environmental Research Letters* 7: 014037. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/1/014037>.
- Dufrêne, M. & P. Legendre, 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs* 67: 345–366. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAI]2.0.CO;2).
- Garrett, R., A. Nar, T. Fisher & K. Maurer, 2018. ggvoronoi: Voronoi diagrams and heatmaps with ggplot2. *Journal of Open Source Software* 3: 1096. <https://doi.org/10.21105/joss.01096>.
- Gill, B., A. Sanabria, M. Gonzales, S. Carlson & M. Bogan, 2022. Effects of drying and orientation to perennial refuges on aquatic biodiversity across two basins differing in aridity. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1002/ecs2.4071>.
- Hill, M., K. Mathers, S. Little, T. Worrall, J. Gunn & P. Wood, 2019. Ecological effects of a supra-seasonal drought on macroinvertebrate communities differ between near-perennial and ephemeral river reaches. *Aquatic Sciences*. <https://doi.org/10.1007/s00027-019-0659-7>.
- Hille, S., E. Kristensen, D. Graeber, T. Riis, N. Jørgensen & A. Baattrup-Pedersen, 2014. Fast reaction of macroinvertebrate communities to stagnation and drought in streams with contrasting nutrient availability. *Freshwater Science* 33: 847–859. <https://doi.org/10.1086/677554>.
- IEA 2021. Energy Technology RD&D Budgets: Analysis. <https://www.iea.org/articles/hungary-climate-resilience-policy-indicator>. Accessed 25 Feb 2024
- IPCC - Intergovernmental Panel on Climate Change, 2021. Climate Change 2021 – The Physical Science Basis: Working Group I Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge University Press; 2023. <https://doi.org/10.1017/9781009157896>
- Ionita, M., D. E. Caldarescu & V. Nagavciuc, 2021. Compound hot and dry events in Europe: variability and large-scale

- drivers. *Frontiers in Climate* 3: 688991. <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.688991>.
- Laini, A., G. Burgazzi, R. Chadd, J. England, I. Tziortzis, M. Ventrucci, P. Vezza, P. Wood, P. Viaroli & S. Guareschi, 2022. Using invertebrate functional traits to improve flow variability assessment within European rivers. *Science of the Total Environment* 832: 155047. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.155047>.
- Leigh, C. & T. Datry, 2017. Drying as a primary hydrological determinant of biodiversity in river systems: a broad-scale analysis. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.02230>.
- Lowe, W. H. & G. E. Likens, 2005. Moving headwater streams to the head of the class. *BioScience* 55: 196–197. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055\[0196:MHSTTH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055[0196:MHSTTH]2.0.CO;2).
- Lucas-Picher, P., D. Argueso, E. Brisson, Y. Trambly, P. Berg, A. Lemonsu, S. Kotlarski, C. Caillaud, N. Poncet, V. E. Cortes Hernandez & Y. Michau, 2022. Convection-permitting modeling with regional climate models: latest developments and next steps. In *AGU Fall Meeting Abstracts* (Vol. 2022, pp. A42M-01).
- Messenger, M., B. Lehner, C. Cockburn, N. Lamouroux, H. Pella, T. Snelder, K. Tockner, T. Trautmann, C. Watt & T. Datry, 2021. Global prevalence of non-perennial rivers and streams. *Nature* 594: 391–397. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03565-5>.
- Mezősi, G., 2017. Physical geography of Hungary. *Magyarország Természetföldrajza*. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-45183-1>.
- OMSZ 2024. Országos Meteorológiai Szolgálat <http://omsz.hu> [National Meteorological Service]. <http://omsz.hu>
- Palmer, M., C. Reidy Liermann, C. Nilsson, M. Flörke, J. Alcamo & N. Bond, 2008. Climate change and the world's river basins: anticipating management options. *Frontiers in Ecology and the Environment*. <https://doi.org/10.1890/060148>.
- Pařil, P., M. Poláček, B. Loskotová, M. Straka, J. Crabot & T. Datry, 2019. An unexpected source of invertebrate community recovery in intermittent streams from a humid continental climate. *Freshwater Biology* 64(11): 1971–1983. <https://doi.org/10.1111/fwb.13386>.
- Pimm, S. L., H. L. Jones & J. Diamond, 1988. On the Risk of Extinction. *The American Naturalist*, Vol. 132. The University of Chicago Press, Chicago., 757–785. <https://doi.org/10.1086/284889>.
- Podani, J., T. Kalapos, B. Barta & D. Schmera, 2021. Principal component analysis of incomplete data – a simple solution to an old problem. *Ecological Informatics* 61: 101235. <https://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2021.101235>.
- Řezníčková, P., P. Pařil & S. Zahrádková, 2007. The ecological effect of drought on the macroinvertebrate fauna of a small intermittent stream—an example from the Czech Republic. *International Review of Hydrobiology* 92: 514–526. <https://doi.org/10.1002/iroh.200610997>.
- Robinson, C. & T. Buser, 2007. Density-dependent life history differences in a stream mayfly (*Deleatidium*) inhabiting permanent and intermittent stream reaches. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 41: 265–271. <https://doi.org/10.1080/00288330709509914>.
- Rolls, R. J., J. Heino & B. Chessman, 2016. Unravelling the joint effects of flow regime, climatic variability and dispersal mode on beta diversity of riverine communities. *Freshwater Biology* 61: 1350–1364. <https://doi.org/10.1111/fwb.12793>.
- Rubel, F. & M. Kotteck, 2010. Observed and projected climate shifts 1901–2100 depicted by world maps of the Köppen-Geiger climate classification. *Meteorologische Zeitschrift* 19: 135–141. <https://doi.org/10.1127/0941-2948/2010/0430>.
- Sarremejane, R., H. Mykrä, K.-L. Huttunen, K.-R. Mustonen, H. Marttila, R. Paavola, K. Sippel, N. Veijalainen & T. Muotka, 2018. Climate-driven hydrological variability determines inter-annual changes in stream invertebrate community assembly. *Oikos* 127: 1586–1595. <https://doi.org/10.1111/oik.05329>.
- Sarremejane, R., N. Cid, R. Stubbington, T. Datry, M. Alp, M. Cañedo-Argüelles, A. Cordero-Rivera, Z. Csabai, C. Gutiérrez-Cánovas, J. Heino, M. Forcellini, A. Millán, A. Paillex, P. Pařil, M. Poláček, J. M. Tierno de Figueroa, P. Usseglio-Polatera, C. Zamora-Muñoz & N. Bonada, 2020a. DISPERSE, a trait database to assess the dispersal potential of European aquatic macroinvertebrates. *Scientific Data Nature Publishing Group* 7: 386. <https://doi.org/10.1038/s41597-020-00732-7>.
- Sarremejane, R., J. England, C. E. M. Sefton, S. Parry, M. Eastman & R. Stubbington, 2020b. Local and regional drivers influence how aquatic community diversity, resistance and resilience vary in response to drying. *Oikos* 129: 1877–1890. <https://doi.org/10.1111/oik.07645>.
- Schmera, D., J. Heino & J. Podani, 2022. Characterising functional strategies and trait space of freshwater macroinvertebrates. *Scientific Reports Nature Publishing Group* 12: 12283. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-16472-0>.
- Schmidt-Kloiber, A. & D. Hering, 2015. www.freshwaterecology.info – An online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences. *Ecological Indicators* 53: 271–282. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.007>.
- Schneider, B., M. G. Ehrhart & W. H. Macey, 2013. Organizational climate and culture. *Annual Review of Psychology* 64: 361–388. <https://doi.org/10.1146/annurev-psych-113011-143809>.
- Soria, M., C. Leigh, T. Datry, L. M. Bini & N. Bonada, 2017. Biodiversity in perennial and intermittent rivers: a meta-analysis. *Oikos* 126: 1078–1089. <https://doi.org/10.1111/oik.04118>.
- Southwood, T. R. E., 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology* 46: 337–365. <https://doi.org/10.2307/3817>.
- Strachan, S., E. Chester & B. Robson, 2015. Freshwater invertebrate life history strategies for surviving desiccation. *Springer Science Reviews* 3: 57–75. <https://doi.org/10.1007/s40362-015-0031-9>.
- Stubbington, R., 2012. The hyporheic zone as an invertebrate refuge: a review of variability in space, time, taxa and behaviour. *Marine and Freshwater Research* 63: 293–311. <https://doi.org/10.1071/MF11196>.
- Stubbington, R. & T. Datry, 2013. The macroinvertebrate seed-bank promotes community persistence in temporary rivers across climate zones. *Freshwater Biology*. <https://doi.org/10.1111/fwb.12121>.

- Stubbington, R., M. T. Bogan, N. Bonada, A. J. Boulton, T. Datry, C. Leigh & R. VanderVorste, 2017. Chapter 4.3—the biota of intermittent rivers and ephemeral streams: aquatic invertebrates. In Datry, T., N. Bonada & A. Boulton (eds), *Intermittent Rivers and Ephemeral Streams* Academic Press, New York: 217–243. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803835-2.00007-3>.
- Stubbington, R., R. Sarremejane & T. Datry, 2019. Alpha and beta diversity of connected benthic–subsurface invertebrate communities respond to drying in dynamic river ecosystems. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.04592>.
- Townsend, C. R. & A. G. Hildrew, 1994. Species traits in relation to a habitat template for river systems. *Freshwater Biology* 31: 265–275. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1994.tb01740.x>.
- Vander Vorste, R., R. Stubbington, V. Acuña, M. Bogan, N. Bonada, N. Cid, T. Datry, R. Storey, P. Wood & A. Ruhi, 2021. Climatic aridity increases temporal nestedness of invertebrate communities in naturally drying rivers. *Ecography*. <https://doi.org/10.1111/ecog.05349>.
- Vanneuville, W., B. Werner, T. Kjeldsen, J. Miller, M. Kossida, A. Tekidou, A. Kakava & P. Crouzet, 2012. Water resources in Europe in the context of vulnerability: EEA 2012 state of water assessment. European Environment Agency. Copenhagen. http://www.eea.europa.eu/publications/water-resources-and-vulnerability/at_download/file.
- White, J., A. House, N. Punched, D. Hannah, N. Wilding & P. Wood, 2018. Macroinvertebrate community responses to hydrological controls and groundwater abstraction effects across intermittent and perennial headwater streams. *Science of the Total Environment* 610: 1514–1526. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.06.081>.
- Zipper, S., J. Hammond, M. Shanafield, M. Zimmer, T. Datry, C. Jones, K. Kaiser, S. Godsey, R. Burrows, J. Blaszcak, M. Busch, A. Price, K. Boersma, A. Ward, K. Costigan, G. Allen, C. Krabbenhoft, W. Dodds, M. Mims & D. Allen, 2021. Pervasive changes in stream intermittency across the United States. *Environmental Research Letters* 16: 084033. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac14ec>.

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.



Restoration-mediated alteration induces substantial structural changes, but negligible shifts in functional and phylogenetic diversity of a non-target community: a case study from a soda pan

Pál Boda · Tamás Bozóki · Eszter Á. Krasznai-K. · Gábor Várbíró · Arnold Móra · Zoltán Csabai

Received: 10 May 2020 / Revised: 23 November 2020 / Accepted: 14 December 2020
© The Author(s) 2021

Abstract Stream macroinvertebrates, as non-target organisms, may face with either a single or a complex stressor during a restoration treatment. We quantified the structural, phylogenetic, and functional responses to both single (water retention) and complex (water retention and grazing) stressors and analysed how the ecological quality changes, in order to reveal the potential unwanted consequences in a soda pan restoration. Species composition has been restructured and taxonomic diversity decreased significantly as a response to the complex stressor, while they did not change under the single stress. Neither the single nor the complex stressor influenced the phylogenetic diversity. Functional diversity showed mainly no or reversible changes. Changes in diversity metrics induced changes in Ecological Quality Ratios, but

the ecological state decreased only under the complex stressor. Our results suggest that different facets of alpha diversity (taxonomic, functional and phylogenetic) are complementary and provide different information about community assembly against different stresses. We can support the opinion that taxon, phylogenetic and functional diversity are proper metrics in their own way to assess the impact of stress, but it is necessary to apply them together. Ecological knowledge of this paper could be considered throughout future conservation planning and enhance restoration success in aquatic environments.

Keywords Aquatic macroinvertebrate · Ecological quality · Ecosystem functioning · Single and complex stress

Handling editor: Dani Boix

Supplementary information The online version of this article (<https://doi.org/10.1007/s10750-020-04494-6>) contains supplementary material, which is available to authorized users.

P. Boda (✉) · T. Bozóki · E. Á. Krasznai-K. · G. Várbíró
Department of Tisza River Research, Centre for Ecological Research, Danube Research Institute, Bem tér 18/c, 4026 Debrecen, Hungary
e-mail: boda.pal@ecolres.hu

T. Bozóki · A. Móra · Z. Csabai
Department of Hydrobiology, Faculty of Sciences, University of Pécs, Ifjúság útja 6, H-7624 Pécs, Hungary

E. Á. Krasznai-K.
Doctoral School of Chemistry and Environmental Sciences, University of Pannonia, Egyetem út 10, 8200 Veszprém, Hungary

Z. Csabai
Department of Botany and Zoology, Faculty of Sciences, Masaryk University, Kotlarska 2, 611 37 Brno, Czechia

Introduction

Due to their unique nature and their drastically decreased number, Pannonian salt marshes and soda pans are among the most vulnerable and threatened aquatic habitats in Europe (Boros et al., 2014). These ecosystems are considered as wetlands with international importance under the Ramsar Convention and they are listed in Annex I of the EU Habitats Directive 92/43/EEC (European Commission, 1992). The loss and ecological degradation of such habitats make their restoration inevitable in many cases; yet the management of soda pans and adjacent wetlands needs specialized approaches and criteria. Therefore, the number of implemented restoration projects for these habitats is limited compared to the comprehensive biological knowledge about them (Boros et al., 2014).

In general, soda-pans-related conservation practices primarily target to provide stopover sites for cross-continental migratory birds or breeding or even wintering sites for the local species and to achieve good ecological status by sustaining their natural hydrological cycles (Boros et al., 2013; Stenger-Kovács et al., 2014; Lengyel et al., 2016). Sufficient water supply and suitable water level that maintains the hydrological regime of a pan are generally provided from a surface freshwater stream, which runs along or near the pan. Simultaneously, the area of the soda pans and their adjacent region must be maintained by extensive livestock grazing, which helps to restore the salinity of the soil and generates a mosaic-like vegetation pattern proved to be crucial for waterfowl, shorebirds and waders (Adler et al., 2001; Reeves & Champion, 2004). Besides the primary aim of the restoration, namely, ensuring the appropriate water level or even seasonal dry periods to fulfil the basic requirements of the target group (mostly birds) of the restoration, other points of view and approaches should be taken into consideration to achieve structurally and functionally complex aquatic ecosystems.

Whether a restoration treatment is worth the effort depends greatly on the overall (expected, long term) success of the restoration, including the unwanted symptoms that non-target biota and adjacent habitats have undergone (hereafter 'side effects'). Side effects do not occur exclusively and strictly within the restored area and habitat, but they may also severely affect the functionally related adjacent habitats not included in the restoration area, but subjected to direct

interventions altering some of their characteristics. In the cases of freshwater marsh or pond restoration projects, a good example could be the modification of natural streams in order to provide water supply. The supply streams, regardless of their natural or artificial origin, represent a high ecological value as they contribute to the regional species pool and maintain local biodiversity in an area strongly affected by climate change and the increasing water shortage (Boros et al., 2013). Macroinvertebrates inhabiting these supply streams can be non-target organisms that might be affected by the side effects. Numerous assessment-based studies have reported on the fulfilment of the main aim and reactions of the target group, but side effects of a soda pan-related restoration have barely been noticed and evaluated. This is a serious shortcoming since the realization value of a restoration cannot be assessed without considering the side effects. Soda pan is like a seasonally inundated wetland that is flooded by a supply stream. Water of the soda pan and supply stream is directly, but seasonally related; therefore, supply stream becomes the organic part of the soda pan. During the dry period of the soda pan, the supply stream can provide a shelter for the macroinvertebrates inhabiting the soda pan in the wet period; therefore, it acts as a refugium for them. Aquatic macroinvertebrates are vitally important food for waterfowl that are the target group of restoration treatment (Horváth et al., 2012). The small spatial distance between the soda pan and the supply stream is easily bridgeable by dispersal flight (Boda & Csabai, 2013; Csabai et al., 2012). Tracking supply streams during water retention projects would benefit future efforts to protect and manage stream ecosystems affected by restoration.

Macroinvertebrates in surface freshwater streams (as non-target organisms) may face with either single or combined stressors as a result of the restoration treatment, and the effects of these stressors can be stronger and more manifold for them than what the target group faces. In our case study, treatments caused single stress on one section (water retention along unchanged stream section) and complex stress (water retention and grazing along modified stream section) at another section of a stream (see details in Material and method). Macroinvertebrates in lotic systems can regenerate relatively fast, and the fauna is resettling to its pre-management state within weeks or at most a year after a short-term single disturbances

(Whitaker et al., 1979, Yount & Niemi, 1990, Mackay, 1992, Zawal et al., 2016). Long-term effects of two or more stressors on the macroinvertebrate community are difficult to predict because the combination of stressors result in various interactions (Bækkelié et al., 2017; Calapez et al., 2017). Responses to a single or a complex stress can differ in species or higher taxonomic levels and can drive structural or functional changes in the community.

Besides the well-known structural metrics widely used in characterization of aquatic macroinvertebrate communities and in description of their spatiotemporal dynamics including how they respond to disturbances (Bunn & Arthington, 2002; Poff & Zimmerman, 2010; Carlisle et al., 2011), the functional (trait-based) approaches are steadily gaining ground in community ecology providing opportunities for deeper understanding of species responses and ecosystem functioning (McGill et al., 2006; Schmera et al., 2017). In all probability, major changes in functional composition affect ecosystem processes, whereas a change in species diversity may not elicit ecosystem response at all because of the functional redundancy among species. Hence, it is crucial to measure functional diversity to understand the responses of the communities to environmental influences, since functional redundancy can modulate the extent to which any change in the species composition will affect the ecosystem functioning. Diversity of various traits of aquatic macroinvertebrates in a community determines how it can respond to disturbances and how fast it can adapt to the changes in the environment due to a constant single or a complex stressor.

In the present study, we quantified the structural and functional changes in the macroinvertebrate communities of a water supply stream and simultaneously tested how the taxonomic, phylogenetic and functional diversity metrics respond to the presence of a single and a complex stressor, as side effects in a soda pan habitat restoration. We hypothesized that both single (water retention along unchanged stream section) and complex (water retention and grazing along modified stream section) stressors affect taxonomic diversity stronger than functional diversity and the magnitude of this effect is correlated with the complexity of the stressors.

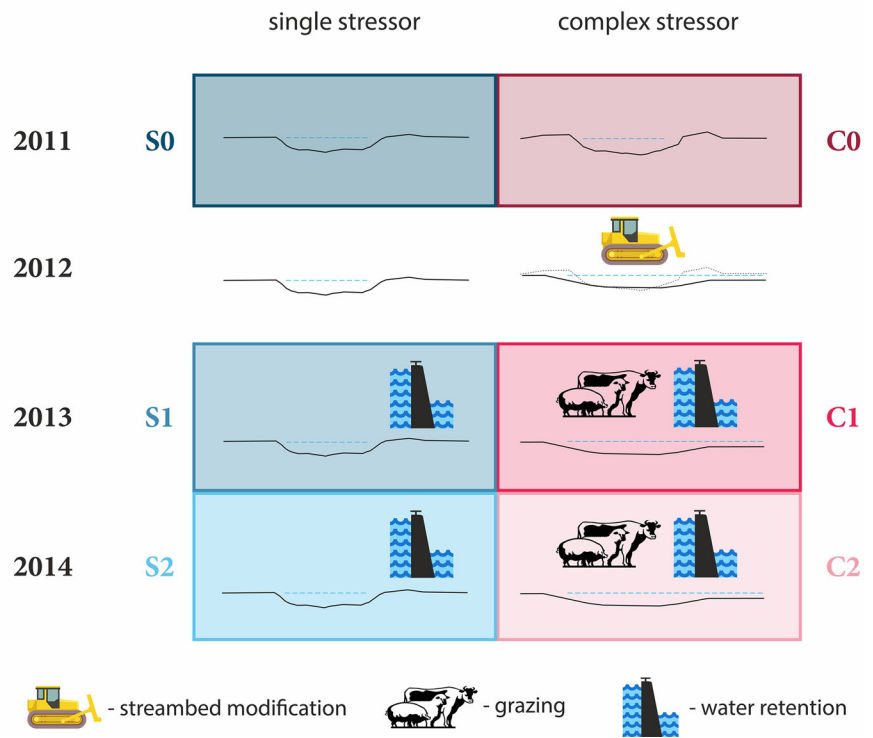
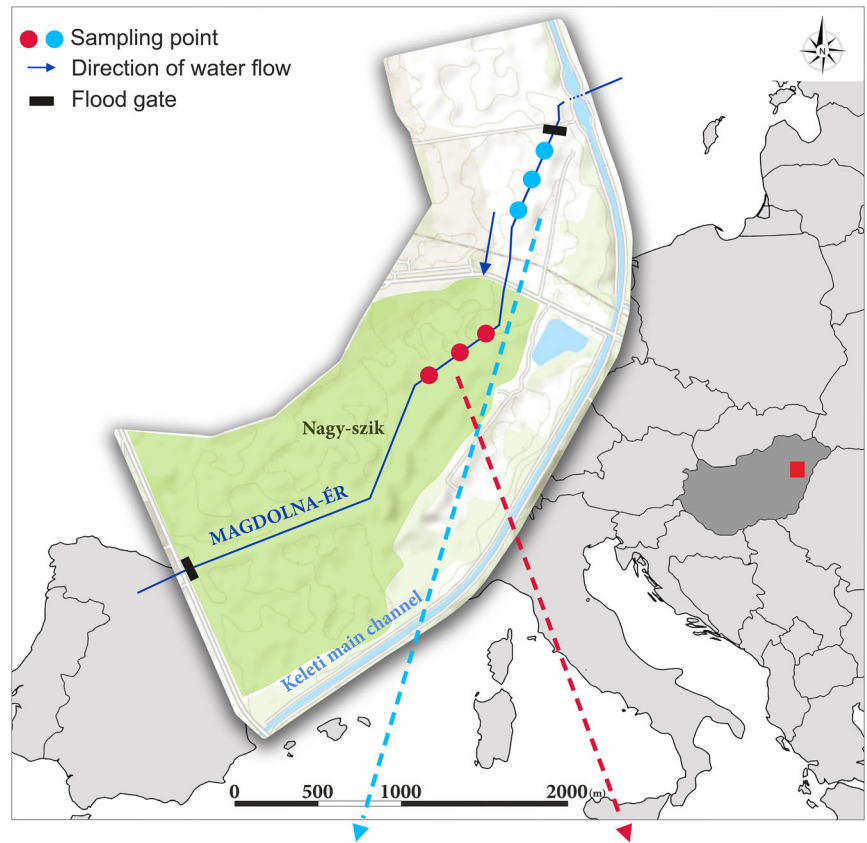
Materials and methods

Study area

The investigated soda pan (salt marsh) is located near Balmazújváros, in the Hungarian Great Plain, in the middle of Hajdú-Bihar county, (47° 39' 08" N, 21° 12' 56" E) (Fig. 1). Before the 1910s, in its natural state the soda pan was a soda grassland with periodic inundation from rainwater but without runoff possibilities. Thanks to the lack of runoff, the specific hydrological cycle of the soda pan was maintained by the precipitation, groundwater and evaporation hand in hand. After the World Wars, the deepest part of the soda pan was intersected by a drainage channel, called Magdolna-ér, for the purpose to drain the rainwater from the area, which ultimately doomed the pan to destruction. The Magdolna-ér was only fed by precipitation, collecting the rainfall and draining the inland water from the surrounding area. Since water retention opportunity was not installed, the hydrological cycle changed significantly, and the soda pan became degraded. At the same time, livestock farming and grazing were eliminated from the area. The soda pan was designated as protected only in the early 1990s, and then the entire area was integrated into the NATURA 2000 network. In 2012, two hectares of soda pan bed was restored with the help and financial funding of a LIFE + project (Sodic lake restoration in the Hortobágy). To provide sufficient water supply and maintain the ecologically suitable hydrological regime of the pan, a restoration treatment (including streambed modification and installation of sluices for water retention purposes) was performed only along the section of Magdolna-ér (hereafter supply stream) that runs across the soda pan.

Within the framework of the treatment, the modified section of the Magdolna-ér entirely lost its channel nature. At first, all the aquatic macrophyte stands and the accumulated sediment in 10 cm depth were removed using an excavator. Then a 5–10 m wide and flat streambed were created with a bank slope of 1:5. After the streambed modification, Magdolna-ér has a maximum depth of 60–80 cm and a 15–20 m wide water surface. Finally, a sluice was installed to the lower edge of the pan (eastern sluice), and another one was installed far before the upper edge of the pan (upper sluice). Weed cutting, dredging, streambed modification and sluices installation were performed

Fig. 1 Schematic map of the Nagy-szik soda pan and surrounding area indicating the treatment at both sites in different years. Complex stressor labelled with red and Single stressor labelled with blue



to facilitate water retention. Streambed modification was not performed on the stream section between the eastern edge of soda pan and the eastern sluice (i.e. unchanged stream section). At present, there are two ways to provide water supply in the soda pan: the natural way is from precipitation and the artificial way is flooding from Magdolna-ér controlled by conservationists. The upper sluice was open from October to March, while the lower sluice was locked all year round. Retained amount of water is 256.800 m³/year. After the streambed restoration, 1.5 Livestock unit/ha have started to graze continuously on the soda pan (including Magdolna-ér). The area was utilized by ecologically sustainable high-level grazing and the main goal of the soda-pan restoration was achieved. However, due to treatments a single stress appeared on the site S (water retention along unchanged stream section), and a complex stress (water retention and grazing along modified stream section) appeared on the site C of the supply stream.

Study design

Restoration work has created two types of impact on the Magdolna-ér. In the section located outside (i.e. upstream) of the newly restored soda pan, the streambed is subjected to a single stressor (water retention) without streambed modification and grazing (sampling site at this section mentioned hereafter as site S). The section located in the pan is simultaneously subjected to multiple stressors (water retention, grazing, and streambed modification) having a complex impact on stream (hereafter site C). Three samplings were carried out in the years of 2011, 2013 and 2014, while samples were not taken in the year of 2012 when reconstruction works were performed. Thus, the pre-treatment status of the stream in 2011 was considered as a baseline and named as C0 and S0. The status recorded in the two consecutive years after the treatment were coded as C1, C2 and S1, S2, respectively. To help the interpretation of the results, hereinafter, we are referring to the combination of treatment and years in the way as shown in Fig. 1. The number of sites and numbers of spatial replicates in each site were relatively low (3–3 in sites S and C, respectively); however, it is justified by the quite small area of the restoration: involving more sites could have increased redundancy. Although only one year was available for baseline sampling, it is

counterbalanced by the three-seasonal sampling design for both the baseline and ‘after treatment’ years.

Macroinvertebrate sampling

Three sampling points in both of site C and S of the Magdolna-ér were assigned to ensure spatial replications. In order to have temporal replications and to represent the seasonal variation in the macroinvertebrate community the stream was sampled three times (spring, summer and autumn) in each year at both sites. Altogether, 54 semi-quantitative samples were conducted during the sampling campaign (2011, 2013, 2014). AQEM multi-habitat sampling method was applied with “kick and sweep” technique using a hand net with 500 µm mesh size (AQEM Consortium, 2002; Hering et al., 2003). The samples were performed by one person throughout the sampling years. The samples preserved with 70% ethanol were stored in plastic containers and transferred to the laboratory, where the sorting process was performed later picking all individuals from the samples. Individuals of macroinvertebrates from 12 taxonomic groups (Gastropoda, Bivalvia, Oligochaeta, Hirudinea, Crustacea, Ephemeroptera, Odonata, Heteroptera, Coleoptera, Megaloptera, Trichoptera, and Diptera) were identified under stereomicroscope to the lowest possible taxonomic level, mostly to species-level. The sorted and identified individuals were preserved in 70% ethanol.

Data analysis

Scatterplot derived from Non-metric Multidimensional Scaling (NMDS, Bray–Curtis dissimilarity, abundance data) and Permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA, Anderson et al., 2001) were used to analyse the macroinvertebrate community composition through time. Before analyses, raw data were pooled yearly and transformed into relative abundances; thus, one year was represented by data triplets (3 sampling points as spatial replication, each sampled by 3 times per year). Diversity in both sites and years was compared by Rényi’s diversity profiles (Kindt et al., 2006; Borics et al., 2021). Rényi diversity ordering (1961) is using a scale parameter (α) generalizing the Shannon’s entropy. When the diversity profile of an assemblage is above or equal to the

diversity profile of another assemblage over the entire range of the scale parameter then the first assemblage is more diverse than the second one. However, the curves of two diversity profiles may intersect, but the ecological meaning which refers to the correlated assemblages depends on the position of the intersection. When the value of the scale parameter is 0, then the value of Rényi diversity is the logarithm of the number of species. If the value of the scale parameter is 1, then the Rényi diversity is identical with the Shannon index of diversity. When the value of the scale parameter is 2, the Rényi diversity is related to the quadratic (Simpson) diversity. Finally, when the value of the scale parameter is large (approaches positive infinity) the Rényi diversity is equivalent to Berger-Parker dominance index (Tóthmérész, 1995). Macroinvertebrate community composition (NMDS, PERMANOVA) and diversity (Rényi profiles) were analysed and calculated by using the package *vegan* (ver 2.5) in R environment (Oksanen et al., 2013).

Two-way ANOVA analyses with Tukey post hoc tests conducted in STATISTICA (version 10) software (StatSoft Inc., Tulsa, OK, USA) were used to compare values of structural and functional metrics between sites and years. Four structural metrics were calculated for community level (Number of individuals and species, Shannon diversity, Evenness) and two structural metrics were calculated for higher taxa level (Number of individuals and species). Altogether, 65 functional traits of macroinvertebrate taxa were acquired from www.freshwaterecology.info (Schmidt-Kloiber & Hering, 2015). Functional trait data were downloaded for species and also for genera. We only selected functional traits if their coverage in the database was higher than 10%, thus 30 species-level, and 24 genus-level functional traits remained for analyses (ESM Table 1). Community-weighted mean traits (CWM) were calculated from the relative abundance and the selected trait data by CANOCO 5 (Šmilauer & Lepš, 2014) to generate raw trait matrix. Functional Shannon diversity and functional Evenness values were calculated by PAST (ver 3, Hammer et al., 2001) based on raw trait matrix.

To describe the phylogenetic diversity related to site and years, we calculated average taxonomic distinctness (Δ^+) based on yearly pooled data with the help of PRIMER v6 software (Clarke & Gorley, 2006). The results were displayed in funnel plots, where the mean Δ^+ and 95% probability limits

were calculated based on 999 random selections for each number of species from the total species list.

The Hungarian multimetric index (HMMI) value, expressed as Ecological Quality Ratio (EQR) was used to assess whether the potential changes in species composition, structural and functional features can cause ecological quality changes. The HMMI_sl metric was used for analysis, which is a specific multimetric index that fulfils the intercalibration procedure for assessing ecological quality of small lowland streams. The HMMI_sl contains four metrics: EPTCOB (Ephemeroptera + Plecoptera + Trichoptera + Coleoptera + Odonata + Bivalvia total taxon number), SH (Shannon diversity metric), ASPT (average score per taxon) and LR% (limno- to rheophil zonation preference percentage). Thus, the index/ecological state of a lowland stream was calculated as follows.

$$\text{HMMI_sl} = (\text{EPTCOB_EQR} + \text{SH_EQR} + \text{ASPT_EQR} + \text{LR\%_EQR})/4$$

Results

During the sampling campaign, 54 samples yielded 11,548 aquatic macroinvertebrate specimens belonging to 245 taxa, from which 176 were identified to species-level. The number of taxa within the 12 higher level group of organisms were as follows: Bivalvia—4; Gastropoda—29; Oligochaeta—1; Hirudinea—10; Crustacea—5; Ephemeroptera—4; Odonata—21; Heteroptera—25; Coleoptera—114; Megaloptera—1; Trichoptera—7; Diptera—24.

The cumulative number of taxa (three years and all spatial and seasonal replicates were pooled) in site S was higher (192) than that in site C (160). More taxa were found in S1 and S2 than S0 (129 and 128 versus 112), while C1 and C2 had a lower number of taxa than C0 (89, 81, 112, respectively). 68 taxa were found exclusively in site S, while 36 in site C (Fig. 2). No differences were revealed between years by Two-way ANOVA based on number of individuals and number of species (number of species: $P = 0.0664$, number of individuals: $P = 0.071$, ESM Table 2) in each site.

NMDS ordination revealed that the sites S and C were very similar in the year before the treatment (C0, S0, 2011). One year after the reconstruction works

(C1, S1, 2013), composition of S changed only slightly, while C shifted to a highly different status with a very high variance. Two years after the treatment (C2, S2, 2014) the variance detected in C samples decreased but its composition became more different from its zero status and highly different from S2 too (Fig. 3). The effect of grouping (sites \times years) was significant based on PERMANOVA ($SS_{within} = 2.831$, $SS_{total} = 4.877$, $F = 1.734$, $P = 0.0008$), but the pairwise comparisons did not show clear separation due to the small number of cases.

Rényi's diversity profiles show that the diversity of the macroinvertebrate community changed much less after the treatment in site S than in site C. Regarding site S, the changes cannot be interpreted as significant and clear because the diversity profiles are crossing each other meaning that the abundances of dominant and rare species changed in different directions. In contrast, the diversity of the community in site C decreased clearly and significantly compared to the zero status (Fig. 4). The two attributes of diversity, such as species number and species inequalities, show the same trends in three years resulting in almost identical values of each index constituting the special cases of Rényi's entropy (species richness, Shannon, Simpson, Berger-Parker).

Based on the number of individuals, all but one higher taxa had no significant temporal differences at both sites: in site S the number of Hirudinea specimens, while in site C the number of Coleoptera specimens was lower year by year (Two-way ANOVA, Fig. 5A, B). More changes were detected in the numbers of species: 4 out of 12 higher taxa had significant temporal differences at both sites. Year by

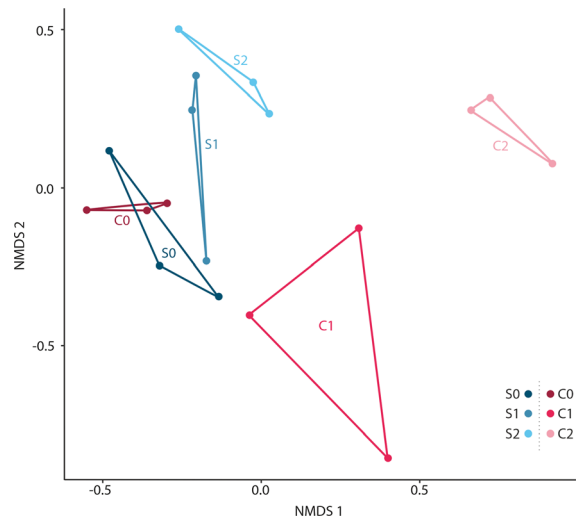
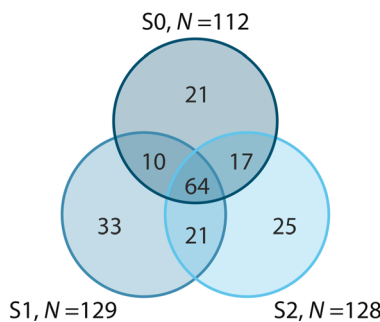


Fig. 3 Scatterplot of the Non-metric multidimensional scaling (NMMDS) based on the abundance data related to sites and years revealed smaller changes in site S trough years than in site C. Convex hulls indicated the three spatial replicates from a given year at each site. C = complex stressor site, S = single stressor site, numbers refer to as follows: 0 = 2012 (before the treatment), 1 = 2013 (one year after treatment) and 2 = 2014 (two years after treatment). Stress = 0.1137

year, the species number of Crustacea, Diptera and Odonata significantly increased, and that of Hirudinea significantly decreased in site S, while the species number of Crustacea and Diptera significantly increased and that of Hirudinea and Coleoptera significantly decreased in site C (Two-way ANOVA, Fig. 5C, D, see ESM Table 3).

The year-to-year changes of the functional diversity were different between the sites C and S based on Two-way ANOVA analyses. In site S, 90.0% (at species-level) and 76.9% (at genus-level) of the cases

Single stressor sites, N=192



Complex stressor sites, N=160

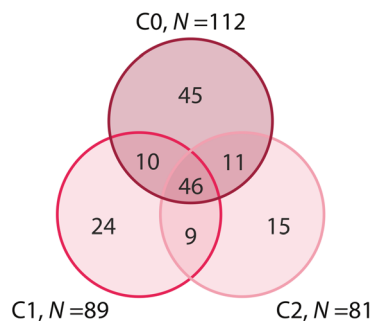


Fig. 2 Venn diagram showing the numbers of unique, common, and total number of species among years for sites S and C. The common subset refers to the common species among years

(i.e. the diversity of the given trait) showed no significant changes, while these ratios were much lower in site C (50.0% at species-level and 42.3% at genus-level). Alternately, reversible changes were only observed in few cases (3.3% at species-level and 3.8% at genus-level) in site S, while the ratio of non-lasting changes was remarkably higher in site C (36.7% at species-level, and 42.3% at genus-level). The ratio of significant and irreversible changes was much higher in site C (13.3%) than in site S (6.7%) at species-level, while at genus-level the difference was not remarkable between the sites (19.2% in site S and 15.4% in site C) (Two-way ANOVA, Fig. 5E–H, see ESM Table 4).

Although the C0 $\Delta +$ was higher than the mean with a relatively high number of species, the $\Delta +$ values among sites and years did not differ significantly. Both $\Delta +$ and species number remarkably decreased in C1, the $\Delta +$ value was below the mean. In C2 the number of species decreased further, but the $\Delta +$ became higher than in C0 and almost significantly ($P = 0.076$) higher than the mean. In S0 the $\Delta +$ is almost equivalent with the mean value with a relatively high number of species. Although the number of species increased in S1, $\Delta +$ strikingly decreased and its value was marginally significantly under the mean. In S3 the number of species did not

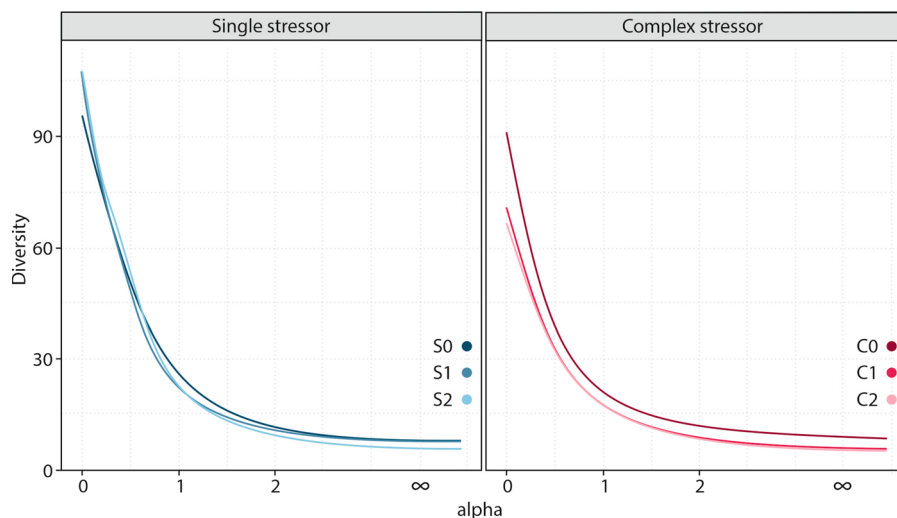


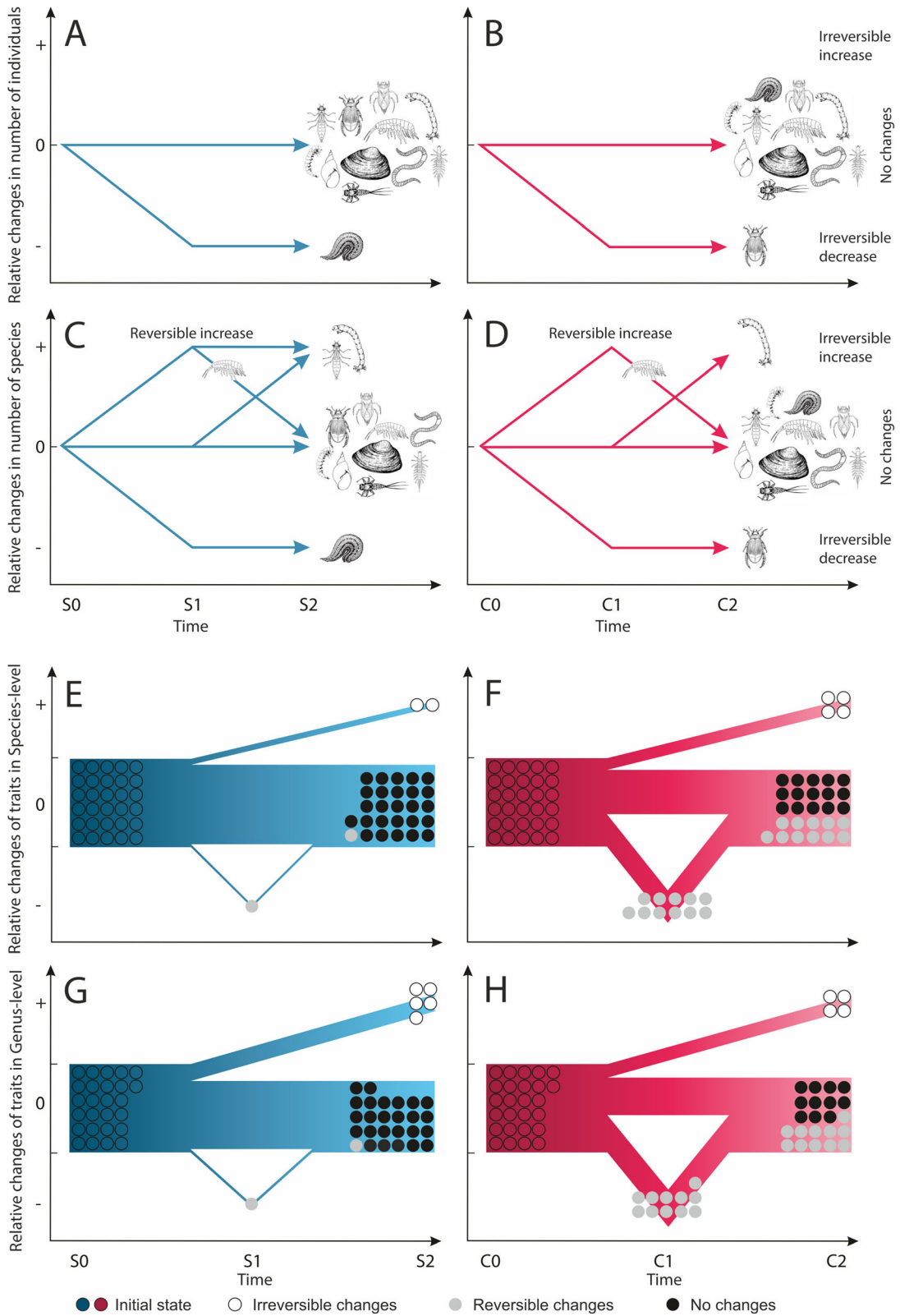
Fig. 4 Rényi's diversity profiles of communities at sites S and C. Values at alpha on the y-axis refer to as follows: 0 = corresponds to species richness, 1 = represents the Shannon diversity and 2, 3 and 4 = higher values corresponding to

Fig. 5 Graphical summary of year-to-year relative changes based on the results of Two-way ANOVA analyses. Small-scale irreversible changes can be seen both in the case of higher taxa and in the diversity of functional traits. **A–D** Relative changes in number of individuals (**A, B**) and number of species (**C, D**) based on higher taxa; **E–H** relative changes of diversity of functional traits at Species-level (**E, F**) and Genus-level (**G, H**). Blue arrows and bars refer to the site S, while red arrows and bars represent the site C. Relative changes can be defined as the difference between C0 and C2 (Two-way ANOVA with post hoc Tukey pairwise tests, statistical significance at the $P < 0.05$ level). Reversible changes mean significant differences could be detected only between C0 and C1, but not between C0 and C2. Irreversible changes mean that significant differences could be detected between years 0 and 2 too. Higher taxa (orders) are indicated with pictograms. Width of the bars in panels **E–H** represents the extent of the changes

change, while the $\Delta +$ slightly increased but remained below the mean (Fig. 6).

Ecological quality ratios indicated good ecological status in site S continuously throughout the entire period (2011–2014). The ecological status also was good in site C before the reconstruction work, but after the treatment the quality status has fallen to the moderate category, even to the lower quarter of this and remained there for the next year too (Fig. 7).

greater evenness. C0 represents an unambiguously more diverse community than C1 and C2 because the profiles do not cross each other. In S site, the changes are not significant because the diversity profiles are crossing each other



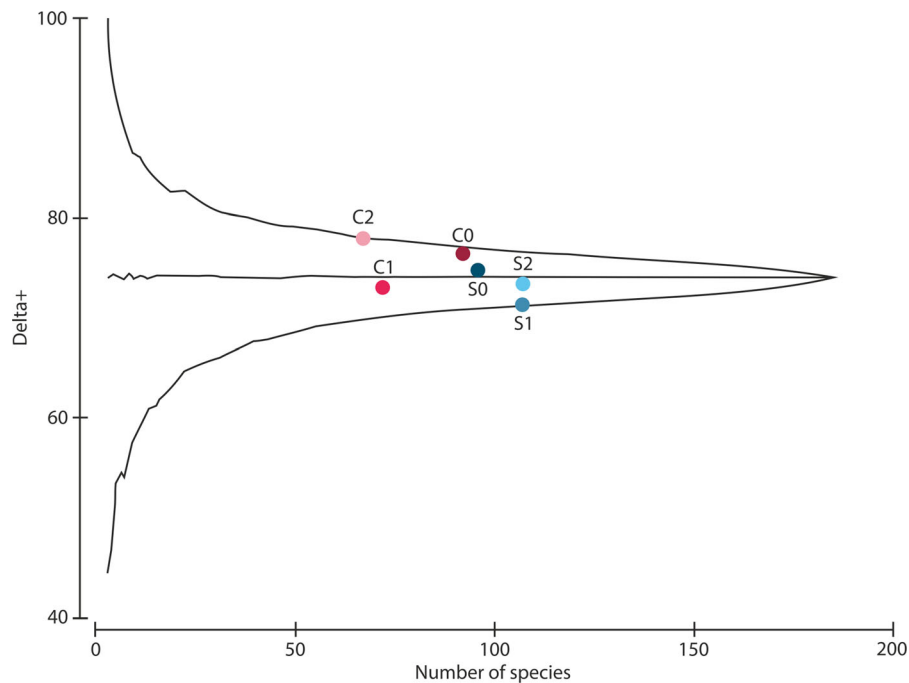


Fig. 6 Taxonomic distinctness analyses of species composition of sites and years. Either the single or the complex stress does not cause changes in phylogenetic diversity. Dots refer to sites and years (blue S: site affected by the single stressor, red C: site

affected by the complex stressor, numbers refer to the years as in Fig. 1). The horizontal line represents the mean TD value for the total set of collected species and the funnel indicates the confidence interval at 95%

Discussion

Through a case study, we reveal here how a restoration treatment can affect non-target biota and a non-target habitat spot beside its positive effect on the targeted ones. Generally, the restoration treatment carried out on the supply stream generated single and complex stress on macroinvertebrates in given sections of the supply stream. The effects of a single and a complex stressor on macroinvertebrates is well studied generally (e.g. Hering et al., 2015; Graeber et al., 2017, de Vries et al., 2019), but as far as we know, it has not been studied in small-scale restoration projects so far. Here we reveal for the first time that they can cause changes in macroinvertebrate community composition and trait diversity in different ways.

Our results are in line with previous ones, as stress (either complex or single) induces profound (e.g. Horsák et al., 2009; Wyzga et al., 2012) or moderate (e.g. Turunen et al., 2016) structural changes in the composition of the macroinvertebrate communities. Modification of the streambed by dredging, water retention, livestock grazing and the interactions

between them completely changed the stream habitat, which is no longer coherent with the ecological demand of the members of the original community. Accordingly, the structural changes in the macroinvertebrate assemblages was manifested through the disappearance of several species and the formation of a new taxonomic structure, as it was found in previous studies as well (e.g. Perring et al., 2013; Bozóki et al., 2018).

Single stress has no effect on structural Shannon diversity, but the changed species composition in complex sites implies a decrease in taxonomic diversity. This decline is in accord with recent studies indicating the negative effect of the complex stress on macroinvertebrate diversity (Rasmussen et al., 2013; Turunen et al., 2016; Graeber et al., 2017; Beermann et al., 2018).

Although structural changes in species composition and taxonomic diversity are substantial, the present results have demonstrated that community effects are generally more detectable on higher levels of taxonomic resolution such as family or order level (Mueller et al., 2011). Actually, in the level of

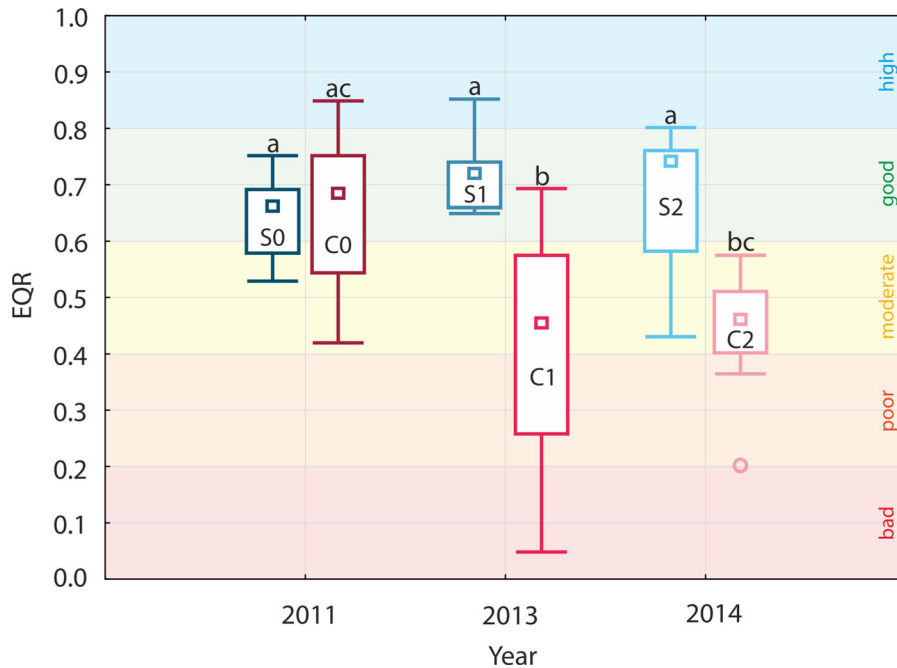


Fig. 7 Plots of ecological quality ratio (EQR) scores related to sites and years. Ecological quality class (EQC) has fallen from good to moderate in the site C, but does not change in site S. EQR defines ecological quality classes (EQCs) of surface waters. The EQR is expressed as a numerical value between zero (worse class) and one (best class). Then five quality classes can

be created: high (blue background), good (green background), moderate (yellow background), poor (orange background) and bad (red background). Red plots represent the Complex site in different years (C), and blue plots represent the Single site in different years (S). EQC terminology and colour-coding are according to EC (2000)

taxonomic orders, the number of individuals show low (8%) responsiveness to water retention in site S, but the number of species gives higher irreversible response (25%). However, stress-induced changes in species composition (even smaller or higher) in both sites do not cause changes in phylogenetic diversity. It means that the evolutionary relationships among species both in initial and new communities are almost the same regardless of the condition of the habitats. Phylogenetic diversity of the community ‘*per se*’ does not give insight to the changes of evolutionary information, that may explain why the role of phylogenetic diversity in conservation planning is contradictory (Winter et al., 2013).

We could not detect any influences of neither the single nor the complex stressor on most of the major taxonomic groups (Gastropoda, Bivalvia, Oligochaeta, Ephemeroptera, Heteroptera, Megaloptera, Trichoptera). However, the affected Crustacea, Hirudinea, Diptera, Coleoptera and Odonata assemblages reflected the stressors differently. Although understanding the underlying processes behind the taxon-

specific responses could be important in assessment of the effects of restoration treatments, the detailed explanation is far beyond the goals of this study, and we focus on the general patterns of changes.

Functional diversity (characterized by the Shannon diversity of a given trait) has changed year by year at both sites, but only less than 20% of functional traits indicated irreversible changes. The effect of the altered flow regime on flow-related traits is well documented (Statzner et al., 1988; Allan & Castillo, 2007); however, water current also affects the sedimentation, food availability, temperature and salinity characteristics, and chemical features of water which may explain changes in several traits (feeding type, current velocity preference, larval development, longitudinal distribution, salinity, temperature range; see ESM Table 3). In addition, negative effects of streambed modification (Horsák et al., 2009; Wyzga et al., 2012; Turunen et al., 2016) and order-specific effects of grazing (Silver & Vamosi, 2012) on macroinvertebrates have been proven previously. These stressors have strong effects on

macroinvertebrates, and synergistic effects of them also can cause differences in functional diversity (Martínez et al., 2013; Linares et al., 2019). Functional diversity changes are also more detectable in genus-level than species-level, but it may also be influenced by the different coverage of genus-level and species-level traits in databases (see Material and method and ESM Table 1).

Changes in the structural, functional and phylogenetic diversity as a response to stressors can induce changes in the ecological state of the stream. Although structural changes can influence ecosystem functioning through functional redundancy indirectly, after all, functional diversity is what primary facet of diversity that provides the link between ecosystem functioning (Tilman et al., 1997; Petchey & Gaston, 2006; Schmera et al., 2017). A variety of linkages between functional diversity and ecosystem functioning is possible (Cao et al., 2018), but if the habitat is in good status—that means it is just slightly worse than the reference status—based on an ecological quality element, then the other (biological, hydromorphological, physico-chemical, and chemical) quality elements should ensure ecosystem functioning (European Commission, 2003; Van de Bund & Solimini, 2007). This theoretical deduction might be valid for site S, as the structural and functional changes induce changes in the values of Ecological Quality Ratios (EQRs), but the Ecological Quality Class (EQC, determined by EQRs) has not changed. This means that the ~ 20% irreversible changes in functional diversity caused by species composition changes have not reached the threshold among the classes, and it cannot be interpreted as decreases in ecosystem functioning. In contrast, a smaller change in functional diversity (~ 15.4%) resulted in that EQC has fallen from good to moderate in the site C. The only explanation for this apparent contradiction can be that the trait redundancy is different between sites affected by the single or the complex stressor. In other words, loss of species in case of the single stressor may be balanced by other species exhibiting similar traits and contributing similarly to the functional diversity of the community, while in case of the complex stressor, new species with new traits inhabit the habitat offering new circumstances.

Our results are not completely in line with previous suggestions that stressors have less impact on functional and phylogenetic diversity than on taxonomic

diversity (Vaughn, 2010; Feld et al., 2014; Podani et al. 2018). However, our findings suggest that aquatic macroinvertebrates contribute to ecosystem functioning via their functional features rather than taxonomic characteristics (Lavorel et al., 1997; Schmera et al., 2017). The different response in functional and phylogenetic level may be due to that the functional and phylogenetic diversity are related to different environmental drivers. It suggesting that different facets of alpha diversity are complementary (e.g. Moreno et al., 2009) and provide different information about community assembly against different stresses or sets of stressors (e.g. Münkemüller et al., 2012). Based on our results, we can support the opinion that taxon diversity, functional diversity and phylogenetic diversity are proper metrics in their own way to assess the impact of stress on macroinvertebrates (Saito et al., 2015; England & Wilkes, 2017), but to see the whole, often explicitly complex picture, to explore and understand every detail, it is necessary to apply them together.

Conclusion

In our case study, the macroinvertebrates inhabiting the supply stream were not the target group, but they suffered from the side effects of the human-induced restoration treatment. This study attracts further attention to the importance of the side effects and unwanted consequences of conservational treatments in aquatic ecosystems. Interaction of the complex stressor jeopardizes biodiversity, function, and processes, thus ecological knowledge of this paper could be considered throughout conservation planning and enhance restoration success in the future (Côté et al., 2016). Since supply streams of a restoration may represent high ecological value contributing to the regional species pool and maintaining local biodiversity in several ways, by providing a more diverse habitat structure and shelter in water shortage periods, we recommend paying attention to the side effects and essentially incorporate tracking ecological changes of supply streams to the biological monitoring during restoration projects to achieve a better understanding of the overall functioning of the system as a whole.

Acknowledgments We thank András Cserecsa, Ágnes Györi, Judit Horváth, Máté Bolbás, Barbara Palombi, Vivien Viski,

Judit Csaba, Erika Mihaliczku, Renáta Tóth, and Zsuzsanna Urbán (former students of University of Debrecen, Hungary) for extensive help during field work and Csaba Deák for identification. The authors thank Zoltán Ecsedi (Hortobágy Environmental Association) for the opportunity to perform this study under the LIFE + project. PB, TB, GV and EKK were financially supported by the GINOP-2.3.2-15-2016-00019 project. ZC and AM were supported by the Higher Education Institutional Excellence Programme of the Ministry of Human Capacities in Hungary, within the framework of the 20765-3/2018/FEKUTSTRAT and TUDFO/47138/2019-ITM “Innovation for sustainable and healthy living and environment” thematic programme of the University of Pécs and by the EU-funded project no. EFOP-3.6.1.-16-2016-00004. PB, VG, ZC and TB were supported by NKFIH OTKA FK-135136. EKK was supported by the TKP2020-IKA-07 project financed under the 2020-4.1.1-TKP2020 Thematic Excellence Programme by the National Research, Development and Innovation Fund of Hungary.

Funding Open Access funding provided by ELKH Centre for Ecological Research.

Open Access This article is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0 International License, which permits use, sharing, adaptation, distribution and reproduction in any medium or format, as long as you give appropriate credit to the original author(s) and the source, provide a link to the Creative Commons licence, and indicate if changes were made. The images or other third party material in this article are included in the article’s Creative Commons licence, unless indicated otherwise in a credit line to the material. If material is not included in the article’s Creative Commons licence and your intended use is not permitted by statutory regulation or exceeds the permitted use, you will need to obtain permission directly from the copyright holder. To view a copy of this licence, visit <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>.

References

- Adler, P., D. Raff & W. Lauenroth, 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128: 465–479.
- Allan, J. D. & M. M. Castillo, 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer, New York.
- Anderson, M. J., 2001. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral ecology* 26: 32–46.
- Bækkelie, K. A. E., S. C. Schneider, C. H. Hagman & Z. Petrin, 2017. Effects of flow events and nutrient addition on stream periphyton and macroinvertebrates: an experimental study using flumes. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* 418: 47.
- Beermann, A. J., V. Elbrecht, S. Karnatz, L. Ma, C. D. Matthaei, J. J. Piggott & F. Leese, 2018. Multiple-stressor effects on stream macroinvertebrate communities: A mesocosm experiment manipulating salinity, fine sediment and flow velocity. *Science of the Total Environment* 610: 961–971.
- Boda, P. & Z. Csabai, 2013. When do beetles and bugs fly? A unified scheme for describing seasonal flight behaviour of highly dispersing primary aquatic insects. *Hydrobiologia* 703: 133–147.
- Borics, G., A. Abonyi, N. Salmaso & R. Ptacnik, 2021. Freshwater phytoplankton diversity: models, drivers and implications for ecosystem properties. *Hydrobiologia* 848: 53–75. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04332-9>
- Boros, E., Z. Ecsedi, J. Oláh, S. Regina & J. Dunn, 2013. Ecology and management of soda pans in the Carpathian Basin. Hortobágy Environmental Association, Balmazújváros.
- 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.
- Bozóki, T., E. Á. Krasznai-Kun, A. Csercsa, G. Várbíró & P. Boda, 2018. Temporal and spatial dynamics in aquatic macroinvertebrate communities along a small urban stream. *Environmental Earth Sciences* 77: 559.
- Bunn, S. E. & A. H. Arthington, 2002. Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management* 30: 492–507.
- Calapez, A. R., P. Branco, J. M. Santos, T. Ferreira, T. Hein, A. G. Brito & M. J. Feio, 2017. Macroinvertebrate short-term responses to flow variation and oxygen depletion: a mesocosm approach. *Science of the Total Environment* 599: 1202–1212.
- Cao, X., L. Chai, D. Jiang, J. Wang, Y. Liu & Y. Huang, 2018. Loss of biodiversity alters ecosystem function in freshwater streams: potential evidence from benthic macroinvertebrates. *Ecosphere* 9: e02445.
- Carlisle, D. M., D. M. Wolock & M. R. Meador, 2011. Alteration of streamflow magnitudes and potential ecological consequences: a multiregional assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment* 9: 264–270.
- Clarke, K. & R. Gorley, 2006. “PRIMER v6.” user manual/tutorial, Plymouth, UK.
- Commission, European, 1992. Habitats Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. *Official Journal of the European Union* 206: 7–50.
- Côté, I. M., E. S. Darling & C. J. Brown, 2016. Interactions among ecosystem stressors and their importance in conservation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283: 20152592.
- Csabai, Z., Z. Kálmán, I. Szivák & P. Boda, 2012. Diel flight behaviour and dispersal patterns of aquatic Coleoptera and Heteroptera species with special emphasis on the importance of seasons. *Naturwissenschaften* 99: 751–765.
- de Vries, J., M. H. Kraak, R. C. Verdonschot & P. F. Verdonschot, 2019. Quantifying cumulative stress acting on macroinvertebrate assemblages in lowland streams. *Science of the Total Environment* 694: 133630.
- England, J. & M. A. Wilkes, 2018. Does river restoration work? Taxonomic and functional trajectories at two restoration schemes. *Science of the Total Environment* 618: 961–970.

- European Commission 2003. River and lakes – Typology, reference conditions and classification systems. Common Implementation Strategy for the Water Framework Directive 2000/60/EC, Guidance document n.o 10, Produced by working group 2.3. Official publications of the European Community, Luxembourg.
- Feld, C. K., F. de Bello & S. Dolédec, 2014. Biodiversity of traits and species both show weak responses to hydro-morphological alteration in lowland river macroinvertebrates. *Freshwater Biology* 59: 233–248.
- Graeber, D., T. M. Jensen, J. J. Rasmussen, T. Riis, P. Wiberg-Larsen & A. Baatrup-Pedersen, 2017. Multiple stress response of lowland stream benthic macroinvertebrates depends on habitat type. *Science of the Total Environment* 599: 1517–1523.
- Hammer, Ø., D. A. Harper & P. D. Ryan, 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4: 9.
- Hering, D., A. Buffagni, O. Moog, L. Sandin, M. Sommerhäuser, I. Stubauer, C. Feld, R. Johnson, P. Pinto, N. Skoulikidis, P. Verdonschot & S. Zahrádková, 2003. The development of a system to assess the ecological quality of streams based on macroinvertebrates – Design of the sampling programme within the AQEM project. *International Review of Hydrobiology* 88: 345–361.
- Hering, D., L. Carvalho, C. Argillier, M. Beklioglu, A. Borja, A. C. Cardoso, H. Duel, T. Ferreira, L. Globevnik, J. Hanganu, S. Hellsten, E. Jeppesen, V. Kodeš, A. Lyche Solheim, T. Nöges, S. Ormerod, Y. Panagopoulos, S. Schmutz, M. Venohr & S. Birk, 2015. Managing aquatic ecosystems and water resources under multiple stress – An introduction to the MARS project. *Science of the Total Environment* 503: 10–21.
- Horsák, M., J. Bojková, S. Zahrádková, M. Omesová & J. Helešic, 2009. Impact of reservoirs and channelization on lowland river macroinvertebrates: A case study from Central Europe. *Limnologia* 39: 140–151.
- Horváth, Zs., M. Ferenczi, A. Móra, C. F. Vad, A. Ambrus, L. Forró, G. Szövényi & S. Andrikovics, 2012. Invertebrate food sources for waterbirds provided by the reconstructed wetland of Nyirkai-Hany, northwestern Hungary. *Hydrobiologia* 697: 59–7.
- Kindt, R., P. Van Damme & A. J. Simons, 2006. Tree diversity in western Kenya: using profiles to characterise richness and evenness. *Forest Diversity and Management* Springer, Dordrecht.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg & T. D. A. Forbes, 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution* 12: 474–478.
- Lengyel, E., J. Padišák, 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.
- Linares, M. S., W. Assis, R. R. de Castro Solar, R. P. Leitão, R. M. Hughes & M. Callisto, 2019. Small hydropower dam alters the taxonomic composition of benthic macroinvertebrate assemblages in a neotropical river. *River Research and Applications* 35: 725–735.
- Mackay, R. J., 1992. Colonization by lotic macroinvertebrates: a review of processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 617–628.
- Martínez, A., A. Larranaga, A. Basaguren, J. Perez, C. Mendoza-Lera & J. Pozo, 2013. Stream regulation by small dams affects benthic macroinvertebrate communities: from structural changes to functional implications. *Hydrobiologia* 711: 31–42.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher & M. Westoby, 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21: 178–185.
- Moreno, C. E., G. Castillo-Campos & J. R. Verdú, 2009. Taxonomic diversity as complementary information to assess plant species diversity in secondary vegetation and primary tropical deciduous forest. *Journal of Vegetation Science* 20: 935–943.
- Mueller, M., J. Pander & J. Geist, 2011. The effects of weirs on structural stream habitat and biological communities. *Journal of Applied Ecology* 48: 1450–1461.
- Münkemüller, T., S. Lavergne, B. Bzeznik, S. Dray, T. Jombart, K. Schiffrer & W. Thuiller, 2012. How to measure and test phylogenetic signal. *Methods in Ecology and Evolution* 3: 743–756.
- Oksanen, J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, P. R. Minchin, R. B. O'hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. N. Stevens, E. Szoecs, H. Wagner, 2013. Package 'vegan'. *Community ecology package*, version, 2: 1–295
- Perring, M. P., R. J. Standish & R. J. Hobbs, 2013. Incorporating novelty and novel ecosystems into restoration planning and practice in the 21st century. *Ecological Processes* 2: 18.
- Petchey, O. L. & K. J. Gaston, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9: 741–758.
- Podani, J., S. Pavoine & C. Ricotta, 2018. A generalized framework for analysing taxonomic, phylogenetic, and functional community structure based on presence–absence data. *Mathematics* 6: 250.
- Poff, N. L. & J. K. Zimmerman, 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows. *Freshwater Biology* 55: 194–205.
- Rasmussen, J. J., U. S. McKnight, M. C. Loinaz, N. I. Thomsen, M. E. Olsson, P. L. Bjerg, P. J. Binning & B. Kronvang, 2013. A catchment scale evaluation of multiple stressor effects in headwater streams. *Science of the Total Environment* 442: 420–43.
- Reeves, P. N. & P. D. Champion, 2004. Effects of livestock grazing on wetlands: literature review. Environment Waikato Regional Council.
- Rényi, A. 1961. On measures of entropy and information. In *Proceedings of the Fourth Berkeley Symposium on Mathematical Statistics and Probability, Volume 1: Contributions to the Theory of Statistics*. The Regents of the University of California.
- Saito, V. S., T. Siqueira & A. A. Fonseca-Gessner, 2015. Should phylogenetic and functional diversity metrics compose macroinvertebrate multimetric indices for stream biomonitoring? *Hydrobiologia* 745: 167–179.
- Schmera, D., J. Heino, J. Podani, T. Erős & S. Dolédec, 2017. Functional diversity: a review of methodology and current knowledge in freshwater macroinvertebrate research. *Hydrobiologia* 787: 27–44.

- Schmidt-Kloiber, A. & D. Hering, 2015: www.freshwaterecology.info - an online tool that unifies, standardises and codifies more than 20,000 European freshwater organisms and their ecological preferences
- Silver, C. A. & S. M. Vamosi, 2012. Macroinvertebrate community composition of temporary prairie wetlands: a preliminary test of the effect of rotational grazing. *Wetlands* 32: 185–197.
- Šmilauer, P. & J. Lepš, 2014. *Multivariate analysis of ecological data using CANOCO 5*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Statzner, B., J. A. Gore & V. H. Resh, 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* 7: 307–360.
- Stenger-Kovács, C., E. Lengyel, K. Buczkó, F. M. Tóth, L. O. Crossetti, A. Pellingner, Z. Zámboé Doma & J. Padišák, 2014. Vanishing world: alkaline, saline lakes in Central Europe and their diatom assemblages. *Inland Waters* 4: 383–396.
- Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie & E. Siemann, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300–1302.
- Tóthmérész, B., 1995. Comparison of different methods for diversity ordering. *Journal of vegetation Science* 6: 283–290.
- Turunen, J., T. Muotka, K. M. Vuori, S. M. Karjalainen, J. Rääpysjärvi, T. Sutela & J. Aroviita, 2016. Disentangling the responses of boreal stream assemblages to low stressor levels of diffuse pollution and altered channel morphology. *Science of the Total Environment* 544: 954–962.
- Van de Bund, W. & A. Solimini, 2007. *Ecological Quality Ratios for ecological quality assessment in inland and marine waters*. Institute for Environment and Sustainability, Ispra.
- Vaughn, C. C., 2010. Biodiversity losses and ecosystem function in freshwaters: emerging conclusions and research directions. *BioScience* 60: 25–35.
- Whitaker, G. A., R. H. McCuen & J. Brush, 1979. Channel modification and macroinvertebrate community diversity in small streams I. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 15: 874–879.
- Winter, M., V. Devictor & O. Schweiger, 2013. Phylogenetic diversity and nature conservation: where are we? *Trends in Ecology & Evolution* 28: 199–204.
- Wyźga, B., J. Zawiejska, A. Radecki-Pawlik & H. Hajdukiewicz, 2012. Environmental change, hydromorphological reference conditions and the restoration of Polish Carpathian rivers. *Earth Surface Processes and Landforms* 37: 1213–1226.
- Yount, J. D. & G. J. Niemi, 1990. Recovery of lotic communities and ecosystems from disturbance—a narrative review of case studies. *Environmental Management* 14: 547–569.
- Zawal, A., A. Sulikowska-Drozd, E. Stepień, Ł. Jankowiak & A. Szlauer-Łukaszewska, 2016. Regeneration of the molluscan fauna of a small lowland river after dredging. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv Für Hydrobiologie* 187: 281–293.

Publisher's Note Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.