



# 微藻於生態工程檢核應用： 貢寮地區獨立溪的案例研究

周傳鈴 / 國立臺灣大學生態學與生物演化學研究所 博士候選人

河川為藻類重要的棲地，特別是在溪流廣泛生長的矽藻。矽藻生長受到水中營養鹽濃度和水體擾動影響，反映在種屬群聚組成之差異尤其明顯。本實驗於台灣東北部的貢寮地區進行三條獨立溪藻類調查，並參照矽藻生態功能群分類，歸類樣區矽藻群聚類型。實驗結果顯示溪流量和流速變化，為控制急流型或緩流型附生矽藻種間競爭的重要物理因子。其次，營養有效性可能次於水體擾動，成為引發藻類組成改變的化學因子。利用矽藻相同資源共存的群聚比例，可用來區別棲地環境水的流速和營養鹽濃度。本實驗樣區之急流、緩流和高營養需求的矽藻群聚變化，可以解釋貢寮地區的氣候和地形條件，對獨立溪藻類生態的影響，使得水域浮游植物調查項目不僅僅只呈現樣區浮游植物生態多樣性，亦可達到棲地生態環境評估之應用功能。

## 前言

台灣位於降雨豐沛的亞熱帶地區，雨水是重要的水資源，河川為水資源的載體，也是微藻重要的棲地，特別是在溪流廣泛生長的矽藻類群<sup>[1]</sup>。河流從上游淙淙順流而下的過程，水流力量將河床侵蝕、擺動或堆積，形塑出如深潭（pool）、淺灘（riffle）、深流（run）、淺流（glide）等不同的水深和流速狀況。此外地形起伏變化，地勢陡峭的河段（常見於上游區段），水流運動常可掀起河床底部的泥砂造成擾動，地勢平坦的河段（常見於中下游區段）土地用途增加，支流匯入並挾帶的多種營養鹽因子和生物物種，直到下游區段概括承受所有水體運行的負荷。這些水體的物理因子（如光照、溫度、水色、水深和流速）、化學因子（如酸鹼度、導電度、營養鹽濃度、鹽度或是重金屬有毒物質）和生物因子（如養分競爭和動物掠食）都會直接或間接影響矽藻的生長和分佈<sup>[2,3]</sup>。

矽藻的生長受到水中營養鹽濃度和水體擾動影響，反映在種屬群聚組成的差異尤其明顯<sup>[4,5]</sup>。營浮游生活

的浮游藻（Phytoplankton），經常懸浮在平坦的水面上，越接近河口比例越高<sup>[6]</sup>；底棲藻（Benthic algae）在水底基質或沉積物裡游走，對環境營養需求比較高<sup>[7-9]</sup>；附著藻（Periphyton）附著在水裡的石頭、枯木、植物根系或淺水底砂等各式各樣的基質上生長。許多學者依照附生藻著生的基質，給予多樣的名稱如：石表附生性（epilithon）、植物附生性（epiphytes）、枝條附生性（epidendron）、沙粒附生性（epipsammon）、泥表附生（epipelon）以及動物附生性的（epizoic）等<sup>[10,11]</sup>。台灣溪流底質遍布大小不一的石塊，河溪整治工程也偏重石材的構造物，因此溪流附生藻多以石附生矽藻最常見，數量也最多。一般來說，附生矽藻是利用流水帶來的養份維持生命，不過水流強度變化快，能否牢固黏在基質上，跟它們的附著型態有關<sup>[12]</sup>。有些矽藻以短小膠質柄，緊緊伏貼基質對抗急流；有些矽藻以直立長條的或分枝的膠質柄，黏住基質逐漸往上堆高發展，這類型矽藻僅能在緩流區生長，大水一來很快被沖走。台灣溪流最常見的附著型態（如圖 1）有以下五種，(1) 伏貼

型，如曲殼藻和卵形藻；(2) 單獨直立型，如橋彎藻；(3) 放射獨立型，如針竿藻和脆桿藻；(4) 樹狀直立型，如異極藻；(5) Z字鍊群體型，如等片藻。伏貼型和單獨直立型較能應付急流，而放射獨立型、樹狀直立型和Z字鍊群體型則適合在緩流的環境，不同種類的附著型式跟流速條件有關。國外學者 Passy 以矽藻於基質附著型態的群聚生長樣式 (life-form) 區分成三個矽藻生態功能群 (diatom ecological guilds)：(1) 壓低伏貼型的藻種，適於急流、低營養鹽環境；(2) 堆高型的藻種，適於緩流、高營養鹽環境；(3) 單獨細胞快速游移型的藻種，適於擾動、高營養鹽環境等群聚樣式 [13]。利用矽藻相同的資源共存 (co-exist) 的成員群聚比例，可用來區別棲地水的流速和營養鹽濃度 [4,14-16]。本實驗調查結果參照此矽藻生態功能群分類方法，歸類調查期間的樣

區矽藻群聚類型，來討論貢寮獨立溪藻類棲地水域生態環境的變化。

### 材料與方法

獨立溪樣區如圖所示 (2)，範圍涵蓋台灣東北部的貢寮地區，包括遠望坑溪、南勢坑溪和北勢坑溪，這三條獨立溪皆為天然野溪。由於中央山脈地形偏東，台灣東部平原腹地比較狹小，雨水通過短小的獨立溪河道便流入海洋，水流停留時間不長。此外三條獨立溪各測站仍有些微棲地差異。遠望坑溪上游地底有湧泉供水，該測站水流狀況變化最小；南勢坑溪上游河道環境鬱閉陰暗，大岩塊上面可見深紅斑狀的胭脂藻 (Hildenbrandia rubra) 生長 (如照片 1)，屬於淡水型的紅藻，胭脂藻生長的石塊上幾乎沒有其他藻類附著，

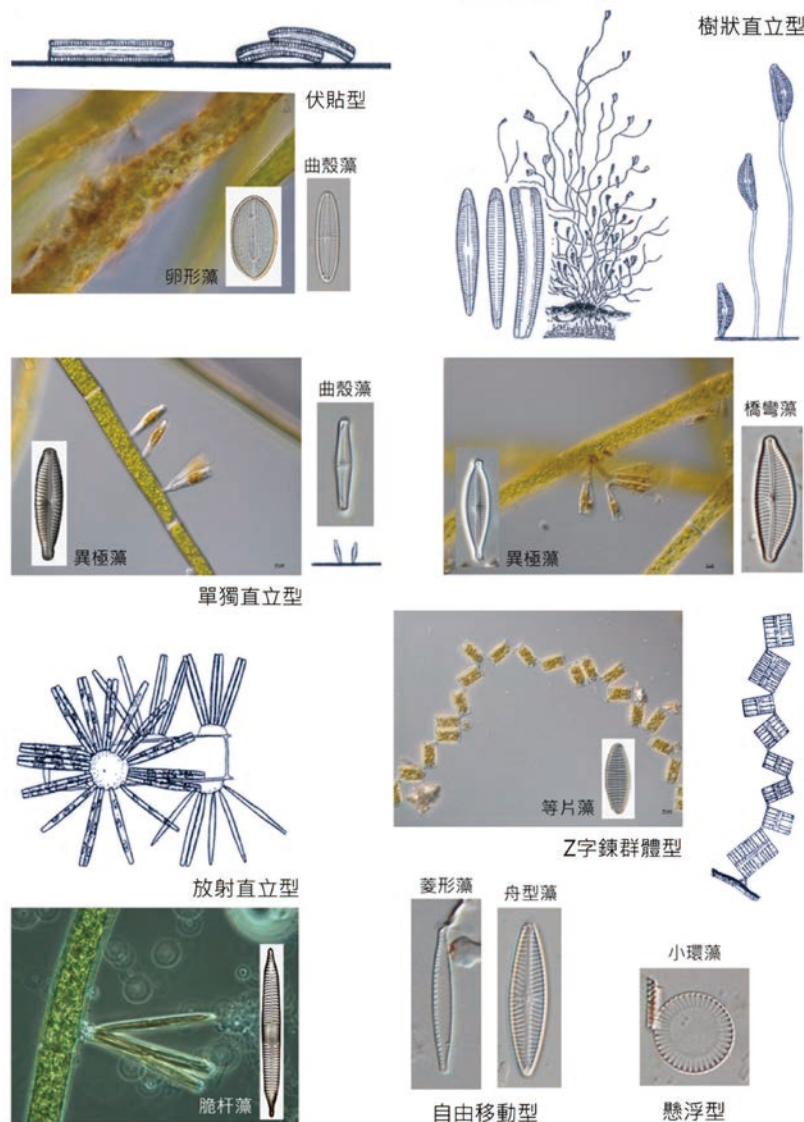


圖 1 矽藻於基質上附著型態的群聚生長樣式 (藻田公司製表；繪圖部分仿製日本淡水矽藻圖鑑 [17]，照片由藻田公司提供)

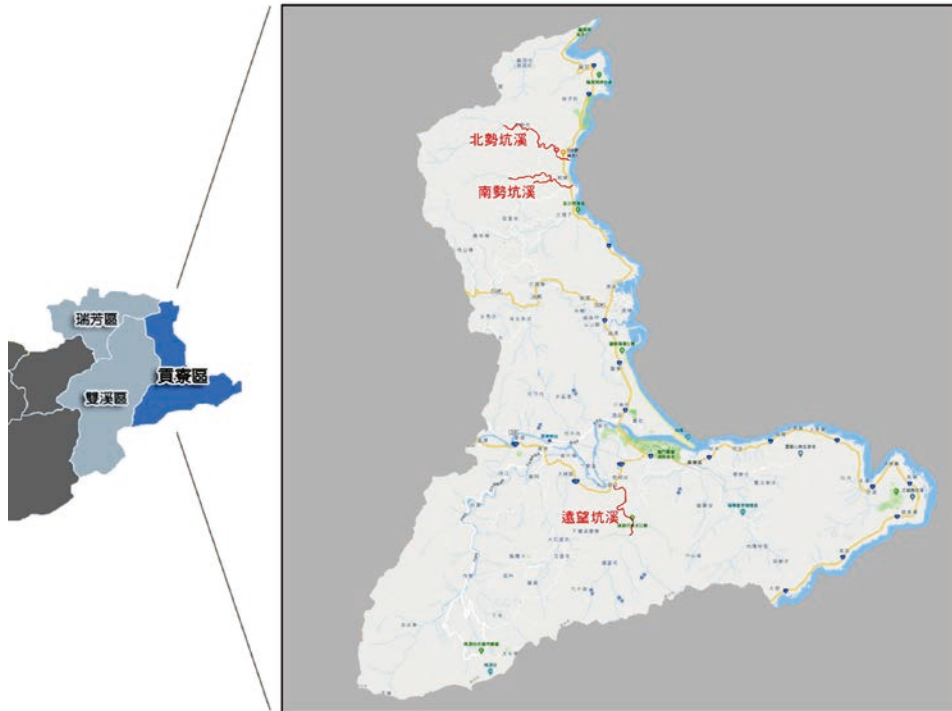


圖 2 貢寮區獨立溪流相關位置

該測站藻類相變化最大；北勢坑溪上游測站和其它中下游測站河床地勢平緩。本實驗在此三條獨立溪上游、中游和下游三個河段進行藻類調查，三條獨立溪兩次調查計共有 18 個樣本。調查季節涵蓋夏秋兩季，第一次調查（2018 年 7 月 16 日）採樣前一星期因鋒面通過，樣區各測站水流量大。第二次調查（2018 年 10 月 4 日）採樣前段時間幾乎沒有降雨，地勢平坦的測站部分河灘地已裸露出來，河道限縮在低窪處。

採樣方法參考環署檢字第 1000109874 號公告『湖河池泊水庫藻類採樣方法』（NIEA E504.42C），於採集樣區流動的表水，添加適量之陸戈氏碘溶液（Lugol's iodine）予以固定後經常溫保存。附著性藻類的採集是在樣區附近水域，選取不同地點之石頭五塊，以毛刷將藻類自石頭上刷下，經添加適量之陸戈氏碘溶液予以固定後，攜回實驗室製作定量和矽藻定性片。

### 定量片製作

在實驗室將樣品經定量離心（3000 g × 10 分鐘）方式濃縮藻細胞，倒去上清液，然後滴加一滴可馬西藍（Coomassie blue）染液於沈澱之藻細胞，於室溫下靜置五分鐘，再以減壓過濾方法，將藻樣過濾於 0.45 μm 孔徑之硝酸纖維濾膜上，俟濾膜乾燥後，滴加顯微鏡浸油使之變為透明，滴加封片膠（Entellan, Merck）

後蓋上蓋玻片，最後在顯微鏡下觀察和計數藻細胞數目，供定量計數之玻片樣本。

### 矽藻片之製作

在實驗室將樣品經離心濃縮之藻細胞，倒去上清液，添加混酸液（冰醋酸 + 硫酸 = 9:1）約 5 mL，在 100°C 下加熱 5 分鐘，冷卻後離心，倒去上層液，加水 5 mL 洗之，再離心，如此反覆三次。取微量塗抹於玻片上，俟完全乾燥後，滴加封片膠（Naphrax, RI 1.73, Brunel Microscopes Ltd., Chippenham, U.K.）後蓋上蓋玻片，製作成永久玻片，最後在顯微鏡下之觀察、計數和鑑定藻種，供矽藻定性計數之玻片樣本。

### 研究結果

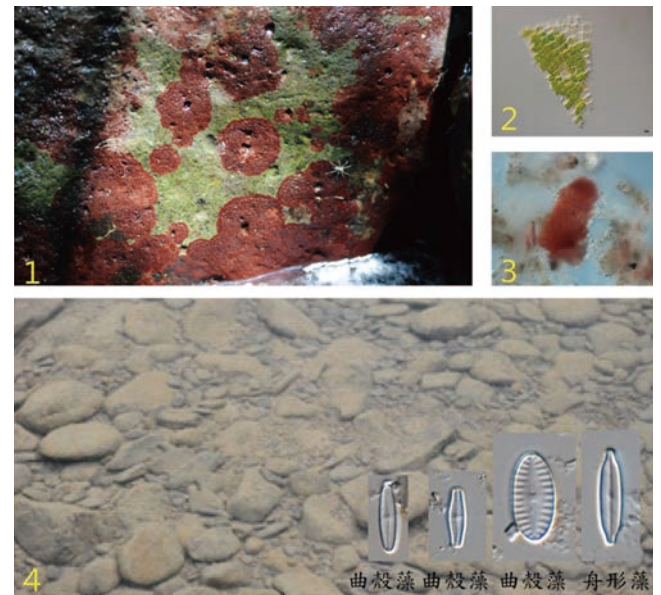
本實驗於獨立溪樣區進行夏秋兩季藻類調查，第一次調查（夏季）雨水多，各測站水流量大；第二次調查（秋季）雨水少，地勢平坦測站水流變緩，兩次調查因氣候降雨的影響，形成樣區水流量和流速的差異。兩季出現的藻屬種數結果如下：遠望坑溪出現 18 屬 64 種，南勢坑溪出現 26 屬 89 種，北勢坑溪出現 25 屬 78 種，所有樣區共記錄 30 屬 113 種。藻類豐度兩季平均結果（每毫升藻類細胞數 cells/mL）依序是：遠望



坑溪 (521)、北勢坑溪 (436) 和南勢坑溪 (352)。整體而言，各溪流藻屬種數和藻類豐度差異不大，南勢坑溪出現的矽藻物種比較多一點，遠望坑溪原水中的藻類密度較高 (詳見附表)。

附生藻類群落調查是以石附生矽藻為主，將所有藻類調查結果進行三種矽藻生態功能群：「急流低營養型」、「緩流高營養型」和「底棲高營養型」之分類。兩次調查之平均 (上中下游河段) 結果，分別敘述如下 (如表 1)。首先，三條獨立溪皆以「急流低營養型」矽藻為優勢，整體平均比例都超過 40% 以上 (圖 3)，代表藻屬是曲殼藻屬 (*Achnanthes*)、卵形藻屬 (*Cocconeis*) 以及異極藻屬 (*Gomphonema biceps*)，前兩者是匍匐黏在基質上，後者則混在絲狀藍綠菌中生長 (如照片 2)，這些矽藻比較能適應急流擾動環境。二「緩流高營養型」矽藻在第二次調查，水流趨緩以後比例上升，代表藻屬是橋彎藻屬 (*Cymbella*)、針桿藻屬 (*Synedra*)、脆杆藻屬 (*Fragilaria*) 和其它的異極藻屬 (*Gomphonema spp.*)。這類矽藻會在細胞一端分泌長膠質柄，黏在緩流的基質上，或彼此鏈結

成群，由於鏈結結構鬆散，較不耐水流擾動。三「底棲高營養型」在第二次調查水流趨緩以後，整體平均



照片 1 南勢坑溪基質上的紅藻和附生矽藻生長樣式 (1-1 大岩塊上深紅斑狀為紅藻胭脂藻，紅藻生長的基質上幾乎沒有附生藻生長；1-2 和 1-3 胭脂藻細胞 (400 倍率)；1-4 中游平坦向陽石頭表面的附生矽藻 (1000 倍率)。照片由藻田公司提供)

表 1 107 年貢寮獨立溪兩次調查平均 (上中下游河段) 結果藻類生長類型比例

藻類棲地類型	遠望坑溪				南勢坑溪				北勢坑溪			
	矽藻屬名	頻度%		矽藻屬名	頻度%		矽藻屬名	頻度%				
		第一次	第二次		第一次	第二次		第一次	第二次			
急流低營養	<i>Achnanthes</i>	26.1	10.8	<i>Achnanthes</i>	36.5	25.5	<i>Achnanthes</i>	24.7	26.1			
	<i>Achnantheidium</i>	1.1	1.1	<i>Achnantheidium</i>	0.7	6.1	<i>Achnantheidium</i>	2.9	1.2			
	<i>Adlafia</i>	0.5	5.0	<i>Cocconeis</i>	2.8	10.3	<i>Adlafia</i>	0.1				
	<i>Cocconeis</i>	11.7	3.5	<i>Gom. biceps</i>	8.3	3.3	<i>Cocconeis</i>	4.4	9.2			
	<i>Gom. biceps</i>	17.1	26.6	<i>Reimeria</i>	-	0.2	<i>Gom. biceps</i>	9.2	8.9			
							<i>Reimeria</i>	0.2	0.2			
	小計	56.4	46.9	小計	48.4	45.4	小計	41.5	45.7			
緩流高營養	<i>Amphora</i>	1.3	0.4	<i>Amphora</i>	0.8	1.2	<i>Amphora</i>	3.2	3.3			
	<i>Cymbella</i>	13.1	22.9	<i>Caloneis</i>	-	0.6	<i>Cymbella</i>	5.5	6.4			
	<i>Diploneis</i>	0.1	-	<i>Cymbella</i>	8.3	12.3	<i>Encyonema</i>	0.1	0.7			
	<i>Fragilaria</i>	1.0	0.6	<i>Diploneis</i>	-	0.1	<i>Eunotia</i>	0.3	0.1			
	<i>Gomphonema</i>	3.8	8.2	<i>Fragilaria</i>	0.3	0.4	<i>Fragilaria</i>	2.5	2.1			
	<i>Halamphora</i>	0.2	-	<i>Gomphonema</i>	3.8	10.4	<i>Gomphonema</i>	1.6	7.3			
	<i>Melosira</i>	2.9	1.0	<i>Halamphora</i>	0.6	0.2	<i>Halamphora</i>	0.5	0.4			
	<i>Surirella</i>	-	0.3	<i>Melosira</i>	1.7	0.6	<i>Melosira</i>	2.2	0.8			
	<i>Synedra</i>	0.3	0.8	<i>Staurosira</i>	-	0.6	<i>Orthosira</i>	0.2	-			
	<i>Tabularia</i>	0.1	-	<i>Surirella</i>	0.4	0.5	<i>Staurosira</i>	1.7	-			
				<i>Synedra</i>	-	1.6	<i>Surirella</i>	-	0.3			
小計	22.8	34.2	<i>Tabularia</i>	0.3	-	<i>Synedra</i>	1.0	2.6				
底棲型高營養			小計	16.1	28.7	小計	18.8	24.1				
	<i>Bacillaria</i>	-	0.3	<i>Bacillaria</i>	-	0.7	<i>Bacillaria</i>	0.1	0.2			
	<i>Navicula</i>	9.7	6.8	<i>Caloneis</i>	-	0.3	<i>Caloneis</i>	0.3	0.3			
	<i>Nitzschia</i>	11.1	11.5	<i>Geissleria</i>	-	0.2	<i>Navicula</i>	22.0	15.5			
			<i>Gyrosigma</i>	0.1	0.1	<i>Nitzschia</i>	15.4	14.1				
			<i>Hippodonta</i>	-	0.1	<i>Pinnularia</i>	0.1	-				
			<i>Navicula</i>	20.4	12.6	<i>Simonsenia</i>	0.4	-				
			<i>Nitzschia</i>	11.5	11.3	<i>Stauroneis</i>	0.8	0.1				
			<i>Pinnularia</i>	0.3	-							
			<i>Simonsenia</i>	0.7	-							
			<i>Stauroneis</i>	1.9	0.3							
		<i>Staurosira</i>	0.7	-								
小計	20.8	18.6	小計	35.5	25.7	小計	39.2	30.3				
其它	<i>Cyclotella</i>	0.0	0.2	<i>Cyclotella</i>	0.0	0.2	<i>Cyclotella</i>	0.4	0.0			
	小計	0.0	0.2	小計	0.0	0.2	小計	0.4	0.0			

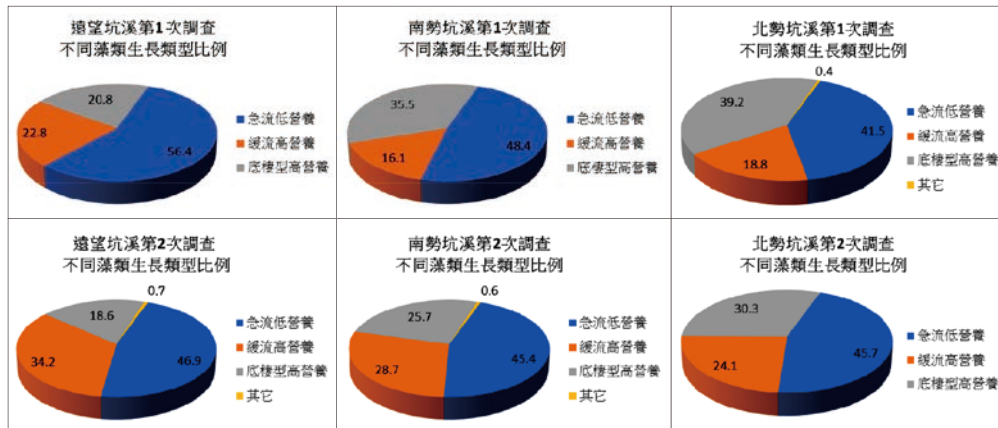
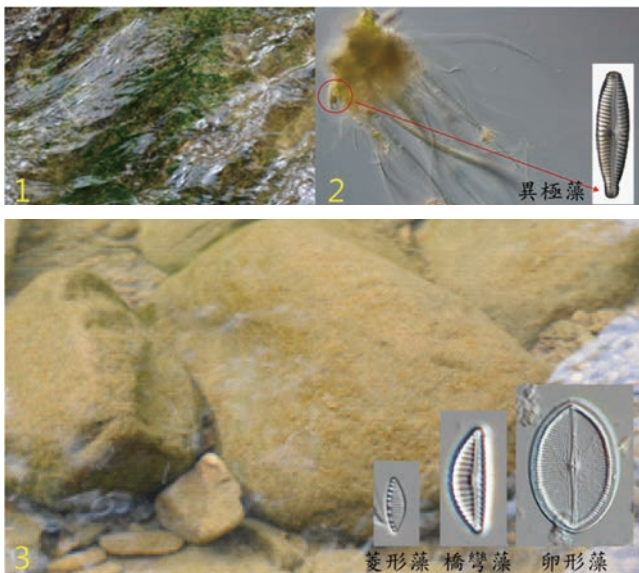
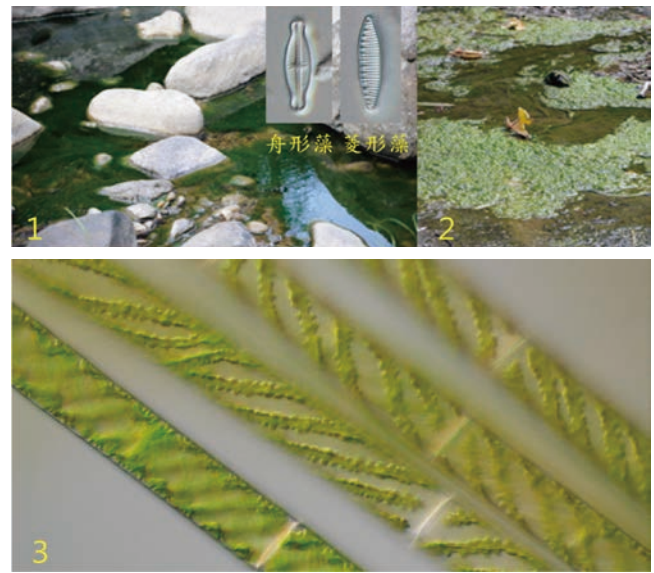


圖 3 107 年貢寮 3 條獨立溪兩次調查藻類生長類型比例



照片 2 遠望坑溪基質上附生矽藻生長樣式 (2-1 大岩石斜壁的眉藻；2-2 眉藻與異極藻混生；2-3 向陽的石塊表面上有豐富的附生矽藻 (1000 倍率)。照片由藻田公司提供)



照片 3 北勢坑溪基質上藻類生長情形 (3-1 北勢坑溪上游的靜止水體有大型藻水棉生長和兩種自由游走型矽藻 (1000 倍率)；3-2 水綿被微生物瓦解後隨後衍生水體腐化問題；3-3 水綿 (1000 倍率) 顯微鏡照片。照片由藻田公司提供)

比例下降一些，變化不大。但以個別河段來看（參見附表），第一次調查的北勢坑溪上游測站「底棲高營養型」矽藻出現相當優勢比例（64.6%），該測站有多樣的舟形藻屬（*Navicula*），尤其以 *Navicula thienemannii* 占的比例最高（占整體之 16.7%）。該藻種實際野外生態研究並不多，在此參照生態功能群，該藻歸屬於營養有效性需求高的舟形藻屬。此外，第二次調查的北勢坑溪中游測站水量少，河灘地到處有大型藻水棉（*Spirogyra*）生長（如照片 3），茂密的水棉覆蓋水面，限制附生矽藻生長光線，之後水綿競爭死亡被微生物瓦解，衍生水體腐化成為水中營養，隨後吸引舟形藻屬（*Navicula*）和菱形藻屬（*Nitzschia*）這類游走

型底棲矽藻，使該測站「底棲高營養型」比例上升。

藻類組成相似性群聚分析：三條獨立溪（包含上游、中游和下游河段）之兩次調查，共計有 18 個測站，利用多變量生態統計軟體（PRIMER 6）中的多元尺度法（multidimensional scaling, MDS）進行矽藻組成的相似性（40% ~ 60%）分析，結果如圖 4 與圖 5 所示，可將 18 個測站分成五組，包括第 1 組：「南勢坑溪上游 - 第 1 次調查」、第 2 組：「南勢坑溪上游 - 第 2 次調查」、第 3 組：「北勢坑溪上游 - 第 1 次調查」、第 4 組：「遠望坑溪上游 - 第 1 和 2 次調查」以及第 5 組：「北勢坑溪上游 - 第 2 次調查和所有第 1 和 2 次

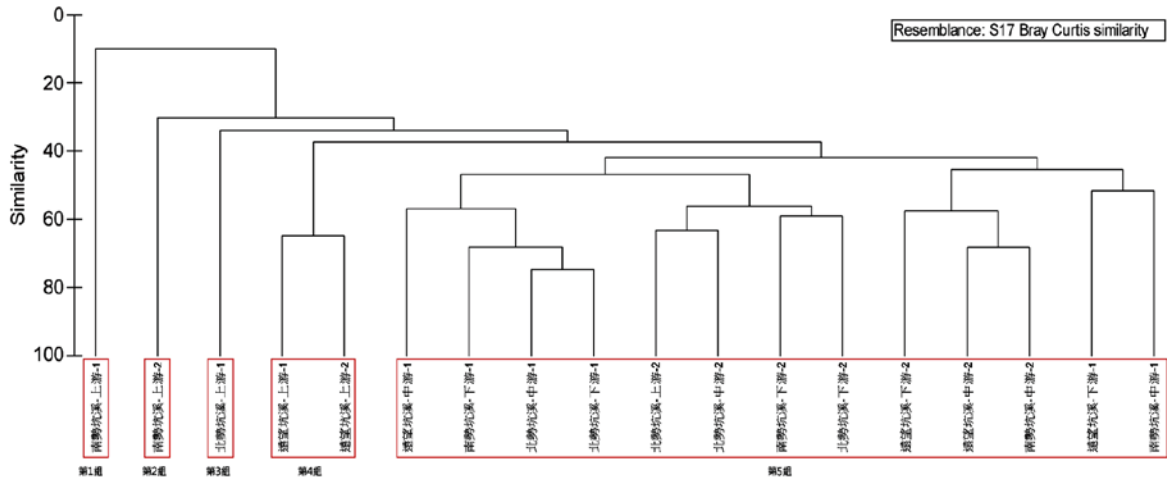


圖 4 貢寮三條獨立溪（上中下游）兩次調查之藻類組成群聚相似性分析圖

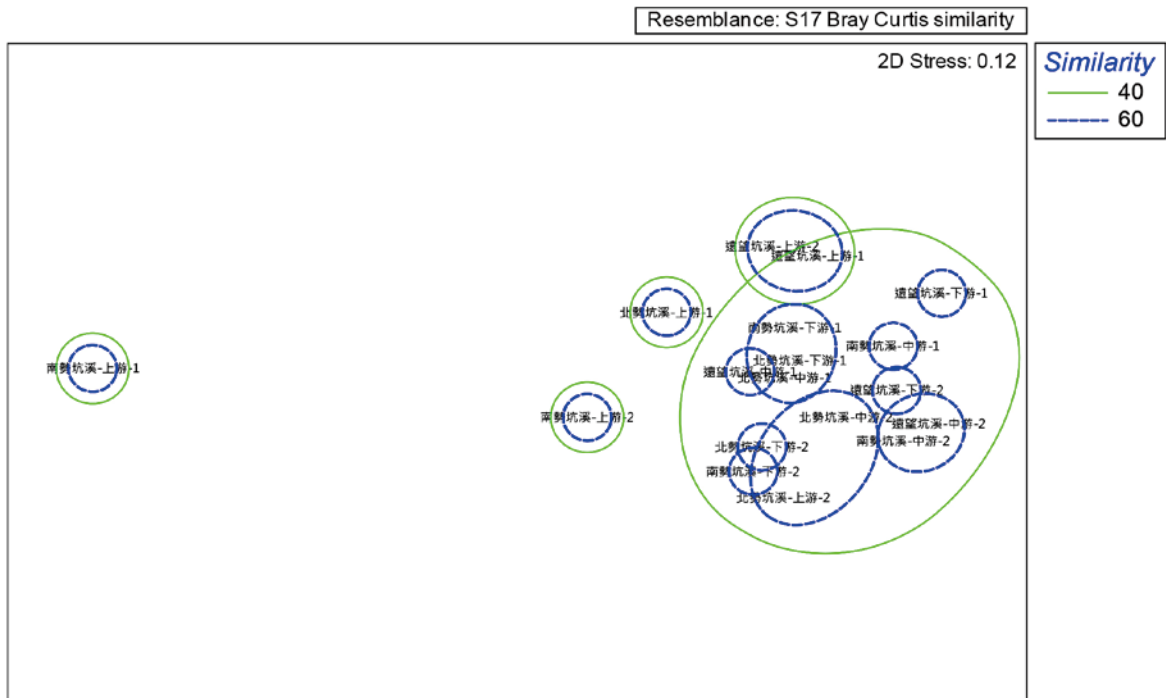


圖 5 貢寮三條獨立溪（上中下游）兩次調查之藻類組成 MDS 分析圖

調查之中下游測站」。再進一步利用相似度貢獻分析法（species contributions to similarity, SIMPER）於 40% 相似性尋找形成分組的棲地特徵。第 1 和第 2 組皆為南勢坑溪上游測站，該測站環境陰暗不利優勢藻生長，藻類相變化大，矽藻多樣性較高形成分群；第 3 組則是北勢坑溪上游測站，該測站出現優勢的底棲矽藻—舟形藻屬（*Navicula*）形成分群；第 4 組為兩次調查的遠望坑溪上游測站，該測站水流湍急，急流矽藻（*Gomphonema biceps*）優勢生長而集群；第 5 組也是最大的一組，皆因緩流矽藻（*Cymbella silesiaca*）生長而將所有河床地

勢平坦的中下游測站集成一群。藻類群聚分析結果顯示，棲境的異質性如光線（南勢坑溪上游測站）、養分有效性（第一次北勢坑溪上游測站）、水體擾動（遠望坑溪上游測站）和河床地勢（大部分樣區中下游測站）等因素造成各測站藻類組成差異的重要因子。

### 結論與建議

獨立溪樣區實驗結果，矽藻生態功能群是以伏貼型的「急流低營養型」矽藻為主，其次才是以直立膠質柄型的「緩流高營養型」或是在底質游走的「底棲高營養型」矽



藻。季節降雨產生之水體擾動，能抵抗急流和低營養需求的矽藻比例會特別高，一旦雨水少水流減緩後，適合緩流和高營養鹽需求的矽藻比例隨之上升。由於獨立溪河道較短，水流快速通過河道便流入海洋，實驗結果顯示，溪流樣區的水量和流速變化，為控制急流型或緩流型附生矽藻種間競爭的重要物理因子。其次，平坦溪流地形因積水導致水質腐化，吸引游走型矽藻，因此營養有效性可能次於水體擾動，成為引發藻類組成改變的化學因子。利用矽藻相同資源共存成員的群聚比例，可用來區別棲地水的流速和營養鹽濃度。本實驗參照矽藻生態功能群 (diatom ecological guilds)<sup>[4]</sup> 分類方法，歸類樣區之急流、緩流和高營養需求的矽藻群聚變化，可解釋貢寮地區的氣候和地形條件，對獨立溪藻類生態的影響，使得水域浮游植物調查項目不僅僅只呈現樣區浮游植物生態多樣性，亦可達到生態環境評估之應用功能。然而藻類的微棲地環境複雜，例如本實驗樣區測站環境鬱閉（南勢坑溪上游）以及地底湧泉水源（遠望坑溪上游）等環境條件，導致測站藻種差異。其它還有拓殖隨機過程、水生動物掠食以及人為擾動，對棲地藻種組成影響更是無法被忽視<sup>[18-20]</sup>。近年全球暖化導致氣候異常暴雨成災，治水防洪工程多偏重結構設施的完備，對於整治前後之流速、水深及底床變化關注不多，鮮少去顧及這些以溪流為家，附著在水裡的各式各樣基質上生長的矽藻類群。溪流是微藻重要的棲地，微藻提供生態系重要之氧氣和食物的功能與服務。在此建議公共工程施作將藻類生態納入生態檢核表之棲地評估項目之中，以加強生態保育措施之落實。近幾年矽藻成為藻類指標應用在水質評估的適用性高<sup>[20]</sup>，藻類生態功能群的研究逐漸得到生態學界的重視<sup>[21]</sup>。儘管如此，矽藻功能群仍需有更多在相同微棲地條件下之研究，來測試和驗證藻類生態功能群的適用性。

## 參考文獻

- Smol J.P. and Stoermer E.F. (2010), Applications and uses of diatoms: Prologue. In: Smol J.P. and Stoermer E.F. (eds.), *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*, and edition, Cambridge University Press, 3-7.
- Lavoie, I., Campeau, S., Darchambeau, F., Cabana, C., and Dillon, P.J. (2008), Are diatoms good integrators of temporal variability in stream water quality? *Freshwater Biol.* **53**, 827-841.
- Smucker, N.J. and Vis, M.L. (2011), Diatom biomonitoring of streams: reliability of reference sites and the response of metrics to environmental variations across temporal scales. *Ecol. Indic.* **11**, pp. 1647-1657.
- Passy, S.I. (2007b), Differential cell size optimization strategies produce distinct diatom richness-body size relationships in stream benthos and plankton. *Journal of Ecology* **95**, pp. 745-754.
- 周傳鈴、吳俊宗、李俊億 (2014a), 淡水河流域的矽藻群聚與地理區位相關性研究, 台灣法醫學誌, 第 6 卷第 1 期, 第 41-55 頁。
- 周傳鈴、陳慶旺、譚智宏、蔡逸文 (2014b), 以藻類消長探討河道施工對生態環境之衝擊—以北勢溪及金瓜寮溪為例, 農業工程研討會論文集, 第 1025-1036 頁。
- Berthon, V., Bouchez, A., and Rimet, F. (2011), Using diatom lifeforms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: a case study of rivers in south eastern France. *Hydrobiologia* **673**, pp. 259-271.
- Tudesque L., Grenouillet G., Gevery M., Khazraie K., and Brosse S. (2012), Influence of small-scale gold mining on French Guiana Stream: Are diatom assemblages valid disturbance sensors? *Ecol. Indic.*, **14**, pp. 100-106.
- Lengyel, E., Padišák, J., and Stenger-Kovács, Cs. (2015), Establishment of equilibrium states and effect of disturbances on benthic diatom assemblages of the Torna-stream. Hungary. *Hydrobiol.* **750**, pp. 43-56.
- Winter, J.G. and Duthie, H.C. (2000), Stream epilithic, epipelic and epiphytic diatoms: habitat fidelity and use in biomonitoring. *Aquatic Ecology* **34**, pp. 345-353.
- Townsend, S.A. and Gell, P.A. (2005), The role of substrate type on benthic diatom assemblages in the Daly and Roper rivers of the Australian wet/dry tropics. *Hydrobiologia* **548**, pp. 101-115.
- Reavie, E.D. and Smol, J.P. (1997), Diatom-based model to infer past littoral habitat characteristics in the St. Lawrence River. *Journal of Great Lakes Research* **23**, pp. 339-348.
- Passy, S.I. (2007a), Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany* **86**, pp. 171-178.
- Round, F.E., Crawford, R.M., and Mann, D.G. (1990), *The Diatoms: Biology and Morphology of the Genera*. Cambridge University Press, Cambridge, 747pp.
- Rimet, F. and Bouchez, A. (2012), Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **406**, pp. 1-14.
- B-Béres, V., Török, P., Kókai, Zs., Lukács, Á., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., and I. Bácsi, (2017), Ecological background of diatom functional groups: Comparability of classification systems. *Ecol. Indic.* **82**, pp. 183-188.
- Watanabe, T., Ohtsuka, T., Tuji, A., and Houki, A. (2005), *Picture Book and Ecology of the Freshwater Diatoms*. Uchida-rokakuho, Tokyo, Japan, pp. 1-666.
- Finlay, B.J. (2002), Global dispersal of free-living microbial eukaryote species. *Science* **296**, pp. 1061-1063.
- Vyverman, W., Verleyen, E., and Sabbe, K. *et al.* (2007), Historical processes constrain patterns in global diatom diversity. *Ecology* **88**, pp. 1924-31.
- B-Béres, V., Lukács, Á., Török, P., Kókai Zs Novák, Z., T-Krasznai, E., Tóthmérész, B., and Bácsi, I. (2016), Combined eco-morphological functional groups are reliable indicators of colonisation processes of benthic diatom assemblages in a lowland stream. *Ecol. Indic.* **64**, pp. 31-38.
- Padišák, J., Crossetti, L.O., and Naselli-Flores, L. (2009), Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates. *Hydrobiologia* **621**, pp. 1-19. 