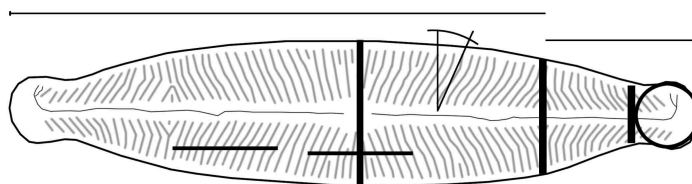


dc_1342_16

Szilícium-dioxid vázas algák mintázata és
skálafüggő változásai, szerepük a környezeti
rekonstrukcióban



Buczko Krisztina

2016

Szomjazom a tudásra, miközben fuldoklom az információban.
J. Smol (2002)

Az értekezés mottójául választott idézetet John Smol, a paleolimnológia kiemelkedő kutatójának, az arktikus területek klímaváltozásra adott válaszok munkájában találtam. Ennél tömörebben nehéz lenne megfogalmazni azt a kettősséget, amit kovaalga kutatóként éreztem végig pályám során.

Címlapon:

Kobayasiella tintinnus Buczkó, Wojtal & R.Jahn 2009 - Szent Anna-tó

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés	5
1.1. „Objektum-orientált” diatóma kutatás	5
1.2. A dolgozat felépítése	6
1.3. Szilícium-dioxid vázas szervezetek	7
1.3.1. Kovaalgák vagy diatómák	7
1.3.2. Sárgásbarna algák (Chrysophyta)	8
1.3.3. Fitolitok	9
1.3.4. Szivacsok	10
1.4. A kovavázak szervezetek paleoökológiája	11
1.4.1. Negyedidőszak (hideg-meleg és/vagy száraz-nedves)	12
1.4.2. A paleolimnológia története, Kárpáti adatok	14
1.4.3. A fosszilis kovaalak kutatás története Magyarországon	15
1.5. Célkitűzés	19
2. Anyag és módszer	21
2.1. Mintavételi területek	21
2.1.1. Iharkút	21
2.1.2. Neogén	22
2.1.3. Késő-negyedidőszaki paleolimnológiai vizsgálatok	22
2.1.4. Recens biogeográfia	29
2.2. Laboratóriumi feldolgozás	31
2.2.1. A kovavázak algák	31
2.2.2. Radiokarbon adatok és kalibrálásuk	33
2.3. Statisztikai analízis	33
2.3.1. Morfometriai elemzés	33
2.3.2. Rekonstrukciók	34
3. Eredmények	37
3.1. Koprofitba zárt diatómák	37
3.2. Neogén diatómák	37
3.2.1. <i>Staurosirella rhombus</i>	37
3.2.2. <i>Staurosirella grunowii</i>	38
3.2.3. <i>Fragilariforma Hajósiae</i> és formaköre	40
3.2.4. <i>Cymbella latestriata</i>	42
3.2.5. <i>Navicula haueri</i>	44
3.2.6. <i>Navicula jakovljevicii</i> és <i>N. lucida</i>	45
3.3. A késő-negyedidőszak kovavázak szervezetei	46
3.3.1. A Retyezát paleolimnológiája	46

3.3.2.	A Balaton paleolimnológiája	64
3.3.3.	A Szent Anna-tó paleolimnológiája	68
3.3.4.	Az Ighiel-tó paleolimnológiája	71
3.4.	A Déli-Kárpátok diatóma közösségei	74
3.4.1.	Fajgazdagság	74
3.4.2.	A hegységekre jellemző diatóma közösségei	75
3.5.	Florisztika/Biogeográfia	76
3.5.1.	<i>Humidophila fukushimae</i> európai előfordulásáról	76
3.5.2.	A <i>Kobayasiella</i> nemzetség a Kárpáti régióban	78
4.	Az eredmények értékelése	81
4.1.	Koprolitba zárt diatómák a krétából	81
4.2.	Diatómák a neogénben	82
4.2.1.	Neogén fragilaroidok diatómák	82
4.2.2.	A csúcsi pórusmező jelentőségéről	83
4.2.3.	A vulkanizmus lenyomata a diatómákon	84
4.2.4.	Méretredukció	86
4.3.	Késő-negyedidőszak	87
4.3.1.	A négy vizsgálati terület florisztikája	87
4.3.2.	A Kárpátok késő-negyedidőszaki diatóma közösségei	88
4.3.3.	A fiatal driász lehűlés – globális trendek	97
4.3.4.	Rekonstrukciók	101
4.3.5.	Holocén vízszintváltozások Európában	104
4.4.	Biogeográfia	107
4.4.1.	Déli-Kárpátok flórája	107
4.4.2.	Iconographia Diatomologica Carpathica	109
4.4.3.	A <i>Kobayasiella</i> nemzetség	109
4.5.	Az integratív taxonómia	110
5.	Összefoglalás	113
5.1.	Legrégebbi diatóma előfordulás	113
5.2.	Neogén diatómák	113
5.3.	Késő-negyedidőszak	114
5.4.	Florisztika/Biogeográfia	117
6.	Zárszó	119
7.	Köszönetnyilvánítás	121
8.	Irodalomjegyzék	123
9.	Függelék	143

Előhang

A mikroszkóp felfedezését követően, a jómódú családoknál a mikrovilág megismerése a műveltség része volt, és lelkes amatőrök versengtek a formavilág feltárásán. A kovavázak szervezetei – a radioláriák és a diatómák – a legkedveltebb vizsgálati objektumok közé tartoztak. Ma főleg jól felszerelt kutatóhelyeken folynak ilyen jellegű vizsgálatok. A Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárban elsősorban a Kárpát-medencében található (recens és fosszilis) diatómákkal foglalkozom, de természetesen a távolabbi tájakról érkező gyűjtések is bekerülnek a gyűjteménybe.

Szerencsésnek tartom magam, 1985-ben, még az Egyetem (Eötvös Lóránd Tudományegyetem) befejezése előtt a Múzeum dolgozója lettem, 1985-ben. Az első algát már sokkal korábban, 1977 táján, a Fővárosi Vízművekben, Zrupkó Gizella mutatta nekem. Az elmúlt években sokféle élőhelyről gyűjtött mintát vizsgálhattam. Céлом a magyar kovaalga flóra minél teljesebb megismerése és dokumentálása volt, amely az utóbbi években a Kárpáti régióra bővült. Vannak adataim lápokról, barlangokból, patakokból, folyókból, tavainkból. 16 éven át vettem részt a Duna szigetközi szakaszának monitorozásában.

Értekezésem gerincét az elmúlt tizenöt évben végzett, főleg a paleolimnológia tárgykörébe tartozó eredményeim adják. A kovaalga alapú ökoszisztémái rekonstrukciók az utóbbi években a kutatások előterébe kerültek; mind módszertanában, mind elméletében, mind gyakorlati jelentőségüket tekintve robbanásszerű a fejlődés ezen a területen. Ugyanakkor nagyon fontosnak tartom hangsúlyozni, hogy a korábbi, több évtizedes algahatározási tapasztalat nélkül nem tudtam volna megbirkózni ezekkel a fajokkal, flórákkal, tavakkal. Kisebb hangsúllyal, de szó lesz a földtörténeti múltban élt fajokról is, amelyek főleg taxonómiai szempontból érdekesek.

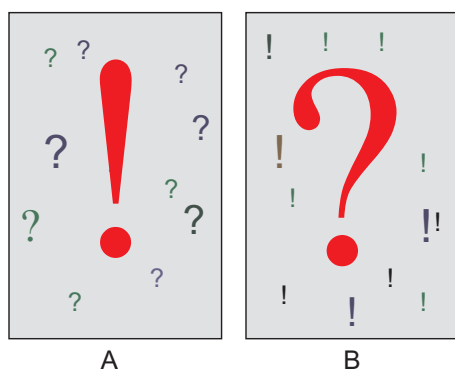
A tudomány, a tudás szélesebb körökben történő megismertetése egyrészt történhet hagyományos rendszerben, amit az emberiség története során az iskolák, egyetemek testesítenek meg (nincs is talán az emberiségnek ennél nagyobb „találmánya”). Másik módja, amely szélesebb közönséget szeretne megszólítani, az az ismeretterjesztés. Az utóbbi években, az internet egyre inkább egyeduralkodóvá válása miatt ez utóbbi fórum kihívások elé állítja a hagyományos műhelyeket, és a kutatásban résztvevőket (pl. <http://mttmuzeum.blog.hu>). Szakmai tevékenységemet végigkísérte az ismeretterjesztő cikkek írása (Élet és Tudomány, Természet Világa, Pannon Enciklopédia, A Kárpát-medence növényvilága). E kettősség a dolgozatban is megtalálható.

Végezetül egy idézettel zárom a bevezetés előtti bevezetést:

„Egyre erősebb a gyanúm: nemigen lehet igazán jó *abstractor* az, aki nem tud – sőt persona miserabilis! – nem is akar az ezernyi természeti képben felvillanó megannyi konkrétum szépségében *értően* gyönyörködni. Biomatematikai modellezés élőlények nélkül? – egyre kevésbé bízom az ilyesmiben.” – írja Juhász-Nagy Pál „A tökéletlenség és korlátosság dicsérete” című könyvben (Juhász-Nagy 1989, Koch 1989) amihez nem tudok – és talán nem kell – semmit sem hozzátenni. . .

1. Bevezetés

1.1. „Objektum-orientált” diatóma kutatás



1. ábra. „Objektum-orientált” diatóma kutatás (A), amikor egy erős eszközzel közelítünk a kérdések felé, vagy problémamegoldó kutatás (B) amikor egy központi kérdést vizsgálunk különböző módszerekkel.

Napjaink tudományos kihívásai között a klímaváltozás, a klímafluktuációk megértése nem csupán a tudományos megismerés, az öncélú vizsgálódás tárgya, hanem az emberiség jól felfogott érdeke, a túlélés záloga lehet. 2016-ban egyre többször találkozhattunk a napi sajtóban klímaváltozás helyett a klímavész fogalmával, ami a folyamatok felgyorsulására utal. Ennek megfelelően, a központi kérdés megválaszolásához minden tudományterület a maga eszközeivel, a legmagasabb szinten járul hozzá (pl. modellezők, geológusok, biológusok, meteorológusok, fizikusok, matematikusok). Ha nagyon leegyszerűsítve szeretnénk ezt bemutatni, akkor képzelhetjük úgy is, hogy egy nagy központi kérdőjel körül, erős eszközökkel (amit az 1. ábra B oldalán ábrázoltam) dolgoznak a szakemberek. A központi kérdőjel körüli felkiáltójelekkel azt szerettem volna jelezni, hogy a szakterületek eszköztára kiforrott, megbízható. Ugyanakkor a kutatómunka során egy adott szakterületen dolgozó kutató (akit az 1/A ábrán felkiáltójellel ábrázoltam) számos kérdéssel találkozhat, számos problémával kereshetik meg. Vagyis sok, kisebb-nagyobb kérdőjel veszi körül az erős eszközzel bíró szakembert. Az algagyűjtemény kurátoraként ebben az értekezésben a pályafutásom alatt felmerült érdekes, lehetőleg nemzetközi érdeklődésre is számot tartó kérdésekre adott válaszaimat gyűjtöttem össze.

Az Olvasó és főképp a Bírálók egy doktori értekezést olvasnak. Ebben a Műben a nagy felkiáltójellel a szilícium-dioxid vagy kovavázás szervezeteket szimbolizálom, míg a nagy kérdőjel a klímát (és annak változásait) hivatott jelölni.

Vajon, mi a legrégebbi magyar diatóma adat Magyarországon? A hegyi tavak tényleg jó megőrző közegek a klímakutatásban? Mire lehet az ezekben található kovavázás szervezeteket használni? Egyáltalán, vannak-e trendek, vagy véletlenszerű a diatóma közösségek alakulása geológiai időskálán. Van-e különbség, de még inkább, van-e hasonlóság az alföldi és hegyi tavak szilícium-dioxid vázas algáinak összetételében a késő-negyedidőszakban? Milyen a változások sebessége? Egyenletes, lassú átalakuláson mennek-e át a diatóma közösségek vagy vannak-e hirtelen gyors változások? Ha vannak ilyen változások, mivel magyarázhatóak? A Balkán-félsziget geológiai vizsgálatához mennyire használhatóak, vannak-e rövid fajöltőjű diatómák a kárpáti neogén üledékekben? Van-e biosztratigráfiai jelentőségük? A Seuso kincseken valóban vannak diatómák? Ha igen, felhasználhatóak a

kincs történetének tisztázáshoz? Egyáltalán van szerepük a régészetben?

Ilyen és ehhez hasonló kérdésekkel kerestek meg kollégák, ill. merültek fel kutatómunkám során bennem. Az ezekre adott válaszaim egy részét mutatom be kisebb nagyobb részletességgel jelen értekezésben.

1.2. A dolgozat felépítése

Először bemutatom a szilícium-dioxid vagy másként kovavázak szervezeteket, rövid jellemzést adva róluk és szerepükről a környezeti rekonstrukciókban.

Ezután a klímakutatás történetéről írok, elsősorban a kovaalgák szemszögéből. 2009-ben megjelent összefoglalónk alapján bemutatom a Kárpáti régióban végzett, kovaalgákra vonatkozó, korábban közölt adatokat (Buczko et al. 2009c). Bár a bevezetéshez tartozónak érzem, ez egyike az első, a paleolimnológiával összefüggő nemzetközi visszhangot kiváltó publikációimnak. A következő részben a magyar kovaalga vizsgálatokat, kiemelten a fosszilis, paleolimnológiai kutatásokat/kutatókat mutatom be. A doktori értekezésekben az ilyen jellegű részek általában rövidek, és a jelöltek inkább saját eredményeikre fókuszálnak. Mint muzeológusnak, úgy vélem feladatom, hogy az elődeink által megszerzett ismereteket ne hagyjuk feledésbe merülni, különösen azért, mert valóban, nemzetközi mércével mérve is jelentőset alkottak.

Az „Anyag és módszer” következik, ahol elsősorban azt foglalom össze, hogy milyen területeken gyűjtöttem, kaptam vizsgálati anyagot másoktól, ill. milyen, a gyűjteményben őrzött anyagok újra vizsgálatát végeztem el.

Az eredmények ismertetésében kronológiai sorrendben haladok, az általam ismert és vizsgált legrégebbi anyagtól indulva. Ez kréta korú. Ezután a neogén, főleg a miocén diatómákra vonatkozó - főleg taxonómiai - eredményeim következnek.

Az értekezés legnagyobb részét a negyedidőszakokban, a késő-glaciális/holocén szelvényeken végzett munkám adja. Ezek négy nagyobb területre vonatkoznak (Retyezát, Balaton, Szent Anna-tó, Ighiel-tó). A bemutatás sorrendjének azt választottam, hogy melyik fúrás mennyire nyúlik vissza az időben. A leghosszabb időszakot lefedő fúrás a retyezáti Lia tóból származik (Lia: 17 000 kalibrált BP év), ezért a Retyezáttal kezdem a leírást, majd a Balaton 15 ezer éves üledékei, a Szent Anna-tó általam feldolgozott és publikált része (ca. 9300–1000 kalibrált BP év között), végül az Ighiel-tó, ami kb. 6000 évre tekint vissza zárja ezt a részt.

Ezzel elérkezünk napjainkig, ahol főleg biogeográfiai eredményeimről számolok be: a déli-Kárpátok 40 magashegyi taván végzett munkámról, amit a retyezáti diatóma flórát bemutató „monografikus művem” kivonata követ. A *Kobayasiella* nemzetség biogeográfiája, az általam leírt fajok zárják az eredmények részt.

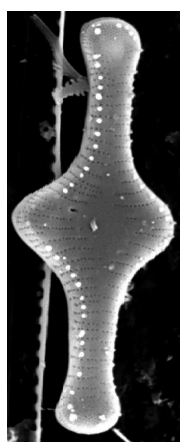
A diszkusszióban összefoglalom a paleolimnológia klímakutatásban betöltött szerepét, a diatóma alapú rekonstrukciókat, ill. külön kitérek a kovaalgák fiatal driász klímaoscillációra adott válaszára. Részletesen áttekintem a holocén vízszintváltozás rekonstrukciójának lehetőségeit Európában. Végül az integratív taxonómia keretein belül írok, hogy a paleolimnológia hogyan tud hozzájárulni a 21. századi taxonómiai kutatásokhoz.

A dolgozatot egyfajta kettősség jellemzi: egyrészt igyekeztem a legalaposabb taxonómiai precizításra, másrészt globális változásokra következtetek a fajok csoportokba sorolásával, transzfer függvények alkalmazásával.

1.3. Szilícium-dioxid vázas szervezetek

A hidrogén-peroxidos feltárást követően – ami a minta szerves anyag tartalmát elroncsolja – a megmaradó, korábban élő szervezetekhez tartozó vázakat tekintem szilícium-dioxid vagy kovavázak maradványoknak. Legnagyobb, legváltozatosabb csoportjukba a kovaalgák tartoznak. Az alábbiakban rövid jellemzés következik azokról a képletekről, amelyekkel munkám során találkoztam. A teljesség kedvéért meg kell említeni, hogy radioláriák vagy ebridiák is kovavázú mikrofosszíliák, de munkám során nem kerültek elő, ezért nem szerepelnek a dolgozatban.

1.3.1. Kovaalgák vagy diatómák



2. ábra. *Ta-bellaria flocculosa* a Rettyezátból

A kovaalgák, vagy diatómák szilárd, szilícium-dioxidból álló vázzal rendelkező (2. ábra), egysejtű algák (Bacillariophyta). A diatómák törzse a mikroszkopikus egysejtűek között evolúciós értelemben az egyik legsikeresebb csoportnak tekinthető. Mintegy 200 millió éves történetük során (Rothpletz 1896, 1900, Medlin et al. 1997) olyan forma és fajgazdagságuk alakult ki, melyet más csoportok meg sem közelítenek. Több mint 20 000 fajukat írta le eddig a tudomány (Round et al. 1990), de konzervatív becslések szerint is legalább egy nagyságrenddel több, azaz legalább 200 000 olyan fajuk van, ami kielégíti a mai fajkonceptiókat (Mann és Droop 1996).

A fajok megismerése gyorsuló ütemben folyik, így tudásunk a diatómák sokféleségéről egyre nő. Az utóbbi évtizedekben évente és átlagosan több mint 400 fajt írnak le (Smol & Stoermer 2010). Szerepük a földi élet szempontjából meghatározó, bár a köznapis ember szeme előtt rejtve van. A szén-dioxid megkötés közel egynegyedét a kovaalgák végzik (Falkowski & Raven 1997), így nyilvánvalóan a biogeokémiai ciklusok szempontjából a populációk mérete, elterjedése dinamikája egyáltalán nem elhanyagolható. Hatalmas planktonfelhők élnek az óceánokban, de a tavakban, folyókban, sőt a szárazföldön is nagy tömegben tenyésznek. A fajok elterjedésének, tömegviszonyainak megismerésében még nagyon az elején járunk.

A diatómák a klímakutatás gyakran használt vizsgálati objektumai, az ún. multi-proxi vizsgálatok egyik legfontosabb eleme (Birks et Birks 2006). (A proxy egy környezeti tényezőt becsül, valódi mérési eredmények hiányában – részletesen az 1.4.2. fejezet foglalkozik a multi-proxi vizsgálatokkal). A diatóma vázak nagy számban találhatóak a tavi üledékekben, jól őrződnek meg, és általában faji (vagy akár faj alatti) szinten határozhatóak; a fajoknak jól definiált niche-ük van, ezért nagyon jó környezeti indikátorok. Határozásuk tartós preparátumokból történik, amelyek bármikor újra vizsgálhatóak, vagyis lehetőség van a korábbi adatok revideálására. A klímaváltozásra különösen érzékeny területeken, úgymint a sarkvidékeken és a magashegyi tavakban a diatómák különös jelentőséggel bírnak, mivel a többi proxy (pollen, makrofosszília, állati maradványok) gyakran teljes egészében hiányzik az üledékből, a klímarekonstrukciók így nagyrészt a kovaalgákon alapulnak (Pienitz et al. 1995, Stoermer & Smol 1999, Schmidt et al. 2004, 2006, Antoniadis et al. 2008). A diatómák apró méretüknek köszönhetően nagyon nagy időbeli felbontásban vizsgálhatóak. Laminált üledékekben éves felbontásban, sőt akár évszakos különbségek is

nyomon követhetőek a segítségükkel (Brauer et al. 2009). Kettő és 500 μm között változik a méretük, az általam ismert legkisebb kovaalga a *Minidiscus trioculatus*¹, míg a legnagyobb *Coscinodiscus wailesii* (Rimet 2012). További nagy előnye a csoportnak, hogy a különböző zavarásokra, az élőhelyüket érintő hatásokra adott válaszaikban nincs, vagy alig van késleltetés, mert rövid az életciklusuk. Addig amíg pl. a fás vegetáció, vagy más, hosszabb életöltővel rendelkező élőlényeknél a reakciók években, évtizedekben mérhető, a kovaalga közösségek akár napok alatt is jelentősen át tudnak alakulni.

Összehasonlításképp pl. a kagylók és csigák esetében 4 cm-nél finomabb léptékben általában nem lehet tanulmányozni az üledéket, mert maguk a szervezetek is ebben a mérettartományban vannak (Sümegi 2001). A tavak szerves anyagban gazdag üledékei lehetőséget adnak a gyors klímaváltozások/fluktuációk tanulmányozására, diatóma alapú környezeti rekonstrukciókra (Lotter et al. 1997, 1998, Mackay et al. 2003, Schmidt et al. 2004, 2006). A kovaalga közösségek leginkább a szél intenzitásának, a csapadék, a vízszint, a felkeveredés, a vízoszlop rétegzettségének és a tápanyag változásaira érzékenyek. Az utóbbi időben a levegő hőmérsékletének rekonstruálására is történtek próbálkozások (Weckström et al. 1997, 2006). Gyakran alkalmazzák őket a tavak trofitás változásának múltbéli becslésére (Bennion et al. 2004, Hübener et al. 2009).

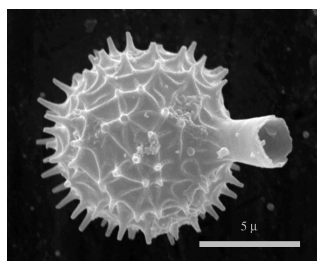
Az utóbbi években egyre több figyelem fordul a biomarkerek felé. Néhány kovaalga képes nulla fok alatt is élni. A jégen/jégben élő fajok $-1,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ -körüli hőmérsékleten is képesek a növekedésre és a szaporodásra. Mivel a vázuk felépítéséhez szükséges szilícium csak a kis mennyiségben van jelen, a fajok gyengén kovásodnak, törékeny vázuk nem, vagy alig őrződik meg a tengerfenéken. Jelenlétükre az általuk termelt biomarkerekből következtethetünk. Közülük a legismertebb a IP_{25} biomarker (Belt et al. 2007), amelynek segítségével becsülni lehet a jégsapka változásait, a tengeri jégtakaró előretörését és visszahúzódását. A klímakutatásban a fagyott víz mennyiségének becslése kiemelt fontosságú, mivel alapvetően befolyásolja a tengeráramlatokat az Észak-Atlanti régióban (Bond et al. 1997), és ezzel az északi félteke klímáját. A kovaalgák változatosságára utal, hogy az Antarktisz környékén nem lehet ezt a biomarkert kimutatni, vagyis más fajok élnek a jéghez kötődően ott (Massé et al. 2011).

1.3.2. Sárgásbarna algák (Chrysophyta)

Míg a kovaalgák vizsgálatát széles körben, több mint két évszázadra visszanyúlóan népes szakember gárda végzi, a kovavázak algák másik csoportja – a Chrysophyta algák – csak az elmúlt 2-3 évtizedben került a multi-proxi vizsgálatok látókörébe (pl. Smol 1990, Sandgren 1991, Zeeb et al. 1996). Az arktikus és szubarktikus területek (Duff et al. 1995, Van de Vijver & Beyens 1997a,b, Pla & Anderson 2005), a mérsékelt égövi - alpesi, pireneusi, kárpáti - hegyi tavak (pl. Péterfi 1974, Facher & Schmidt 1996, Pla 2001, Cabała 2005, Cabała & Piatek 2004, Schmidt et al. 2006, Huber et al. 2009, Kamenik 2010, Cărauş 2012) valamint a nagy kiterjedésű síkvidéki tavak Chrysophyta ciszta flórájáról készültek feltáró tanulmányok. Az üledékben két formában is nyomot tudnak hagyni: a kedvezőtlen körülmények között ciszták (sztomatociszták) képződnek, és ezek, vagy pikkelyek őrződnek meg (Ács & Kiss 2004).

¹ A dolgozat végén, a Függelék 6 táblázatában szerepelnek a dolgozatban előforduló nevek, leíróikkal

1.3.2.1. Chrysophyceae ciszták



3. ábra. Chrysophyta ciszta a Galesből.

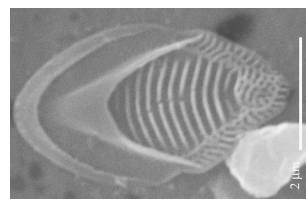
A tavi üledékében a sztomatociszták gyakran, olykor tömegesen megtalálható mikrofosszíliák (3. ábra). Általában gömbölydedek vagy oválisak, jellemzően 2,5 és 30 μm között van az átmérőjük. Mindig van egy pórus a felszínükön, ami lehet bemélyedt, egyszerű, vagy gallér veheti körül. Kutatásuk nem tekint túl hosszú múltra vissza, mert az elektronmikroszkóp használata elkerülhetetlen a részletes megismerésükhöz, amelynek még csak az elején tartunk.

Különösen az északi, arktikus területeken folyik intenzíven a kutatásuk (Duff et al. 1995). Vélhetően változatos táplálkozási stratégiájuknak köszönhetik, hogy ilyen nagy tömegben vesznek részt a növényi biomasza létrehozásában: képesek autotróf, (tisztán növényi táplálkozást folytató) heterotróf (a szerves anyagok mellett kisebb szerves anyagot felvevő) ill. fagotróf (más élőlényeket bekebelező) életmódra is. A különböző táplálkozási formák közötti váltásra is képesek, ez a tulajdonság nem fajspecifikus. A hideg, tápanyagszegény arktikus területeken szükség is van erre a képességükre, a hosszú, hideg időszakokban, a jéggel fedett tavakban kell élniük és túlélniük ezeknek az algáknak. A túlélés egy lehetősége a kitartósejt, vagyis ciszta képzése is.

A Chrysophyta ciszták kutatása során az egyik legnagyobb kérdés, mennyire fajspecifikus a cisztaképzés, vagyis egy adott algafaj rá, és csak rá jellemző cisztát képes-e létrehozni. A válasz egyelőre tagadó. Éppen ezért a nem is nevezik el a cisztákat, mivel ezek már tudományosan leírt algafajok megjelenési formái – csak még nem tudni, melyik melyiknek.

1.3.2.2. Chrysophyceae pikkelyek

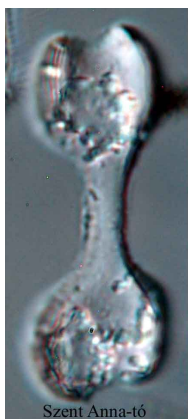
A cisztákkal ellentétben a sárgásbarna algák pikkelyei fajspecifikusak (4. ábra). 1980-ban, egymásól függetlenül jelent meg 3 munka, amelyekben a szerzők a pikkelyek paleolimnológiai jelentőségére hívják fel a figyelmet (Battarbee et al. 1980, Munch 1980, Smol 1980). A pikkelyes Chrysophyceae osztály két legismertebb nemzetsége a *Mallomonas* és a *Synura*, de a pl. *Chrysosphaerella*, *Paraphysomonas*, és *Spiniferomonas* genusz képviselői is ide tartoznak (Smol 1990, Siver 1991). Mivel viszonylag ritkák az üledékekben és nagy taxonómiai felkészültséget igényel a tanulmányozásuk, ezért alkalmazásuk nem vált széles körűvé a paleolimnológiában (Péterfi személyes közlés 2003).



4. ábra. Reticularia Leizil-tavában talált pikkely (SEM)

1.3.3. Fitolitok

A fitolitok mikroszkopikus méretű növényi opálszemcsék, általában a növények bőrszövetében képződnek, az adott növényre jellemző formát vesznek fel. Így a fitolitok alapján, a növényi szövetek lebomlása után is következtetni lehet az egykor ott élt növényre (Persaits 2010, Persaits & Sümegi 2011). A fitolitok extrém körülmények között (száraz üledék, fogakra vagy éppen edényekre tapadva) is hosszútávon megőrződnek.



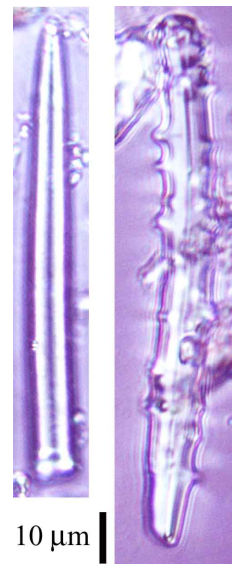
5. ábra. Fitolit (skála: 10 μm)

A kovapreparátumokon is jól felismerhetőek és tanulmányozhatóak, igaz, általában nincs statisztikailag feldolgozható mennyiség belőlük egy-egy lemezen. Színtelen, néha szürkés, rózsaszín vagy sárga, szabálytalan alakú képletek. A növény által felvett oldott kavasav fitolitként való kiválasztásában, azaz a kavasav polimerizációjában a vízveszteség játsza a legfőbb szerepet. Ott a legjelentősebb, ahol a párologtatás miatt a növényben nagy a vízveszteség (Raven 1983). A fitolit képződési képesség elsősorban genetikailag meghatározott, de jelentős szerepe van a környezeti feltételeknek is (Piperno 1988, 2006). Nedves klímán sokkal több oldott kavasav áll a növények rendelkezésére, mint száraz klímán, így a trópusi égő növényei tartalmazznak legnagyobb arányban fitolitokat (Piperno 2001, 2006). Magyarországon Persaits Gergő jutott legmesszebb a fitolit kutatásban, munkásságáról a <http://fitolit.hu/> címen találunk részleteket (Persaits 2010). Bár rendszeresen találunk fitolitokat a kovalamezeken, amiből a makrofitá vegetációra, a part közelségére következtethetünk, ezek mennyisége nem éri el azt a szintet, amiről ebben a dolgozatban szót kellene ejteni. Az 5. ábra a egy, a Szent Anna-tó késő-glaciálisában talált fitolitot mutat be.

1.3.4. Szivacsok

A kovapreparátumokon gyakran találunk nagyméretű, jellegzetesen hajlott, erősen kovásodott képződményeket.

Ezek édesvízi szivacsok maradványai (6. ábra). Az édesvízi szivacsok (Spongillidae) ugyan már a krétában megjelentek, de tömegesen csak a negyedidőszaki üledékekből, kerülnek elő (Cohen 2003). Közös jellemzőjük, hogy szivacsstűket szilícium-dioxid építi fel, ellentétben a kalcium-karbonát vázú mészszivacsokkal. Három típusú szivacsstű fordulhat elő a preparátumokban. A legnagyobb szivacsstűk a szivacs „tartószerkezetei”. Ezek a nagy formák maradnak meg a leggyakrabban, sajnos általában pontos határozásuk csak ritkán lehetséges. A gemmoszkéleknek nevezett tűk kisebbek ún. gyöngysarjképződéssel – gemmuláció keletkeznek); ezek a legváltozatosabb képletek. A legkisebbek, nem minden fajnál fordulnak elő, viszont olykor faji szintű határozásuk is lehetséges. Annak ellenére, hogy a vízminőség jó indikátorai, megőrződésükről, tafonómiájukról meglehetősen kevés információval rendelkezünk. Kevés a határozásukhoz értő szakember, pedig az édes- és sós vízi formák, valamint az álló és folyóvizekben élő fajok jó indikátorai a hőmérséklet, az áramlásviszonyok, a fényviszonyok és a kémhatás változásainak nyomon követésére. A Bajkál-tóban a szivacsstűk előfordulásának gyakorisága jól korrelál más, magasabb hőmérsékletre utaló proxik jelenlétével (Karabanov et al. 2000).



6. ábra. Szivacsstűk

1.4. A kovavázak szervezeteinek paleoökológiája

A legkorábbi ismert kovaalga a jurából származik (185 Ma), de a molekuláris órák alapján valamint a szedimentológiai adatok szerint korábbi a megjelenésük. Kooistra és Medlin (1996) szerint a perm végi kihalás (250 Ma), olyan niche-eket nyitott meg a tengerekben, amik lehetővé tették egy új algacsoport sikeressé válását. A fossziliák hiánya miatt nehéz bizonyítani ezt az elméletet, de több szerző is valószínűsíti, hogy a mai kovaalgák ősei akkor még szilárd váz nélküliek voltak. A kréta elejéről már vannak gazdag diatóma lelőhelyek, olyan kovaföldek, amelyek szinte kizárólagosan csak fosszilizálódott vázakkal állnak.

A kovaalgák megjelenése, és különösen a merev falú, szilícium-dioxid váz építésének képessége alapvetően változtathatta meg a Föld szilíciumciklusát (Lazarus et al. 2014). Feltehetőleg a Fanerozoikumban (544 millió év előtt) főleg a szervesetlen mállási folyamatok voltak meghatározóak, ezek befolyásolták az óceánokban a szilícium koncentrációját. Vélhetően ezután a radioláriák és a kovaszivacsok voltak a szilíciumciklus legfontosabb szereplői és szabályozói. A krétában (146 és 65 millió év között) egy átrendeződés zajlott le. Mintegy 100 millió évvel ezelőtt állandósult a szilícium koncentrációja a tengerekben, ami összefügghet a kovaalgák sikeres előretörésével, a radioláriák és a kovaszivacsok rováására. Feltűnő egybeesést látunk a szárazföldön a fűfélék térhódítása és a vizekben a kovavázak algák elterjedése között, mai tudásunk szerint mindkettő a szilícium hozzáférés által meghatározott. Mindkét csoport a középső-miocéntól válik tömegessé és diverzzé (Lazarus et al. 2014).

Összességében, a kovaalgák diverzitása és tömegessége nagyban függ a Föld átlaghőmérsékletétől, főleg az egyenlítő és a sarkok közötti hőmérsékleti gradienstől. A magasabb tengervíz hőmérséklet nem kedvez a diatómáknak, míg ha csökken a vízszint, elsősorban a sarkok környékén hűl a víz, akkor a diatómák tömegesebbé és változatosabbá válnak. Lazarus et al. 2014-es összefoglaló munkája alapján egyértelmű összefüggés mutatható ki a Föld átlaghőmérsékletének alakulása és a tengerek planktonikus kovaalgáinak diverzitása között. Ez újabb bizonyíték arra, hogy a vizek diatómáinak mintázata klímafüggő, alkalmazásuk a klímarekonstrukciókban indokolt.

Az édesvizekkel kapcsolatban is hasonló összefüggés mutatható ki. Az elmúlt évtizedek műszeres mérései és a tavakban lezajlott változások között szoros összefüggés mutatható ki (e.g. Douglas et al. 1999, Batterbee 2000, Kirilova et al. 2009). Ez alapján, joggal feltételezhetjük, hogy a múltban lezajló klimatikus változások is befolyásolták a tavak életét, élővilágát. Akár állandóság, akár gyorsabb/lassabb változások jellemezték a tavakat, az élőlények egy része nyomot kellett hogy hagyjon maguk után. Az európai és észak-amerikai tavak jelentős része glaciális eredetű, vagyis az utolsó eljegesedés után, a jégtakaró visszavonulásának következtében vájt tómedrekben alakult ki. Jóval kisebb a tektonikai és vulkanikus eredetű tavak száma, éppen ezért ezek kiemelt fontossággal bírnak a paleolimnológiában. A tavak elhelyezkedése egyenetlen a Földön, de elég sok nagy tó is található, amelyek megfelelő hálózatként szolgálhatnak a regionális változások tanulmányozásához a különböző kontinenseken. A tavak üledéke viszonylag gyorsan és nagy mértékben (nagyságrendileg évente több mint 1 mm rakódik le), így megfelelő mintázással évtizedes vagy annál nagyobb felbontást is kaphatunk. A laminált üledékek pedig arra is lehetőséget adnak, hogy az éven belüli évszakosságot vizsgáljuk. Az interglaciális üledékek általában szerves anyagban gazdagok. Általánosságban is igaz, hogy a globális

folyamatok viszonylag jól ismertek, viszont a regionális és lokális jelenségek modellezése új adatokat igényel. A modellezés a klímakutatás egyik legfontosabb eszköze. A modellek validálásához szükség van arra, hogy a ma még fehér foltoknak számító területekről is legyenek adatok.

1.4.1. Negyedidőszak (hideg-meleg és/vagy száraz-nedves)

A klíma változása – bár a köznyelvben leggyakrabban globális felmelegedésről esik szó – több elemből áll össze. Ezek közül az egyik legfontosabb a csapadékeloszlás. A kontinentális vizek kutatása ehhez a klímaelemhez tud a legtöbb adattal szolgálni. Ahhoz, hogy jobban megértsük, mi okozott gondot, tekintsünk egy kicsit vissza a negyedidőszaki paleoökológiai kutatások történetére:

A 18. század végétől bizonyosan tudjuk, hogy a természettudósok keresték a magyarázatot arra, hogy hogyan lehetséges az, hogy teljesen fátlan területeken (elsősorban lápokon) hatalmas fenyő fatörzseket lehet olykor találni (Birks 2008). Az első tudományos igényű lépés leírását Heinrich Dau készítette aki több láptípust különböztetett meg és feltételezte, hogy korábbi erdők maradványai őrződtek meg a lápban (Dau 1829). Axel Blytt 1876-ban írta le a tűzegrétegek ciklikus változását, a sötét, famaradványokban gazdag rétegeket szárazabb (kontinentális = „boreális”), a világosabb rétegeket csapadékosabb (óceáni = „atlantikus”) fázisokként értelmezte (Blytt 1876). (Vegyük észre, hogy szó sincs hőmérséklet változásáról). Rutger Sernander makrofosszília vizsgálatok eredményét kombinálta klímafázisokra vonatkozó elméletével, így született meg a holocén klíma – és vegetációfejlődés Blytt-Sernander sémája (Sernander 1894), ami hosszú évtizedekig meghatározta a késő-negyedidőszaki környezet rekonstrukció datálását.

1. táblázat. Blytt-Sernander-féle biosztratigráfia beosztás, amely alapvetően meghatározta a késő-negyedidőszak beosztását. Könnyen megjegyezhető koraival (a holocén maga tízezer évével), vezérfajaival széles körben ismert és alkalmazott, a mai napig is mint „elegánsan egyszerű” (Mackay et al. 2003) modellt használják. **Kék** szín jelöli a Sernander (1894) cikkében közölt Blytt-Sernander zónákat. Fægri később, csak 1940-ben javasolt egy új zóna hozzáadást, ami a legelső holocén időszakot fedi le; ezt **zöld** szín jelöli. Az INQUA INTIMATE csoportja által kidolgozott holocén kronosztratigráfia (Walker et al. 2012. **Piros** jelöli az új korszakot, az antropocént (Crutzen & Stoermer (2000).

Kronosztratigráfia Walker et al. 2012	Kalibrált kor	Biosztratigráfia Blytt-Sernander nyomán	Klasszikus korbeosztás	Kalibrált kor C-14	Hőmérséklet	Hidrológia (csapadék)	vegetáció	pollen fázis
Antropocén	0-160				melegedő	hektikus		
Késő-holocén	0-4200	szubatlantikus	0-2500	0 -2600	hűvös	csapadékos	Bükk II.	IX
Közép-holocén	4200-8200	szubboreális	2500-5000	2600 -5700	meleg	száraz	Bükk I.	VIII
		atlantikus	5000-7500(8000*)	5700 -7800	legmelegebb	csapadékos	Tölgy	VII
		boreális	(8000*)7500-9000(10000*)	7800 -10 500	meleg	száraz	Mogyoró	V-VI
Kora-holocén	8200-11700	preboreális	9000-10000	10 500 -11 600	hűvös	szubarktikus	Fenyő-nyír	IV
		fiatalabb driász	>10000	11 600 -12 900	hideg	arktikus	Tundra	III
		Allerød		12 900 -13 600	enyhe	szubarktikus	Fás tundra nyírral	II
		idősebb driász		13 600 -14000	hideg	arktikus	Tundra	Ic
		Bølling/Allerød		13 300 -13 800	enyhe	szubarktikus	Fás tundra	Ib
		legidősebb driász		13 800 -15 000	hideg	arktikus	Tundra	Ia

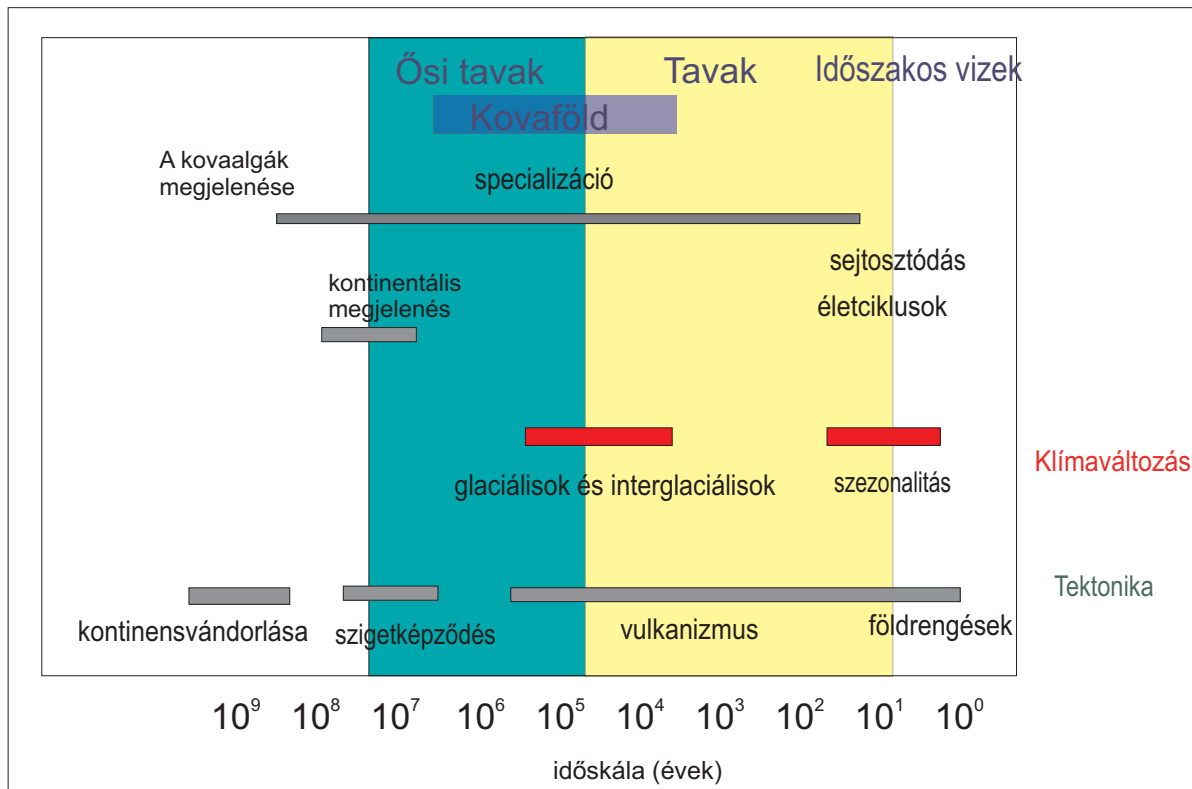
Sernander a szubboreális és szubatlantikus közötti hirtelen, gyors változást valamilyen

katasztrófa eseménnyel hozta összefüggésbe. Később éles vita bontakozott ki Andersson és Sernander között. A Blytt-Sernander séma gyors, hirtelen változásokat tételez fel a száraz/nedves időszakok között, míg Andersson a hőmérséklet lassú, fokozatos csökkenésére és emelkedésre utaló bizonyítékokat talált. Andersson kizárólag makrofossziliákat vizsgált, míg Blytt-Sernander sémája lápsztratigráfián és megafossziliákon alapul. A konfliktus sokáig feloldhatatlan maradt. A továbblépéshez meg kellett születnie a pollenanalízis módszerének. Lennart von Post, a palinológia megalapítója pollenzónákat rendelt a Blytt-Sernander kategóriák mellé a harmincas években (von Post 1933). Forradalmi volt a változás, a mega- és makrofossziliák esetlegessége után egy folyamatos, statisztikailag megbízható, relatív korolásra alkalmas módszerrel bővült a kutatók eszköztára. Az 1960-as évekig ez volt a korolás szinte kizárólagos módszere. A Blytt-Sernander klímazónákat és a pollenzónákat gyakran egymás szinonimájaként használták a kutatók. Von Post volt az is, aki felvetette a három osztatú holocén klíma felosztást a világ számos pontjáról származó pollendiagramok alapján. A kora-holocénben melegedés, a közép-holocénben tartós meleg („klímaoptimum”) majd lehűlés jellemző. Tulajdonképpen ez megegyezik a Walker et al. (2012) által javasolt kronosztratigráfiai besorolással. A radiokarbon korolás, az abszolút kronológia az 50-es évektől kezdődően alapvetően változtatta meg a klímakutatást.

A 70-es évek elejére gyűlt össze annyi adat, hogy új klímamodelleket lehessen építeni. Ezek még elég egyszerűek, főleg indikátor fajokon alapulnak, de paradigmaváltás kezdődik: von Post és Blytt-Sernander sémájától a transzfer funkciók és a kvantitatív rekonstrukciók irányába indul el a tudományterület. A kizárólag kvantitatív módszerekre alapuló klíma rekonstrukciók előtérbe kerülésével a közelítő módszerek ún. proximális fejlesztésére terelődött a figyelem. A proxia egy környezeti tényezőt becsül, amely gyakran egy adott klíma modell fejlesztését szolgálja (Birks 2008). A létrehozott proxia adatsor a klíma modell közvetlen bemeneti adatává is válhat, illetve a modell fejlesztésére, ellenőrzésére használható. Az első lépés a foraminifera előfordulási adatai alapján fejlesztett transzfer függvény volt, amivel lehetővé vált a tenger nyári és téli felszíni hőmérsékletének a rekonstrukciója (Imbrie & Kipp 1971). Az elv egyszerű: a most élő (modern) mintákban található élőlényeknél mérni tudjuk, hogy milyen a körülmények között élnek. Ha sokféle helyről gyűjtünk élőlényeket, és párhuzamosan mérjük a háttérváltozókat, az egyes fajok környezeti igényei becsülhetővé válnak. A múltbéli élőlényközösségek összetételéből környezeti rekonstrukció készül, becsülhető pl. a téli, a nyári, és az éves hőmérséklet, a vegetációs periódus hossza, az éves csapadék mennyisége, a párolgás, a levegő és a víz hőmérséklete, sótartalom stb. A rekonstrukciók alapját adó proximális ugyancsak széles skálán változnak: pollen, kladocera, chironomida, diatóma, foraminifera, radiolária, dinoflagellata ciszták, chrysophyta pikkelyek, chrysophyta ciszták, coccolithophorid, házas amőbák stb.).

A 7. ábra az édesvízi kovaalgák általános alkalmazhatóságáról készült összefoglalót mutatja be. Logaritmikus időskálán mutatjuk be, hogy hol, milyen kérdések megválaszolásában használhatóak. Vélhetően a geológia és klímakutatás kérdéskörei azok, amelyek a biológusoktól távolabb állnak, de a diatómák fontos információkkal járulhatnak hozzá a kutatásokhoz. Látjuk, tavi üledékekre van szükség, ami, ha ősi tavakból gyűjtünk, akkor hosszú időtávra ad rálátást, de ma már nem létező, tavak ún. "paleolake"-k életét is tanulmányozhatjuk a kovaföldekben.

Összefoglalóan: a tengerek és édesvizek biótái viselkedésének mind jobb megértésére



7. ábra. Sematikus ábra az édesvízi kovaalgák alkalmazhatóságáról a környezeti változások vizsgálatában. Logaritmikus időskálán mutatjuk be, hogy hol, milyen kérdések megválaszolásába használhatóak. Zöld és sárga téglalap mutatja a közeg élethosszát. Saito-Kato (2014) ötletének és japán nyelvű cikkében talált ábra átdolgozása

az utóbbi két évtizedben a világ minden részén komoly erőfeszítések történtek, és egyre több figyelem fordul a kovaalgák felé is, elsősorban azért, mert ez egy módszertanában kiforrott, jól tanulmányozható csoport (Lotter et al. 1997, 1998, 2003, 2010, Battarbee 2000, Mackay et al. 2003, Schmidt et al. 2004a, 2007, Zhang et al. 2014, Ampel et al. 2015, Gao et al. 2016). Ennek ellenére még nincs általánosan elfogadott összefoglalás arról, hogy hogyan változott a tavak élővilága – ezen belül a legjobb mikrofosszíliákat adó diatómák – különböző időskálákon. (e.g. Mackay et al. 2003, Wilson et al. 2008, Lotter et al. 2010, Catalan et al. 2013, Moreno et al. 2014, Zhang et al. 2014, Kłapyta et al. 2015).

A NASA legújabb felvételei szerint az óceánokban évente több mint 1 %-kal csökkent a diatóma közösségek kiterjedése 1998 és 2012 között. Ez azért aggasztó, mert így csökken az általuk megkötött szén-dioxid mennyisége, ami ily módon kivonódna a légkörből, és az óceán fenekén csapdázódhatna, csökkentve ezzel az üvegházhatást (Rousseaux & Gregg 2015).

1.4.2. A paleolimnológia története, Kárpáti adatok

A paleolimnológia fiatal tudományág. Ne hagyjuk feledésbe merülni, hogy az első Paleolimnológiai Szimpóziumot 1967-ban tartották Tihanyban, Magyarországon. A helyszín kiválasztásában nagy szerepe volt Sebestyén Olgának, a világszerte ismert és elismert limnológusnak (Frey 1969, Buczkó et al. 2009e). Talán meglepő, hogy a nemzetközi szer-

vezet (International Paleolimnological Association) csak 2006-ban alakult meg, igaz, azóta annál intenzívebben fejlődik. Magyarországon a késő-negyvedidőszaki környezettörténeti változások nemzetközi szintre való emelésében sokat tettek Sümegi Pál és munkatársai (Sümegi 2001, Jakab & Sümegi 2011).

2009-ben szerzőtársaimmal összefoglaltam, hogy a kárpáti régióban hol találhatóak korolt üledékek, amelyek multi-proxi vizsgálatokat végeztek (Buczko et al. 2009c). A Függelék 60. ábra bemutatja 123 szekvencia térbeli elhelyezkedését, amelyek adatait publikálták a összefoglaló írásáig. Ezek közül csupán hat olyan van amelyen kovavázis szervezetekre vonatkozó elemzés készült (4 táblázat).

1.4.3. A fosszilis kovaalgakutatás története Magyarországon

A magyar algológiai kutatások hosszú időre nyúlnak vissza (Uherkovich & Kiss 1991). A fosszilis kovaalga kutatás kezdete Dr. Szabó József, a magyar geológia megteremtőjének nevéhez kötődik (Hála & Szabó 2003). Módszeresen gyűjtötte a diatómás kőzeteket is, amelyből adott Neupauer Jánosnak is. (Neupauer Jánosról eddig nem sikerült életrajzi adatokat, sem munkásságára vonatkozó további részleteket találnom.) Neupauer 1867-ben közölte vizsgálatai eredményét. Az akkori Magyarország ismert és jelentős diatómaföld előfordulásai szerepelnek munkájában (Szurdokpuszti, Gyöngyöspata, Deménd, Kavana, Czekeháza, Erdőbénye, Tállya, Aranyos, Körmöc). Leggazdagabbnak a czekeházai „rhijolit-csiszpalát” találta, ahonnan 37 fajt írt le (Neupauer 1867).

Hat évvel később, 1873-ban Wissinger Károly (1846–1893) a mocsári (Mocariany, Szlovákia) diatómaföldről közölt adatokat a Földtani Közlönyben (Wissinger 1873). Ő a Magyar Nemzeti Múzeum Ásvány és Őslénytárában dolgozott „segédként” 1870 és 1871 között, később tanár volt Budapesten, ezután a székesfehérvári, végül nyugdíjazásáig a kecskeméti főreáliskola tanára volt. Közel egy évtizeddel később, 1882-ben jelenik meg Schaarschmidt Gyula (1860–1930) tanulmánya, amelyben a magyarhermányi (Herculian, Románia) diatómapala és az élesdi (Aleşd, Románia) márga Bacilláriáit közölte.

Nem magyar a szerző, de jelentősége miatt meg kell említeni Albert Grunow nevét (1826–1904) és szintén 1882-ben megjelent munkáját, amelyben Dúbravica (Szlovákia) Tállya (Tokajhegyalja) és Kiskér (Bačko Dobro Polje, Szerbia) kovapala üledékeinek vizsgálata után számos új fajt írt le. Munkássága sok ponton kapcsolódik Pantocsek Józseféhez.

A fosszilis algakutatás terén alapvető és mind a mai napig világszerte ismert és idézett mű Pantocsek József (1846–1916) három kötetes monográfiája, a Die fossilien Bacillarien Ungarn (Pantocsek 1886, 1889, 1892). Korának kiemelkedő orvosa, kórházigazgató Pozsonyban (8. ábra). A kovaalga kutatás meghatározó alakjaként a legnagyobbak között tartja számon a világ. Több mint 1300, a tudományra új kovaalgát írt le a világ minden tájáról, monográfiája ma is alapmű minden fosszilis kovaalga kutatással foglalkozó tudományos műhelyben a világon. Gyűjteménye valaha több mint tízezer lemezből állhatott. Becslések szerint ennek kb. 90 %-a a második világháborúban megsemmisült, ma 1016 lemezt őrzünk, amely iránt folyamatos a nemzetközi érdeklődés. Részletes életrajza és publikációs jegyzéke többek között Buczko 2012-es cikkében található meg. Paleolimnológiai célú kovaalga elemzés már nagyon korán, 1911-ben készült a Balatonról. Lóczy Lajos nagyszabású Balaton kutatásaihoz kapcsolódóan (Lóczy 1913) Pantocsek József publikálta a diatómák elterjedésére vonatkozó első adatsort (Pantocsek 1913a).

Irodalmi adatok alapján – elsősorban Pantocsek munkáira támaszkodva – Staub Mór (1842–1904) 1893-ban értekezik a diatómák sztratigráfiai jelentőségéről (Staub 1893).



8. ábra. Pantocsek József (1846–1916)

Palik Pirooska (1895–1966) az algológia számos ágát művelte, két cikke foglalkozik fosszilis kovaalga előfordulásokkal. Alsópannóniai kovamoszat- és kovaszivacs maradványokat ismertető munkája során Bogács környékéről mutatott ki több új és/vagy érdekes fajt, de dolgozott a tatai mészkő algamaradványain is (Palik 1958, 1959, 1963).

1916-ban, abban az évben született Hajós Márta (1916–2000), amikor Pantocsek József meghalt. Hajós Márta (9. ábra) a Magyar Állami Földtani Intézet munkatársaként gazdag gyűjteményt hozott létre, az Intézet által bevizsgálásra került anyagokból ő is rendszeresen kapott. Érdeklődése középpontjában a miocén diatómás képződmények álltak. Itt csak két, könyv formában is megjelent művére hivatkozunk (Hajós 1968, 1986), pályájának részletei, az általa leírt közel 400 taxon listája és 91 kovaalgákkal foglalkozó közleménye megtalálható Buczkó 2001-es cikkében. Paleolimnológiai szempontból munkássága legfontosabb része, hogy a Balaton aktuálgeológiai vizsgálata során, Cserny Tibor vezetésével mélyült 33 fúrás hosszú évekig dolgozott (20/B. ábra). A fúrások többségének rétegsorát 3–5 centiméterenként készítették elő a paleontológiai vizsgálatokhoz. Két ütemben paleoökológiai (palinológiai, szilícium-dioxid vázas algák, később molluszka és osztrakóda), szedimentológiai, geofizikai (szeizmo-akusztikus mérések) és geokémiai (nyomelem és stabil izotóp $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{18}\text{O}$) vizsgálatokat végeztek (Bodor 1987, Cserny 1987, Cserny & Corrada 1989, Cserny et al. 1991, Szurominé-Korecz & Nagy-Bodor 1999, Cserny 1994, Cserny & Nagy-Bodor 2002, Tullner & Cserny 2003).

A 33 fúrás diatómáinak florisztikai vizsgálata és részben a tömegviszonyok feldolgozása hosszú évekig folyt, de a Tó-24-es fúrás kivételével az eredmények publikálatlanok maradtak (Cserny et al. 1991). Hajós Márta hagyatékából részletes adatsorunk maradt 14 fúrásról (17, 20, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 33), szórványadatokkal rendelkezünk 3 fúrásról (5,7,8). Kővári-Gulyás Erzsébet 4 fúrás anyagát dolgozta fel (9,11,15,16), és saját adataim vannak az Tó-1-es fúrásból. Az említett 14 fúrásból Hajós Márta mintegy 430 taxont különített el. Halála után a nyers adatokat sajátó alá rendeztem, de a kiértékelés még mindig várat magára (Buczkó et al. 2001). Tamás Gizella a XX. század közepén végzett mennyiségi fitoplankton és mikrobentosz vizsgálata alapján úgy tűnik, hogy a Balatonban a vékonyabb héjú vázak feloldódnak, a tó kémhatása és az üledék felkeveredése miatt jellemzően a nagyobb testű fajok őrződnek meg (Tamás 1975). Paleolimnológiai szempontból említést érdemel még Hajós Márta a Garancsi-tavon végzett munkája. A Garancsi-tó fiatal képződmény, csak a középkorban alakult ki, tehát csak pár száz éves. A 2000-es években rohamos vízminőségromlása okainak feltáráshoz komplex multi-proxi környezetföldtani vizsgálatot folytatott a MÁFI munkatársai-val együtt, minek során szedimentológiai, ásványtani, izotópgeokémiai, pollen analízissel együtt a kovaalga közösségek változásait is elemezték (Nagyné-Bodor et al. 1996).

Hajós Márta irányítása mellett egy rövid ideig Mihályné Gombos Ildikó foglalkozott kovaalga határozással, akinek egyetlen megjelent cikkében a szarmata korú diatómákat



9. ábra. Hajós Márta (1916–2000)

ismerteti, elsősorban Bulgária területéről gyűjtve (Mihály-Gombos 1976).

Kőváriné Gulyás Erzsébet (1956–2010) szintén Hajós Márta mellett dolgozott egy rövid ideig. Munkássága elején paleogén diatómák után kutatott. Doktori ösztöndíjának első időszakában számos mintát nézett végig, felmutatható eredmény nélkül. Személyes konzultációkból kiderült számára, hogy Báldiné Beke Mária mintáiban és jegyzőkönyveiben diatómák, ill. diatóma előfordulásra utaló adatok is vannak. Báldiné minta előkészítő eljárása, amivel a nannoplankton tanulmányozta (Báldiné-Beke 1984) a diatóma vázakat is megőrizte, és Báldiné-Beke munkája során mindig fel is jegyezte, ha talált kovaalga maradványt. A sok ezer mintában (melyek főleg Dunántúli-Középhegység eocén, kisebb részben oligocén képződményeiből származnak) alig néhány ilyen előfordulás volt csak. .Ezekből a mintákból a diatómákra alkalmazott kémiai oldásos előkészítés, a maradványok dúsítása, után sem talált értékelhető anyagot. Fontosnak tartom dokumentálni ezt a tényt, hiszen Kővári-Gulyás Erzsébet hosszú hónapok munkáit fektette a témába. Az eredménytelenség dokumentálásával hátha mások számára elkerülhetővé válik, hogy újra elvégezze ezeket a vizsgálatokat.



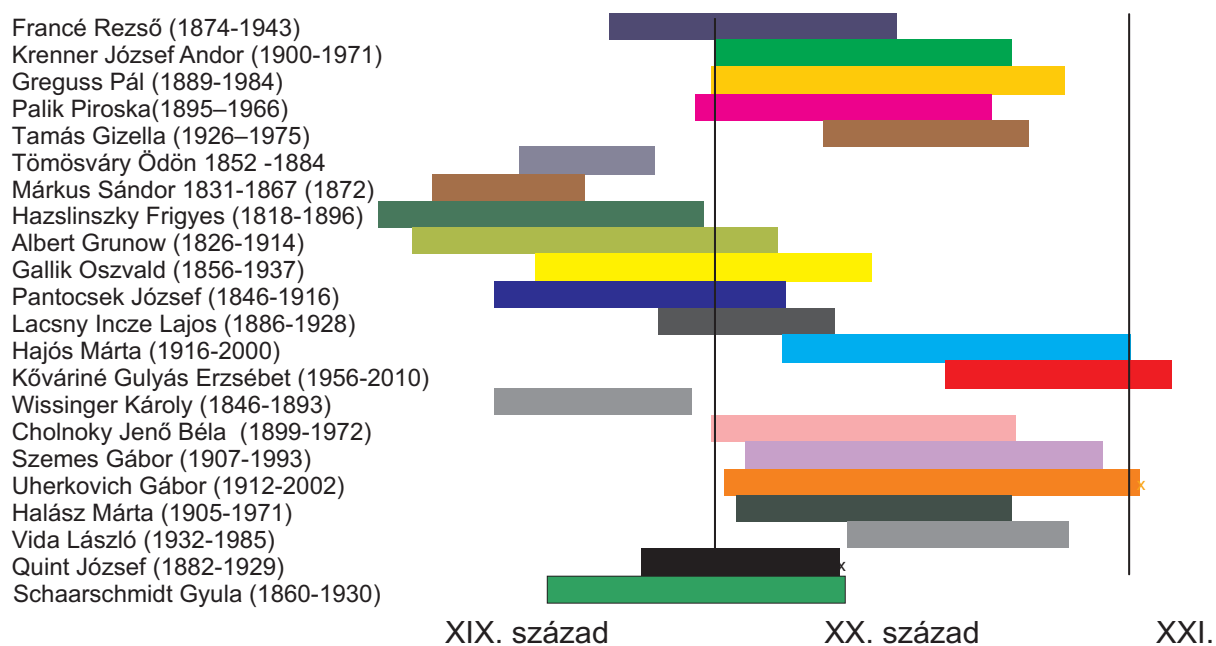
10. ábra. Kőváriné Gulyás Erzsébet (1956–2010)

Kőváriné Gulyás Erzsébet (10. ábra) elsőként közölt paleolimnológiai adatokat a Balaton siófoki medencéjének három, valamint a Balatonszemesi-medence egy fúrásából, adatait többváltozós módszerekkel értékelte. Feldolgozta a Tó 9, 11, 15 és 16-os fúrásokat, a négy fúrásból összesen 32 mintát tudott bevonni az elemzésbe, 127 taxont határozott meg, megállapította, hogy a Balatonszemesi-medencében mélyült 16-os fúrás elkülönül a másik három fúrástól. (Kővári-Gulyás 1990).

Limnoopalitok kovaalga vizsgálataival új utat nyitott a régészet felé. Két, jól ismert kovaföld előfordulásban (Szurdokpuszpöki és Erdőbénye) gyűjthető limnoopalitok vékonycsiszolataiban és porított mintáiban vizsgálta a kovaalgákat (Kovari-Gulyas 1994). A limnoopalitok az őskori pattintott kőeszközök tipikus nyersanyagai, és limnikus kovaüledékből gyűjthetőek (T. Biró 1984). Ezek a kőzetek megfelelő mechanikai és fizikai tulajdonságokkal rendelkeznek ahhoz, hogy belőlük tartós használati eszközök készülhessenek. Megállapította, hogy az erdőbényei limnoopalitok sokkal gazdagabb flórát rejtenek, és a két területen gyűjthető limnoopalitok fajokészlete is jelentősen különböző. Ebből azt a következtetést vonta le, hogy az akkori ember által használt kőeszközökről meg lehet állapítani azok származási helyét, esetleges vándorlási utakat is. A kovaalga kutatás és a régészet csak az utóbbi időkben „talált egymásra”, ez a kutatási irány jól illett az „új” irányzatokhoz (Juggins & Cameron 2010).

Cserny Tibor irányítása mellett, még egyetemi hallgatóként Rokob Krisztina kapcsolódott be egy rövid ideig a Balatoni mederfúrások vizsgálatába, a Siófoki-medencében rekonstruálta a vízszint változásait és a vízminőséget (Rokob et al. 2008).

A multi-proxi közelítés alkalmazásával a 21. században új időszak kezdődött a kárpáti régió paleolimnológiai kutatásban is (Magyari 2015). Bár korábban is folytak több csoportra vonatkozó paleoökológiai rekonstrukciós munkák (pl. Willis et al. 1995, Sümei et al. 1999), de a kovavázak szervezet proximént való alkalmazása a Magyari Enikő vezette projektekhez kötődik, amelyeken 2002-től dolgozom. Az elmúlt években számos publikáció látott napvilágot a Szent Anna-tó és a Retyezátban mélyült fúrásokon végzett



11. ábra. A magyar kovaalga kutatás – ma már nem élő – meghatározó kutatóinak élethossza, elsősorban a 19. és 20. században. Az egymással szakmai kapcsolatban álló kutatók lehetőleg egymás közelében szerepelnek az ábrán.

multi-proxi vizsgálataink eredményeként (pl. Magyari et al. 2009a, 2012, Korponai et al. 2011, Buczkó et al. 2012, 2013).

A Szent Anna-tó 2001 júliusában történt fúrása volt az első, aminek feldolgozásába bekapcsolódtam. Ez a dolgozat nagyrészt bemutatja az elkészült eredményeket.

A Balatonban az első multi-proxi jellegű kvantitatív ökoszisztémái rekonstrukció a Kis-Balaton Zalavári-vízének állapotértékelésére irányult. A holocén kovaalga flóra feltérképezése (Buczkó et al. 2009f) mellett, a kladocera maradványok vizsgálata (Korponai et al. 2010), és a Balaton vízszintváltozásának leírása (Buczkó et al. 2009f) történt meg. Különösen fontos ez a vizsgálat annak tükrében, hogy – a Balaton korolásának problematikájával szemben – a kis-balatoni üledék korolása megbízhatóbb.

2010-ben Soróczki-Pintér Éva kapott lehetőséget a Gales kovaalgáinak és Chrysophyta cisztáinak elemzésére.

A 11. ábra a hazai kovaalga kutatás – ma már nem élő – néhány meghatározó személyiségének születési és halálozási adatait mutatja be.

1.5. Célkitűzés

Dolgozatomban a kárpáti régió kovavázak szervezetei közül elsősorban a kovaalgák, másodsorban a Chrysophyceae ciszták vizsgálatának eredményét mutatom be, főbb céljaim a következők voltak:

- a kárpáti régió kovavázak algáinak térben és időben mind teljesebb megismerése; a fosszilis és recens közösségek feltárása
- a fellelhető legrégebbi kárpáti kovaalga előfordulás felkutatása
- a kovavázak szervezetek szerepének vizsgálata a neogén őskörnyezeti rekonstrukciókban
- a késő-negyvedidőszakban létrejött tavak kovavázak szervezeteinek tér- és időbeli eloszlásának feltárása
- diatóma alapú, kvantitatív paleolimnológiai rekonstrukciók készítése
- vízszintváltozások rekonstruálásának lehetőségei a késő-glaciálisban és a holocénben
- a klasszikus módszerekkel kapott eredmények integratív taxonómiai értékelése

A multi-proxi vizsgálatok lényege, hogy egy-egy üledéken számos szakember dolgozik együtt, a mintavételtől, a minta előkészítésein, koroláson, a különböző biotikus és abiotikus proxik elemzésén át az értékelésig. Az eredmények ismertetésénél ez gondot okoz. Botta-Dukát Zoltán (2010) dolgozatában használt módon, segítségül hívom az igeragozást. Azoknál a munkafázisoknál (fúrás, geokémiai mérések, kormeghatározás) amelyekben nem vettem részt, ugyanakkor az eredmények ismertetése egyértelműen szükséges a dolgozatban többes szám harmadik személyt használok, míg a saját munkámról egyes szám első személyben írok. Jelen dolgozatban a szilícium-dioxid vázas mikrofossziliákra vonatkozó valamennyi adat, elemzés, rekonstrukció a sajátom. Olykor többes szám első személyben is írok, azoknál a munkafázisoknál, amelyekben részt vettem, de a munkát nem egyedül végeztem.

2. Anyag és módszer

Vizsgálataimat a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának Algagyűjteményében őrzött mintákon végeztem. A feldolgozott minták egy része már jóval 1985, vagyis munkaviszonyom kezdte előtt gazdagította a gyűjteményt. Ezek főleg Pantocsek József gyűjteményének részeként kerültek a Tárba (Buczkó 2012). A minták egy másik jelentős része Magyar Enikőnek köszönhetően vált számomra elérhetővé (retyezati fúrások, Szent Anna-tó), az Ighiel-tó fúrásanyagát Dan Verestől, a balatoni fúrások anyagát Korponai Jánostól kaptam kovaalga feldolgozásra, valamint Hajós Márta hagyatékaként került hozzám. A Déli-Kárpátok tavaiból származó mintákat Kövér Csilla gyűjtötte be. Természetesen saját gyűjtések (Iharkút, Retyezát, lápi gyűjtések) is vannak a feldolgozott minták között. A fúrások jelentős részét Braun Mihály és csapata hajtotta végre. A hivatalos gyűjtőnaplókban a mintákra vonatkozó adatok részletesen, leltározva megtalálhatóak az Algagyűjteményben.

A vizsgálati területek bemutatásánál, az eredmények ismertetésénél és az értékelésük-nél is időrendben haladok. Az őslénytani vándorgyűlések (amelyeken rendszeresen részt veszek és előadok) az előadásokat időrendbe rendezve tartják. A páratlan számú vándorgyűléseken a legidősebb felől haladnak a legfiatalabb anyagok tanulmányozását bemutató prezentációk felé, míg a páros rendezvényeken a legfiatalabbtól indulva érnek a legkorábbi anyagok felé. Értekezésemben az első utat választottam, a legidősebbtől indulva jutok el napjainkig.

2.1. Mintavételi területek

2.1.1. Iharkút



12. ábra. Iharkút, a dinoszaurusz lelőhely a kép bal szélén, középen látható

A Magyarországra vonatkozó diatóma vizsgálatok teljessé tétele érdekében felkerestem a leghíresebb magyar dinoszaurusz lelőhelyet, ahol Ősi Attila vezetésével 1999-től kezdődően minden évben ásatások folynak (12. ábra). Az volt a célom, hogy megpróbáljak diatómákat találni, mivel a terület nagyon alaposan feltárt, jól ismert, jól korolt (felső-kréta, Santoni korú, (Ősi 2014)) A világon kevés kréta diatóma lelőhely ismert, ezen belül az édesvízi kréta előfordulás különösen kevés (Witkowski et al. 2011), ezért minden adat értékes és fontos.

A vizsgált maradványok, az Észak-Bakonyban található, egykori Iharkút település határában, a mai Németbánya és Bakonyjákó települések közelében művelt bauxit-külfejtések területéről származnak. A terület legidősebb kőzete a felső-triász dolomit (Fődolomit Formáció). A bauxit a

Fődolomit karsztos mélyedéseiben halmozódott fel, erre eróziós felszínnel települ az ártéri, folyóvízi környezetben lerakódott kavics, homok, homokkő, aleurolit, tarkaagyag, agyagmárga rétegek váltakozásából felépülő santoni korú (Bodor & Baranyi, 2012) Csehbányai Formáció. A csontokat és koprolitokat tartalmazó rétegek ebben a formációban találhatók. A lelőhelyről előkerültek magok, levélenyomatok, puhatestűek (csigák, kagylók) maradványai, illetve több ezer izolált fog- és csontmaradvány, de páncélos dinoszauruszok részleges csontvázai is. Eddig mintegy 35 gerinces faj felfedezésére került sor, melyek között halak, kételtűek, teknősök, gyíkok, krokodilok, repülő hüllők és dinoszauruszok is találhatóak (Ősi et al. 2012, Ősi 2014). 2012.07.30-án és 31-én két napot töltöttem az Iharkúti ásatáson (<http://magyardinoszaurusz.hu/en/2012-en/>). Gyűjtést végeztem nedves, vizenyős területeken („Borostyános”). Az ásatás közben a csákánnyal, ásókkal felszabdalt „tömbökben”, azok szétmorzsolása során kerestünk apróbb csontokat, maradványokat, többek között koprolitokat.

2.1.2. Neogén



13. ábra. Tisztított kovaföld minták Pantocsek József gyűjteményéből

A kovaalga gyűjtemény alapja az a 1016 lemez és 190 tisztított diatóma vázakat tartalmazó minta amit a II. Világháború után Krenner József állított helyre (Buczko 2012). A SEM vizsgálatot is lehetővé tévő minták közül (13. ábra) a következőket vizsgáltam:

Bibarczfalva (Biborteni, Románia), Bodos (Románia), Bory (Szlovákia), Deménd (ma Demandica Szlovákia), Dúbravica (Szlovákia), Farkasfalva (Vlková, Szlovákia), Ihrács (Ihráč Szlovákia), Jastrabá (Szlovákia), Köpecz (Capeni, Románia), Lutilla (Lutila Szlovákia), Magyarhermány (Herculian, Románia), Mocsár (Močiar, Szlovákia), Szliács (Sliač, Szlovákia).

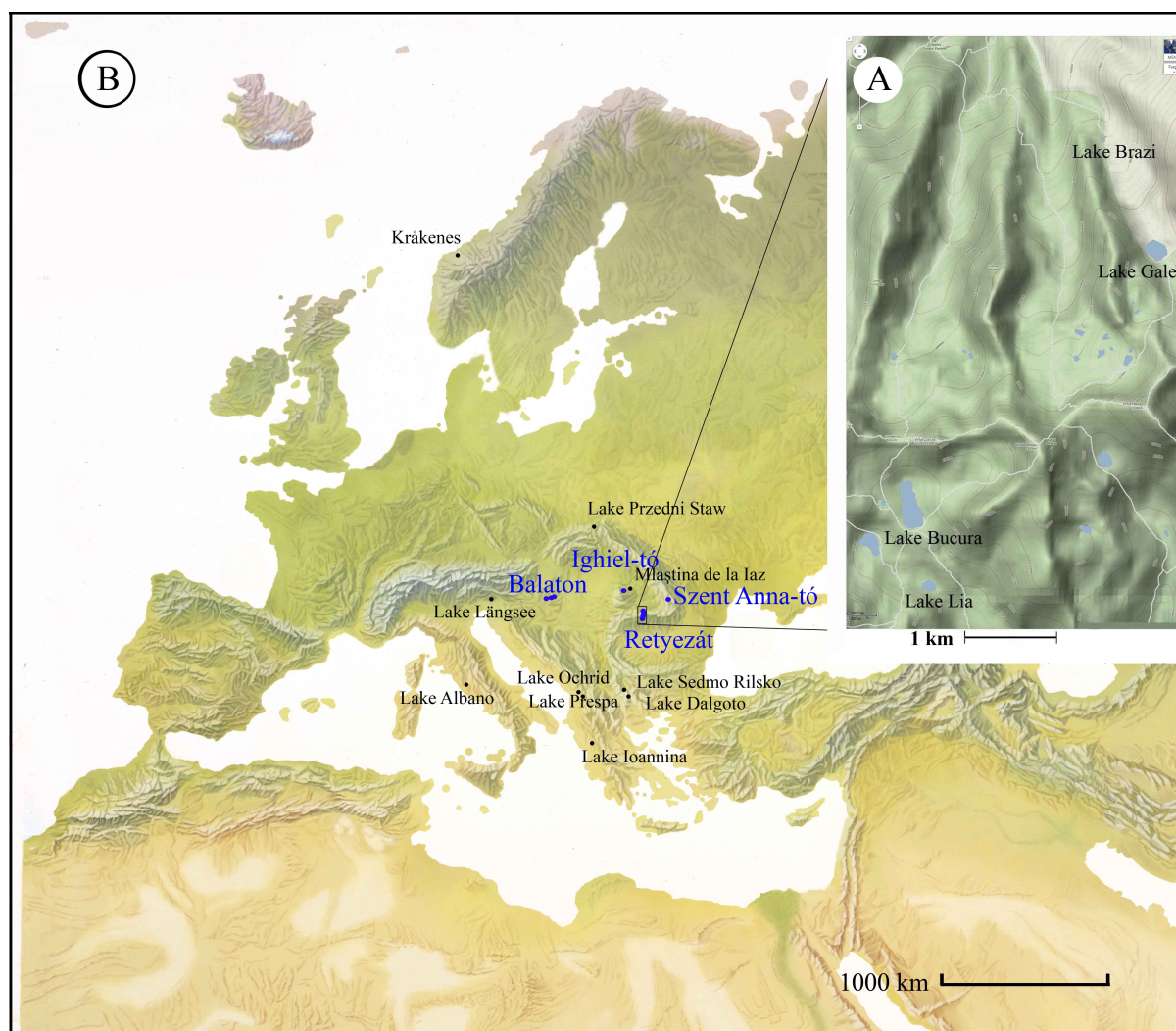
2.1.3. Késő-negyedidőszaki paleolimnológiai vizsgálatok

Négy nagy mintavételi területen végeztem kovavázak algákon alapuló paleoökológiai elemzést (14. ábra). Ahogy a limnológiát leghatékonyabban annak klasszikus vizsgálati objektumán, a rétegződő mély tavakon lehet tanítani (Cohen 2003, Padisák 2005), ugyanúgy paleolimnológia ideális objektumai a hegyi tavak. A legrészletesebb vizsgálatokat a Retyezát négy tavában (Brazi, Gales, Bukura, Lia; 2. táblázat) végeztem. Az ideálistól nagyon messze van ugyan, de mind gazdasági, mind tudományos értelemben hazánk különleges tava a Balaton. Az itt végzett diatóma alapú rekonstrukciók ugyan fenntartással kezelendők, ugyanakkor a tó fontossága miatt indokoltnak tartom ezek bemutatását. A Kárpátok utolsó nyílt vizű krátertava a Szent Anna-tó, ennek holocén szakaszát elemeztem.

A Torockó-hegység Ighiel-tavának vizsgálatára Daniel Veres kért fel 2014-ben. Mivel ezen taven volt lehetőség az elmúlt néhány száz év történetének vizsgálatára ólom izotóppal korolt fúráson, és nagyon sokat mond a jelenleg zajló trendekről, ezért került be a dolgozatba.

2.1.3.1. Retyezát

A Déli-Kárpátok Retyezát-hegysége (Zerge-havasok, Muntii Retezat), a "Kárpátok királynéja" impozáns, változatos felszínű alakulat (Dezső, 2007). Már 1927-ben létrehozták az első rezervátumot és 1935-től Románia első Nemzeti Parkja, 1980-tól UNESCO-rezervátum (Dezső 2007). Teljes területe közel 500 km², melynek egynegyede 1800 m és az erdőhatár felett található, átlagmagassága 1554 m (Jancsik 2009). A hegység fő tömegét gránit és granodiorit tömbök adják. Az alacsonyabb részeken palás szerkezetű csillámpalából, amfibolpalából és kvarcpalából álló kőzetek is előfordulnak.



14. ábra. A késő-negyvedidőszakhoz kapcsolódó mintavételi helyek. Kék szín jelöli a dolgozatban szereplő tavakat. Fekete színnel jelöltem azokat a helyeket, amelyeket az értékelésnél használtam.

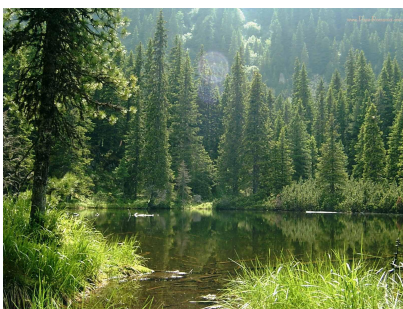
Az utolsó eljegesedés alatt a Retyezátot borította a legnagyobb jégsapka a Déli-Kárpátokban, köszönhetően a hegység nagy tengerszint feletti átlagmagasságának és csapadékos klímájának (Reuther et al. 2007). A jégár visszavonulásával kiemelkedően sok gleccsertő alakulhatott ki. Erdélyben itt a legmagasabb ezeknek a száma: összesen 98 tengerszeme közül 58 állandó és 40 időszakos, legtöbbjük 1900–2200 a.s.l. között található. Magashegységi, csapadékos klíma jellemzi. A hegység lábainál 6°C fokos (500 m), a csúcsokon -2°C (2500 m) fokos évi átlaghőmérsékletet mértek. A januári középhőmérséklet

a -10°C , a júliusi 6°C 2200 m-en. Az évi csapadékos napok száma 268, az évi csapadékmennyiség 1700 m-en 1600–1800 mm (Jancsik 2009). 2000 méteren a hóborította napok száma 176.

A Retyezát növényzete több mint 1200 edényes fajt számlál, a román flóra harmada megtalálható itt, közülük 90 endemikus (Galland 2013). A növényzeti zonáció a következők szerint alakul: 550–700 m: kevert lombos erdők öve; 700–1200 m: bükkösök öve; 1200–1800 m: lucfenyvesek öve; 1800–2250 m: törpefenyvesek cirbolyafenyővel, helyenként lucfenyővel; 2250 m felett: alpin rétek és legelők. Az erdőhatár az északi lejtőn 1850 méteren, míg a fahatár 2000 méteren található. Főleg a hegység déli oldalán nagy területeket foglalnak el az alpin legelők. Ezekre lovakat, juhokat és szarvasmarhákat hajtanak ki, melyek az egész nyári időszakot fent tölthetik a hegyekben. A pásztorok néha egészen magasra, 2200 méter fölé is terelik az állatokat. A legeltetés ilyen formája jelentős hatással bír a tavak vízminőségére. A hegységben kettős klímahatás érvényesül. Éghajlata télen a balkáni területek és a Fekete-tenger éghajlatával mutat hasonlóságot, tavasszal és nyáron leginkább a balkáni területekkel, míg ősszel a nyugati területekkel korrelál (Magyari et al. 2013).

2. táblázat. A négy vizsgált retyezati tó fő jellemzői. A vízmélységre és a vízgyűjtő terület nagyságára vonatkozó adatokat Hubay et al. (2016) munkájából vettem át.

Tavak	Brazi	Lia	Gales	Bukura
GPS Koordináták	4523'47"N 2254'06"E	4535'30"N 2287'87"E	4523'6"N 2254'33"E	4536'40"N 2287'79"E
Kitettség (lejtő)	északi	déli	északi	déli
Felszín (ha)	0,5	1,38 (1,26)	3,68	10
Tengerszint feletti magasság (m a.s.l.)	1740	1910	1990	2040
Vízmélység (m)	1,1	4,7	20	17,5
Ki és befolyásokra vonatkozó tótípus	Zárt	Nyílt	Nyílt	Nyílt
Vízgyűjtő (ha)	6	171	116	150
Vízmélységre vonatkozó tótípus	Sekély	Sekély	Mély	Mély



15. ábra. A Brazi-tavat fenyők veszik körül

Az első alga adatot a Retyezatra vonatkozóan Kol (1935) munkájában találtam, aki a krio-vegetációról (havon és jégen élő algák) közöl adatokat. Halász Márta (1941) a Zenoga-tó mohapárnában élő kovaalgákat vizsgálta. A retyezati tó üledékében található diatómákról először Péterfi (1974) számol be. A Retyezát-hegység gleccsertavainak vizsgálata szerepelt az Európán átívelő, nagyszabású EMERGE projekt tervei között 'European Mountain Lake Ecosystems: Regionalisation Diagnostics and Socio-Economic Evaluation' (Clarke et al. 2005). A több mint 200 tavat vizsgálatba vonó Európai Unió által tá-

mogatott projekt fő célja az iparosodás előtti időkből származó üledékek és a napjainkban keletkezők összehasonlítása volt. Végül a Retyezátból összesen csak 4 tavat vizsgáltak meg a kovaalgák szempontjából, mert nem volt kellőképpen gyakorlott szakember a minták elemzéséhez (Clarke et al. 2005, Nadja Ognajanova-Rumenova személyes közlés 2010).

Brazi A Déli-Kárpátok Retyezát-hegységének északi lejtőjén, a Gales-völgy nyugati peremén található a Brazi (románul a tó neve Taul dintre Brazi; 15. ábra). A tó az

erdőhatár alatt, a szubalpin övezetben helyezkedik el 1740 méteres tengerszint feletti magasságban. A tavat kevert fenyőerdő veszi körül, melynek jellemző fajtái a közönséges lucfenyő (*Picea abies*) és a havasi cirbolyafenyő (*Pinus cembra*). (Magyari et al. 2009, 2012/a).



16. ábra. Gales



17. ábra. Bukura

Lia: A Lia a Bukura völgy legalsó tava, egy tóláncolat alján fekszik (23. ábra). Vizét elsősorban a felette lévő tófüzérből kapja (Portii, Florica, Viorica és Ana, de a Bukurából is érkezik némi vízutánpótlás.) A háromszögletű tó sekély, legnagyobb mélysége 4,7 méter, alját sűrű mohaszőnyeg borítja.

Gales: A Gales (Lacul Gales) a hegység északi részén, egy észak-déli lefutású glaciális völgyben (Gales-völgy) található (16. ábra). A tó 1990 m-en helyezkedik el, 2300–2400 méter magas csúcsok veszik körül. Nyugati oldalán meredekebb törmelékletű, míg keleti-északkeleti felén lankásabb hegyoldal övezi. A tavat a déli részén befolyó patak táplálja, melynek kifolyója átellenben található – innen ered a Gales-patak, mely végigfolyik a völgyön. A legnagyobb vízmélysége 20 m, 6–7 méteres mélységig vízimohák borítják az aljzatot. A Gales tó neve magyarra „Sóvárgás” vagy „Vágyakozás” tavának fordítható.

Bukura: A 2040 m magasságban elterülő Bukura a hegység leggyakrabban látogatott tengerszeme (17. ábra). Az észak-déli irányban kb. fél km hosszan elnyúló tó felülete 8,9 hektár, a Retyezát legnagyobb glaciális tava, és a negyedik legmélyebb. Vízterfogata (ca. 640,000 m³) nagyjából a magas-tátrai Csorbató felének felel meg. A tavat kelet és nyugat felől is több kisebb patak táplálja, kifolyási pontja pedig a délnyugati végében van. (<http://www.retyezat.ro/bukura-to>)

A Retyezátban a négy tóból nyert üledékmintákra vonatkozó főbb adatok a 3. táblázatban találhatóak. 2007 nyarán a hegység északi, 2008 nyarán a déli oldalon egy-egy sekély és egy-egy mély tóból történt mintavétel (Magyari et al. 2009).

3. táblázat. A retyezáti paleolimnológiai vizsgálatokban mélyült négy fúrás fő jellemzői, tavak szerint. A határozás évét azért tartottam fontosnak megadni, mert ez az akkori taxonómiai ismereteimet tükrözik.

Tó	Brazi	Lia	Gales	Bukura
A fúrás hossza (cm)	490	829	328	495
A fúrás időpontja	2007	2008	2007	2008
A fúró típusa	módosított Livingstone	módosított Livingstone	módosított Kullenberg	módosított Kullenberg
A fúrás tetejének kora (cal yr BP)	-20	250	1700	700
A fúrás talpának kora (cal yr BP)	15,750	17,140	15,250	10,350
A holocén hossza a fúrásban (cm)	442	618	231<	495<
A feldolgozott minták száma	214	124	109	36
A határozás éve	2007–2011	2013	2014–2015	2015

2.1.3.2. Balaton, Kis-Balaton

A Balaton Közép-Európa legnagyobb sekély vizű tava (18. ábra); az adriai tenger szintje felett 105,9 méterrel helyezkedik el (Virág 1998), átlagos vízmélysége 3,3 m. Legnagyobb szélessége 77 km. Fő befolyója a Zala, amely Keszthelynél ömlik a folyóba, a teljes vízhozam durván fele a Zalán keresztül érkezik a tóba (Zlinszky 2013).



18. ábra. Balaton



19. ábra. Kis-Balaton, Zalavári víz

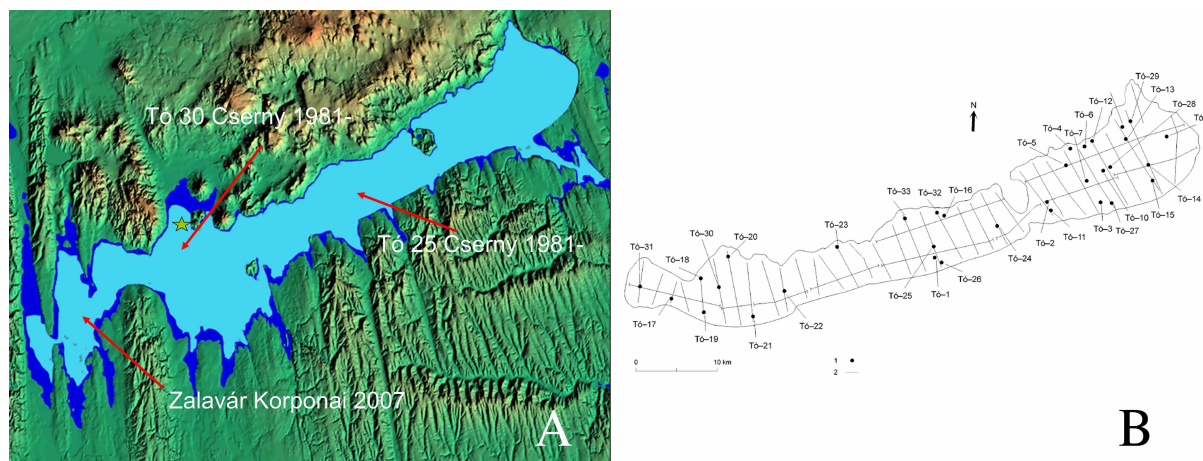
A Balaton negyedidőszaki üledékeinek átlagos vastagsága 5 m, melynek felső 10-20 cm-es szakasza lágy kolloid. A Zala torkolatában mérték a maximális üledékvastagságot, amely 8 m volt. A Balaton fejlődéstörténete és üledékképződése két, alapvetően eltérő szakaszra osztható: az eső szakaszban, mely a holocén kezdetéig tartott, a törmelékes üledékképződés és a tőzeglápok kialakulása játszott meghatározó szerepet. A második szakaszban, mely a holocén elején kezdődött és jelenleg is zajlik, elsődlegesen a kémiai úton kivált agyagos mészszip dominál, mellyel párhuzamosan a törmelékes alkotók aránya fokozatosan visszaszorul. Ezért a Balaton üledéksora néhány centiméter vastag kavicsos, homokos bázisképződménnyel kezdődik, ezen általában néhány deciméter vastag tőzegréteg található, majd végig többé-kevésbé homogén összetételű karbonátos, agyagos kőzetliszt iszap. Az üledék vastagsága és összetétele nyugat-keleti irányban erősen változik, jelentősen csökken (Cserny 2002, Visnovits 2015)

A vizsgálat egyik része a tó jelenlegi vízfelületén kívül esik, a minta a Kis-Balaton területén található Zalavári-tóból származik (19. ábra). Korponai János és Braun Mihály végezték a fúrást, egy 165 cm hosszú üledékoszlopot emeltek ki a tóból (Korponai et al. 2011). Ezt a fúrásanyagot 2 cm-es darabokra szeletelték és különböző vizsgálatoknak vetették alá. Elsőként a fúrásmaagon abiotikus proxikat vizsgáltak, így az izzítási veszteséget az üledék szerves anyag tartalmának meghatározásához, elemanalízist és kladocera analízist végeztek.

A Zalavári víz főbb adatai Korponai et al. (2010) alapján: vízmélység 1,2 m; pH 7,81; vezetőképesség: 622 μ S; összfoszfor(TP): 1,95 mg/l, összes nitrogén: 0,18 mg/l. A fúrás koordinátái: N: 46.6669° E: 17.2184°, tengerszint feletti magasság: 105,8 m.

Összehasonlításképpen egy másik, Balatonból származó fúrás adataiból is rekonstrukció készült. A Tó-30-as fúrásból (20. ábra) származó kovaalga fajokat Hajós Márta határozta (Buczkó et al. 2005). Ez az tábla azonban kevesebb adatot tartalmaz és a zalavári fúrással ellentétben nem 2 cm-enként, hanem 10 cm-enként mintázták, így csak kis felbontású a rekonstrukcióra volt lehetőség.

A Tó 25-ös fúrás, a nyolcvanas évek elején mélyült, a Cserny Tibor vezetése alatt mélyült 33 fúrás egyike. A tó közepén helyezkedik el (N 46.81833; E 17.735, a.sl. 104 m). Talpmélysége 10,63 m. Pollenanalízis, osztrakoda, stabil izotóp mérés (oxigén és szén izotópok arányainak változása) eredményeit ismerve kezdhettünk a kovaalga elemzéshez Szurominé Korecz, & Nagyné-Bodor 1999. A fúrás diatóma preparátumai Hajós Márta hagyatékeként kerültek az Algagyűjteménybe.



20. ábra. A dolgozatban szereplő balatoni fúrások helyei (A). Zalavári-víz, Kis-Balaton; Tó-30, Szigligeti medence; Tó-25 Szemesi medence; (Korponai et al. 2011). A Balaton medencében 1981-1986 valamint 1990-1995 között mélyült 17 ill 16 fúrás helye (B, Cserny & Nagy-Bodor 2002)

2.1.3.3. Szent Anna-tó

A Szent Anna-tó a Hargita-hegység Csomád-hegycsoportjának fiatal vulkanikus eredetű tava, a Kárpátok legutolsó nyílt vízfelszínrel rendelkező krátere (21. ábra). A Szent Anna-tó utolsó kitörésének időpontja bizonytalan, jelenleg is a vulkanológiai kutatások középpontjában áll (Harangi et al. 2010, Karátson et al. 2013). A Szent Anna-tó zárt tó, vagyis nincs befolyója, csak az esővíz és a lejtőkről befolyó víz táplálja. 950 méteres tengerszint feletti magasságon helyezkedik el. Területe 193 m², vízgyűjtő területe 2,15 km². Orbán Balázs idejében a tó mélységét 12 méterre becsülték.



21. ábra. A Szent Anna-tó

1909-ben Gelei József, a kolozsvári egyetem tanára a Szent Anna-tó legnagyobb mélységét 8,30 méterre becsülte. A kétezres évek elején már csak 6 méter körüli. A tó vize erősen savanyú, és évszakosan nagy különbségeket lehet mérni. Nyáron 6-6,4; ősszel és tavasszal savanyúbb a tó vize, ilyenkor a pH mindössze 4,2-4,5 közötti. (Magyari et al. 2009b). A terület éghajlata mérsékelt kontinentális, melyet a Tuszád-szorosban bennrekedő fagy és a hegy magassága (1301 m) erősen befolyásol. A januári átlaghőmérséklet -5°C. A legmelegebb hónapban, júliusban, a tó környékén 15°C az átlaghőmérséklet. Az évi csapadékmennyiség 800 mm körüli (Magyari et al. 2009b). A Tuszád-szoros hatása miatt fellépő hőmérsékleti inverzió a növényzeti övezetességet is módosítja, így a lombhullató bükkös öv a lucfenyves öv felett helyezkedik el. A vízparton egyre növekvő mennyiségű lápi növényzetet találunk, melyet elsősorban *Carex rostrata*, *Carex lasiocarpa*, *Lysimachia thyrsiflora* és *Sphagnum* fajok alkotnak (Magyari et al. 2006b, 2009). ÉK-i szögletében úszóláp alakult ki, melynek kiterjedése az elmúlt években csökkent (Pál 2000). Az úszó szőnyeg mátrixát *Carex rostrata* és *Carex lasiocarpa* képezi, melyen gyakori a *Sphagnum* fajok és a *Lysimachia thyrsiflora* előfordulása. (Magyari et al. 2009b).

2.1.3.4. Ighiel-tó

Az Ighiel-tó (22. ábra) Románia legnagyobb karszt tava, a Torockó-hegység déli részén, 940 m tengerszint feletti magasságban, az Ighiel folyó felső szakaszán található (Gâștescu, 1971).

Természetes talajcsuszamlás eredményeként alakult ki a durván ovális tó (Pop & Mahara, 1965), ami jelenleg 400 m hosszú és 140 m széles, a becsült víztérfogata 225 000 m³, átlagosan 4 m mély, a legnagyobb mélysége 9 méter, (a szabad vízfelszín 3,2 ha), vízgyűjtője 381 ha (Mihăiescu et al. 2012). Néhány időszakos vízfolyás táplálja a tavat, de a vízháztartásban a csapadéknak van meghatározó szerepe. A tó északi és középső részén található források is hozzájárulnak a vízutánpótláshoz (Duma, 2009). A fúrás idején (2013) 9 méter körüli volt a vízszint a tó legmélyebb pontján, de a parton durván további 5 méterrel magasabb vízszintre utaló áradásnyomok is láthatóak voltak (Dan Veres személyes közlés). A klíma mérsékelt kontinentális (5°–7.5°C éves átlaghőmérséklet) és 800–1000 mm éves csapadékösszeggel. A nyugati szelek dominálnak, jelentős fön hatásal, aminek eredményeként a telek enyhék, a tó ritkán borított jéggel. A tó körül dél-mediterrán hatás is érvényesül időnként, ami szintén enyhe teleket reményezhet (Bojariu & Paliu, 2001.) A tó környékén a természetes fás vegetációt főleg a bükk, és egyes gyertyán alkotja (*Fagus sylvatica*, *Carpinus betulus*), később a hegyoldal eróziójának csökkentése érdekében luc- és fekete fenyőt telepítettek (Pop & Măhăra 1965, Mihăiescu et al. 2012). 1969-től természetvédelmi terület. A víz vezetőképessége 300 μ S/cm körüli, a pH 8 feletti volt. Egy 2010 mérésorozat során a foszfor (TP) 0,010 mg/l, a nitrogén (TN) eutrofizálódásra utal (Mihăiescu et al. 2012). Az emberi hatás jelentős és hosszú múltra tekint vissza, eleinte az állattartás, majd útépitések, az intenzív erdőgazdálkodás és a tó rekreációs célra való hasznosítása jelentette a legnagyobb terhelést.



22. ábra. Az Ighiel-tó

Egy 2014-es felmérés során 3 helyről, 3 alkalommal végzett gyűjtés során plankton és bentikus közösségeket vizsgáltak 20–40 μ m-es hálón szűrve (Momeu et al. 2015). Az Ighiel-tavat 2013-ben fúrták meg Dan Veres MillRoCA pályázatának keretében Braun Mihály vezetésével (MillRoCa - PN -II-ID-PCE-2012-4-0530 Millennial-scale geochemical records of anthropogenic impact and natural climate change in the Romanian Carpathians <http://www.veres-speo.academia-cj.ro>, Haliuc et al. 2016). Úszó platformról 2 fúrás mélyítették, (IGH-1 és IGH-2, mindkettő mintegy 5 m hosszú volt). Számos korábbi vizsgálat alapján tudjuk (Hubay et al. 2016, Braun Mihály és Magyar Enikő személyes közlés), hogy a víz/üledék határ mintázása problematikus. A lágy üledék könnyen keveredik, a fúró nem érzékeli az üledék tetejét (épp amiatt, hogy még nem konszolidálódott). Ezért 5 további, rövid (1 méter) fúrásmagot is vettek a tóból. (ezek korrelálását az üledékek magok makroszkopikus vizsgálatával és a mágneses szuszceptibilitási eredmények alapján végezték el. A korolás 22, teresztis makrofossziliákon mért ¹⁴C koradaton alapul, amelyek közül 20-at az IGH-1, és 2-t az SC4 rövid fúráson mértek, a debreceni Hertelendi laborban (ATOMKI) (Molnár et al. 2013). A nyers adatokat kalibrálták (Reimer et al. 2013a, 2013b). A 2014 decemberében végzett pozitív elővizsgálatok után 104 mintát kaptam feldolgozásra, amit 2015 májusában 13 további minta érkezett, így összesen 117

minta állt a rendelkezésemre. 67 mintából készült részletes diatóma elemzés, a legnagyobb időbeli távolság 181 év volt két vizsgált minta között (341-353 cm). Az utolsó 600 évet lefedő időszak paleolimnológiai elemzésére több rövid fúrást is mélyítettek a tóba. Ezek közül az IGH-SC-4 fúrás 13 mintáját dolgoztam fel. Ez a rövid fúrás ólommal korolt, a 13 minta kb. 600 évet fed le. (Dan Veres személyes közlés).

2.1.4. Recens biogeográfia

2.1.4.1. Déli-Kárpátok



23. ábra. A „Lány nevű tavak” füzére a Retezátban (Lia, Ana, Viorica, Florica) valamint a kép bal oldalán a Bukura (fotó: Korponai János)

Kövér Csilla 2016-ban védte meg PhD értekezését, „Magashegyi tavak paleoökológiai vizsgálata a Déli-Kárpátokban” címmel, amelynek társtémavezetője voltam. A Déli-Kárpátok három hegységében (Fogarasi-havasok, a Páreng- és a Retezát-hegység) 40 tóból gyűjtött tó közepi mintákat, amelyekből elsősorban az ágascsapú rák maradványokat elemezte. A tavak koordinátái és néhány jellemző tulajdonsága a Függelék 5. táblázatában, valamint Kövér (2016) munkájában található. A három helység közül a Retezátot már bemutattam (2.1.3.1), itt csak ez egyik legszebb tó rendszerről, az ún. lány nevű tavak füzéről közlök egy képet (23. ábra). Nevük felülről lefelé haladva a Florica, Viorica, Ana és Lia. A Liából részletes, nagy felbontású, multi-proxi elemzés készült.

2.1.4.1.1 Páreng-hegység

A Páreng-hegység (2519 m) magasságával a Déli-Kárpátok és egyben Románia második legmagasabb, aszimmetrikus eljegesedésű hegyvidéke. Változatos orográfiaja és geológiája folytán nagy diverzitású fajkészlettel rendelkező, erdélyi endemikus és balkáni fajokban gazdag növénytakaságok otthona (Simon & Pócs 2013). A környező hegységektől morfológiai alapon is jól elkülönül. Igazi magashegység. A hegységcsoporton belül ezt a területet érte a legnagyobb eljegesedés, és igen erős volt a felszín peri-glaciális átalakulása

is. Mély völgyei szűkek és sugarasan rendeződtek el. A hegységben azonnal szembetűnik egy 1800–2000 m magas felszín széles, egyhangú tetővel, alpesi legelőkkel. A D-i oldalán az 1400–1650 m magas felszín is jól követhető, az előbbivel ellentétben ezt erdő borítja. A hegység központjában – ami gránitból, granodioritból, kvarcitból és kristályos palák-ból áll – aszimmetrikus hajtű alakú csomópont rajzolódik ki, 2200 m fölötti csúcsokkal. Eljegesedéséről kárfulkék, homlok-, oldal-, és közép-morénák, tengerszemek árulkodnak (24. ábra). A tavak 2148 m és 1520 m magasság között helyezkednek el (Kövér 2016).

2.1.4.1.2 Fogarasi-havasok

Az aszimmetrikus hegység gerince falként emelkedik ki a környező medencékből, 60–70 km hosszúságú, és gerincmagassága mindenhol meghaladja a 2000 m-es magasságot. Geológiai szempontból a hegység leginkább kristályos palákból, gneiszekből, amfibolitokból, kristályos mészkövekből áll. A pleisztocén eljegesedés során a hóhatár 1700–1800 m magasán volt. A jég az északi oldalon nagyobb, a délin kisebb mértékben halmozódott fel (150–200 m) és a felszínt teljesen átalakította. A kivésett katlanok mélyén ma tengerszemek csillognak. A hegységben 30 jégkori tó van. Az erdő felső határa az északi lejtőkön 1750–1780 m-en, a délin 1900–2000 m-en van. A hegységnek jellegzetes alpi éghajlata van. Kelet-nyugati csapása következtében gátként emelkedik az Erdélyi-medence és a Havasalföld között. Jelentős hatása van a hegységben a fönnek, ennek következményeként a déli oldalon 2 héttel korábban köszönt be a tavasz.



24. ábra. A Carbunele-tó partján pásztorkunyhóval a Páreng-hegységben (fotó: Harangi Sándor)

Összesítve, a négy év vizsgálata során a Déli-Kárpátok három hegységéből 40 magashegyi tó üledék- és vízmin-táját sikerült begyűjtenünk. Ezek közül 25 tó a Retyezát-hegységben 9 a Páreng-hegységben és 6 a Fogarasi-havasokban található. A gyűjtés részletei Kövér (2016) munkájában, a tavak főbb adatai pedig a Függelék 5. táblázatában találhatóak meg. Az üledékgyűjtés az üledékgyűjtő medence legmélyebb vagy középső részéről történt, mivel az innen származó minta tükrözi leginkább a tó teljes fajösszetételét (Frey 1988, Cohen 2003). A felszíni üledék-mintavételét gravitációs mintavevővel végeztük, amely egy visszacsapó szelepes 0,5 m-es plexi cső, vágóéllal ellátva (Kövér 2016).

2.1.4.2. Láp-tanulmány: a *Kobayasiella* nemzetség elterjedése

1993 és 2007 között a Kárpát-medence 29 lápjáról, illetve a Szent Anna-tóból származó gyűjtésekben, összesen 150 mintában kerestem a *Kobayasiella* fajok előfordulására, tömegességére vonatkozó adatokat. A lápi gyűjtések nagyrészt Szurdoki Erzsébet PhD munkájához gyűjtött anyagon alapszanak, részletek az Algagyűjtemény gyűjtőnaplóban, a 2003/164 és 2003/223 sorszám között találhatóak. A mért pH minden esetben 7 alatti volt.

2.2. Laboratóriumi feldolgozás

A paleolimnológiai vizsgálatoknál (Retyezát, Balaton, Szent Anna-tó, Ighiel-tó) a 2 C°-on tartott fúrásmagokat az őket tartalmazó műanyag csővel együtt félbevágták. A cső belsejéből 1-4 centiméterenként vettünk mintát, geokémiai mérésekhez, pollen és makrofosszília, kovavázaz algák, kladocera és chironomida valamint osztrakoda analízishez.

A szerves anyag-tartalom meghatározás izzításos módszerrel történt (Loss on Ignition, LOI). A 105°C-on szárított mintákat 550°C-on 3 órán keresztül hevítették (Heiri et al. 2001, Harangi 2009). A méréseket Braun Mihály és munkatársai végezték a Debreceni Egyetemen. A szerves anyag-tartalom változásaiból a tavi produkció és a tóparti vegetáció/talajosodás mértékének változásaira következtethetünk.

A biogén szilikát meghatározásnak az adja az elvi alapját, hogy a litogén és a biogén szilikátok különböző struktúrájának eredményeként létrejövő eltérő kémiai tulajdonságú szilícium, aminek következtében megfelelő körülmények között a biogén szilícium tartalom kivonható a mintából, a litogén fázis nélkül. A biogén szilikát méréshez 20 mg száraz anyagból indultak ki, homogenizálták, majd két órán keresztül 10 cm³ 0,2 mol/dm³-os nátrium-hidroxiddal 90 C°-on főzték. A szilícium és alumínium mérés ICP-OES-sel (Inductively coupled plasma atomic emission spectroscopy, induktív csatolású plazma optikai emissziós spektroszkópia) történt. A biogén szilikát tartalmat az üledék száraz anyag tartalmára vonatkoztatva, százalékosan adták meg. A módszer kidolgozása és a mérések Braun Mihály témavezetése mellett Struba Szabolcs szakdolgozati munkája és eredménye (Struba 2009). A Brazi és Gales tavakban történt BiSi mérés.

Geokémiai mérések: A Retyezatra vonatkozó geokémiai mérések a debreceni Kosuth Lajos Tudományegyetem folynak Braun Mihály vezetésével, Hubay Katalin PhD témájaként. A pontos módszer Braun et al. (2013) munkájában található. Az üledék kén tartalmát a láposodás, a foszfor tartalmat a produktivitás, míg a titánt (Schmidt et al. 2006) az erózió mértékének elemzéséhez vettük figyelembe. Közismert, hogy az üledék foszfor tartalma instabil, erősen függ a pH-tól és a redox viszonyoktól, ezért a diatóma alapú foszforbecslést (DI-TP) nem helyettesíti a geokémiai mérés (Gibson 1997).

2.2.1. A kovavázaz algák



25. ábra. Koprolitok Iharkútról a diatóma feltárást megelőzően

Az iharkúti ásatás anyagából összesen 14, „frissen gyűjtött”, 2012-es otlétemkor talált koprolitot dolgoztam fel (25. ábra). Mosás után, 30 % hidrogén-peroxidban keztem el főzni a koprolitokat. Előzetesen nem porítottam őket, később üvegbottal segítetttem a feloldódásukat. Kb. 6-8 órás kezelés után, porszerű, de nem homogén anyagot kaptam. Ezután háromszoros, ioncserélt vízzel történő mosás következett.

Pantocsek József gyűjteménye tisztított kovaalga mintákat tartalmaz, ezekből közvetlenül készítettünk fény- és szkenningszkennelési elektronmikroszkópos preparátumokat.

A késő-negyvedidőszaki és recens minták előkészítéséhez Battarbee (1986) munkáját vettem alapul. Főzőpohárba tettük az önzáródó tasakból kivett mintát, hideg H₂O₂-vel felöntöttük, majd állandó hőmérsékletet biztosító főzőlapra

tettük, ahol 5-6 órán keresztül forrás közeli állapotban tartottuk. Majd 3-szor ioncserélt vízzel mostuk a mintákat. A tisztított anyagot fedőlemezre cseppentettük, majd Zrax, ill. Pleurax műgyantába ágyasztuk. A vizsgált tartós preparátumok a Magyar Természettudományi Múzeum Növénytárának Algagyűjteményében (BP) kerültek elhelyezésre. Megközelítően mintánként 350 vázat számoltam meg (LEICA DM LB2; 100 HCX PLAN APO objektív) fénymikroszkóppal (LM vizsgálatok). Minden mintából készült fotódokumentáció, elsősorban a ritka, általam nem ismert fajokat fényképeztem. Először Fujifilm Digital Camera FinePix S2 Pro digitális fényképezőgéppel készültek, majd VSI-3 OM(H) digitális kamerával. A minták nagy részéről készült szkennning elektronmikroszkópos (SEM) vizsgálathoz is preparátum, amit arany palládium bevonattal láttunk el XC7620 Mini Sputter Coater típusú aranyozón, 120 másodperc 16 mA-en. A SEM felvételek Hitachi S-2600N mikroszkóppal készültek, 20 kV-os gyorsítófeszültséggel 5-8 mm-es munkatávolsággal.

A határozáshoz számos könyvet, cikket használtam: Krammer és Lange-Bertalot (1986-1991), Fallu et al. (2000), Siver et al. (2005), a Diatoms of Europe kötetei, az Iconographia Diatomologica köteteit és a Bibliotheca Diatomologica-ban megjelent munkákat használtam. A taxonómiai leírásoknál Anonymous (1975), Cox & Ross (1981) és Williams & Round (1987) terminológiáját követtem a fragilaroid fajok esetében. A *Cymbella* fajoknál Anonymous (1975), Barber & Haworth (1981) és Krammer (2002, 2003 Jüttner et al. 2010, Van de Vijver et al. 2011) munkáit alkalmaztam. Minden esetben a fajok érvényes nevének ellenőrzéséhez az Algaebase katalógust használtam és elfogadtam az ott közölteket (Guiry & Guiry 2015). A kovaalga taxonómiában alkalmazott szakkifejezéseket, ahol csak lehetett Pantocsek Balaton monográfiájában használt magyar megfelelővel helyettesítettem a dolgozatban (Pantocsek 1902), pl. hasadékvonal = rafé, sáv = sztria, gerincéli likak = fibula, meztelen mező = fascia, egyébiránt Ács & Kiss (2004) terminológiáját követtem.

A Chrysophyceae ciszták számát határozás közben feljegyeztem (C), de nem határoztam meg őket. A diatómák és ciszták arányát Smol (1985) után számoltam. A ciszta határozás Duff et al. (1995), Facher & Schmidt (1996), Pla (2001) és Wilkinson et al. (2001) valamint a Stom@tocyst adatbázis alapján történt (Kamenik 2010).

Életmódjuk szerint négy csoportba osztottam a diatómákat: (1) aerofita, jól bírja a kiszáradást, talajon, kövön, száraz vagy nedves (de nem vizes) élőhelyeken él; (2) bentonikus fajok, a tavak alján, partján élnek, nem kapcsolódnak (tapadnak) más növényekre, állatokra. Ide tartozónak vettem az epipszammont (homokszemcsékhez tapadva élő) és a epipelikus (a víz/üledék határon élő) fajokat is; (3) perifiton, más élőlényekre tapadva élnek; (4) planktonikus és tichoplanktonikus diatómák. Ide tartoznak azok az fajok amelyek egész életüket a nyílt vízben töltik, vagy legnagyobb részben ott élnek, csak rövid időre ülepednek ki. Az aerofita csoportba kerültek az *Orthoseira roseana*, *Pinnularia borealis*, *Hantzschia*, *Humidophila*, *Mülleria* és *Luticola* fajok. A planktonikusok közé a *Aulacoseira*, *Asterionella*, *Cyclotella* és *Tabellaria* nemzetség fajai kerültek. A perifitikus és bentonikus fajokat a tapadási képesség megléte vagy hiánya alapján különítettem el. A perifitikus fajok kocsonyanyéllel (*Gomphonema*, *Cymbella*, *Achnanthes*, *Achnanthydium*) vagy kocsonyaburokkal (*Encyonema*) tapadnak a nekik otthont adó objektumokhoz, gyakran mohákhoz, magasabb rendű növényekhez. A lápokhoz erősen kötődő fajokat (*Frustulia saxonica*, *Stenopterobia delicatissima* és az *Eunotia* spp.) is perifitikusnak vettem. A többi fajt bentonikusnak tekintettem, ezzel némileg túlbecsülve az arányukat.

2.2.2. Radiokarbon adatok és kalibrálásuk

Egy gyakran emlegetett mondás szerint a paleolimnológia olyan koradatok nélkül, mint a történelem évszámok nélkül. A pontos korolás nagy szakértelmet igénylő, drága része a kutatásnak. A módszerek folyamatosan fejlődnek és természetesen minél több mélységből tudunk kort meghatározni, annál jobb és megbízhatóbb lesz a kapott eredményünk. Éppen ezért itt is fontosnak tartom hangsúlyozni, hogy az ebben a dolgozatban bemutatott radiokarbon mérések költségeit nagyrészt Magyarai Enikő (Retyezát, Szent Anna-tó), Korponai János (Balaton) és Dan Veres pályázatai (Ighiel-tó) fedezték. A Retyezátból összesen 65 AMS ^{14}C , főleg teresztris makrofossziliákon mért adat állt rendelkezésre. A Zalavári fúrás korolása 3 "bulk" mintán alapszik. A Tó-30-as, a Szigligeti medencéből származó fúrásmag problémája, hogy radiokarbon módszerrel nem megfelelően korolható az üledék magas karbonátos közettartalma miatt (Sümei 2001). Így csak egy ponton, az alapi tözegmintán lehetett végrehajtani a kormeghatározást. Majd egyenletes ülepedést feltételezve (0,36 mm/év) számoltuk ki a teljes magszelvény korát. A Tó-25-ös fúrás esetében az Európai Pollen adatbázisban található adatok alapján a Tó-25-ös fúrásnál Nagyné Bodor Elvira pollenanalízis adatai alapján (http://hurricane.ncdc.noaa.gov/pls/paleox/f?p=519:1:0:::P1_STUDY_ID:6729) a késő-glaciális és holocén határ 3,4 méterre körülire tehető. Az általa közölt zónahatárok alapján végeztem el az üledék korolását, szem előtt tartva, hogy ez a módszer önmagában sok hibát rejt (4. táblázat). Az Ighiel-tó hosszabb fúrásán ^{14}C korolás, míg a rövid fúráson ólom izotópos kormeghatározás történt (Dan Veres személyes közlés, publikálatlan adatok). A korolás részleteiről Magyarai et al. 2009a, Hubay et al. 2016, Korponai 2010 munkáiban találhatóak részletek, nem képezik jelen dolgozat tárgyát.

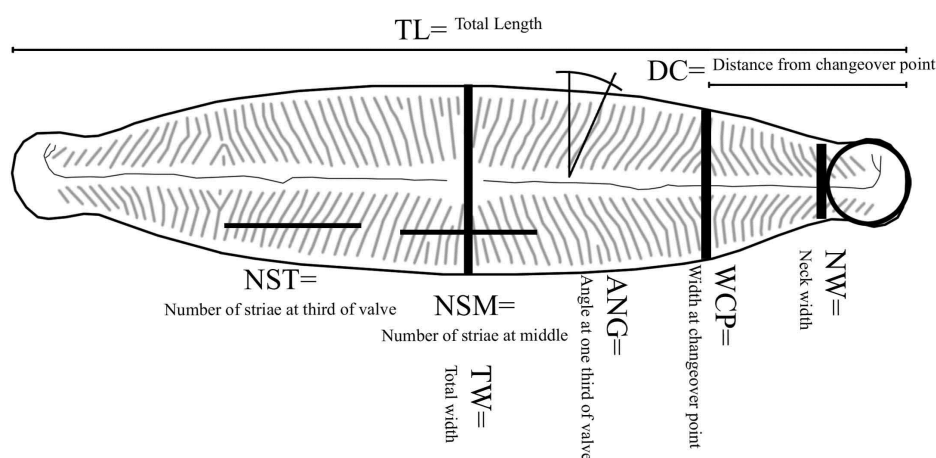
2.3. Statisztikai analízis

Statisztikai vizsgálatokhoz szabadon hozzáférhető szoftverkörnyezetet, R programozási nyelvet használtam (R development core team 2012). A diatóma sztratigráfiai diagramokat Psimpoll programcsomaggal készítettem (Bennett 2005). A zónák meghatározásához a sztratigráfiai kényszer elvét alkalmazó klaszter analízist (CONISS) használtam, (Grimm 1987, Bennett 1996). Kovariancia mátrixot és négyzetgyökös transzformációt alkalmaztam és minden taxont figyelembe vettem a zónahatárok megállapításánál. A szignifikáns zónákat (DAZ, Diatom Assemblage Zone) törött pálca modellel Bennett (1996) állapítottam meg a „Rioja” programcsomag segítségével (Juggins, 2012). A főkomponens analízis (PCA) előtt Detrended Correszpondancia Analízist végeztem (DCA) a tengelyhosszak megállapításra, a PCA elemzés alkalmazhatóságának eldöntésére. A redukált adatbázison (fajösszevonások után) a gradiens kisebb mint kettő ($<2\text{ SD}$), ezért a PCA alkalmazása indokolt.

2.3.1. Morfometriai elemzés

A *Kobayasiella* nemzetség közeli fajainak elválasztásához morfometriai elemzést végeztem (Podani 2000). Öt populációhoz tartozó, összesen 46 SEM felvételen mértem le nyolc

jellemző (folytonos) bélyegét a kovaváznak. Egy idealizált *Kobayasiella* faj képen mutatom be ezeket a bélyegeket (26. ábra) a rövidítések az angol megfelelőkből származnak: a váz teljes hossza (**TL**–Total Length of valve); a váz teljes szélessége (**TW**–Total Width of valve); a sávok száma 10 μm -ként a váz középső részén (**NSM** Number of Striae in the Middle section of valve); a sávok száma 10 μm -ként a váz külső harmadán (**NST**–Number of Striae at Third of valve); A váz szélessége a hasadékvonal jellegzetes töréspontjánál (**WCP**–Width of the valve at Changeover Point); A hasadékvonal töréspontjának távolsága a váz végétől (**DC**–Distance of Changeover from the pore); a nyak szélessége, vagyis az a pont, ahol a legkeskenyebb a váz a fejecské alatt (**NW**–Neck Width). **WCP**, **DC**, **NW** esetében a váz mindkét végén lemértem az alapadatokat és azok átlagával számoltam tovább. A sávoknak a váz tengelyével bezárt szögeinek számtani közepét vettem mind a két vázfél mindkét oldalán megmérve azt (**ANG**–angles). A sávok számát 3-4 μm -ben számoltam meg, majd arányosítottam 10 μm -re (26. ábra).



26. ábra. Sematikus ábra a *Kobayasiella* nemzetség morfológiai vizsgálatánál elemzett folytonos változókról (Buczko et al. 2009g).

2.3.2. Rekonstrukciók

A kvantitatív rekonstrukciókhoz az európai kovaalga adatbázist és az ott elérhető és letölthető szoftvereket alkalmaztam (Juggins 2001). Az „EDDI” (European Diatom Database) egyike a legnagyobb kovaalga adatbázisoknak, amely több kisebb adatsor (lokális training set) kombinálásából és harmonizálásából jött létre. Fontosságát az adja, hogy Európa több mint 600 tavából egységes módszerrel vettek mintákat, egyidejűleg mérték a háttérváltozókat. Külön hangsúlyt fektettek a taxonómiai harmonizációra. Több mint 40 diatóma taxonómus, paleolimnológus, statisztikus és adatbázis szakértő közreműködésével 13 országból, elsősorban Európa, de Afrika és Ázsia tavaiból származó adatok is megtalálhatóak az adatbázisban, amelyben így, 1350 mintából származó, több mint 2000 taxon szerepel, a hozzájuk tartozó környezeti adatokkal. A térképes megjelenítés a kovaalgák biogeográfia vizsgálatnál hasznos segítség. A több mint 2000 faj legnagyobb részéről digitális fénykép is hozzáférhető, ami nagyban segíti a határozást. Sajnos a kétezres években már nem fejlesztették tovább ez a nagyon fontos, európai adatbázist. Az EDDI adatokon alapuló, környezeti rekonstrukciót végző szoftver on-line elérhető, vagy

ingyenesen letölthető. Az EDDI elsődleges célja a savas esők hatásának vizsgálata volt, de az eutrofizáció mértékét és klímaváltozás közvetett hatásait is vizsgálható a segítségével.

Több előzetes vizsgálat után a hegyi tavakra az egész Európát lefedő, egyesített pH adatbázist alkalmaztam (combined pH dataset, Juggins, 2001), mert ebben találtam a legtöbb, az én mintáimban is előforduló taxonra vonatkozó adatot. Bár kézenfekvő lett volna a Retyezátban a mintavételi helyeinkhez térben közelebb álló, az Alpokból gyűjtött adatsor alkalmazása (AL:PE dataset) az eltérő alapkőzet miatt ezt elvetettük. Az EDDI útmutatójának ajánlása szerint helyileg-súlyozott súlyozott átlag (locally-weighted weighted averaging (LWWA)) módszert alkalmaztam a modern adatbázis és az egyes diatóma minták közötti hasonlóság mérésére. A modern-diatóma összehasonlító adatbázisban 622 minta adatai álltak rendelkezésre, az általuk lefedett pH tartomány 4,3–8,4 volt, az átlagos pH 6,21. Az alkalmazott kalibrációs modell négyzetes középérték hibája (root mean square error of prediction RMSE) 0,38 pH egység volt, jackknife hiba R^2 -e 0,83. Az átlagos eltérés 0,001 pH egység, míg a maximális eltérés 0,51.

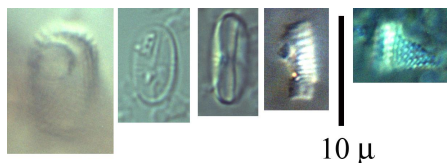
A Bazi késő-glaciális és kora-holocén szakaszára (egy korábban megjelent cikkben, Buczkó et al. 2012) az AL:PE adatbázis alapján (Cameron et al. 1999) rekonstruáltam a pH-t, modern analóg technikát (MAT) alkalmaztam, az öt legközelebbi analóg megkeresésével. A modern analóg training set 118 mintából állt, 4,8–8 volt a lefedett pH tartomány. A rekonstrukció standard hibája 0,09 és 0,39 pH egység között változott. Bár később elkészült erre a szakaszra is az egyesített pH adatbázis alapján készített rekonstrukció a dolgozatban az eredeti, lektorált folyóiratban megjelent eredményt mutatom be.

Az epilimnetikus-összfoszfor rekonstrukciója, a pH rekonstrukcióhoz hasonlóan két lépésben készült el. A késő-glaciális és kora-holocén időszakra (15,700–9960 kalibrált BP év) mozgó-ablak közelítést (moving-window approach) alkalmaztunk (Hübener et al. 2008), amely az európai adatbázis (EDDI, <http://craticula.ncl.ac.uk/Eddi/jsp/>, Juggins, 2001) és az észak-kelet németországi (Mecklenburg-Vorpommern adatbázis (Adler & Hübener, <http://www.biologie.uni-rostock.de/abt/botanik/AG-Phykologie/>) egyesítésével jött létre. A 429 mintát tartalmazó adatbázis 2–1189 $\mu\text{g/l}$ ($=0,3\text{--}3,75 \lg \mu\text{g/l}$) közötti TP tartományt fedett le. Súlyozott átlag legkisebb négyzetek (WA-PLS) (regressziót és kalibrációt alkalmaztam ter Braak & Juggins 1993) a relatív gyakoriságot tartalmazó diatóma adatsoron, a TP-n logaritmikus transzformációt végeztem. A *paltran 1.3 for 'R' (Adler 2010) programcsomaggal folytattam a számolásokat. kalibrációs modell négyzetes középérték hibája (root mean square error of prediction RMSEP) 0,25 és 0,33 $\lg \mu\text{g/l}$ TP között változott.

A Balaton esetében 10,000 kalibrált BP év után az EDDI adatbázis kombinált TP adatbázisát alkalmaztam, ami 477 mintát és 345 taxont tartalmazott. A lefedett TP tartomány itt is 2–1189 $\mu\text{g/l}$, az átlag 68 $\mu\text{g/l}$. Locally-weighted weighted averaging (LWWA) módszer alkalmaztam, a rekonstrukció hibája RMSEP 0,30 $\mu\text{g/l}$, jackknife hiba R^2 0,72, az átlagos eltérés 0,01, a maximális eltérés 0,65 $\lg \text{TP}$ volt. A Balaton esetében a pH rekonstrukciót a 'Combined pH Training Set' alapján készítettük, amely 622 tóból származó adatot tartalmaz. A foszfortartalom rekonstruálásához a 'Combined TP Training Set' adatbázist használtuk, ez 477 tó diatóma adatát tartalmazza. A sókoncentráció rekonstruálásához a 'Combined Salinity Training Set' adatbázist használtam, ez 370 tó adatát tartalmazza, és mindhárom proxy rekonstruálására a súlyozott átlag módszert (WA) alkalmaztuk.

3. Eredmények

3.1. Koprolitba zárt diatómák



27. ábra. Kovaváz töredékek az Ihar-kúti, kréta/santoni korú dinoszauruszos lelőhelyen gyűjtött koprolitokból.

A több hetes vizsgálat során a koprolitokban csak néhány kovatöredéket találtam. A nagyméretű koprolitban három kovaváz volt. A négy közepes méretű koprolitból készült mintákból csak két, gyengén kováódott töredék került elő. A 27. ábra első képén bemutatott lelet egy *Aulacoseira*-szerű váz. A közepes koprolitokban talált másik maradvány egy fragilaroid kovaalga volt. A legtöbb maradvány a kisméretű koprolitokban volt, ahol kilenc kovavázat találtam.

Kettő közülük a hengeres vázú *Aulacoseira* nemzetségbe tartozónak tűnik, melyek előfordulása kréta lelőhelyeken várható (Ambwani et al. 2003, Ghosh et al. 2003). A „Borostyános” lelőhelyről gyűjtött mintákban, ahol nem koprolitokat vizsgáltam, nem találtam kovaváz maradványt.

Tudomásom szerint, ez a legrégebbi diatóma előfordulási adat a Magyarországon, és a Kárpát-medencéből.

3.2. Neogén diatómák

A fosszilis kovaalgákkal kapcsolatos munkáimnak a motivációja egyrészt az volt, hogy a világhírű Pantocsek József gyűjteményt ne hagyjam feledésbe merülni, másrészt hogy paleoökológiai rekonstrukciók során, elsősorban a Balkán édesvízi üledékeinek biosztratigráfiájához megbízható adatokat szolgáltatassak. Ez eleinte Pantocsek József fajainak a tipizálására irányult, később egyes lelőhelyek újraelemzése felé fordult, végül pedig néhány csoport revíziója következett.

3.2.1. *Staurosirella rhombus*

Az első, itt bemutatott eredményem a robusztus, fragilaroid fajok taxonómiájának tisztázásához kötődik.

A neogénben zajló földtörténeti események nyomon követésében a kovaalgák, mint jelentős mikrofossziliák is szerepet kapnak. A planktonikus fajokra – elsősorban a sugaras szimmetriájú kovaalgákra – viszonylag részletes kronosztratigráfiai beosztás létezik (Sims et al. 2006). A tavi üledékekben gyakran domináns, bentonikus fajok biokronológiája sokkal kevésbé kidolgozott. Az édesvízi üledékekben a fragilaroid fajok gyakran tömegesek, olykor a diatóma közösség több mint 80%-át adják, ezért a csoport vizsgálata mind taxonómiai, mind biogeográfiai mind geológiai szempontból indokolt. A *Fragilaria*

s.l. nemzetség kihalt fajai közül néhány taxon fajöltője ismert, és elegendően rövid ahhoz, hogy biosztratigráfiai markerként alkalmazzuk a neogénben, vagy akár a paleogénben is (Serieyssol & Gasse 1991, Moissejeva 1993, Khursevich 1994, Ognjanova-Rumenova 2000). A teljesség igénye nélkül ilyen fajok a *Staurosirella grunowii*, a *Fragilaria leptostauron* var. *trigona*, a *F. bituminosa*, a *F. transylvanica*, a *Pseudostaurosira zeilleri*, a *Pseudostaurosira medliniae* vagy a *Fragilaria miocaenica* (Williams & Round 1987, Ognjanova-Rumenova et al. 1994, Ognjanova-Rumenova 2006, Williams & Morales 2010, Morales et al. 2014). A *Fragilaria rhombus*-t Ehrenberg 1854-ben írta le a jastraba-i diatómaföldből, Szlovákia középső részéről. Később számos hasonló formát írt le Pantocsek (1892, 1905), Hajós & Pálfalvy (1963), Hajós (1970, 1987), Řeháková (1965, 1980). A csoportrevízió első lépéseként megvizsgáltuk, hogy önálló faj-e a *Staurosirella rhombus*.



Fragilaria rhombus biogeográfiai és biosztratigráfiai jelentőségét az adja, hogy a jastrabai kovaföld korát, ami az ún. Jastraba formációhoz tartozik – más, a kárpáti régióban található kovaföldekhez képest – jól ismerjük. A jastrabai kovaföld a középső-miocénben, mintegy 11,6 millió évvel ezelőtt keletkezett (Kováč et al. 2011).

Erősen kovásodott, robusztus vázak (28. ábra) jellemzik a fajt. A részletes fajleírás Ognjanova-Rumenova et al. (2015) munkájában található. Az ultrastrukturális részletek alapján egyértelmű, hogy a faj nem a szigorú értelemben vett *Fragilaria* s.s., hanem a *Staurosirella* nemzetségbe tartozik, elsősorban az övi szalagok és a sávok szerkezete alapján. A formális átsorolást elvégeztük (Ognjanova-Rumenova et al. 2015):

Staurosirella rhombus (Ehrenb.) Ognjanova-Rumenova, Buczkó, Wojtal & R. Jahn, comb. nov.

Basionym: '*Fragilaria? rhombus*' Ehrenberg, Mikrogeologie, Atlas: 13, Pl. VIII: I: Fig. 16, 1854.

A *Staurosirella* nemzetség széles elterjedéssel bíró, gyakori faja a *S. leptostauron* (Williams & Round 1987, Morales 2003, Morales & Manoylov 2006) amitől a *Fragilaria rhombus* különbözik a sávok számában, a váz alakjában és a láncba rendeződés mikéntjében: a *S. leptostauron* cikk-cakk-os és szalagszerű láncokat is képez, míg a *Fragilaria rhombus* vázai szalagszerűen rendeződnek.

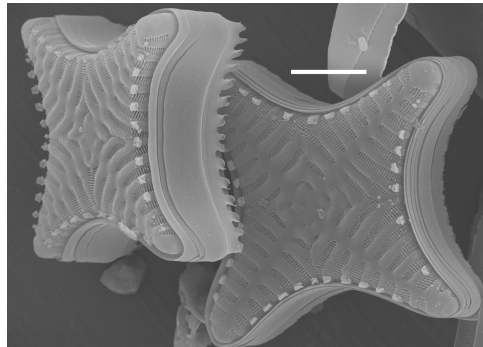
Vizsgálatunkkal bizonyítottuk, hogy a *Fragilaria rhombus* önálló faj, valamint jelen tudásunk szerint endemikus, csak a jastrabai lelőhelyről ismert, jellegzetes, nagytestű kovaalga.

3.2.2. *Staurosirella grunowii*

A fosszilis fragilaroid diatómák közül a második, itt bemutatott tanulmányban közölt faj a lutillai minta újrvizsgálása során keltette fel az érdeklődésemet. A *Fragilaria rhombus*-hoz hasonlóan, ugyancsak nagytestű, feltűnő faj. Taxonómiai pozíciójának tisztázáshoz megkerestem a csoport specialistáját, Eduardo Moralest.

A fragilaroid diatómák között a négy szarvval rendelkező, robusztus megjelenésű „amphitetras” forma (29. ábra) jól ismert a fosszilis kovaalgákat kutatók előtt már az

1880-as évek elejétől (Grunow 1882, Kitton 1885). Ez az egyik a legjellemzőbb kihalt diatóma faj. Formálisan Grunow 1882-ben írta le *Staurosira harrisonii* var. *amphitetras* néven a dúbravica diatómaföldből. Tíz évvel később, 1892-ben írta le Pantocsek József a *Staurosira grunowii*-t, a mai Szlovákia területén található Bory község kovaföldjéből. (Dúbravica és Bory kb. 80 km-re találhatóak egymástól) saját vizsgálataim előtt még nem készült szkennung elektronmikroszkópos elemzés a fajról. A fragilaroid fajok rendszertana az elmúlt évtizedekben sokat változott, számos új nemzetséget állítottak fel, vagy a régebbieket visszaállították. Ezek közül az egyik jelentős genusz a *Staurosirella* nemzetség (pl. Williams & Round 1987).



29. ábra. *Staurosira harrisonii* var. *amphitetras* Grunow [= *Staurosirella grunowii* (Pantocsek) E. Morales, Buczkó & Ector comb. nov.] (Skála = 10 μ m)

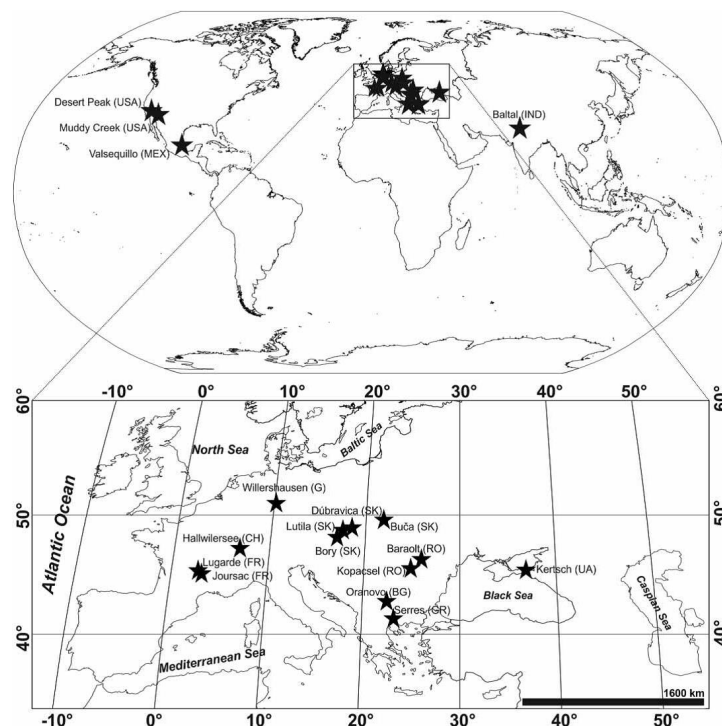
Az LM és SEM vizsgálatok eredményeit a Diatom Research-ben publikáltuk (Morales et al. 2014). Az ultrastrukturális részletek (az aerolákat elválasztó képletek, valamint sávok közötti rész, a négy szarvacskán látható csúcsi pórusmező (apikális pore fields) és legfőképp az övi szalagok nyitott volta miatt) egyértelmű, hogy a faj nem a *Staurosira*, hanem a *Staurosirella* nemzetségbe tartozik. Ezért áthelyezése szükséges és indokolt. További megfontolások után úgy döntöttünk, hogy az átsorolás nem változat, hanem faji szinten történjen. Nehézséget okozott, hogy a *Staurosira harrisonii* var. *amphitetras* név széles körben elfogadott és kifejező, utal a négyszögletes formára, a négy szarvacska meglétére. Ugyanakkor olyan jellemző és a különböző minden más, ismert *Staurosirella* fajtól, hogy faji szintre emelése indokolt. A botanikai kód 11.2 cikkelye szerint (McNeill et al. 2012), ebben az esetben azt a szinonímot kell "Basionym"-ként választani, ami először említi külön fajként az átsorolni kívánt taxont. Ez pedig a *Staurosira grunowii* Pantocsek. A formális átsorolást elvégeztük:

Staurosirella grunowii (Pantocsek) E. Morales, Buczkó & Ector [= *Staurosira harrisonii* var. *amphitetras* Grunow] comb. nov.

Basionym. *Staurosira grunowii* Pantocsek 1892, p. 95, pl. 4, fig. 66.

Staurosirella grunowii biogeográfiája és biosztratigráfiai jelentősége:

A Kárpát-medencében a *Staurosirella grunowii* a középső-miocénben jelent meg tömegesen és a késő-pleisztocénben tűnt el véglegesen, vagyis csaknem 15 millió éven át élt különböző édesvizekben. Csak az északi féltekéről vannak előfordulási adatok, azon belül is csak a mérséklet égövi lelőhelyeken találták meg, vulkáni tavakban, kiédesülő tengerekben vagy egyéb kontinentális vizekben (30. ábra). A fosszilis kovaalgákkal foglalkozó irodalom a Sangamonian interglaciálistól (Van Landingham 2004) közöl adatokat az előfordulásáról. Ez az Észak-Amerikában használt kronosztratigráfiai szakasz (125,000 és 75,000 évek közé datálják), Európában a Eemian periódusnak ill. a Weichselian elejé-



30. ábra. A *Staurosirella grunowii* (Pantocsek) E. Morales, Buczkó & Ector elterjedési térképe (Morales et al. 2014).

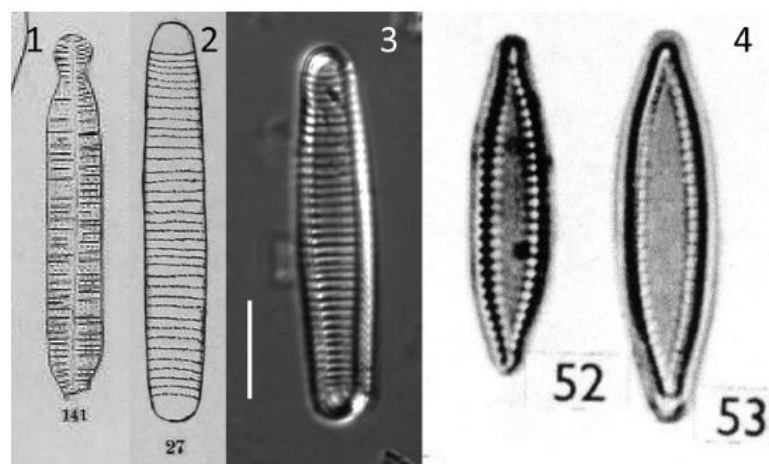
nek felel meg, a tengeri kronosztratigráfiában pedig az ötödik izotóp szakasznak (Marine Isotope Stage 5).

3.2.3. *Fragilariforma Hajósiae* és formaköre

Ugyancsak a fragilaroid fajokhoz tartoznak az ebben a fejezetben bemutatott diatómák, amelyek taxonómiai pozíciójának tisztázását a csoport egy másik nemzetközi specialistájával, David Williams-szel végeztem el. Ebben a munkában nem csak egy-egy faj tipizálását, ultrastrukturális jellemzését, hanem a nemzetség revízióját tűztem ki célul.

Két, a *Diatoma* nemzetséghez tartozó fajt írt le Pantocsek József a *Beiträge zur Kenntnis der Fossilen Bacillarien Ungarns* (1886–1905) című, háromkötetes monográfiában. A deméndi diatómafeletről említi a *Diatoma fossile*-t és a Japánban található Sentenai-ból a *Diatoma anceps* var. *fossilis*-t. Ez a két faj elsősorban a ritkasága, valamint a nemzetség mind teljesebb megismerésére irányuló törekvések miatt került az érdeklődésem középpontjába. Jelen tudásunk szerint, és Pantocsek illusztrációja alapján egyik sem tartozik a *Diatoma* genuszba (31. ábra). 2014-ben Tanaka, a lelőhely revíziója során végzett vizsgálataira alapján a *Diatoma anceps* var. *fossilis*-t átsorolta a *Fragilariforma* nemzetségbe, mint *Fragilariforma fossilis* (Pant.) Tanaka. A *Diatoma anceps* var. *fossilis* taxonómiai státusza ezzel tisztázódott (Tanaka 2014).

A deméndi fajt, minden vizsgálat nélkül Lange-Bertalot 1991-ben áthelyezte az (egyéb-ként is igen heterogén) *Fragilaria* nemzetségbe, mint *Fragilaria fossilis* (Pant.) Lange-Bertalot (Lange-Bertalot et al. 1991). Ez az áthelyezés azért sem lehet érvényes, mert a *Fragilaria fossilis* név korábbról már foglalt, hiszen Hajós Márta (1973) már közöl egy ilyen fajt a második nemzetközi diatóma szimpóziumon, ahol a Mecsek miocén diató-



31. ábra. „Diatoma” fajok sensu Pantocsek és Hajós. 1: Pantocsek rajza: *Diatoma anceps* var. *fossilis* Sentenai, Japan; 2: *Diatoma fossilis* Pantocsek, Deménd; 3: *Diatoma fossilis* Pantocsek = *Fragilariforma Hajósiae* BP Krenner 951, lectotípus; 4: *Fragilaria fossilis* Hajós

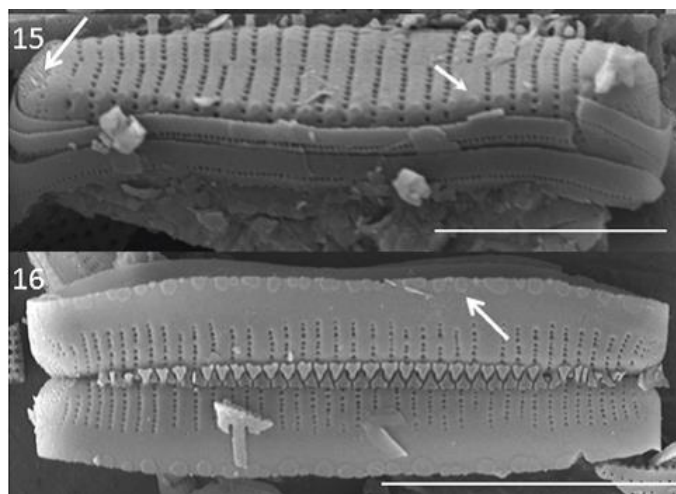
máit ismerteti. A konferenciakiadványban (amely a kovaalga kutatóknak évtizedekig az egyik legfontosabb publikációs csatornája volt) egy sztratigráfiai táblázatot is publikált. A fotótáblákon bemutatott fajok közül a szövegben kevés taxont ismertet, és sajnálatos módon csak a *Dimidiata* genuszt írja le formálisan (1973a), mint új nemzetséget. Hasonló a helyzet az 5. Mediterrán Neogén Konferencia anyagával, amit Lyonban tartottak 1972 szeptemberében. A rendezvény kiadványában kilenc faj leírás nélkül szerepel (Hajós 1974). Hajós munkáiban, ideértve az akadémiai doktori értekezését, amit külön kötetként is megjelentetett (Hajós 1986) nem találni érvényes leírást a *Fragilaria fossilis*-ről.

Összegezve, a következő megállapításokat tettük az említett taxonok státuszáról:

1. *Fragilaria fossilis* Hajós nom. nud.
2. *Fragilariforma fossilis* (Pant.) Tanaka Basionym: *Diatoma anceps* var. *fossilis* Pantocsek
3. *Fragilariforma Hajósiae* (Pant.) D.M. Williams & Buczkó, nom. nov. et comb. nov.

Basionym: *Diatoma* ('fossile') *fossilis* Pantocsek (1892: Tab. 2, fig. 27, 1905: 46)

Synonym: *Fragilaria fossilis* (Pant.) Lange-Bertalot in Lange-Bertalot, Rumrich & Hofmann (1991: 121) non *Fragilaria fossilis* Hajós (1973: 375, pl. 3, figs 52, 53), nom. nud. = *Fragilaria fossilis* Hajós (1974: 504), nom. nud.



32. ábra. *Fragilariforma Hajósiae*, Deménd. SEM külső nézet, amelyen jól látható a csúcsi pórusmező (nagy nyíl) a sávok szerkezete valamint szabálytalanságok a sávok szerkezetében. Ugyancsak jól megfigyelhetők az övi szalagok. Az alsó képen oldalnézetben duzzanatok láthatóak skála = 20 μ m.

A részletes leírás Williams és Buczkó (2016) munkájában található meg, és a 32. ábrán

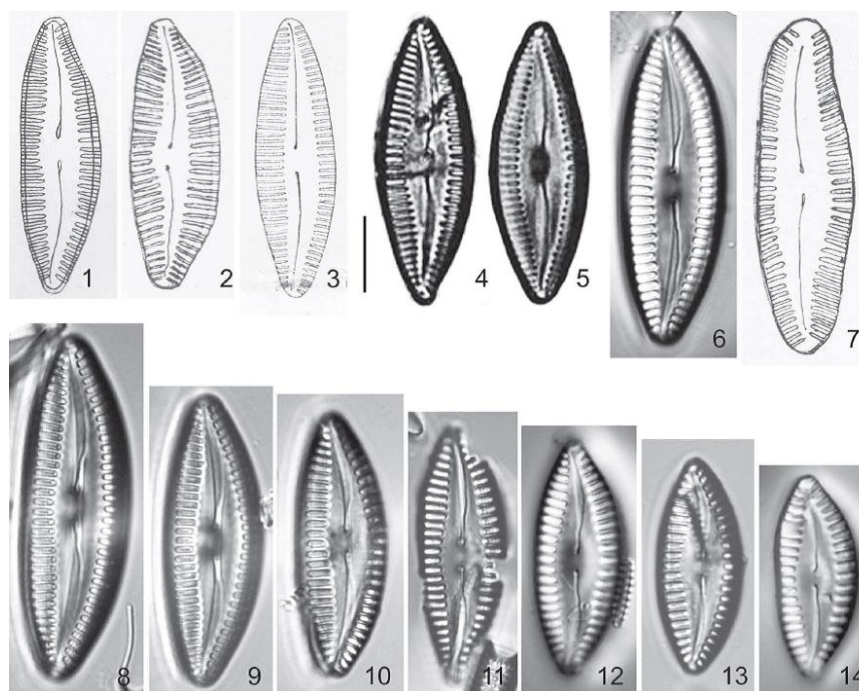
tanulmányozható. Feltűnő, hogy a sávok elrendeződése szabálytalan.

Etimológia—*Fragilariforma Hajósiae* névadója Márta Hajós, a fosszilis kovaalga kutatás kiemelkedő alakja.

A *Fragilariforma* nemzetség fő bélyege a nagyon vékony, olykor alig látható elválasztó rész a sávok között (valve sternum), és a csúcsi pórus mező (apikális pore fields) megléte alapján a vizsgált faj egyértelműen ide tartozik. Jelenleg mintegy 30 fajt számol a nemzetség, legismertebb közülük a *Fragilariforma bicapitata*, amit többek között a Retyezátban is megtaláltam (Buczkó 2016), de, vannak olyan fajai is, amelyek endemikusnak tekinthetők – ugyanúgy, mint ez a két fosszilis faj. Ritka előfordulású fajokat mutattak ki Brazíliából és Új-Zélandról (Williams & Kociolek in press). Az itt bemutatott munka legfőbb nehézségét az jelentette, hogy a deméendi mintákban nagyon ritka volt a keresett csoport. Az eredmények viszont rámutattak arra, hogy ez a viszonylag kis nemzetség (*Fragilariforma*) a neogénben már megjelent és az a néhány példány amit sikerült megtalálnunk ősinnek tekintett, szabálytalan morfológiával bírt.

A *Fragilariforma* genusz vizsgálata során, Hajós Márta három publikációjában szereplő, összesen 50 fajnévről megállapítottuk, hogy közülük csupán 6 taxon került formális leírásra Hajós (1973, 1974) és Hajós & Řeháková (1974). A taxonok státuszát tisztáztuk és publikáltuk (Williams et Buczkó 2016).

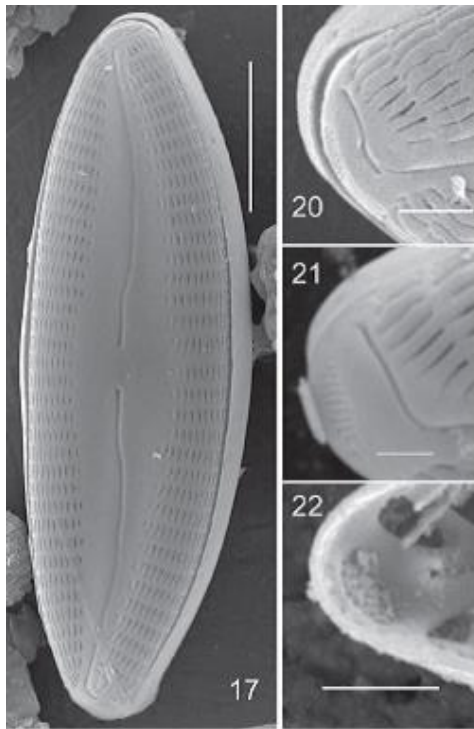
3.2.4. *Cymbella latestriata*



33. ábra. *Cymbella latestriata* és *C. pachyptera*. 1–3. Pantocsek József eredeti rajzai a *C. latestriata*-ról Bory (Fig. 1.), Dúbravica (Fig. 2.) és Lutilla (Fig. 3.), A *C. latestriata*-ról 4, 5: Řeháková (1980) LM képei a Dúbravicai fúrásból. Fig. 6: *C. latestriata* from Lutilla mintából (saját felvétel), LM. 7. Pantocsek eredeti rajza *C. pachyptera*-ról Dúbravica. 8–14. *Cymbella latestriata* Lutilla, LM. Skála = 10 μ m.

A fragilaroid fajok egyik legfontosabb határozó bélyege csúcsi pórusmező. Ennek meg-

léte, elhelyezkedése, morfológiája alapján történik a hasadékvonal (rafé) nélküli fajok osztályozása. Egy másik diatóma csoporton is vizsgálatokat folytattam a csúcsi pórusmező jelentőségéről.



34. ábra. *Cymbella latestriata*, SEM. 17. A váz külső nézetben; kicsi, de egyértelmű csúcsi pórusmező a sejtek csúcsán, 20-21 külső, 22 belső nézetben. Skála = 10 μm a 15-19 képeken és = 1 μm a 20-24 képeken.

ema genust különítette el azoktól a fajktól, amelyek nem pontosan feleltek meg a morfológiai bélyegeknek; létrehozta a *Cymbopleura* nemzetséget, ami ennek megfelelően heterogén maradt. Az 1980-as évektől számos új nemzetséget állítottak fel: *Reimeria*, *Encyonopsis*, *Cymbellopsis*, *Delicata*, *Navicymbula*, *Gomphocymbellopsis*, *Afrocymbella*, *Oricymba* vagy állították vissza a korábban létrehozott, de később egybeolvasztott genuszokat *Gomphocymbella*.

A *Cymbella latestriata* egyike a jellegzetes, de ritkán tárgyalt fajoknak (34. ábra). A *Cymbella latestriata* első említését két rajzzal Pantocsek (1892) monográfiájában találjuk, lelőhelyként Bory-t és Dúbravica-t nevezi meg. Egy későbbi munkájában (Pantocsek 1913b) Lutilláról is említi a fajt és újként írta le a *C. pachyptera*-t.

A 20. század második felében Řeháková (1965, 1971, 1980) dolgozott a szlovákiai fosszilis diatómákon. Neki – Pantocsekkel ellentétben – nem csak felszíni diatóma előbukkanásokat, hanem fűrásmagokból származó mintákat is volt lehetősége tanulmányozni. Ő is közli és illusztrációkat is ad a fajhoz, valamint szinonimizálja a *C. latestriata*-t és a *C. pachyptera*-t.

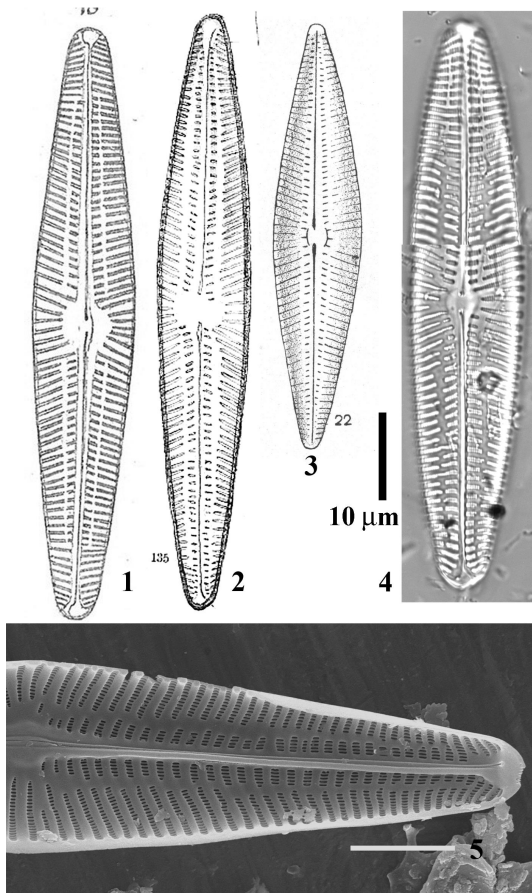
2003-ban Kammer a *C. latestriata*-t áthelyezi a *Cymbopleura* nemzetségbe. Az átsorolást nem előzte meg vizsgálat, egyetlen fénymikroszkópos kép alapján hozta meg a döntést, amit dúbravica-i lelőhelyről készített.

A *Cymbella* nemzetségbe soroljuk a félhold alakú kovaalgákat, amelyeknek végén ún. csúcsi pórusmező található. Az elmúlt 30 évben több revízió esett át ez a csoport. De felállítása óta is számos taxonómiai koncepció jelent meg, ami sok átsorolást és visszahelyezést eredményezett. Az 1830-as években három csoportba osztották az ilyen szimmetriával rendelkező fajokat, figyelembe véve azok életformáját is. A *Cocconema* nemzetség fajai közvetlenül az alzathoz rögzülve éltek, az *Encyonema* fajok kocsonyás csőben, míg a *Cymbella* genusz a szabadon élő formákat gyűjtötte egybe. 1863-ban Heiberg egyesítette a három nemzetséget *Cymbella* néven. Döntésében közrejátszhatott, hogy a kovaalga taxonómia alapja a szilárd szilícium-dioxid váz, amit tisztított preparátumokban tanulmányozható jól, a taxonómusok ritkán vizsgálnak friss, élő anyagot. Így a *Cymbella* nemzetség több mint 500 fajt számláló, heterogén, nagy gyűjtőjévé vált a fajoknak. Krammer (1982) újra felosztotta a csoportot; felismerte, hogy a váz alapján is jól definiált különbségek vannak. Így először a *Cymbella* (mint a korábbi *Cymbella* nemzetség alnemzetsége) valamint az *Encyon-*

Elsőként végeztem ultrastruktúra vizsgálatokat a *Cymbella latestriata*-n, amely jelentősen különbözik a jelenleg ismert fajok mindegyikétől. Külön hangsúlyt fektettem a cymbelloid diatómákat elválasztó nemzetségbélyegekre, amelyek csak SEM-mel vizsgálhatóak – itt elsősorban a csúcsi pórusmezőre gondolok.

A *Cymbella latestriata* részletes leírását Buczkó et al. 2015a-ös munkájában közöltem, itt csupán a csúcsi pórusmező meglétét emelem ki. Amint a 34. ábrán egyértelműen látható, a vázak végén lyuggatott mező, csúcsi pórusmező van.

3.2.5. *Navicula haueri*



35. ábra. *Navicula haueri* ikonotípusa (Grunow 1882, Tab. XXX, fi g. 48). Fig. 2. Pantocsek rajza a *N. haueri*-ről a dúbravica diatomitból (Pantocsek 1892, Tab. VIII, fi g. 135) valamint a *Navicula haueri* var. *angustior* Pantocsek Szliácsról (Pantocsek 1904, fi g. 22). 4. *N. haueri* LM Dúbravica, 5. SEM váz beléről, Lutilla.

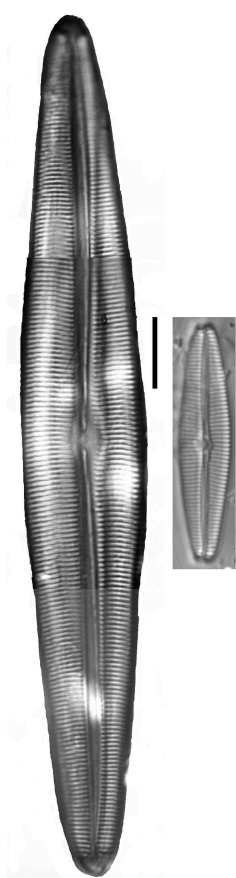
A diatómák bioindikációs szerepe egyre növekvőben van, mégis, meglepő módon néhány gyakori és/vagy közönséges faj ultrastruktúrája alig ismert. Különösen igaz ez a fosszilis fajokra, pedig ahhoz, hogy egy-egy nemzetség vagy csoport helyzetét felmérjük, a történeti adatok ismerete elengedhetetlen. A *Navicula haueri* a legfeltűnőbb fajok egyike (61. ábra) a neogénből ismert, édesvízi faj, feltűnően nagy termetű, (80–120 μm) de legfeltűnőbb tulajdonsága, hogy a sávjai rendszertelenül „megszakadnak”, a legtöbb kovaalgához képest határozott szabálytalanságot mutatnak. Ez a fénymikroszkópban jellegzetes, jól felismerhető bélyeg. A *Navicula haueri*-t a Dúbravica diatóma-földből írta le Grunow 1882-ben. Ugyancsak részletes vizsgálatokat közöl Dúbravicáról Pantocsek József (Pantocsek 1892, 1905, 1913b), aki ismerte és idézi Grunow munkáját. Összességében hét további lelőhelyről számol be a faj jelenlétéről, és leír egy változatot is *N. haueri* var. *angustior* Pantocsek néven, a szliácsi andezittufából (Pantocsek 1904, Fig. 3). További adatokat Řeháková (1980) munkájában találunk Dúbravicáról, illetve további öt lelőhelyről, ahonnan Pantocsek már közölte a fajt, megerősítve annak meglétét. Ugyanúgy, ahogy a *Cymbella latestriata* esetében, Řeháková nem csupán felszíni diatóma-föld előbukkanásokon, hanem fúrásanyagokon is dolgozott.

A következő (meglepő) állomás a faj megismerésének történetében Lange-Bertalot (2001) munkájában található. A *Diatoms of Europe* első kötetében megjelentettek egy fénymikroszkópos képet (p. 356, pl. 60, fig. 6) a következő megjegyzéssel: “Type material from Dúbravica, fossil. A diagnosis is lacking in this volume, because the material was studied after having finished the manuscript”. Ugyanebben

a kötetben felállítanak egy új alszekciót a *Navicula* nemzetségen belül *Navisantiqua* néven, ahová az erősen kovásodott, robusztus vázakkal bíró *Navicula* fajokat gyűjtik össze (Lange-Bertalot 2001).

Részben a fenti hiány pótlására részletes SEM elemzést végeztünk a fajon, ami korábban nem készült (Gaul et al. 1993, Henderson & Reimer 2003), annak ellenére, hogy a *N. haueri* a középső- és késő-miocén tavi üledékek fontos korjelzője (Řeháková 1980). Saját vizsgálatom során öt helyen találtam meg a fajt, ezek megegyeznek a korábbi lelőhelyekkel. Leggyakoribb a Bory mintában volt, de a legjobb megtartású, szép példányok a lutillai mintában voltak. A részletes fajleírás és a ultra-strukturális részletek Buczkó et al. 2014-es munkájában található.

3.2.6. *Navicula jakovljevicii* és *N. lucida*



36. ábra. *Navicula lucida* (Köpecz) és *N. jakovljevicii* (Szigetköz) (skála = 10 μm)

Végül, a neogén kovaalgákkal kapcsolatos munkáim közül egy olyat mutatok be, amelyben sikerült összekapcsolni a recens flóra egy jellegzetes képviselőjét egy, mára már kihaltként ismert fajjal.

A *Navicula jakovljevicii*-t Hustedt 1945-ben írta le a Balkán-félszigetről (Hustedt 1945), és az elterjedési adatok alapján sokáig úgy tűnt, hogy csak Dél-Európában található meg (Plenković-Moraj 1995). A faj taxonómia pozíciója is bizonytalan, mivel sem a hasadékvonal (ami enyhén oldalirányú, valamint a váz középső részén kétfelé ágazik), sem a sávok szerkezete (kívülről megnyúlt pórusok) nem egyezik meg a *Navicula* s.s. nemzetség jellemzőivel. A hasadékvonal és a sávok eltérő volta mellett van még egy olyan bélyege a fajnak, ami egyedi bélyegnek tekinthető: ez a vázak csúcsi részén, csak belülről láthatóan egy viszonylag nagy mélyedés (61. ábra; Reichardt 1992, Lange-Bertalot 2001, Levkov et al. 2005).

Lange-Bertalot (2001) a *Navicula* nemzetség monográfiájában említi, hogy néhány harmadidőszaki, mára már kihalt faj a *Navicula jakovljevicii*-hoz hasonló bélyegeket visel. Köpeczről közöl két képet (Plate 62 figs 1-2) mint *Navicula* (?nov.) spec. A hasadékvonal, sáv struktúra hasonló, és a váz belső oldalán lévő üreg is megtalálható – összességében a köpeczi diatóma valóban tekinthető akár egy "óriás" *N. jakovljevicii*-nek (36. ábra). A Pantocsek gyűjteményben őrzött köpeczi anyagot vizsgáltuk újra, hogy összehasonlítsuk ezt a két hasonló fajt (B-Béres et al. 2015). A Duna szigetközi szakaszán 1994–2009 között végzett monitoring vizsgálat során először 2005-ben találtam meg a *Navicula jakovljevicii*-t a Szigetközben tömeges, invazív aprólevelű átokhínáron (*Elodea nuttallii* Planch). 2005–2009 között rendszeresen gyűjtöttük az átokhínárról, majd később nád-ról gyűjtött mintában is megtaláltuk, majd egyre több mintavételi helyen bukkant fel. Az *Elodea nuttallii* őshazája Kanada délkeleti része és az Egyesült Államok északi része. Magyarországon 1991 óta található meg (Ráth 1992).

B-Béres et al. (2015) munkájában részletes morfológiai leírást közöltünk a *Navicula jakovljevicii*-ről, amelynek méretei 32–53 μm hosszú 7–8,7 μm széles között változnak (Függelék 3. ábra). A köpeczi és bibarczfalvi minták feldolgozása során hasonló morfoló-

giai bélyegeket viselő, de jóval nagyobb diatóma néhány példányát találtam. Pantocsek *Navicula lucida* (1892: tab. 18., fig. 264., 1905:73)-ként írt le egy hasonló fajt, egyetlen példány alapján, amely több mint kétszer akkora, mint a *N. jakovljevicii* (192 m hosszú 19 m széles, 15–16 sztria van 10 m-ben), de az egyéb tulajdonságai megegyeznek a *Navicula jakovljevicii*-vel. A *N. lucida* jelenleg ismert elterjedése Dél-Európa: Köpecz, Bodos és Bibarczfalva, miocén üledékei Romániában; a Kichevo medencéből (Macedónia) közölte Ognjanova-Rumenova & Dumurdzhanov (2008) mint *Brachysira sp.* (Ognjanova-Rumenova személyes közlés.)

Reichardt (1992) három, jelentősen eltérő populációról számol be Horvátországból: (Zug-tó, Krka folyó és a Plitvicei-tavak). 2005-ben Levkov et al. részletes morfológiai elemzést közölt a *N. jakovljevicii* két, nagyon különböző helyen élő populációjáról, (Dinári-hegység és Ohridi-tó), és felveti a lehetőségét, hogy ezek külön fajoknak is tekinthetők. A szigetközi mintákban talált populáció átmenetet mutat a két populáció bélyegei között, így a mi vizsgálataink nem erősítik meg a macedon formák elválását, sokkal inkább fajon belüli variabilitásnak tekintjük.

A *N. jakovljevicii* és az *N. lucida* feltűnő hasonlósága és egyedi bélyegeik alapján (a villaszerűen elágazó hasadékvonal végek valamint a belső üreg a vázak végén), felveti a rokonságuk lehetőségét. Mivel a *N. lucida* kihalt faj, így csak morfológiai bélyegekre hagyatkozva vizsgálhatjuk a kérdést, a molekuláris technikák nem nyújtanak segítséget.

3.3. A késő-negyedidőszak kovavázak szervezetei

Az előző fejezetben millió évben mérhető korú üledékek (Iharkút 85 millió éves, miocén diatómák 23 millió évtől) diatómáiról volt szó. Ebben a részben az utolsó 17 ezer év kovavázak szervezetein végzett munkám eredményeiről számolok be. Először a taxonómiai/florisztikai adatokat, jellemzőket, majd a kovaközösségek változásait tárgyalom.

3.3.1. A Retyezát paleolimnológiája

A Brazi, Lia, Gales és Bukura tavakból származó üledékek vizsgálata során a tavak flórája sok hasonlóságot mutatott, de jelentős különbségek is vannak.

3.3.1.1. Florisztika/Taxonómia

A négy tó vizsgálata során több mint 350 taxont különböztettem meg. A domináns fajok tekintetében a négy tó nagyon hasonló volt. A legtöbb fajjal a *Pinnularia* nemzetség volt jelen (> 40 faj), ezután következik az *Eunotia* genusz, amihez tartozó fajok száma több mint 30. Továbbá több mint tíz *Psammothidium* taxont különböztettem meg. A négy tó fajösszetételében sok hasonlóság volt, főleg az oligotróf, boreális fajok domináltak (Lange-Bertalot & Metzeltin, 1996).

Nem a legfajgazdagabb nemzetségek voltak a leggyakoribbak a tavakban. 11 taxonnal képviseltette magát az *Aulacoseira* nemzetség, ez volt a legtömegesebb. Az apró termetű *A. alpigera* volt a leggyakoribb faj a tavakban, de az *A. nivalis*, *A. laevissima*, *A. ambigua*, *A. cf. nivaloides*, *A. pfaffiana*, *A. perglabra* és *A. valida* is gyakoriak. Egy további, alacsony palástú *Aulacoseira* faj jelenlétét is dokumentáltam a Déli-Kárpátokból, amely a tudományra új, az Alpokból is ismert, de formális leírása még nem történt meg (Houk

& Klee 2007, Buczkó et al. 2010). Mivel Vaclav Houk már felismerte, hogy egy új fajról van szó, és közölte is ezt a tényt, ezért a taxon formális leírását is tőle várjuk.

A korábbi taxonómiai koncepciók szerint a *Fragilaria* s.l., vagy általánosabban fogalmazva a "fragilaroid" genuszok (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma*, *Staurosira*, *Staurosirella*) voltak a leggyakrabban tömegesek a mintákban az *Aulacoseira*-k mellett. Ugyancsak jellemzőek és tömegesek olykor a monoraphid (*Psammothidium*, *Planothidium*, *Karayevia*, *Achnanthidium*) fajok. Ezeken kívül a *Diatoma mesodon* relatív gyakorisága volt jó néhány mintában meghatározó.

A késő-glaciális és holocén szakasz diatóma közösségei alapvetően és jelentősen eltértek egymástól. A késő-glaciális kezdetén a *Hantzschia amphioxys*, a *Pinnularia borealis*, az *Orthoseira roseana* és a *Humidophila perpusilla* valamint a *Genkalia* fajok voltak jellemzőek.

A több évtizedes kolozsvári kutatások (ld. összefoglalásukat Péterfi (1993) munkájában) és a saját közel tíz éves vizsgálataim ellenére (Buczkó 2016) a Retyezát kovaalga flórája még mindig nem kellően ismert. Annyi azonban jól látható, hogy fajgazdag, diverz közösségek népesítik be a hegységet. Paleolimnológiai értékelés szempontjából az – egyébként öröndetes – gazdagság nehézségeket okoz. Ahhoz, hogy összehasonlíthatóvá váljanak a vizsgált tavak, taxonómiai összevonásokra volt szükség. A legegyszerűbb (mechanikus) megoldás a nemzetségek szerinti összevonás. Ezt előzetesen el is végeztem (eredményeiről előadásokban számoltam be), és nyilvánvalóvá vált, hogy ez félrevezető lehet. (Pl. egy kategóriába kerül a legnagyobb és legkisebb *Aulacoseira* faj (*A. alpigena* és *A. valida*), amelyeknek egészen más környezeti igényei vannak. Viszont az utóbbi évek taxonómiai kutatásainak eredményeként a fragilaroid fajok legalább 5–6 külön nemzetségbe osztódnak szét, pedig jelen tudásunk szerint többé-kevésbé ugyanazt az ökológiai niche-t foglalják el. Ezért a következő csoportosítást dolgoztam ki, amelynek eredményeként 46 "egység" alakult ki; három nagy kategóriát állítottam fel:

Jellegzetes/abundáns/gyakori fajok, fajcsoportok – 23 ilyen fajt különböztettem meg:

(1) *Achnanthidium minutissimum* s.l. – ebben a csoportban van az *Achnanthidium lineare* és az *A. kranzii* is;

(2) *Aulacoseira alpigena* – ez az egyik legjellemzőbb, legdominánsabb, főleg glaciális tavakban élő kovaalga, tömeges az Alpokban és az Északi Kárpátokban is;

(3) *Aulacoseira valida* – nagyméretű, jellegzetes faj, megkülönböztetését azért érzem indokoltnak, mert a lebegtetése, a vízoszlopban tartása nagy energiát igényel;

(4) *Aulacoseira laevis* – egyike a legritkébbként ismert *Aulacoseira* fajoknak, de a Brazíliában jellegzetes mintázatot mutat (Buczkó et al. 2010);

(5) *Brachysira brebissonii* – a nemzetsége egyedüli képviselője volt a vizsgálatban, oligotróf, savanyú víz indikátorként említik a Rilából a Sedmo Rilsko-tóból, ami az egyik legfontosabb olyan tó, amit a regionális összehasonlításnál használunk (Lotter & Hofman 2003);

(6) *Cavinula pseudoscutiformis* – egyike a legszebb diatómáknak a Retyezátban;

(7) *Encyonema gaeumannii* – könnyen felismerhető, tipikus boreo-alpin faj;

(8) *Encyonema gracile* – oligotróf indikátor;

(9) *Eolimna minima* – a diagramokon *E. minima*-ként szereplő fajt nemrégiben átsorolták, és *Sellaphora nigrii*-ként közölték (Wetzel et al. 2015);

(10) *Fragilaria gracilis* – tűszerű, gyengén kovásodott diatóma; mély vizekben, mint planktonikus forma ismert. Összevonása a többi fragilaroid fajjal félrevezető lenne, hiszen

azok főleg a sekély vizeket népesítik be;

(11) *Fragilaria incisa* – bár a *F. incisa* taxonómiai pozíciója bizonytalan, (a *F. capucina* terratológiás formája?) viszont jellegzetes, görbült formái könnyen megkülönböztethetőek, és utalhatnak esetleg valamilyen diszturbanciára;

(12) *Fragilariforma virescens* – gyakran mohákhoz kötődő faj;

(13) *Hannaea arcus* – áramló vizekre jellemző, könnyen felismerhető taxon. Hideg, oligtróf, gyorsan folyó patakok algája. Alacsony nitráttartalmú vizekben gyakori (Krammer & Lange-Bertalot, 1986–1991, Gesierich & Rott, 2004);

(14) *Karayevia oblongella* – egyike a legérdekesebb, legjellemzőbb diatómáknak ebben a vizsgálatban. Dél-nyugat Angliában a helyi patakok forrásvidékén gyakori, ahol a legtöbb helyen az *Achnanthes minutissimum* a jellemző, várt faj. 7 körüli pH és alacsony tápanyag tartalom mellett tömeges.

(15) *Meridion circulare* – változatával együtt, (*var. constricta*) reofil indikátor;

(16) *Orthoseira roseana* – egyike a leggyakoribb aerofita fajoknak (amelyek állandó vízborítás nélkül élhetnek);

(17) *Pinnularia borealis* – gyakori aerofita faj;

(18) *Psammothidium subatomoides* – gyakori, epipsammon (iszaplakó) faj;

(19) *Psammothidium curtissimum* – az egyik legkisebb diatómánk a vizsgálatokban, olykor tömeges;

(20) *Stauroforma exiguiiformis* – enyhén savanyú vizekben gyakori (Buczkó et al. 2012);

(21) *Stenopterobia delicatissima* – lápon gyakori faj;

(22) *Surirella linearis* – nagy termetű, bentonikus faj;

(23) *Tabellaria flocculosa* – tichoplanktonikus, karakteres faj.

A második csoportba azok a diatómák tartoznak, amelyeknél a nemzetségszintű, vagy annál is magasabb szintű (pl. cymbelloid, fragilaroid fajok) összevonást végeztem – de előfordulhat, hogy bizonyos fajokat külön kezeltem. (ld. *Aulacoseira* spp. amelyben az *A. valida* és *A. alpigena* csakúgy, mint az *A. laevissima* nem szerepel). Ez a csoport 21 elemű.

(1) *Amphora* spp – *A. copulata*, *A. indistincta*, *A. pediculus*;

(2) *Aulacoseira* spp – *A. ambigua*, *A. nivalis*, *A. nivaloides*, *A. pfaffiana*, *A. perglaberrima*;

(3) Cymbelloid fajok – *Encyonema minutum*, *E. silesiacum*, *E. hebridicum*, *Cymbop-leura naviculiformis*, *C. amphicephala*;

(4) *Diatoma* spp – (*D. mesodon*, *D. hyemale*) *D. mesodon* egyike a leggyakoribb fajoknak, magashegyi forrásokban és patakokban, az Alpokban (Schmitz 1961) áramló, folyó vizekre jellemző. (Krammer & Lange-Bertalot 1991a, Gesierich & Rott 2004);

(5) *Eunotia* spp – (több mint 30 fajuk van a mintákban, leggyakoribbak az *E. incisa*, *E. bilunaris*, *E. exigua*, *E. microcephala*;

(6) fragilaroid taxonok – (Schmidt et al. 2004b), kivéve *Fragilaria gracilis*, *F. incisa*, *Stauroforma exiguiiformis*;

(7) *Genkalia* spp – *G. digitulus*, *G. digituloides*, *G. boreoalpina*, *G. subprocera* fajok gyakran együtt fordultak elő a mintákban (Wojtal et al. 2014, Buczkó 2016).

(8) *Gomphonema* spp. – Ez az egyik legproblémásabb csoport, kb. 8 fajuk különböztethető meg a retyezáti tavakban;

(9) *Hantzschia* spp. – *Hantzschia amphioxys*, *H. abundans* aerofita fajokként ismertek;

(10) *Humidophila schmassmannii* s.l. – Nagy morfológiai variabilitással bíró faj, amelynek taxonómiai feldolgozása folyamatban van. (Buczko et al. 2015b, Buczko 2016);

(11) *Humidophila* spp. – A 2014-ben felállított nemzetségbe főleg a *Diadesmis* fajok sorolódtak át: *Diadesmis contenta* var. *biceps*, *Diadesmis gallica*, *H. brekkaensis*, *H. contenta*, ezek a fajok ritkán fordultak elő az üledékben, jól tűrik a kiszáradást (Lowe et al. 2014)

(12) *Luticola* spp. Ritka nemzetség, szórványosan fordul elő a tavakban, néhány fajjal van képviselve;

(13) Monoraphid fajok – apró termetű fajok tartoznak ide, amelyek jellemzője, hogy a kovaváz egyik oldalán van hasadékvonal, míg a másik sejtfelelől hiányzik. Sok, apró, gyengén kovásodott faj tartozik ide, amelyeket nehéz egymástól megkülönböztetni. *Achnantheidium bioretii*, *A. kuelbsii*, *Psammothidium altaicum*, *Psammothidium helveticum*, *P. buccola*, *P. curtissimum*, *P. levanderi*, *P. scotica*, *P. marginulatum*, *P. acidoclinata*;

(14) *Navicula* spp – *N. rhynchocephala*, *N. notha* népes, de nem túl nagy egyedszámban megtalálható nemzetség;

(15) *Neidium* spp – az ebbe a nemzetségbe tartozó fajok mérete nagyon különböző: a *N. amphigomphus* ($>100\ \mu\text{m}$) egyike a legnagyobb fajoknak, míg a *N. alpinum* (s.l.) a kicsik közé tartozik. Mivel mintánként csak kevés példányuk fordult elő, ezért összevonásuk nem zavarja az elemzést. Ide tartozó fajok: *N. antarcticum*, *N. bisulcatum*, *N. ampliutum*, *N. continentale*.

(16) *Nitzschia* spp – *N. acidoclinata*, és a *N. perminuta* a két leggyakoribb *Nitzschia* faj, de néhány nagyméretű fajtól származó töredéket is ide soroltunk.

(17) *Nupela* spp – Hét fajtát találtam a nemzetségnek, közülük a *N. lapidosa* volt a leggyakoribb, de alapvetően ritka fajok (Buczko et al. 2013b, Buczko 2016).

(18) *Pinnularia* spp – több mint 40 faj adatait vontam itt össze;

(19) *Planothidium* spp – *P. lanceolatum* gyakori faja a nemzetségnek míg a *P. distinctum* egyike a legritkábbaknak (Buczko et al. 2013b);

(20) *Sellaphora* spp – *S. pupula* var. *pupula*, *S. rectangularis*, *S. seminulum*. A *Sellaphora* nemzetség annak ellenére, hogy a diatóma alap kutatások központi objektuma, ld. fajkonceptió kidolgozása (Mann et al. 2008), a nemzetség indikációs értékéről, autoökológiai igényeiről keveset tudunk, sőt, a fajszintű határozás sem kellőképpen kidolgozott. A retyezati tavak üledékei több, egymáshoz közel álló fajukat is tartalmaznak. A kovaalga kutatás történetében a csónak formájú, bilaterális szimmetriájú hasadékvonalas fajokat a *Navicula* nemzetségbe osztották be. A *Sellaphora* nemzetség a kloroplasztisz struktúrában tér el a *Navicula* s.s. csoporttól (H-alakú egyszerű plasztisz). Fosszilis, paleolimnológiai mintákban azonban a plasztisz struktúra nem vizsgálható, így sok bizonytalan faj taxonómiai hovatartozása nem eldönthető.

(21) *Stauroneis* spp – *S. borichii*, *S. kriegeri*, *S. phoenicenteron* további fajok is megtalálhatóak, de kis egyedszámban.

(3a) "X"

Ebbe a kategóriába gyűjtöttem össze a ritka, de fajra meghatározott diatómákat. Ritkaságuk miatt paleolimnológiai értékelésük alárendelt, de lehet indikátor értékük és arányukból következtetéseket lehet levonni a minta fajgazdagságára. Azért is indokoltnak tartom az említésüket, mert a ritkaságuk miatt a faj elterjedési térképét gazdagíthatják ezek az adatok. Néhány közülük: 2009-ben írták le olasz lápokból az oligotróf *Microfissurata paludosa*-t (Cantonati et al. 2009, Buczko 2016). Egyetlen vázat találtunk a fajból a

Braziban. A *Kobayasiella* nemzetség megjelenése a savanyú, ultraoligotróf/oligotróf élőhelyekre jellemző, lápi fajok (Buczko et al. 2009g). *Mülleria gibbula* két példányát a Brazí késő-glaciális részében találtam. A *Mülleria* nemzetség az artikus területekre jellemző, mérsékelt területeken ritkán fordul elő (Spaulding & Edlund, 2009). Jelenléte a késő-glaciálisban az alacsonyabb hőmérséklettel függhet össze. Ide soroltam be a következő fajokat: *Boraozonacola hustedtii*, *Chamaepinnularia bergei*, *Chamaepinnularia hassiaca*, *Chamaepinnularia mediocris*, *Reimeria sinuata*. A *Sellaphora hentiensis* Észak-Mongólia *Sphagnum* lápjaíróról leírt faj. A Brazí késő-glaciális üledékében találtam, ez a faj második előfordulási adata (Kulikovskiy et al. 2010).

(3b) “Y”

Ebben az utolsó kategóriában a nem meghatározott diatómák szerepelnek. Itt vannak a töredezett, oldódott formák, a különböző tafonómiai okból nem jól megőrzött vázak, de azok is, amelyeket nem tudtam meghatározni. Ezek főleg a régebbi üledékrétegekben voltak gyakoriak.

3.3.1.2. Különbségek a négy tó diatóma közösségei között

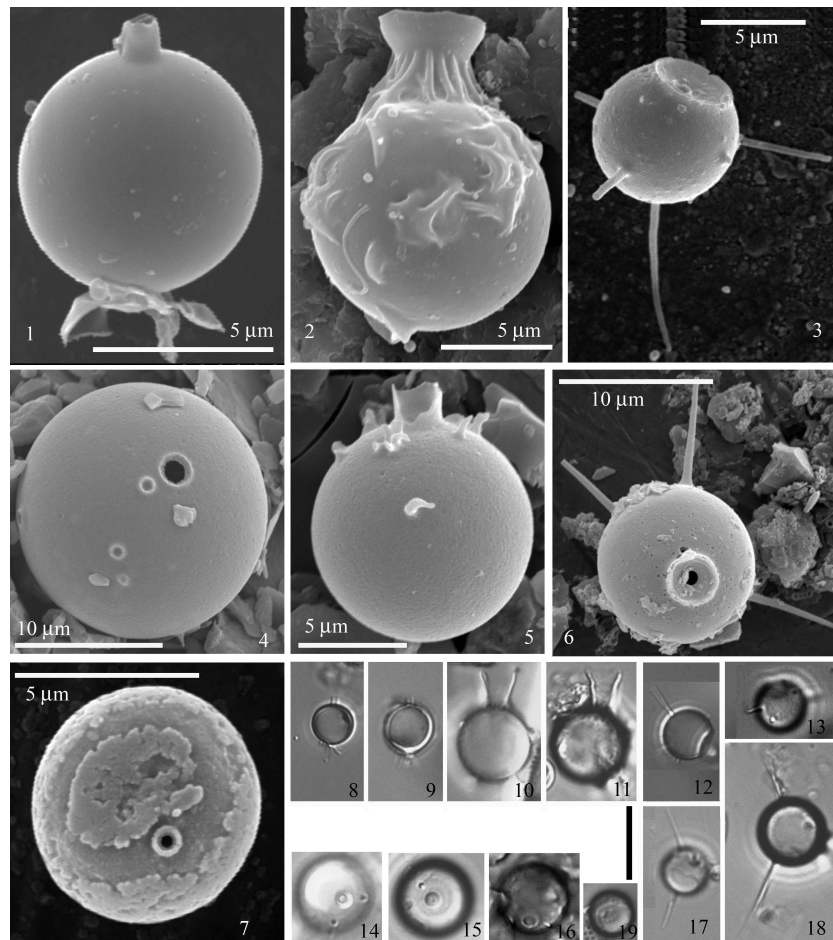
A négy tóban a domináns fajok nagyrészt megegyeztek, de számos jelentős különbséget is találtam. A legnagyobb felbontásban a Brazí diatóma közösségeit vizsgáltam. Néhány említésre méltó taxon csak ebből a tóból került elő. Ilyen az *Aulacoseira laevissima*, amit ritka fajként tart számon az irodalom. Csak a Brazí-ban találtam, itt viszont egy rövid időre dominánssá vált a kora-holocénben (Walker et al. 2012). A *Fragilaria incisa* szintén csak a Brazíban fordult elő. Ugyanakkor a másik három vizsgált tóval összevetve feltűnő, hogy a *Diatoma* fajok teljes egészében hiányoztak a Brazíból.

A *Diatoma mesodon* meghatározó kovaalgája a hideg vízi hegyi vízfolyásoknak, főleg a gleccser olvadék vizek által táplált patakok, olvadó hófoltok források jellemző faja. (Kawecka 2012). Hiányát a Brazíban ezért azzal magyarázzuk, hogy a tónak nincs ki- és befolyója, így az átfolyó vizek nincsenek hatással a közösségekre. Ugyancsak nem találtuk a Brazíban a *Fragilaria gracilis*-t, ami mély tavakban jellemző (Kövé 2016), és magas vízszintet indikáló taxonként ismert. Ez az adat jó összhangban van azzal, hogy a Brazí a legsekélyebb a vizsgált tavaink közül. Egyelőre még nem tudok magyarázatot adni a *Karayevia oblongella*, *Amphora* és *Planothidium* fajok teljes hiányára a Brazíban, miközben a másik három tóban gyakran és olykor nagy relatív gyakorisággal mutattam ki. A másik sekély tavunk a Lia. A Liából nyert fúrás fedí le a leghosszabb időszakot, ca. 17,000 éves tőfejlődést követhetünk nyomon benne. A Lia fúrás alján a legfeltűnőbb az *Amphora* fajok (*A. indistincta*, *A. pediculus*, *A. inariensis*, *A. copulata*) jelenléte, valamint a *Genkalia* taxonok dominanciája (további részletek Wojtal et al. 2014 és Buczko 2016). Csak itt találtam meg a *Reimeria sinuata*-t és a *Planothidium distinctum*-ot. A *Planothidium distinctum* taxonómiáját egy, a Phytotaxában megjelent publikációban tisztáztam. A nagyon ritka boreo-alpin faj jelen elterjedése erősen limitált, ritkán találják a Pireneusok magas hegyeiben, van néhány alpi adata, Európában ezeken kívül csak Skandináviából ismert. Észak-Amerikában a Sziklás-hegységből közölték. (Buczko et al. 2013c). Én 13,000 évesnél idősebb üledékben találtam, így valószínűsíthető, hogy a faj elterjedésének határa a késő-glaciálisban délebbre húzódott (Buczko et al. 2013c).

A fenti példák egyértelműen arra utalnak, hogy alapvetően eltérő fajösszetétel jellemezte az első víztesteket, amelyek a gleccserek visszahúzódása után jöttek létre.

A két mély tó florisztikai vizsgálatára térve, csak két példát emelnék ki, amelyekkel külön-külön cikkekben is foglalkoztam. A *Humidophila schmassmannii* s.l. egyike a legjellemzőbb boreális fajoknak. A Retyezátban olyan nagy morfológiai variabilitású populációt találtuk, amelyek már nem is elégítik ki a korábbi fajdefiníciót, és így önálló taxonok formális leírása várható a közeljövőben (Buczkó et al. 2015b, Buczkó 2016). A *Fragilaria gracilis* vizsgálatainkban egyértelműen a mély tavakhoz kötődik (Kövé 2016), jól ismert planktonikus forma. A Galesban szinte egyeduralkodó 9300 kalibrált BP év környékén. (Soróczki-Pintér et al. 2014). Az *Eunotia* és a *Pinnularia* nemzetség revíziója folyamatban van (Szigyártó személyes közlés).

3.3.1.3. A retyezáti tavak Chrysophyta ciszta flórája



37. ábra. Hét új, a Galesből leírt ciszta szkennings elektron- és fénymikroszkópos képe. 1-7 ábra SEM, 8-19 LM. Stomatocyst C500 Soróczki-Pintér, Buczkó & Pla; 1 és 8-9 kép; Stomatocyst C501 Soróczki-Pintér, Buczkó & Pla 2 és 10-11. kép; Stomatocyst C502 Buczkó & Pla 3 és 12-13 kép; Stomatocyst C503 Buczkó & Pla, 4. és 14-15 kép; Stomatocyst C504 Buczkó & Pla Fig. 5. és 16. ábra; Stomatocyst C505 Buczkó & Pla Fig. 6. és 17-18. ábra Stomatocyst C506 Soróczki-Pintér, Buczkó & Pla 7 és 19. kép. Lépték: 10 µm LM.

A 44. ábrán mind a négy fűrésre megadjuk a ciszták és diatómák arányát. A legrészletesebb ciszta elemzést a Gales tóban végeztem egy PhD hallgatóm segítségével (Soróczki-Pintér et al. 2014) melynek során 83 formát különböztettünk meg. Hét, a tudományra

új cisztát írtunk le (37. ábra). Kimutattuk, hogy 9300 kalibrált BP évnél a kovaalga és a ciszta közösség is jelentősen átalakul (Soróczki-Pintér et al. 2014, Pál et al. 2016a). A nagyon munkaigényes elemzés bizonyosan számos új eredményt hozhat a jövőben.

3.3.1.4. Diatóma zónák, szerves anyag és biogén szilikát tartalom

A fent definiált 46 faj/fajcsoport relatív gyakoriságának változásait a 38. 39. 41. és a 42. ábrákon mutatom be a 4 tó esetében. A jobb összehasonlítás érdekében azonos időskálát alkalmaztam, a leghosszabb fúráshoz (Lia, a maga 17,000 éves hosszával) kalibráltam a másik 3 tó diagramját is. A CONISS-szal meghatározott zónák szignifikanciáját törrött pálca modellel ellenőriztem. A Brazi esetében 11, a Liában 7, a Galesben 5, míg a Bukurában nem voltak szignifikáns zónák.

3.3.1.5. A Brazi kovaalga zónái

A 38. ábrán mutatom be a Brazi 11 szignifikáns diatóma zónáját és a főbb taxonok változását, míg a pH és foszfor rekonstrukció eredménye a 57. ábrán tanulmányozható.

Br-DAZ-1, 600 – 584 cm (15,500 – 14,170 kalibrált BP év)

Az első mintákban korrodált vázak és néhány ciszta fordult elő, mielőtt megjelennek az areofita fajok: *Pinnularia borealis*, *Hantzschia amphioxys*, *Orthoseira roseana*, *Humidophila* spp.). Az időszakos kiszáradásra utal a különböző oldódási fázisokban található kovavázak magas aránya. A zóna második felében (586,5 – 583,5 cm 14,360 – 14,170 kalibrált BP év) már számolható mennyiségű váz van, bár a sternumok magas aránya még mindig rossz megtartást jelez. Az *Encyonema* és *Cymboplectra* fajok aránya jelentős. Az egész zónára alacsony LOI és BiSi jellemző (3,20% $\pm$ 1,15 ill. 1.21% $\pm$ 0,75). A DI-pH közel van a semlegeshez, 6,9. A rekonstruált epilimnetikus foszfor koncentráció alacsony, 14–26 $\mu\text{g/l}$.

Br-DAZ-2, 584 – 570 cm (14,170 – 12,870 kalibrált BP év)

A második zónára az apró termetű fragilaroid fajok túlsúlya jellemző (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma* és *Staurosira* fajok), dominál a *Staurosira venter*, gyakori az *Encyonema gracile*, és a *Cymboplectra amphicephala*. A *Stauroneis* nemzetség több fajjal képviselteti magát. A *Genkalia subprocera* lokális csúcsot ér el 13,500 kalibrált BP évnél. A zóna jellemző és gyakori faja a *Tabellaria flocculosa*. A LOI fokozatosan nő a zónában (4-ről 10%-ra), a BiSi tartalom is magasabb ebben a zónában, mint az előzőben, bár még mindig alacsony (2–5%). A pH 6,8 körüli, viszont az epilimnetikus foszfor erős fluktuációt mutat: 16 és 68 $\mu\text{g/l}$ között változik.

Br-DAZ-3 570–566 cm; (12,800–12,530 kalibrált BP év)

A harmadik zónára a *Stauroforma exiguiiformis* egyeduralma jellemző (80%), jelentősen visszaszorítja a *Staurosira venter*-t. A *Genkalia* fajok (főleg *G. digituloides*) szintén gyakoriak a zónában. A cymbelloid formák ugyan még mindig megtalálhatóak, de arányuk csökken. A szerves anyag tartalom és a biogén szilikát koncentrációja is alacsony, vagyis a tó produktivitása kicsi ebben az időszakban. (LOI 9–10%; BiSi 5%-ról 2%-ra csökken). A DI-pH-ban számottevő csökkenés mutatkozik, 6,8-ről 6,2-re. A DI-TP az előző zónához képest jelentősen csökken, 10–16 $\mu\text{g/l}$.

Br-DAZ-4, 566 – 532 cm; (12,450 – 10,530 kalibrált BP év)

Diverz kovaalga közösség jellemzi ezt a zónát, domináns a *Genkalia* spp, *Sellaphora* spp., *Pseudostaurosira brevistriata*. Említést érdemel a *Stauroforma exiguiiformis* csúcsa 11,000 kalibrált BP év körül, mikor is részesedése a meghaladja a 60%-ot. A szerves anyag tartalom 11,300 évig alacsony (9%), majd fokozatosan emelkedni kezd. A biogén szilikát tartalom szintén fokozatosan növekszik a zónában 3%-ról 13%-ig. A diatóma alapon rekonstruált epilimnetikus-összfoszfor 14–75 $\mu\text{g/l}$ között fluktuál, míg a pH a semleges tartományban mozog: 6,6–7,3.

Br-DAZ-5, 563 – 532 cm; (11,260 – 10,530 kalibrált BP év)

Erre a zónára a fragilaroid fajok egyeduralkodó jellemző, főleg a *Staurosira venter*, de a zónán belül a *Stauroforma exiguiiformis* felváltja egy időre. Apró *Sellaphora* fajok is gyakoriak, de mindkét nagy csoport az üres iszapfelszínnek benépesítője. A LOI 13,61% $\pm 5,45$, a BiSi 6,58% $\pm 3,37$. A C:D arány alapján vagy sekélyesedés, vagy nagyobb tápanyag kínálat valószínűsíthető.

Br-DAZ-6, 532 – 526 cm; (10,530 – 10,340 kalibrált BP év)

A hatodik zóna rövid, csupán 190 éves időszakot fed le. Uralja a *Sellaphora seminulum*. A *Sellaphora* fajok gyakran az epipelon-ban, a tavak iszapos fenekén fordulnak elő tömegesen. A LOI magas 28,05% $\pm 17,48$ a BiSi 4,17% $\pm 2,35$. A tó fejlődéstörténetében rövid, epizodikus esemény a *Sellaphora* fajok ilyen nagyarányú előretörése.

Br-DAZ-7, 526 – 496 cm; (10,340 – 9890 kalibrált BP év)

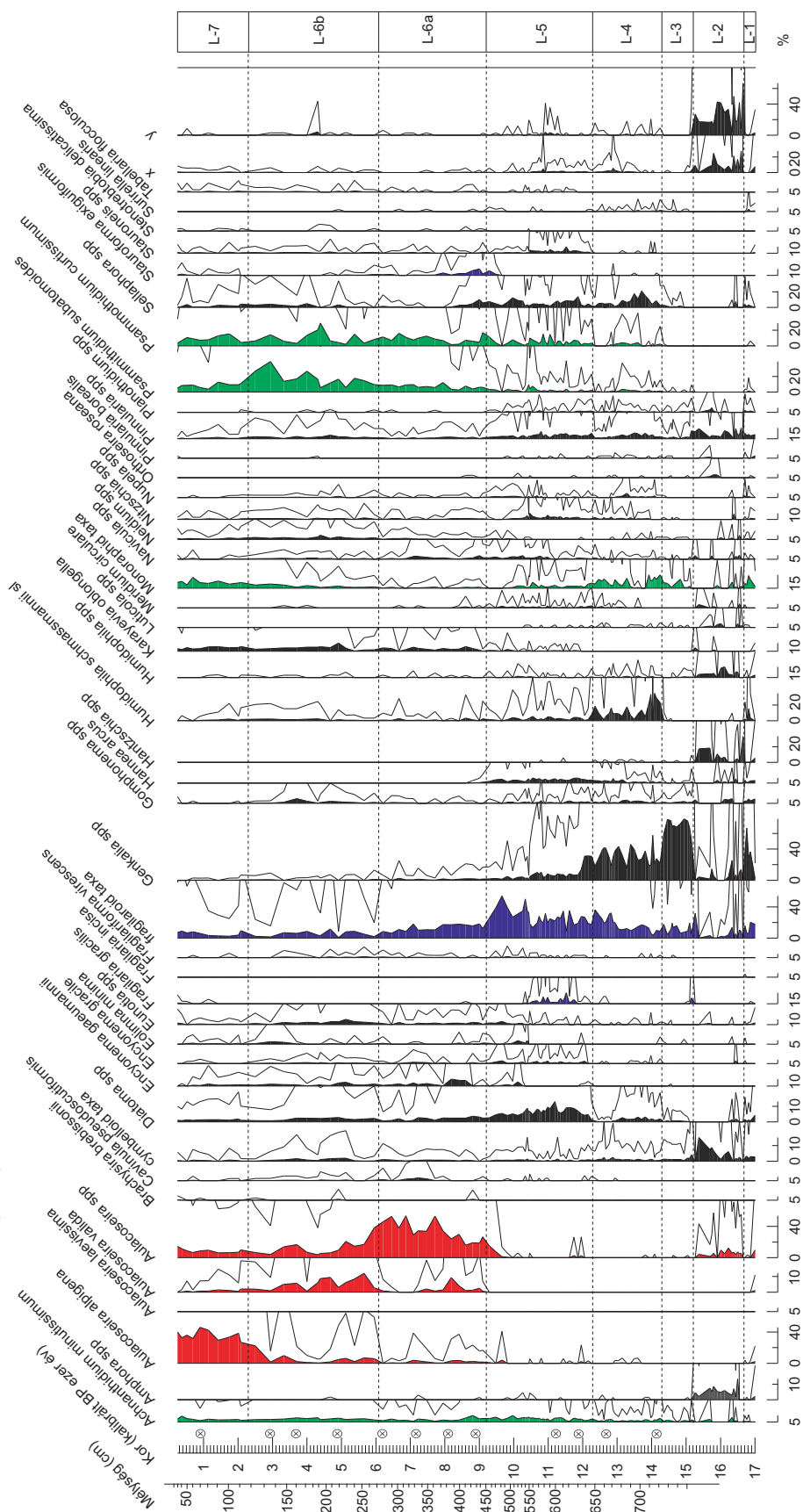
Jelentős változások történtek a hetedik és nyolcadik zóna között a kovaalga közösségben. A *Stauroforma exiguiiformis* relatív gyakorisága nő, a *Staurosira venter* visszaszorul. A *Tabellaria flocculosa* visszatér, egyéb lápokra jellemző fajokkal együtt, úgymint a *Frustulia saxonica*, *Stenopterobia delicatissima* és az *Eunotia exigua*. Jelenlétük a víz savasodására utal, *Sphagnum* gyűrű kialakulását indikálhatja. Az *Encyonema* fajok gyors elszaporodása az élőhelyek diverzifikációját jelzi, vagyis a csupasz felszín mellett makrofitonok népesítik be a partvonalat, otthont adva a bevonatlakó algáknak. Az *Achnanthes minutissimum* és a *Nitzschia* fajok nagyobb aránya a trofitás növekedésére utal. Ebben a zónában több *Aulacoseira* faj is megjelenik. Ennek a zónának a legmagasabb az átlagos LOI-ja 51,93 $\pm$ 12,28; és a BiSi is magas 6,22 $\pm$ 3,48.

Br-DAZ-8, 496 – 442 cm; (9890 – 9010 kalibrált BP év)

A kora-holocénre eső zóna két részre különül: az első alzóna csak 250 évet fed le. Az *Aulacoseira laevisima* dominanciával, a legmagasabb értéket (63%) 9840 kalibrált BP évnél éri el. Ritka, jellegzetes faj, autoökológiája kevésbé ismert, csak a nemzetségre általánosan jellemző tulajdonságok mondhatóak el róla: planktonikus/tichoplanktonikus, ahhoz, hogy tartósan a vízoszlopban tudjon maradni, áramló/turbulens vízre van szükség. A zónában a DI-pH hirtelen és jelentősen lecsökken, 5,8-ban veszi fel a minimumát. Ezzel ellentétesen a DI-TP nő, értéke 25–49 $\mu\text{g/l}$ között mozog a zónában. Ugyanakkor a szerves anyag és a biogén szilikát tartalom nem mutat jelentős eltérést az előző zónához képest. A második alzónában a *Stauroforma exiguiiformis* dominál, valamint az *Aulacoseira alpigena* jelentős még. A szerves anyag tartalom magas, a zóna átlaga 47,75% ($\pm 15,48$), a biogén szilikát 15% (13–8%), a DI-pH enyhén savanyú közeget jelez (6,3–6,9). A diatóma alapon rekonstruált produktivitás a zóna elején határozottan nő 25-ről 77 $\mu\text{g/l}$ -ig, majd még jelentősebben csökken 77-ről 5 $\mu\text{g/l}$ -re.

Lia (1910 m a.s.l.) Retyezát

Diatóma: Buczkó Krisztina (2013)



39. ábra. A Lia korábban definiált főbb diatóma csoportjainak (46 faj és/vagy fajcsoport) változása az utolsó 17 ezer évben. Piros jelöli a planktonikus fajokat, kék a fragilaroid diatómákat és zöld a monorafid taxonokat. A diatóma zónákat CONISS osztályozással, törött pálca modellel határoztam meg.

Br-DAZ-9, 442 – 332 cm; (9010 – 6470 kalibrált BP év)

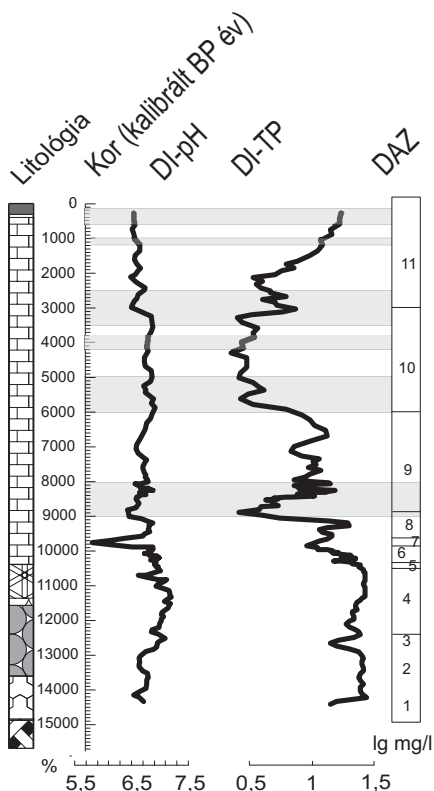
A 9010 év után számos határozott, éles váltás történik a diatóma közösségekben: több faj ebben a zónában jelenik meg először, hogy aztán kisebb-nagyobb arányban, de végig megtalálható legyen a holocén során. Többek között ilyen a *Psammothidium curtissimum*, *Brachysira brebissonii*, *Navicula* cf. *notha*, *Aulacoseira valida*, *A. nivalis*, *A. pfaffiana*, *A. ambigua* és az *Encyonema gracile*. A szerves anyag tartalom magas, átlagosan 63% körül van (58–72% között, $\pm 6,76$), ugyanakkor a biogén szilikát tartalom alacsony, átlagosan 2 % ($\pm 1,04$). A DI-pH enyhén savanyú vizet jelez, (6,6 és 6,9 között változik, lassan, fokozatosan növekszik). A DI-TP fokozatosan növekszik 5 és 52 $\mu\text{g/l}$ között.

Br-DAZ-10, 332 – 232 cm; (6470 – 3190 kalibrált BP év)

Erre a zónára a kisebb méretű, korongszerű (alacsony palástú *Aulacoseira* fajok) túlsúlya jellemző: *Aulacoseira alpigena*, *A. nivalis* de a nemzetség egy másik, karakteres faja, az erősen kovásodott *A. valida* is állandóan megtalálható tagja a közösségnek. A *Cavinula pseudoscutiformis*, *Craticula* sp. (molesta group), *Encyonema gaeumannii* és az *Encyonema hebridicum* is jellemző erre a zónára. A planktonikus/tichoplanktonikus és a perifitikus fajok már jóval nagyobb mennyiségben találhatók meg a mintákban, mint a csupasz felszíneket benépesítő bentonikus fajok. A tóban a biotikus tényezők szerepe megnő az abiotikusokéhoz képest. A LOI átlagosan 46,91% az alzónában, fokozatosan csökken (54-től 37%-ra). A biogén szilikát tartalom nő, átlagosan 9,44 % ($\pm 4,30$). A pH 7 körül van, míg a DI-TP fokozatosan nő, 50–60 $\mu\text{g/l}$.

Br-DAZ-11, 232 – 111 cm; (3190 – (-20) kalibrált BP év)

A zónában az oligotróf, *Aulacoseira alpigena* a leggyakoribb faj, de a mezotróf *A. ambigua* relatív gyakorisága folyamatosan emelkedik, olyannyira, hogy az utolsó 800 évben dominánssá válik. A LOI tovább csökken a második alzónában, átlagosan 33,74% ($\pm 20,15$), fokozatosan csökkenő. A BiSi tovább növekszik, ebben az alzónában eléri a 20%-ot (15–24%). A DI-TP emelkedik, 60 $\mu\text{g/l}$ fölött van. A C:D arány csökken.



40. ábra. Diatóma alapú pH és foszfor rekonstrukció a Brazibán (Retyezát). Szürke árnyékolás jelzi gyors klimatikus változásokat (RCC) Mayewski et al. 2004 szerint.

3.3.1.6. A Lia diatóma zónái

A Retyezátban vizsgált második sekély tónak a diatóma zónáit, a 46 előzetesen definiált fajjal/fajcsoporttal a 39. ábra mutatja be. A CONISS program hét szignifikáns zónára osztotta a diatóma együtteseket. A Liából nyert fűrasmag a leghosszabb, mind valódi hosszát (több mint 8 méter), mind a lefedett időszakot (17,000 év) tekintve.

Li-DAZ-1, 824 – 811 cm; (17,000 – 16,600 kalibrált BP év)

A legalsó zónára a *Genkalia* fajok dominanciája jellemző és meglepően kevés a töredékes forma. A szerves anyag tartalom alacsony a zónában: $1,55\% \pm 0,34$.

Li-DAZ-2, 824 – 757 cm; (16,600 – 15,210 kalibrált BP év)

A Lia második zónájában rossz a diatóma megtartás, sok töredékes, oldódott formát találtam. Ugyanakkor a határozható fajok nagy része csak itt volt jelen a négy feldolgozott, retyezati fűrás közül. Ilyen az *Amphora* nemzetség, (*A. copulata*, *A. indistincta*, *A. pediculus*), ami a többi retyezati fűrásból teljesen hiányzik. Az *Aulacoseira* nemzetség bizonyos formái (pl. az *A. granulata*) és a *Reimeria sinuata* kizárólag itt fordultak elő, így e a két faj együttes jelenléte nagyon egyedivé teszik ezt a zónát. A *Hantzschia* fajok is gyakoriak, de az ő jelenlétük várható is. A LOI ugyan alacsony, de magasabb, mint az előző zónában ($2,16\% \pm 0,78$). A meleg indikátornak tartott *Humidophila schmassmannii* néhány vázát is megtaláltam.

Li-DAZ-3, 757 – 721 cm; (15,210 – 14,300 kalibrált BP év)

Ez a zóna a *Genkalia* fajok egyértelmű dominanciájával jellemezhető, alig van ritka és rossz megtartású váz a mintákban. Viszonylag fajszegény, kevésbé diverz ez közösség, a LOI tovább növekszik, $11,15\% \pm 9,72$, vagyis nagy a szórás. A fragilaroid fajok és a monorafid formák kis sejtméretű vázai kísérik a *Genkalia* fajokat. Hidegtűrő, boreo-alpin fajok a jellemzőek.

Li-DAZ-4, 721 – 648 cm; (14,300 – 12,310 kalibrált BP év)

A negyedik zóna közel 2000 év hosszú, és a bentonikus formák dominanciája jellemzi. A *Genkalia* fajok még mindig a legjelentősebbek, de *Humidophila schmassmannii* s.l. is jellemzően több, mint 10%-os részesedésű. A késő-glaciális végén lassú melegedésre utal a jelenléte. A *Sellaphora* fajok mellett a monorafid taxonok meghatározóak (mindketten az iszapfelszín népesítik be), jelenlétük sekély víztestre utal. A LOI egyre magasabb, átlagosan $35,7\%$, szórása $10,8$, vagyis erősen fluktuál.

Li-DAZ-5, 648 – 450 cm; (12,310 – 9190 kalibrált BP év)

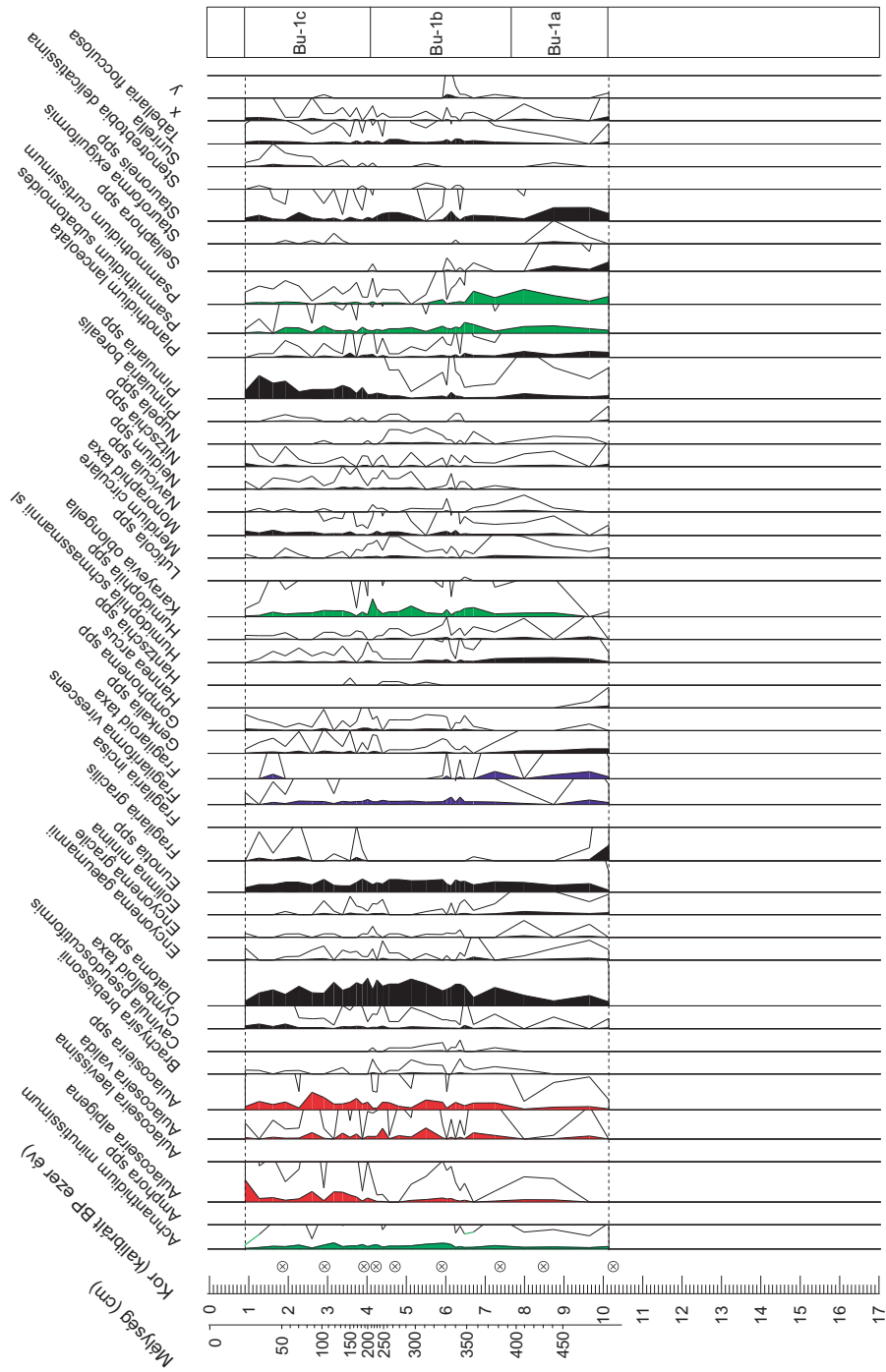
Ezzel a zónával elértünk a holocénba. A boreális *Genkalia* fajok relatív gyakorisága egyre kisebb, A rheofil *Diatoma mesodon* mintegy 10%-os jelenléte jellemző. Átfolyó áramló vízre utal a *Hannaea arcus* – egyébként ritka – faj folyamatos jelenléte is. Sekély vízre utal a *Sellaphora* fajok és az egyre nagyobb arányban jelen lévő fragilaroid taxonok aránya csakúgy, mint a *Psammothidium curtissimum*. A LOI tovább emelkedett, ebben a zónában már $40\% (\pm 10)$.

Li-DAZ-6, 450 – 117 cm; (9190 – 2290 kalibrált BP év)

A hatos zóna 6900 évet fed le. A zóna fő jellemzője, hogy az *Aulacoseira* fajok fokozatosan felváltják a fragilaroid fajokat és a monorafid (*Psammothidium* spp. *P. subatomoides*, *P. curtissimum*, *Achnanthidium minutissimum*, *Karayevia oblongella*) fajok is egyre nagyobb jelentőséghez jutnak. A *Diatoma mesodon* egyre kisebb arányban, de jelen van, ami utalhat arra, hogy egy nagyobb víztömegben is áthalad egy patak.

Bukura (2040 m a.s.l.) Retyezát

Diatóma Buczkó Krisztina (2015)



42. ábra. A Bukura korábban definiált főbb diatóma csoportjainak (46 faj és/vagy fajcsoport) változása a holocénben. Piros jelöli a planktonikus fajokat, kék a fragilaroid diatómákat és zöld a monorafid taxonokat. A diatóma zónákat CONISS osztályozással, törött pálca modellel határoztam meg

6080 kalibrált BP évnél egy határozott alzóna határt találunk (a törött pálca modell szerint ez a zóna nem szignifikáns), de a domináns fajok alapján indokoltnak tartom a jellemzését (mivel a többi tóban hasonlóan, a 6000 év körül jelentős változások történnek).

Az első alzónában még több *Aulacoseira* faj (*A. ambigua*, *A. nivalis*, *A. pfaffiana*, *A. perglabra*) együtt határozza meg a diatóma közösséget. A második alzónában viszont a nagytestű *A. valida* a meghatározó. A szerves anyag tartalom ebben a zónában a legmagasabb ($45\% \pm 11$).

Li-DAZ-7, 117 – 1 cm; (2290 – 240 kalibrált BP év)

Az utolsó 2000 évet lefedő zónában az *Aulacoseira alpigena* dominanciája jellemző, a monorafid formákkal (*Psammothidium* spp. *P. subatomoides*, *P. curtissimum*, *Achnanthes minutissimum*, *Karayevia oblongella*) együtt. Az üledék szerves anyag tartalma csökken, már 27% ebben a zónában (± 5). A perifitikus taxonok jelenléte a makrofita vegetáció növekedésével függhet össze.

3.3.1.7. A Gales diatóma zónái

A Retyezátban vizsgált mély tónak a diatóma zónáit, a 46 előzetesen definiált fajjal/fajcsoporttal a 41. ábra mutatja be. A CONISS program öt szignifikáns zónát határozott meg.

Ga-DAZ-0, 328 – 280 cm; (15,500 – 13,600 kalibrált BP év)

A 13,600 kalibrált BP évnél idősebb üledékekben szórványosan találtam cisztákat és kovaváz töredékeket, amelyek a *Cocconeis*, *Gomphonema*, *Pinnularia* nemzetségekhez tartoztak. Az üledék szerves anyag tartalma alacsony, átlagosan $2,91\% \pm 0,55$; a BiSi tartalom $20,75 \pm 9,30$.

Ga-DAZ-1, 280 – 208 cm; (13,600 – 11,020 kalibrált BP év)

A holocént megelőző diatóma zónára az aerofita fajok jellemzőek: *Hantzshia* spp., *Pinnularia borealis*, *Orthoseira roseana*, amelyek jól tolerálják a kiszáradást. A rossz megtartású vázak magas aránya (Y kategória) időnként kiszáradásra utal. A *Nupela* és *Nitzschia* fajok kis csúcsa zárja ezt a zónát. A LOI alacsony: $4,45 \pm 0,98$ és a BiSi sem magas, alacsonyabb mint az előző zónában: $18,20 \pm 5,44\%$.

Ga-DAZ-2, 208 – 174 cm; (11,020 – 8440 kalibrált BP év)

A bentikus fajok dominanciája jellemzi a zónát, gyakoriak fragilaroid és *Sellaphora* fajok. Sekély vízre következtetünk a jelenlétükből. A rheofil *Hannaea arcus* és *Meridion circulare* jelenléte átfolyó vízre utal. A zóna – sőt az egész Gales diatóma rekord legmarkánsabb változása 9000 év körül figyelhető meg, mikor is egy, túszerű, gyengén kovásodott diatóma, a *Fragilaria gracilis* dominánssá válik ($>70\%$). A zónára jellemző, átlagos LOI közel megnégyszereződött az előző zóna átlagához képest: $16,08\% \pm 4,59$, és a biogén szilikát tartalom is több mint duplája: $44,14 \pm 16,99\%$.

Ga-DAZ-3, 174 – 154 cm; (8440 – 6460 kalibrált BP év)

Az *Aulacoseira* fajok relatív gyakorisága folyamatosan nő, még mindig egyértelmű a fragilaroid fajok túlsúlya, a *Psammothidium*-ok (*P. subatomoides*, *P. curtissimum*) is állandó elemei a közösségnek. A LOI $26,33\% \pm 7,38$; magasabb mint az előző zónában, az átlagos BiSi nőtt, de erős ingadozást mutat: $56,45\% \pm 34,43\%$.

Ga-DAZ-4, 154 – 78 cm; (6460 – 3030 kalibrált BP év)

A több mint 3000 évig tartó időszakot, amit ez a zóna fed le, a *Diatoma mesodon*-nal jellemezhetjük leginkább, bár a fragilaroid és monorafid fajok aránya még mindig magas. Az *Aulacoseira* fajok (főleg az *A. valida*) gyakoriak. Az üledék átlagos szerves

anyag tartalma némileg csökkent: $23,88\% \pm 3,10$, viszont BiSi jelentősen csökkent $35,94\% \pm 20,54$. Magas vízszintre és a be- és kifolyók jelenlétére (átfolyó vizek) utal a diatóma közösség összetétele.

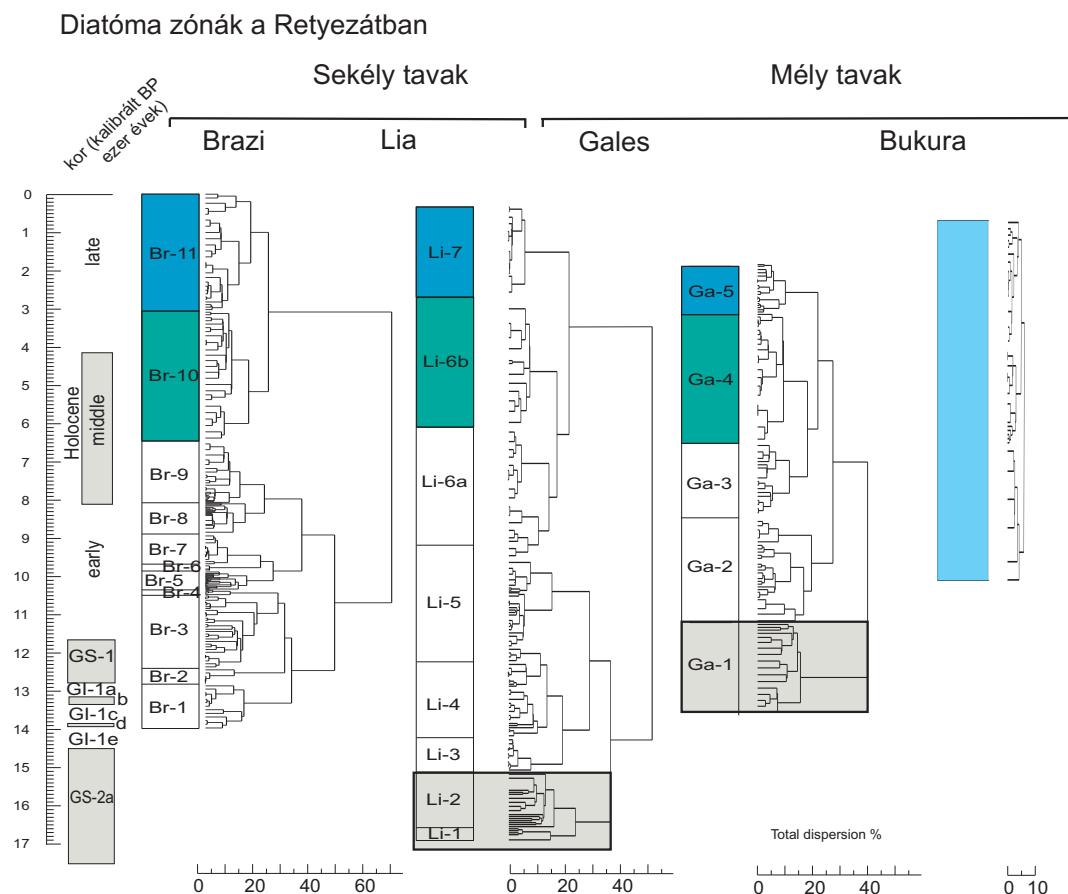
Ga-DAZ-5, 78 – 2 cm; (3030 – 1740 kalibrált BP év)

3000 év környékén a *Diatom mesodon* lecsökken, az *Aulacoseira* fajok (*A. alpigena*, *A. nivalis*, *A. pfaffiana*, *A. valida*) jellemzőek. A ciszta:diatóma arányban éles váltás van. Az üledék szerves anyag tartalma csökkent az előző zónához képest ($18,30\% \pm 4,25$), viszont a BiSi $57,49\% \pm 28,88$ -ra csökkent. Kb. 2100 évnél határozott alzóna határ rajzolódik ki.

3.3.1.8. A Bukura zónázásáról

A Retyezát másik mély tavában, a Bukurában a zónázó módszerek egyike sem mutatott szignifikáns zónahatárokat. A *Diatoma mesodon*, *Karayevia oblongella* és az *Eunotia* fajok voltak jellemzőek és dominánsak. A fajok legnagyobb része perifitikus, mohához kötődő szervezet. A makrofosszília elemzés megerősítette, hogy a Bukurából kiemelt fúrás mátrixát mohák alkotják.

3.3.1.9. Többváltozós elemzés, C:D arány



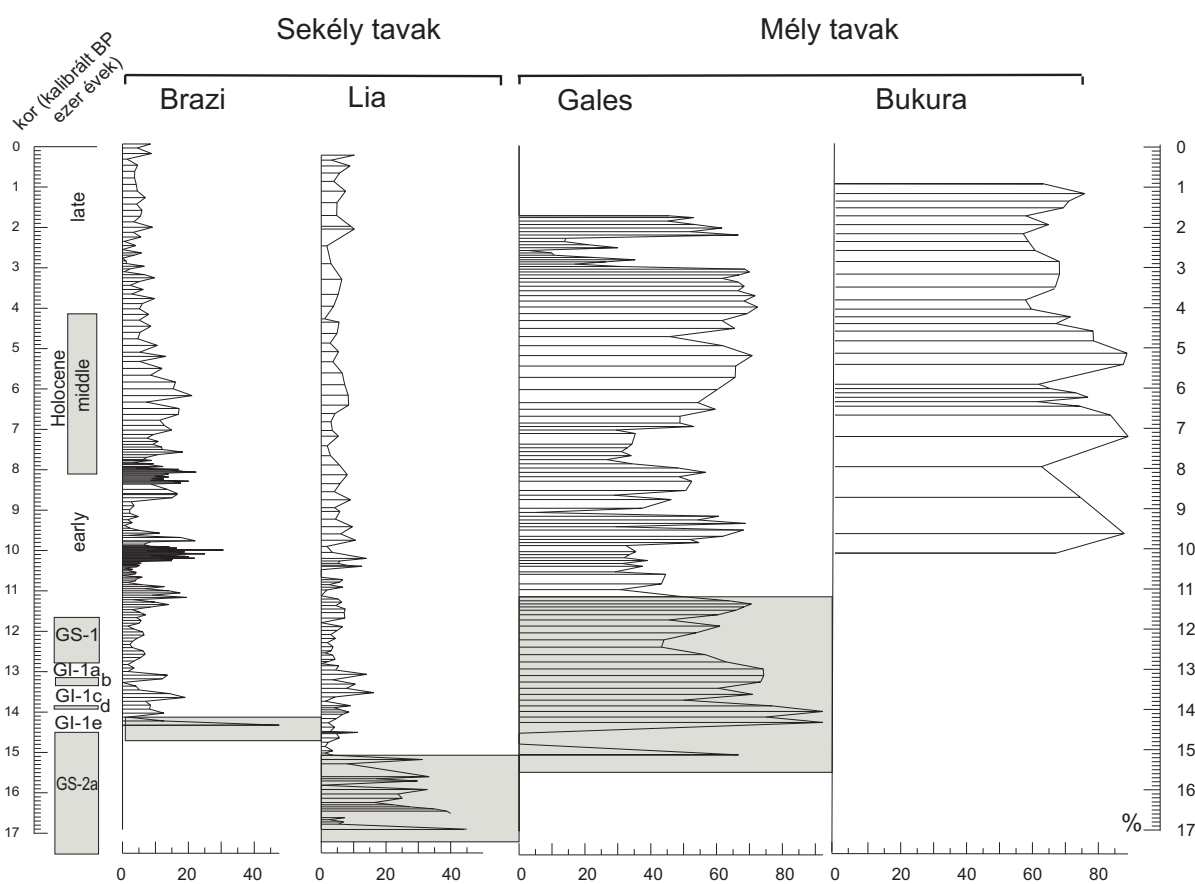
43. ábra. A retyezáti négy tó diatóma zónái és a klaszteranalízis dendrogramjai

A négy tavon végzett klaszteranalízis eredményét a 43. ábra mutatja be. A legnagyobb varianciát a Brazi dendrogramja mutatja, (ca 60%), míg a Bukurában kisebb, mint 10%.

(ebben a tóban az üledék mátrixát végig mohák adják; Hubay et al. 2016, Vincze et al. submitted). Az ábra legfontosabb üzenete, hogy 6500 év környékén a tavak diatóma közössége – szinkron változásokat mutatva – átrendeződik az észak oldalon, míg a délin ez később, 6100 év környékén történik meg. Ugyancsak egyértelmű a 9200–9000 és a 3200–3000 évek körüli párhuzamos változások megléte a hegység mindkét oldalán.

Egyértelmű és határozott különbség van a Chrysophyta ciszták és diatómák arányában a sekély és a mély tavak között (44. ábra). A sekély tavakban átlagosan jóval kisebb a ciszták aránya (ca. 10%), mint a mélyekben (ca 50%). Az arány változását a trofitás proxijaként is szokás értelmezni.

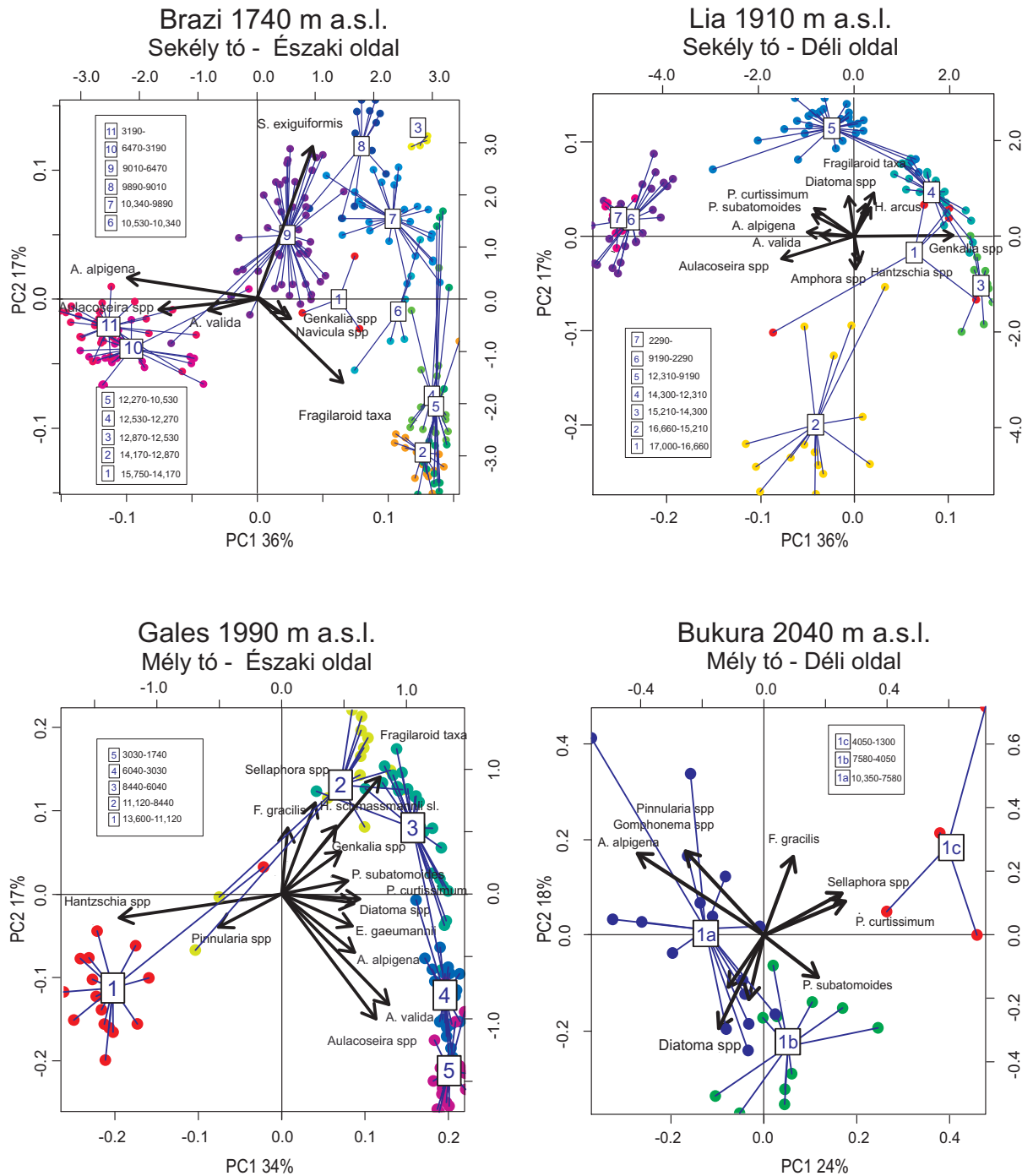
Ciszta/diatóma arányok a Reteyzátban



44. ábra. Ciszta/Diatóma arányok a retyezati fúrásokban. Ahol a mintában túl kevés volt a megszámolható kovaváz (<300), és így az eredmény statisztikailag nem megbízható, szürke árnyékolást használtam (GI-1e: Brazy, GS-2a: Lia, GI-1 és GS-1: Gales (Rasmussen et al. 2014)). Itt a magasabb C:D arány inkább tafonómiai okokkal magyarázható, mintsem oligotróf körülményekkel.

Az életformák változásait a Reteyzát négy tavában a 59. ábra mutatja be. Az aerofita fajok száma csökken az időben előre haladva, a holocénben ritkábban, mint a késő-glaciális részen, amit a talaj stabilizáló hatásával, a vegetáció fejlődésével magyarázhatunk. A holocénben jellemző a planktonikus fajok arányának növekedése a bentonikusak rovására. Kivételt a Bukura jelent, ahol alig van ilyen jellegű változás.

A főkomponens analízis eredménye a 45. ábra bemutatja be. A Braziban az első ten-



45. ábra. A főkomponens analízis eredménye a négy retvezési fúrásról, amelyek közül kettő a déli, kettő az északi oldalon helyezkedik el

gely mentén az *Aulacoseira* fajok által dominált minták (DAZ Br-10 és Br-11; 6470 kalibrált BP évnél fiatalabb minták) jól elválnak a fúrás mélyebb részein találtaktól. A második tengely a Br-7, Br-8 és Br-9 (ca. 10,340–6470 kalibrált BP év) zónákat különíti el, amelyekre a *Stauroforma exiguiiformis* dominanciája jellemző. Ugyancsak ide tartozik a Br-3 zóna, (12,870–12,530 kalibrált BP év). Vegyük észre, hogy a fiatal driász mintái a kora-holocén időszakhoz rendeződtek.

A Lia esetében az első tengely a 12,310 kalibrált BP évnél idősebb mintákat választja el (bár a 16,600–15,210 kalibrált BP év közötti minták a tengely negatív oldalára kerültek), de a legnagyobb elválást 9200 kalibrált BP évnél mutattuk ki. Az elváló csoportok között (Li-5, Li-6 és Li-7 között) nincs semmilyen átfedés. A jellemző fajok tekintetében az *Aulacoseira* és *Psammothidium* taxonok, valamint a *Genkalia* fajok elválása jellemző. A második tengely is idő szerint szeparál, 14,300 kalibrált BP évnél.

A Gales esetében kapjuk a legtisztább elválásokat: az aerofita fajok (*Hantzschia* és *Pinnularia* fajok) dominálta minták az első tengely negatív oldalára különülnek. A második tengely elkülöníti az *Aulacoseira* fajok által dominált közép- és késő-holocén mintákat 6040 kalibrált BP évnél.

A Bukura biplot ábráján nincsenek szignifikáns csoportok (45. ábra), az első tengely 7580 kalibrált BP évnél választja ketté a Bukura fúrásból származó mintákat.

Az első három tó esetében, amikor szignifikáns csoportokat kaptunk, az első tengelyek közel azonos varianciákat fednek le (36% Brazi, 36% Lia és 34% Gales), a második tengely mind a három tóban 17-17%-ért felel. A Bukurában 24 és 18% a két tengely magyarázó értéke.

3.3.2. A Balaton paleolimnológiája

3.3.2.1. Florisztika/Taxonómia

A Zalavári vízben mélyült fúrás diatóma flóráját 2009-ben publikáltam szerzőtársaimmal az *Algological Studies*-ban 258 képpel 12 fotótáblán (Buczkó et al, 2009e). Összesen 152 taxont jegyeztem fel, közülük 120-ról közöltem képeket. Némileg meglepőnek tűnhet, hogy Retyezát magas-hegyi tavaihoz hasonlóan, a Kis-Balatonban is a fragilaroid fajok és *Aulacoseira* nemzetség képviselői a leggyakoribban. A fajok szintjén azonban már alig találunk egyezést. Az *Aulacoseira* fajok teljesen eltérőek a két területen és a fragilaroid taxonok között is kicsi az átfedés.

3.3.2.2. A Zalavári-víz diatóma zónái

A kis-balatoni fúrás a domináns szervezei és diatóma zónái a 46. ábrán láthatóak.

ZAL-DAZ-1, 152 – 126 cm; (9900 – 7700 kalibrált BP év)

Szegényes flóra jellemzi ezt a zónát, alacsony a fajszaám (<20), és a sejtek mérete is általában kicsi (< 20 μ m). *Staurosira construens* és *Staurosirella pinnata* a domináns szervezetek. A bentikus diatómák egyeduralmából sekély vízre következtetünk, ahol a makrofita vegetáció is szegényes vagy hiányzik.

Ezután diatoma meddő rétegek következnek 122 és 68 cm között.

ZAL-DAZ-2, (64 – 50 cm; ? – 1900)

64 cm-es mélységtől kezdődően nagyon fajgadag, diverz, változatos diatóma együttest találunk: sok planktonikus taxonnal (> 50 %): *Aulacoseira ambigua*, *A. granulata*, *A. granulata* var. *angustissima*, *Stephanodiscus* fajok a jellemzőek. A planktonikus formák általában magas vízszintet jeleznek.

ZAL-DAZ-3, 50 – 38 cm; (1900 – 1300 kalibrált BP év)

Erre a zónára a planktonikus formák arányának fokozatos csökkenése, a bentikusak növekedése jellemző. Lassú vízszint csökkenésre következtethetünk az *Aulacoseira* fajok visszaszorulásából. A *Navicula tenelloides* határozott csúcsot mutat a zóna közepén, 44 cm-nél. A *Fallacia tenera* nem túl gyakori a Balatonban, ezért a folyamatos megléte a zónában említésre méltó. Az *Achnanthes delicatula* és *Platessa conspicua* szintén ebben a zónában éri le maximális relatív gyakoriságát, ami szintén a vízszint csökkenésre, a sekélyesedésre utal.

ZAL-DAZ-4, 38-14 cm; (1300 - 400 kalibrált BP év)

A planktonikus fajok aránya tovább csökken a zónában, a *Staurosirella pinnata* domináns 32 cm-nél. *Amphora* fajok jellemzőek (*Amphora ovalis*, *A. pediculus*) az *Ulnaria ulna* és *Fragilariforma virescens* szintűgy ebben a zónában érik el maximális relatív gyakoriságukat.

16–22 cm között nagyon rossz a minták megtartása. Néhány *Gyrosigma*, *Epithemia* nagy termetű *Aulacoseira* váztöredék mutatható ki ebből a mintákból, ami arra utal, hogy voltak diatómák az üledékben, és tafonómiai okok vezethettek a rossz megtartáshoz.

ZAL-DAZ-5, 14 – 0 cm; (400 – 0 kalibrált BP év)

Bentonikus formák az uralkodóak, (90 %-ot elérő arányban), *Pseudostaurosira brevistriata* a leggyakoribb faj, de a *Staurosira construens* és változatai is nagy számban vannak jelen a fűrés tetején. Az epifita *Cocconeis placentula* és a *Cocconeis pediculus* arra utal, hogy a makrofita vegetáció is fontos szerepet játszik a tó életében.

3.3.2.3. A Tó-25 fűrés zónái

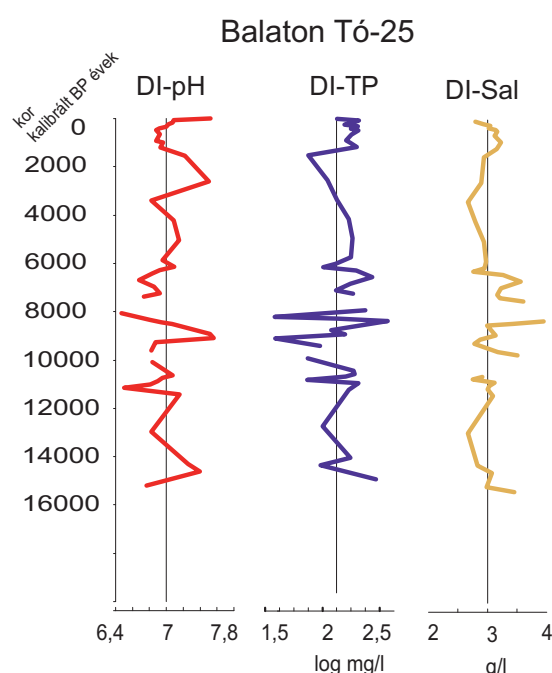
A teljes szelvényből kb. 120 faj került elő. A minták megtartása változó volt, több meddő minta szakítja meg a folyamatos adatsort. A paleolimnológiai kutatások elején (80-as évektől indulóan) a zónázást nem statisztikai módszerekkel, hanem egyszerűen „vizualizáció” útján végezték. A Tó-25-ös fűrés esetében ezt a módszert tartom a legkevésbé félrevezetőnek, mert így a figyelembe tudom venni a meddő mintákat.

A fűrés alján, 10,63–9,63 méter között találtunk jelentősebb mennyiségben diatómákat, a halofil *Bacillaria paradoxa* és *Mastogloia smithii* mellett több, a holocén flórából nem ismert, fajra nem meghatározott forma jellemezte a legalsó mintákat. Feltételezem, hogy a fűrés talpa elérte a pannon rétegeket.

Ezután, 9,63 és 3,90 méter között az üledék diatóma meddő. 3,90 méter felett (ca 15 000 kalibrált BP év) először az *Epithemia* nemzetség képviselői jelennek meg, cymbelloid és *Gomphonema* fajokkal. Sekély, partközeli mintákra utal a fajösszetétel. Az *Epithemia* fajok különleges tulajdonsága, hogy nitrogén kötésre képes cianobaktériumokkal élni/élhetnek szimbiózisban.



zónáza.



48. ábra. Kovaalga alapú pH, foszfor és sótartalom becslés a Tó-25-ös fúrásból

A diatóma diagram sok más európai és Európán kívül szelvényhez hasonlóan nem mutat zónahatárt, késő-glaciális/holocén átmenetnél vagyis a hőmérséklet emelkedése nem hoz drasztikus változást a diatóma közösség életében. Főleg a bentonikus *Opephora martyi* és más fragilaroid fajok dominálnak, egészen 1,6 m-ig. A fajgazdag, jó megtartású rétegeket olykor diatóma meddő szakaszok váltják. Ezután, ca 7700 kalibrált BP évtől kezdődően az *Aulacoseira granulata*, eutróf, planktonikus faj válik meghatározóvá a tó életében, ami a víz mélyülésére utal. A legfelső mintában a sugaras szimmetriájú kovaalga taxonok (főleg *Cyclotella* fajok aránya 20% körül van. Ez utóbbi eltolódás egybevág a világ számos tavában kimutatott jelenséggel, miszerint a hosszabb jégmentes időszakok és a tavak rétegződésében bekövetkező változások kedveznek ennek az algacsoportnak.

Kovaalga alapú rekonstrukciók a Tó-25-ös fúráson

Az európai diatóma adatbázis felhasználásával kvantitatív pH, epilimnetikus-összfoszfor és só koncentráció rekonstrukciót végeztem, amelynek az eredménye a 48. ábrán látható. Ezek szerint a pH 7 körüli, de mind a savas (6,5) mind a lúgos irányba (ca 8) el tudott mozdulni. A foszfortartalom is nagyon széles határok között változott. Ezek eredménye alapján a Balaton mezo-eutróf volt, a pH annak ellenére mutat olykor jelentős fluktuációt, hogy nagy a tó pufferkapacitása. A sótartalom rekonstrukció alapján, a Balaton vize időnként közel volt a „sós” vizek só koncentrációjához, sőt meg is haladta azt, különösen alacsony vízállásoknál (a víz betöményedése). A Tó 25-ös fúráson végzett, diatóma-alapú vízszint rekonstrukciók (életforma és kvantitatív szalinitás rekonstrukció) alapján a balatonszemesi öbölben a vízszint jelentősen változott a késő-glaciális és a holocén során. Magas vízállásra következtetünk a késő-glaciális végén, a kora-holocénben, valamint 6000 és 1500 kalibrált BP év között. Közben a medence akár ki is száradhatott, vagy olyan magas lehetett a víz pH-ja, hogy ez a vázak oldódásához vezetett.

3.3.3. A Szent Anna-tó paleolimnológiája

3.3.3.1. Florisztika/Taxonómia

A tó holocén szakaszán 74 taxon jelenlétét dokumentáltam (Buczkó & Magyari 2007). A cikk megjelenésének évében ezek közül 30 volt új a román flórára (Cărauş 2002).

A 74 taxon közül 5 sugaras szimmetriájú kovaalga volt, 18 fajjal képviseltette magát az *Eunotia* nemzetség – ez volt a legfajgazdagabb, 12 *Pinnularia* fajt különböztettem meg és a *Kobayasiella* genusz 5 faja volt még jellemző a fúrásból nyert mintákra. Két új

fajt írtam le a többől, ezeket a 3.5.2 fejezetben ismertetem, ahol áttekintem a nemzetség kárpát-medencei elterjedését.

Főleg bentikus formák fordultak elő a tó üledékében, való planktonikusnak csak az *Asterionella ralfsii* volt. A vizsgálatban a *Tabellaria flocculosa*-t tichoplanktonikusnak tekintettük.

3.3.3.2. A Szent Anna-tó diatóma zónái

SZA-DAZ-1, 1023 – 1012 cm; (9300 – 8875 kalibrált BP év)

Jellemző és/vagy domináns fajok: *Brachysira brebissonii*, *Kobayasiella subtilissima*, *K. madumensis*, *Frustulia saxonica*, *Pinnularia nodosa*, *P. macilenta*. Kisebbszámú relatív gyakoriságban előforduló, de szintén jellemzőek: *Stauroneis anceps*, *Encyonema gaeumannii*, *Tabellaria flocculosa*. A diatóma flóra alapján sekély a víz, és kiterjedt lággyűrű jelenléte utal a lápi fajok meglétére.

SZA-DAZ-2, 1012 – 969 cm; (8875 – 6365 kalibrált BP év)

A zónára leginkább a vázak rossz megtartása jellemző 8600 és 7400 kalibrált BP év között, több oldódott, korrodált formával. A zóna domináns fajai a *Frustulia saxonica*, *Pinnularia microstauron* s.l. és a *P. macilenta*. Lokális csúcsot ad a *Pinnularia nodosa* az *Eunotia jemtlandica* és a *Pinnularia subanglica*; ezek a fajok váltják egymást 8000, 7300, 6450 kalibrált BP éveknél. A C:D arány erősen fluktuál: 18 és 65% között változik.

Acidofil diatómák alapján a *Sphagnum*-láp terjedésére következtetünk kb. 8000 kalibrált BP évig, időszakos kiszáradásra utal a vázak rossz megtartása 8600 és 7400 kalibrált BP év között.

SZA-DAZ-3, 969 – 931 cm; (6365 – 4550 kalibrált BP év)

Erre a zónára a bentonikus *Brachysira brebissonii* és a tichoplanktonikus *Tabellaria flocculosa* relatív gyakoriságának növekvése jellemző. A zóna alsó részén (6365–5800 kalibrált BP év) az acidofil fajok, (*Eunotia implicata* és az *E. rhomboidea*) jellemző, az *Asterionella ralfsii* 5250 kalibrált BP évnél mutat egy rövid csúcsot. 5300 kalibrált BP év után a *Tabellaria flocculosa* relatív gyakorisága csökken. A diatóma összetétel 5250 kalibrált BP évig a vízszint emelkedését, majd csökkenését jelzi.

SZA-DAZ-4, 931 – 839 cm; (4550 – 2700 kalibrált BP év)

A negyedik zónában a *Pinnularia microstauron* s.l. a leggyakoribb faj, de lokális csúcsot 4300 és 3800 kalibrált BP év között a *Tabellaria flocculosa* ér el. A *Stenopterobia delicatissima* és a *Navicula leptostriata* szintén jelentős néhány mintában. A *Kobayasiella* fajok (*K. madumensis*, *K. subtilissima* és *K. elongata*) – amelyek főleg *Sphagnum* lápokon élnek, oligotróf vizek indikátoraiként ismertek valamint a *Encyonema gaeumannii* boreo-alpin faj, szintén gyakori. A C:D arány magas (50–65%), ami ismételt oligotrófiára utal. A zóna elején (4300 és 3800 kalibrált BP év) a vízszint magasabb volt, majd vélhetően kiterjedt *Sphagnum* láp nőtte körül a tavat, és a vízszint csökkenhetett. Ezzel párhuzamosan a víz pH-ja is jelentősen csökkent (57. ábra).



SZA-DAZ-5, 839 – 759 cm; (2700 – 1615 kalibrált BP év)

Az ötödik zóna domináns faja a tichoplanktonikus *Tabellaria flocculosa* de *Sphagnum*-lápokra jellemző *Frustulia crassinervia* és *Eunotia paludosa* is gyakori. A *Pinnularia microstauron* és formaköre változatlanul nagy arányban található. 2000 kalibrált BP évtől kezdődően csökken a *Tabellaria flocculosa* relatív gyakorisága. A C:D arány magas (55–65%). A zóna elején magas vízszintre utal a diatóma összetétel és a C:D arány valamint mohagyűrű veszi körül a tavat. 2000 kalibrált BP évtől kezdődően csökken a vízszint.

SZA-DAZ-6, 759 – 600 cm; (1615 – 760 kalibrált BP év)

Lecsökken a *Tabellaria flocculosa* gyakorisága (2–18%), nő az acidofil *Brachysira brebissonii* és a *Stenopterobia delicatissima* aránya. 1615 és 1200 kalibrált BP év között nő a *Pinnularia macilenta*, *Kobayasiella madumensis*, *Cymbella gaeumannii* aránya. 1200 kalibrált BP év után a szintén két *Sphagnum* lápokra jellemző diatóma abundanciája nő meg, az *Eunotia paludosa*-é és az *E. rhomboidea*-é. A C:D arány magas (30–65%), ami oligotrófiát jelez. Mindez arra utal, hogy a lápgyűrű egyre inkább terjed, egyre kisebb a nyílt víz.

3.3.4. Az Ighiel-tó paleolimnológiája

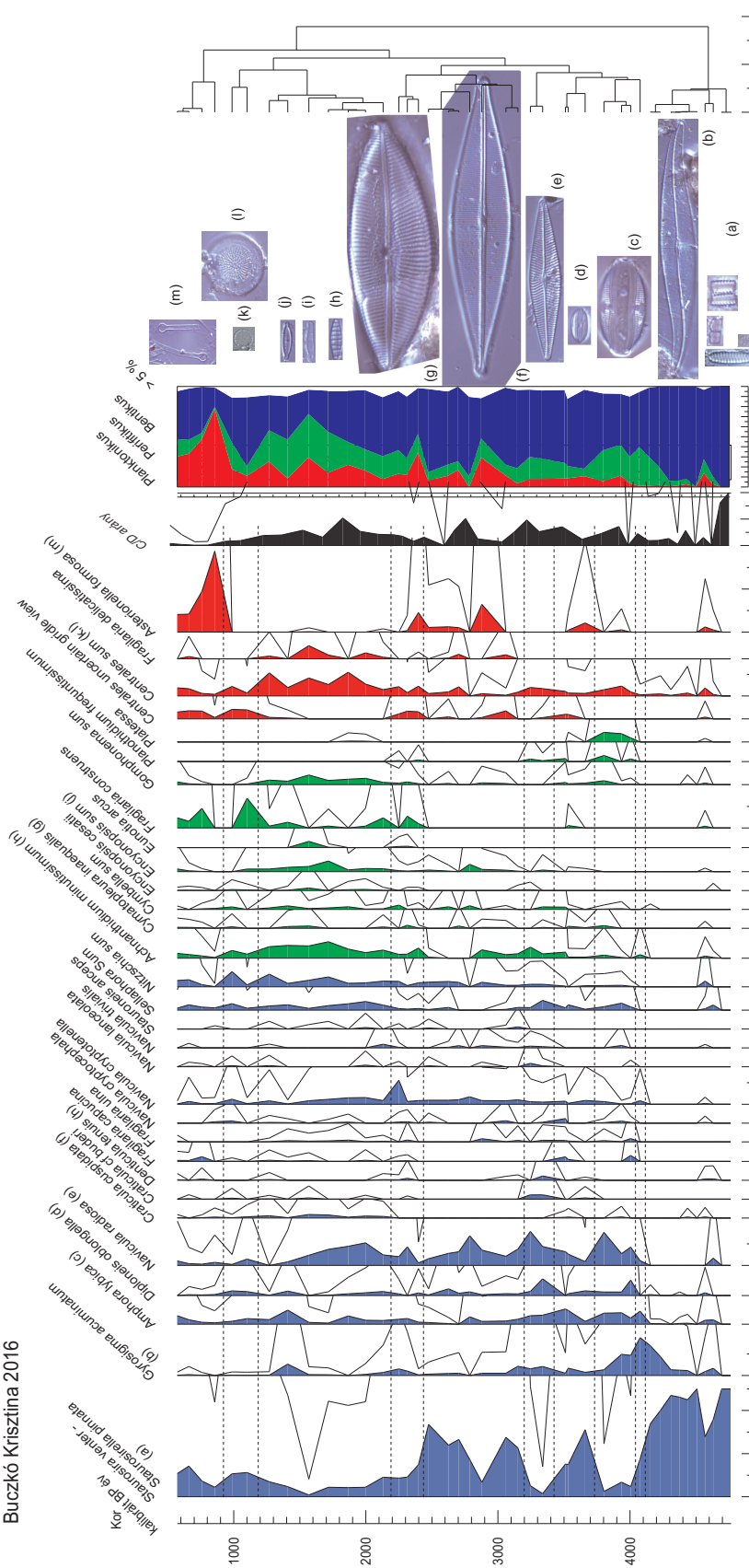
3.3.4.1. Florisztika/Taxonómia

Összesen 131 diatóma taxont különböztettem meg a számolás során, de az Ighiel-tó holocén diatóma flórájának felmérése még csak a kezdeti fázisban van. A leggyakoribb taxonok (az összes megszámlolt egyed több mint 1%-a, és csökkenő relatív gyakoriságban említve) *Staurosirella pinnata* és az *Asterionella formosa* volt. A sugaras szimmetriájú kovaalgák (ezek pontos faji meghatározása a jövő feladata) szintén tömegesek, különösen az utolsó 200 évben (*Pantocsekiella ocellata*, *Stephanodiscus hantzschii*, *Cyclotella* spp.). A *Navicula radiosa* körbe tartozó, nagyméretű diatómák a mikroszkópi kép meghatározói az Ighiel-tóban, ezek további vizsgálata – rokonsági körével, (*Navicula hasta* s.l.) indokolt és új tudományos eredményekkel kecsegtet. Az *Amphora lybica*, *Gyrosigma* cf. *acuminatum*, *Fragilaria construens*, *Navicula cryptotenella*, *Diploneis oblongella*, *Nitzschia palea*, *Fragilaria gracilis*, *Nitzschia archibaldii*, *Gomphonema* fajok (főleg *G. parvulum*), *Denticula tenuis*, *Fragilaria capucina* jellemző és időnként tömeges a fúrásban.

3.3.4.2. Az Ighiel-tó diatóma zónái:

A fúrás alja diatóma meddő. Az első, nem meddő minta 588 cm-nél volt, néhány korrodált vázzal, amit megint diatóma meddő rétegek követtek. A IGH1 fúrás diatómában gazdag rétegei 453 cm-nél kezdődnek. A IGH1 fúrás diatómáit 4700–570 kalibrált évek közé eső szakaszon mutatom be.

Ighiel-tó 940 m a.s.l.
Buczkó Krisztina 2016



50. ábra. Az Ighiel-tó kovaalga közösségeinek, és azok életformáinak változása 4700 és 600 kalibrált BP év között. 6000 és 4700 évek között az üledék diatóma meddő volt.

IGH1-DAZ-1, 453 – 423 cm; (4670 – 4040 kalibrált BP év)

Ebben a zónában szinte kizárólagosan apró termetű fragilaroid fajokat találtam csak, jellemzően 10 μm -nél nem nagyobbak, gyakran láncokká kapcsolódnak össze. Vezérfajok a *Staurosira venter* és a *Staurosirella pinnata*. A C:D arány eleinte magas, de ennek lehet tafonómiai oka is, a vastag falú ciszták könnyebben maradnak meg az üledékben (50. ábra). A zóna végén a *Gyrosigma* cf. *acuminatum* határozott emelkedésével végződik a zóna. Életformák tekintetében a bentonikus fajok egyeduralma után a perifitikus – vagyis makrofita vegetációra utaló diatómák jelennek meg.

IGH1-DAZ-2, 423 – 332 cm; (4040 – 3200 kalibrált BP év)

A második zónában jóval fajgazdagabb és formai diverzitást is mutató diatóma közösség van jelen. Ugyan még itt is a *Staurosirella pinnata* a *Staurosira venter*-rel együtt a leggyakoribb, de a *Amphora lybica*, *Diploneis oblongella*, *Navicula radiosa* és a *Gyrosigma* cf. *acuminatum* is gyakori, konstans faj. Csak ebben zónában ad egy kisebb csúcsot a *Platessa* nemzetség. A perifitikus algák aránya nő a bentonikus rovására, amiből hínár-vegetáció jelenlétére következtetnek.

IGH1-DAZ-3, 432-247 cm; (3200 – 2190 kalibrált BP év)

Ebben a zónában ismét az kis termetű fragilaroidok (*Staurosira* és *Staurosirella* fajok) a leggyakoribbak, de bentonikus *Navicula*-k, a nagytermetű *Navicula radiosa* körébe tartozó, és a kisebb *N. cryptotenella* a zóna minden mintájában megtalálható. 2900 év környékén az *Asterionella formosa* relatív gyakorisága 20%, és 2300 kalibrált BP évig meg is marad. Bár a planktonikus fajok arány 20% alatt marad, az előző zónához képest magasabb vízszintet rekonstruálunk.

IGH1-DAZ-4, 247 – 127 cm; (2190 – 920 kalibrált BP év)

A 4. zóna meghatározó faja a perifitikus *Achnantheidium minutissimum*. A szintén perifitikus *Gomphonema* fajok és a *Planothidium frequentissimum* gyakoribbá válása arra utal, hogy egyre nagyobb szerepe van a makrofita vegetációnak a tóban. A *Nitzschia* fajok jelenlétét magasabb trofikus szinttel kapcsolják össze. A nyílt vízben egyre több sugaras szimmetriájú kovaalga faj él.

IGH1-DAZ-5, 127 – 82 cm; (920 – 570 kalibrált BP év)

900 kalibrált BP évnél nagy változás történik az üledékben, a planktonikusként ismert *Asterionella formosa* egyeduralkodóvá válik, visszaszorulnak a perifitikus diatómák, de a bentonikusak (*Staurosirella*, *Staurosira*, *Fragilaria construens*) relatív gyakorisága nő.

Az utolsó 600 kalibrált BP év paleolimnológiai történetét az SC4 fúrás alapján elemezzük. Három szignifikáns zónát különített el a CONISS osztályozó eljárás.

IGH-SC4-DAZ-1 (84 – 33 cm; (600 – 130 kalibrált BP év)

A zóna három alzónára oszlik: az első és harmadik nagyon hasonló és lényegében megegyezik az IGH fúrás felső szegmenésével, ami nem meglepő hiszen egymást követik: a perifitikus *Achnantheidium minutissimum* dominál, de a szintén perifitikus *Encyonopsis* fajok is jelentős mértékben járulnak hozzá az összegyedszámhoz. 350 kalibrált BP évnél (ez az történelmi időkben 1650 évnél felel meg) a perifitikus diatómák visszaszorulnak az üledékben és a planktonikus *Asterionella formosa* és néhány bentonikus forma tör előre, de csak egyetlen mintában.

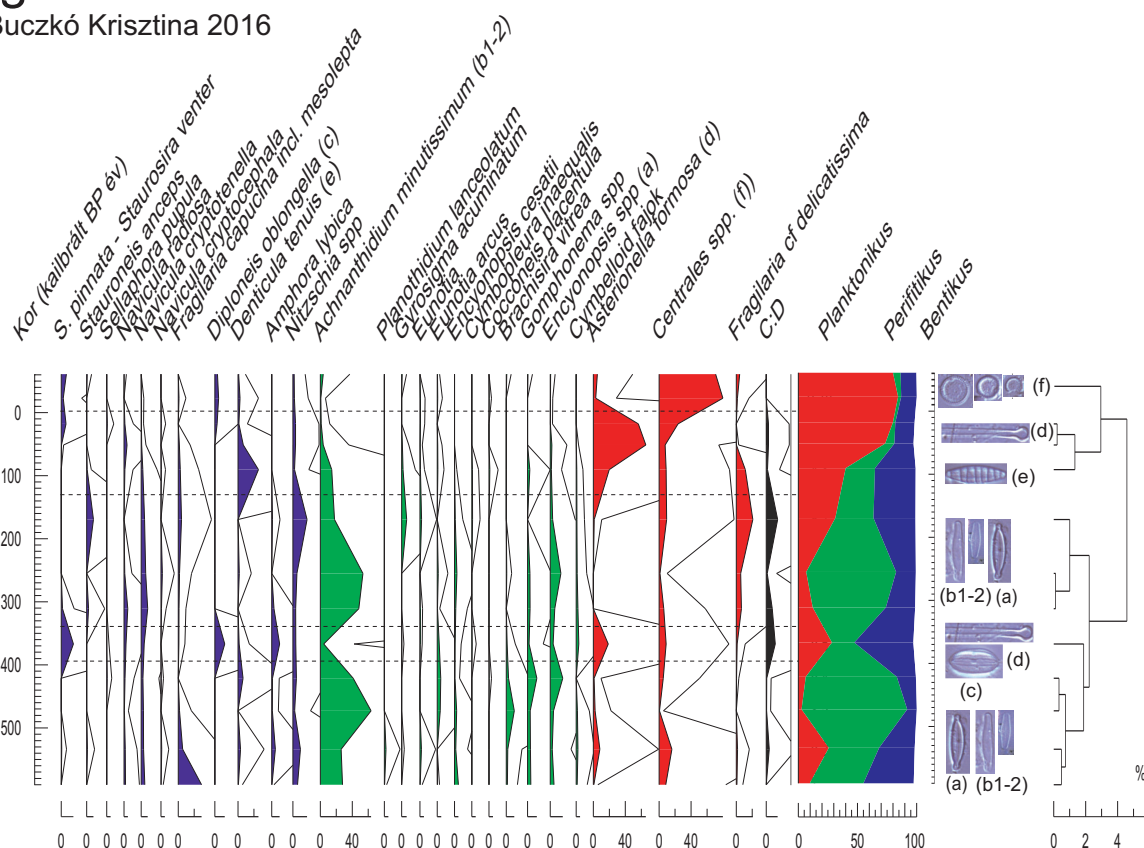
IGH-SC4-DAZ-2, 33 – 15 cm; (130 – 0 kalibrált BP év)

Ez a zóna egyértelműen az *Asterionella formosa* zónája. A zónában fokozatosan eltűnik az *Achnantheidium minutissimum* és határozott csúcsot ad a *Denticula tenuis*.

IGH-SC4-DAZ-3, 15 – 0 cm; (0 – (-60) kalibrált BP év)

Ighiel-tó 940 m a.s.l. IGH-SC4

Buczkó Krisztina 2016



51. ábra. Az Ighiel-tó SC4 (rövid) fúrás domináns kovaalgáinak változása az elmúlt 600 év során; az életformák szerinti csoportosítás alakulása és a CONISS elemzés dendrogramja. A zónákra jellemző főbb fajok közül néhányat méretarányos tüntettünk fel.

Az utolsó 60 kalibrált BP évre a sugaras szimmetriájú kovaalga fajok dominanciája (*Stephanodiscus hantzshii*, *Pantocsekiella ocellata*, *Cyclotella* spp.) jellemző. A legtöbb egyed mérete jellemzően 20 μm alatti.

A közeljövőben mind taxonómiai értelemben, mind az időfelbontás tekintetében nagy felbontású elemzés készül az IGH-SC4 fúrásról, és remélhetőleg pontosabb képet kapunk az emberi történelemmel már párhuzamosítható klimatikus eseményekről.

3.4. A Déli-Kárpátok diatóma közösségei

3.4.1. Fajgazdagság

A három hegység 40 tavából összesen 350 kovaalga taxont különítettem el. Mindhárom hegységben változatos, diverz diatóma együtteseket találtunk. A mintánkénti fajszaám a három hegységben közel azonos (40 körüli volt), de a minták szórása jelentősen eltért. A legkevesebb és legtöbb fajt tartalmazó mintákat két, egymáshoz közel eső tóból, a Párengben gyűjtöttük (Kövér 2016). A Carbunele tóban 23 míg a Calcescu tóban 73 fajt különítettünk el. A mintánkénti taxonszámok (vagyis, hogy mintánként leg-

alább hány faj különíthető el) elég jól becsülhetők, ugyanakkor annak eldöntése, hogy a különböző tavakban és hegységekben a hasonló fajok valóban konspecifikusak-e alaposabb tanulmányozást igényel. A három hegység negyven tavának kovaalga vizsgálata során a tavanként előforduló taxonokról részletes fénymikroszkópos dokumentáció készült (<http://buczko.eu/cryptic/DeliKarpatok/index.html>). A feldolgozás következő lépése az előforduló fajok nemzetségenkénti rendezése és a pontos, faj szintű, vagy az alatti határozás. A határozás során a legnagyobb nehézséget az jelenti, hogy az oligtróf fajok taxonómiája sokkal kevésbé ismert, mint a síkvidéki tavaké és folyóvizéké – amelyek szintén mindig mezo-eutrófok. Az előzetes, nemzetközi szakértőkkel történt konzultáció szerint nem csak Romániára, Európára hanem a tudományra nézve is tartalmaz új taxonokat. Sejtéseinket – miszerint új, eddig még le nem írt fajok vannak a mintáinkban - előzetesen megerősítették a nemzetségek szakértői (*Neidium* (Paul Hamilton), *Gomphonema* (Zlatko Levkov), *Staurosirella* (Eduardo Moreles)).

Kövér Csilla PhD értekezésében a statisztikai feldolgozáshoz a 350 elemű fajlistát 77-re csökkentettük (Kövér 2016). Az adatsoron főkomponens és redundancia analízis készült, aminek eredménye szerint a kovaalga közösségek határozott elválást mutattak a hegységek szerint, leginkább a Fogarasban található tavak különültek el, de a retyezati tavak is jó egyezést mutatnak (Kövér 2016).

3.4.2. A hegységekre jellemző diatóma közösségei

Ha hegységenként összevonjuk a tavakban talált diatómákat, a három hegység kovaalga együtteseinek dominancia viszonyai nagyon eltérő képet mutatnak.

3.4.2.1. Retyezát

Az *Aulacoseira alpigena* és a *Psammothidium curtissimum* a két legjellemzőbb faj a Retyezátra. Ezek minden mintában megtalálhatóak voltak. Jóval kisebb arányban, de jelentős a *Staurosira venter* és a *Psammothidium scotica* valamint az *Aulacoseira paffiana* meglelte. Kiseb arányban, *Stauroforma exiguiiformis*, *Psammothidium subatomoides* gyakori ezekben a tavakban. Néhány jellegzetes taxont a Függelék 64. ábrán mutatok be.

2016-ban a Retyezát 58 állandó tava közül huszonhárom gleccsertavának diatóma flórájáról részletes monográfiában számoltam be. A fahatár fölött elhelyezkedő tavak (1740–2122 a.s.l.) legmélyebb pontjáról gyűjtött üledékmintákban vizsgáltam a diatóma közösségeket. A korábban közölt eredmények nomenklaturai revíziója után összefoglaltam a hegység kovaalga flóráját, a két legnépesebb nemzetség, az *Eunotia* és *Pinnularia* képviselői nélkül, amelyek később kerülnek publikálásra. Ebben a munkában elsősorban a kis méretű fajok (<20 µm) tisztázására és dokumentálására törekedtem, amelyek határozásához a szkennig elektron mikroszkóp sokszor elengedhetetlen. 171 taxont határoztam meg; ebből a 85-ről adtam részletes LM és SEM dokumentációt. 35 további taxont fénymikroszkóp segítségével mutattam be. Összesen 752 fény- és 188 szkennig elektronmikroszkópos kép illusztrálja az összefoglalót. Így, a korábbi adatokkal együtt 219 kovaalga vált ismertté a Retyezátból. Részletes fajleírás nélkül bemutattam egy *Humidophila* és *Staurosira* fajt, amelyek taxonómiai pozíciója még tisztázásra vár. Bevezettem egy új kombinációt az *Achnanthes helvetica* var. *minor*-ra, mint *Psammothidium helveticum* var. *minor* (Buczko 2016b).

3.4.2.2. Páreng

A három hegység közül a Páreng diatómaflórája jellemezhető a legnehezebben, mivel sok tóról állapítottuk meg, hogy egyedi, csak abban a bizonyos tóban dominál a pl. a *Ta-bellaria flocculosa*, a *Pinnularia microstauron* vagy *Humidophila schmassmannii* (Kövé 2016). A dominanciaviszonyok tekintetében elmondható, hogy a hegység legtöbb tavában, jelentős mennyiségben találtunk a *Staurosira venter*-t. Ez az apró, kozmopolita, pionír faj, sok hegyi tóban megtalálható. A Páreng-hegységre mintáink alapján a legjellemzőbb a *Pseudostaurosira pseudoconstruens*, amely a két másik hegység tavaiból teljesen hiányzik. A *P. pseudoconstruens*-t a lengyel Tátrából írták le, és ott gyakori is (Marciniak 1986).

A Párengben találtuk a legfajszegényebb (Carbunele) és a legfajgazdagabb (Calcescu) tavakat is. Oltean 1963-ban közölt egy listát az áltunk leggazdagabbnak talált tó, a Calcescu diatómaflórájáról, amelyben 110 taxonról számol be.

3.4.2.3. Fogaras

A Fogaras hat tava közül öt sok hasonlóságot mutat, míg a 13 méter mély Caltun tó teljesen más – a retyezati tavakkal szinte megegyező kovaalga közösségnek ad otthont (*Psammothidium* és *Aulacoseira* – főleg *A. alpigena* – fajok dominanciája). Erre a jelenségre nem találtunk magyarázatot. A hegység jellemzését az öt tó alapján, a Caltun elhagyásával adjuk meg. A hegység kovaalgái közül a *Staurosirella pinnata* a domináns vagy szubdomináns a tavakban. Az *Achnanthidium* fajok (*A. minutissimum*, *A. lineare*), az *Encyonema* fajok (főleg *Encyonema minutum*) szintén gyakori, vagy akár domináns és több *Nitzschia* faj is megtalálható a mintákban. A planktonikus formák közül a *Fragilaria gracilis*-t, *Discotella stelligera/pseudostelligera*-t és az *Asterionella formosa*-t találtam nagyobb arányban a Fogarasban. A nem túl mély tavakban a planktonikus formák magas aránya, a ciszta/diatóma arány alacsony értéke (vagy akár a ciszták teljes hiánya), a *Nitzschia* fajok jelenléte a nyílt vízben hozzáférhető magasabb tápanyagtartalommal hozható összefüggésbe. Ugyancsak az emberi hatást bizonyítja az olajszármazékok elégetéséből keletkező égéstermékek (SCP) az üledékből (66. ábra 31. kép). A Fogaras-hegység kovaalga közössége tipikusan magashegyi, arktikus-borealis fajokból áll.

A ritka fajok közül említést érdemel az *Achnanthes ventralis* (66. ábra 19-20. kép), *Navicula detenda* (66. ábra 27. kép). 30. *Encyonopsis* sp. (66. ábra 30. kép). Ez a három faj új Románia flórájára (Cărauş 2012).

Összességében a Fogarasi havasok tavaiban élő domináns diatóma együttese nagy hasonlóságot mutatnak a lengyel Tátra diatóma közösségéhez (Kawecka & Gajas 2003).

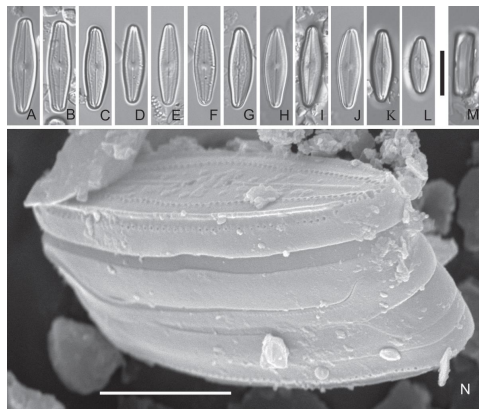
3.5. Florisztika/Biogeográfia

Ebben a fejezetben a kovaalgák recens biogeográfiájához kapcsolódóan két munkám eredményét mutatom be.

3.5.1. *Humidophila fukushimae* európai előfordulásáról

A déli-Kárpátokban diatómák biogeográfiai eredményei közül elsőként egy ritka faj második európai előfordulásáról számoltunk be (Kövé et al. 2015). A faj alaposabb ta-

nulmányozása után derült ki, hogy taxonómiai pozíciója is revideálásra szorul.



52. ábra. *Humidophila fukushimae* fénymikroszkópos (A-M) felvételek a Negru tóból. A szkennung elektron-mikroszkópos képen jól láthatóak az övi szalagok. (skála 10 μm és a SEM képen 5 μm)

adatbázisban, az AlgaeBase-ben 65 *Diademesis* taxon található, míg a Kaliforniai Akadémia munkatárai által összeállított névkatalógusban 75 nevet találunk (Fourtanier & Kociolek 2014) – bár ezek egy része vélhetően szinonim.

A Déli-Kárpátokban 3 tóban találtuk meg a fajt, a Páreng-hegység Rosiile tavában valamint a retyezati Negruban és Peleagaban. Mindhárom tóban ritka, a legnagyobb relatív gyakorisága a Negruban volt, de itt is kevesebb mint 3%.

A részletes morfológiai leírás Kövér et al. 2015-os munkájában található. A kelet-kárpáti populáció néhány tulajdonságában eltér a fajleírásban szereplőtől (a vázak kisebbek, a sávok száma magasabb (38–40/10 μm míg a leírásban 34–36 /10 μm szerepel) valamint a héjak belső oldalán található mélyedések sem olyan kifejezettek, mint ahogy a fajleírásban szerepel. A fajt formálisan átsoroltuk: *Humidophila fukushimae* (Lange-Bertalot, M. Werum et Broszinski) Buczkó & Kövér comb. nov.

A fajt az Egyesült Államokban fekvő Shenandoah Nemzeti Parkból írták le (Lange-Bertalot & Werum 2001). A fajlírásán kívül egyetlen másik előfordulása az olasz Alpok Grotta Guernica forrásból ismert (Cantonati & Spitale 2009), de itt is nagyon kis relatív gyakoriságú volt (0,2%) csakúgy, mint a mi mintáinkban.

Florisztikai, biogeográfiai szempontból mindenképpen említésre méltó, hogy a *Humidophila* genusz tagjai aerofita/szubaerofita szervezetek – a nemzetség neve is erre utal, vagyis jól bírják a kiszáradást. Mi azonban a tavak legmélyebb pontján gyűjtött mintákban találtuk meg. Különösen meglepő ez a Negru esetében, ami 27,7 méter mély. Mivel az üledék sok szervesanyagot tartalmazott, elképzelhető, hogy erózió sodorhatta a tó partjáról a *H. fukushimae*-t tartalmazó közösséget a tó mélyére. Azonban az sem kizárható, hogy, bár morfológiai bélyegeit tekintve a *Humidophila* nemzetségbe tartozik, mégis képes nagyobb vízmélységben is megélni.

A kovaalgák biogeográfiájával kapcsolatban az egyik leggyakrabban felmerülő kérdés, hogy mennyire tekinthetőek kozmopolitának, ill. vannak-e egy-egy területhez köthetően élő (esetlegesen endemikus) fajok. Eredményeink egyrészt arra hívják fel a figyelmet,

hogy még Európában is feltáratlan a kovaalga flóra, másrészt bár – a fajok terjedése még számos kérdést vet fel – mégis egymástól nagyon távoli helyeken is előfordulnak azonos környezeti igényű fajok.

3.5.2. A *Kobayasiella* nemzetség a Kárpáti régióban

A fénymikroszkópban nehezen határozható, de mégis jellegzetes csoportot képeznek a *Kobayasiella* nemzetség fajai. Leginkább a körvonalaik, (megnyúlt, keskeny formák, többé-kevésbé egyenesek, általában fejecskések). A mintázatukból fénymikroszkópban szinte semmi sem látható, ami ezt jelzi, hogy a sávok száma 30 feletti.

A hasadékvonal helyzete és a fajok alapszimmetriája alapján a *Navicula* nemzetségbe sorolták és tárgyalták ezt a csoportot. Lange-Bertalot 1996-ban *Kobayasia* néven új nemzetséget állított fel számukra Hiromu Kobayasi tiszteletére (1926–1996), aki abban az évben, a Nemzetközi Diatóma Szimpóziumot előkészítő munka során szívrohamban halt meg. Azonban hamarosan kiderült, hogy a név már foglalt, a gombák egy csoportja (*Basidiomycetes*) már viseli a *Kobayasia* nevet. Így 1999-ban *Kobayasiella*-ra módosította a nemzetség nevet.

A nemzetségnek számos jellemzője van, amelyek azonban csak nagyobb felbontás mellett (szkenning elektronmikroszkóp) válnak vizsgálhatóvá. Ilyen a sávok irányultsága, a váz közepén sugarasak, majd hirtelen irányt váltva a sejtvégek felé fordulva rendeződnek (26. ábra). A vázak felülnézetében és oldalnézetében is jól megfigyelhető, hogy egy erősen kovásodott perem fut végig a kovaváz szélén. A hasadékvonal is nagyon jellegzetes, a sejtvégeken erősen hajlott, mindkét hasadékvonalvég ugyanabba az irányba fordul. Csak erre az egy nemzetségre jellemző törésvonal (kink) található a hasadékvonalán (26. ábra). A nemzetség névadója, Hiromu Kobayasi “umbilicus”-nak nevezte ezt a töréspontot (Kobayasi & Nagumo 1988), azonban korábbi ismereteim alapján feltűnt, hogy *Hyalodiscus* nemzetség jellemzésénél más értelemben használják az umbilicus kifejezést (Kaczmarska & Rushforth 1983.) Ez utóbbi, valaminek a közepe, közelebb áll a szó latin jelentéséhez, a köldökhöz. Az angolszász irodalomban talán a bütyök, csomó “notch” szó rokonai hozhatóak leginkább kapcsolatba a *Kobayasiella* nemzetség hasadékvonalán mindig megfigyelhető képlettel. (Vanhoutte et al. 2004). Könnyen összetéveszthető több más nemzetség kiméretű fajaival (többek között az *Adlafia*, *Nupela*, *Stauroneis* taxonokkal).

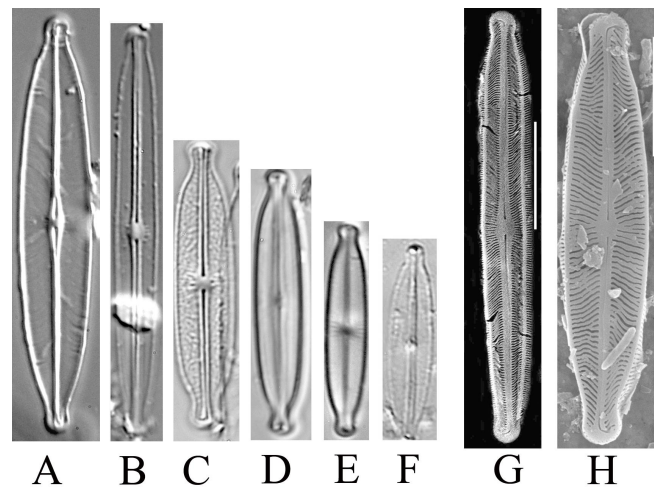
A nemzetség kozmopolita elterjedésű (Haworth et al. 1988, Kobayasi & Nagumo 1988, Vanhoutte et al. 2004), de eddig csak oligotróf élőhelyeken találták őket (Lange-Bertalot & Metzeltin 1996, Metzeltin & Lange-Bertalot 1998, Van de Vijver et al. 2002, Siver et al. 2005). Közép-Európában, a Kárpáti régióban kevés az oligotróf élőléhely, így ezen fajok vizsgálata mindenképp indokolt, hiszen vélhetően ritka, veszélyeztetett fajoknak kell tekintenünk őket (Németh 2005).

Hat *Kobayasiella* fajt különböztettem meg, közülük kettőt leírtam a tudományra új fajként, a részletes faj jellemzéseket a Diatom Research-ben jelentettem meg (Buczkó et al. 2009g).

- *Kobayasiella elongata* Buczkó et Wojtal (Buczkó & Wojtal, 2007)

Eddig csak a leírás helyéről a Szent Anna-tóból ismert

- *Kobayasiella madumensis* (Jørgensen) Lange-Bertalot



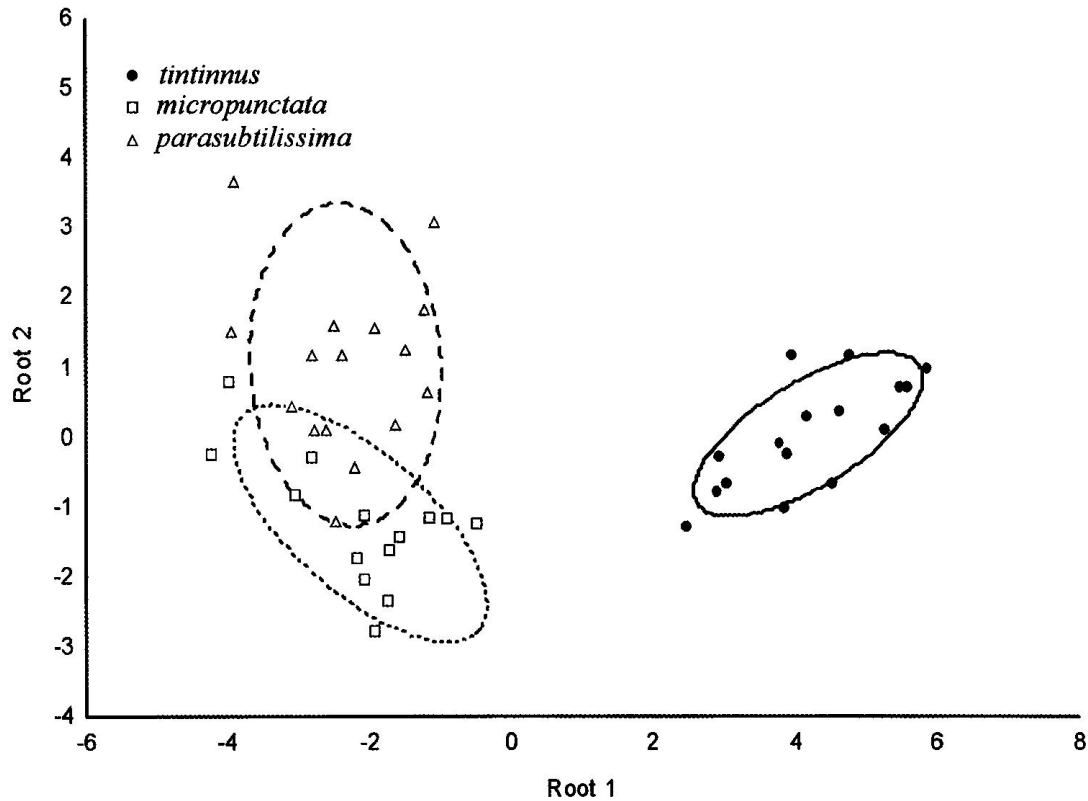
53. ábra. A hat kárpát-medencei *Kobayasiella* faj fénymikroszkópos képe, valamint a társszerzőimmel leírt *K. elongata* (G) és *K. tintinnus* (H) szkennning elektronmikroszkópban *Kobayasiella madumensis* (A), *K. elongata* (B), *K. subtilissima* (C), *K. parasubtilissima* (D), *K. micropunctata* (E) *K. tintinnus* (F)

Én végeztem és publikáltam először részletes, szkennning elektronmikroszkópos vizsgálatokat ezen a fajon. (A siroki lápon és a Szent Anna-tóban találtam meg)

- *Kobayasiella micropunctata* (H.Germain) Lange-Bertalot
Lange-Bertalot 1999, Iconographia Diatomologica, 6, p. 273.
A Grajka patak, az Öreghavas, Gyulai Havasok, Mlastin Dâmbul Negru, - La Pod.
- *Kobayasiella parasubtilissima* (H.Kobayasi & Nagumo) Lange-Bertalot
Lange-Bertalot 1999, Iconographia Diatomologica, 6, p. 274.
Fenyves-tető, Sirok, Mohos, Szent Anna-tó.
- *Kobayasiella subtilissima* (Cleve) Lange-Bertalot
Lange-Bertalot, Iconographia Diatomologica, 6, p. 268. 1999.
Sirok (14), Szent Anna-tó (18).
- *Kobayasiella tintinnus* Buczkó, Wojtal & R.Jahn nov. spec.
HOLOTYPUS: BP 1057 Magyar Természettudományi Múzeum
ISOTYPUS: B 40 0040 623 Berlin, IB T002 W. Szafer Botanikai Intézet, Lengyel Tudományos Akadémia
LOCUS TYPICUS: Szent Anna-tó

Diszkriminancia analízist végeztem az *K. tintinnus* és a hozzá méretben legközelebb álló két faj a *K. micropunctata* és a *K. parasubtilissima* között. A diszkriminancia analízis egy olyan statisztikai eszköz, amely a megfigyeléseket azok egyedi jellegzetességei alapján besorolja az előre definiált csoportok valamelyikébe (Podani 2000). Az előzetes határozás a klasszikus *Kobayasiella* bélyegek alapján történt: a vázak alakja, a hasadékvonal

végződés stb.). Ezután nyolc folytonos változó közül 3 bizonyult szignifikánsnak (a váz hossza TL, a sávok száma a váz középső részén NSM és a sávok szöge ANG), a modell szerint ezek 100%-os elválást adnak a *K. tintinnus* és a két közeli rokona között, míg a *K. micropunctata* és *K. parasubtilissima* között az elválás csak 87%. Mind a nyolc változó figyelembe vételével sem erősebb az elválás.



54. ábra. Három, egymáshoz közel álló *Kobayasiella* faj diszkriminancia analízisének eredménye (Buczko et al. 2009g) *Kobayasiella tintinnus* (n = 17), *K. micropunctata* (n = 14), *K. parasubtilissima* (n = 16). $D(3) \text{ Root } 1 = -0.11340 \text{ TL} + 0.24241 \text{ NSM} - 0.17079 \text{ ANG} - 1.76528$, $D(3) \text{ Root } 2 = 0.4386 \text{ TL} + 0.1913 \text{ NSM} + 0.0389 \text{ ANG} - 18.6578$.

Külön közleményben számoltam be a *K. micropunctata* és *K. parasubtilissima*, a nemzetség két leghasonlóbb faja közötti különbségekről és hasonlóságokról (Buczko 2007). A két faj teljes biztonsággal csak transzmissziós elektronmikroszkópban különíthető le, különösen a kisebb egyedek esetében. Ez utóbbi azért jelent gondot, mert mind az irodalmi adatok (pl. Kobayasi & Nagumo, 1988), mind a saját tapasztalataim alapján a *Kobayasiella* fajok gyakran együtt fordulnak.

4. Az eredmények értékelése

4.1. Koprolitba zárt diatómák a krétából

Magyarországon a kréta koprolitok (megkövesedett ürülék) átfogó elemzését Segesdi Martin végezte el, Ősi Attila témavezetése mellett. Munkája során a felső-kréta Csehbányai Formációból, Iharkúton feltárt, ősmaradványokban gazdag rétegéből több mint kétezer, méretük alapján gerincesektől származó koprolitot vizsgált, amelyeket a Magyar Dinoszaurusz-kutató Expedíció iharkúti ásatásain 2000 és 2012 között gyűjtöttek (Segesdi 2015, Segesdi et al. 2016). A koprolitok jelentősek megőrző közegként is, tehát jó eséllyel bukkanhatunk olyan csoportok maradványaira bennük, melyek az adott üledékképződési viszonyok között nem őrződtek meg más módon (Prasad et al. 2005).

A vizsgált koprolitok kémiai összetétele azt valószínűsíti, hogy húsevő állatoktól származnak, mégis több, a pollennél és diatómáknál nagyobb növényi maradvány került elő belőlük (magok, kutikula). Ezeket lehet, hogy véletlenül nyeltek le az állatok, vagyis nem tartoztak a fő táplálékforrásaikhoz, de az is elképzelhető, hogy részei voltak a tápláléknak és szándékosan ették meg őket, mintegy vegyes táplálkozást folytatva. Pollen szempontjából nem ez a legjobb megtartó közeg (Bodor & Baranyi, 2012), de a diatómák tekintetében ez a kevés maradvány is jelentős lehet, mert nem sok lelőhelyről ismerünk jól vizsgálható kréta diatómákat (Ambwani et al. 2003, Witkowski et al. 2011). A fénymikroszkópos vizsgálat során előkerült diatómák rossz megtartásúak, töredékesek, érdemi eredményekhez még több mintára és szkennning felvételre lenne szükség. Eddig a több hetes munka ellenére sem sikerült részletesebb elemzésre alkalmas mennyiségű vázat találnom.

Bár a növényevők a legtöbb szárazföldi ökoszisztémában felülmúlják a ragadozók számát, a tőlük származó koprolitok nagyon ritkák, mert egy növényevő állat ürüléke még sok olyan tápanyagot tartalmazhat, így a lebontó szervezetek elfogyasztják (Chin, 2007, Segesdi 2015, Segesdi et al. 2016). Az általunk vizsgált legtöbb koprolit valószínűleg vízi állatoktól származik, amelyek hamar betemetődhetnek. Ebből következően a legtöbb új információ a vízi életközösségekkel kapcsolatos. Jól ismert, hogy az algák terjedésében az őket fogyasztó állatok ürüléke is szerepet játszik (Atkinson 1970, 1971, 1980, Kristiansen 1996, Padisák et al. 2016). Joggal feltételezhetjük, hogy ha az állat vízi növényekkel táplálkozik, és a vízi növény szárán algabevonat képződik (mint ahogy ma így van: a nyákos bevonatot képző kovaalgák nemcsak a nád és gyékény vízbe merülő szárán tömegesek, de az egyéb hínárnövényzeten is) akkor ezt a bevonatot is megeszi az állat. A kovaalgák szilícium-dioxidból álló váza savaknak ellenálló, csak magasabb pH értéknél (9,5 felett) oldódik fel. Tehát jó eséllyel meg kell találnunk az ürülékben a diatómát, mint ahogy Atkinson (1970, 1971, 1980) munkái is bizonyítják, hogy a kovaalgák pl. a kacsák tápcsatornáján át tudnak haladni.

Az általam vizsgált koprolitok három méretkategóriájában más-más maradványok őrződtek meg, utalva arra, hogy az iharkúti fauna diverz, változatos életmódú, gazdag

közösség volt. Az összesen 14 váz megtalálása reményre okot adó eredmény. Várható volt az *Aulacoseira* nemzetség előfordulása a krétában, de fragilaroid formákra vonatkozó irodalmat még nem találtam, tehát ez jelentős új eredmény. A koprolitokba zárt diatómák – melyek nem fosszilizálódtak másképp a lelőhelyen – még sok új információt adhatnak a kréta diatóma kutatást illetően (Segesdi et al. 2016). Tudomásom szerint ez a legrégebbi magyarországi, sőt kárpáti diatóma adat.

4.2. Diatómák a neogénben

A kárpáti régió fosszilis algaközösségeit a 19. századtól kezdve rendszeresen és magas szakmai szinten vizsgálták. Elsősorban Pantocsek József, Hajós Márta és Zdenka Řeháková munkásságának köszönhetően a felszíni kibukkanások és a fúrásokból származó diatómás kőzetek előfordulása is jól dokumentált. A kovaalga kutatást a kezdeti időkben a tudományos megismerés vágya hajtotta, később a potenciális nyersanyagok keresése miatt a Magyar Állami Földtani Intézet biztosított anyagi háttérrel az egész ország területének és mélyének megismerésére Magyarországon (Hajós 1986). Az akkor Csehszlovákiában is intenzíven folyt a feltáró munka (Řeháková 1965, 1971, 1980). Az utóbbi 30–40 évben az ipari geológiai vizsgálatok jelentős csökkenése miatt a kovaalgákra vonatkozó kutatások lényegében megszűntek a kárpáti régióban. Pedig egy-egy csoport filogenetikai vizsgálatához, a bélyegek fejlődéséhez a fosszilis formák ismerete jelentősen hozzá tud járulni, vagyis a rendszerezés nem képzelhető el az evolúcióbiológia eredményeinek ismerete és figyelembevétele nélkül (Podani 2015). A neogén diatómákon végzett munkám eredményei egyrészt kvalitatív rekonstrukcióra alkalmasak, másrészt bizonyos, evolúciós jelentőséggel bíró bélyegek (csúcsi pórusmező) evolúciójához járulnak hozzá.

4.2.1. Neogén fragilaroidok diatómák

A minket körülvevő (recens) kovaalgák egyik legszembetűnőbb jellemzője – amire a laikusok ugyanúgy felfigyelnek mint a szakemberek – szabályosság, a szigorú rend amely szerint rendeződnek az aerolák, a sávok, ahogyan az egyes vázak láncokká szerveződnek össze. A kapcsolódó szerkezetek (tüskék, kapocsszerű képletek, egymásba kulcsolódó nyúlványok) szigorú rend szerint épülnek fel. Ahogy azonban az időben távolodunk, ez a szabályosság, tökéletes szimmetriák gyakran sérülnek (ld. eocén és oligocén diatómák Hajós 1976). Talán kevésbé feltűnő, de bizonyos szabálytalanság a miocén diatómáknál is megfigyelhető. A *Fragilariforma Hajósiae* esetében is feltűnő a sávok bizonyos mértékű fúziója, amit ősi bélyegnek is tekinthetünk. Ugyancsak kimutatható némi szabálytalanság, vagyis ez a bélyeg megtalálható a *Fragilariforma fossilis*-nál is.

A fragilaroid fajok (arafid kovaalgák, vagyis nincs hasadékvonaluk) taxonómiája folyamatosan változik, és messze nem tekinthető letisztultnak pl. (Williams & Round 1987, Lange-Bertalot 1989, 1993, Ognjanova-Rumenova et al. 1994, Ognjanova-Rumenova 2006, Williams & Morales 2010, Morales et al. 2014), ugyanakkor tömegességük miatt nagy az igény a fajok mind jobb megismerésére. A jelenleg elfogadott trendek szerint egyre finomodik a taxonómiájuk, egyre több faj és nemzetség kerül leírásra, amit nem feltétlenül követ a korábban leírt fajok átsorolása. A neogénben *Fragilaria* sensu lato csoport kifejezetten forma-gazdag, változatos, diverz. Az erősen kovásodott robusztus formák jelentős része vélhetően a *Staurosirella* nemzetség körébe tartoznak, de formális átsorolásuk további

munkát igényel. Ilyen többek között a középső-miocénből leírt, a mai Szlovákia területén található Močiar diatomitból leírt *Staurosira harrisonii* var. *fossilis*, amit később a Lutilai anyagból is közöl Pantocsek. Hasonló habitusú, a cseh Mydlovary-ról közölt *Fragilaria leptostauron* var. *fossilis* valamint a mecseki magyaregregyről leírt *Fragilaria leptostauron* var. *elongata* (Hajós & Pálfalvy 1963), amit később az osztrák Aflenz medencében is megtalált és biosztratigráfiailag értékelt (Hajós 1970) – így a taxon megléte alapján azonos korúnak tekintette a két üledéket. Hajós Márta számos robusztus *Fragilaria* fajt mutatott be publikációban, amelyek szinte kivétel nélkül formálisan nem kerültek leírásra, így nem ezek a megjelentetések nem érvényesek, nomen nudum-ként kell tekintenünk a Botanikai kód szerint (Williams & Buczkó 2016).

Hajós Márta tevékenysége előtt tisztelettel kell adóznunk, hiszen a MÁFI munkatársaként évenként nagyszámú anyagvizsgálatot, mintafeldolgozást kellett elvégeznie, miközben a tudományos életben is aktívan részt vett, számos nemzetközileg jegyzett cikke van. Mindenképpen a tudományterület hasznára vált, hogy, ha máshogy nem is, néhány fotó erejéig bemutatta ezeket a novumkat. A Hajós Márta három publikációjában szereplő, összesen 50 fajnévről megállapítottuk, hogy közülük összesen 6 taxon került formális leírásra Hajós (1973a, 1974) és Hajós & Řeháková (1974). A taxonok státuszát tisztáztuk (Williams & Buczkó 2016).

4.2.2. A csúcsi pórusmező jelentőségéről

A csúcsi pórusmező a kovaváz finoman lyuggatott része, pórusokból áll, a váz maga ennek köszönhetően perforált. Mukopoliszaharidok választódnak ki ezeken a lyukacsákakon, amelyek aztán kocsonyás nyélként, rögzítő képletekké állnak össze. A kovaalgák ezek segítségével tudják lehorgonyozni magukat a szilárd alzathoz. A csúcsi pórusmező jelenlétét ezért a rögzült életmóddal hozzák összefüggésbe (Spaulding et al. 2010). Jól fejlett, jellemző csúcsi pórusmezője a gomphonemoid és a cymbelloid diatómák egy részének van. A csúcsi pórusmező segítségével a testvérszövetek gyakran egymás közelében maradnak, csokorszerű képleteket hozva létre. Filogenetikai kutatásokban a csúcsi pórusmező megléte vagy hiánya kiemelt fontossággal bír, és alkalmazhatósága széles körben elfogadott (Kociolek & Stoermer 1988, Williams & Round 1988a, 1988b, Round et al. 1990, Kooistra et al. 2007, Kermarrec et al. 2011).

Krammer (2002a) szerint a *Cymbella* sensu stricto nemzetség egy önmagában homogén csoportot alkot. Jellemző, az ide tartozó fajokra, hogy alakjuk cymbelloid, a terminális hasadékvonal végek a háti (dorzális) oldal felé fordulnak, valamint jellemző, váz mindkét végén van csúcsi pórusmező, illetve a stigmák jelenléte is általános. A lényegi különbség a *Cymbella* és *Cymbopleura* nemzetségek között a csúcsi pórusmező megléte vagy hiánya. Mivel a *Cymbella latesriata* rendelkezik csúcsi pórusmezővel – még ha az kicsi is – helye egyértelműen a *Cymbella* s.s. nemzetségben van. Krammer átsorolása a *Cymbopleura* nemzetsége nem állja meg a helyét.

Hasonló esetről számol be Reichardt (2011). Krammer áthelyezte a *Cymbella diminuta*-t a *Cymbopleura* nemzetségbe, mint *Cymbopleura diminuta* csupán fénymikroszkópos vizsgálat alapján. Reichardt (2011) részletes szkennning elektronmikroszkópos vizsgálatai bizonyították a csúcsi pórusmező jelenlétét, így a faj érvényes neve *Cymbella diminuta* kell, hogy legyen.

A fenti esetek arra hívják fel a figyelmet, hogy a kellő vizsgálatok nélküli átsorolásokat

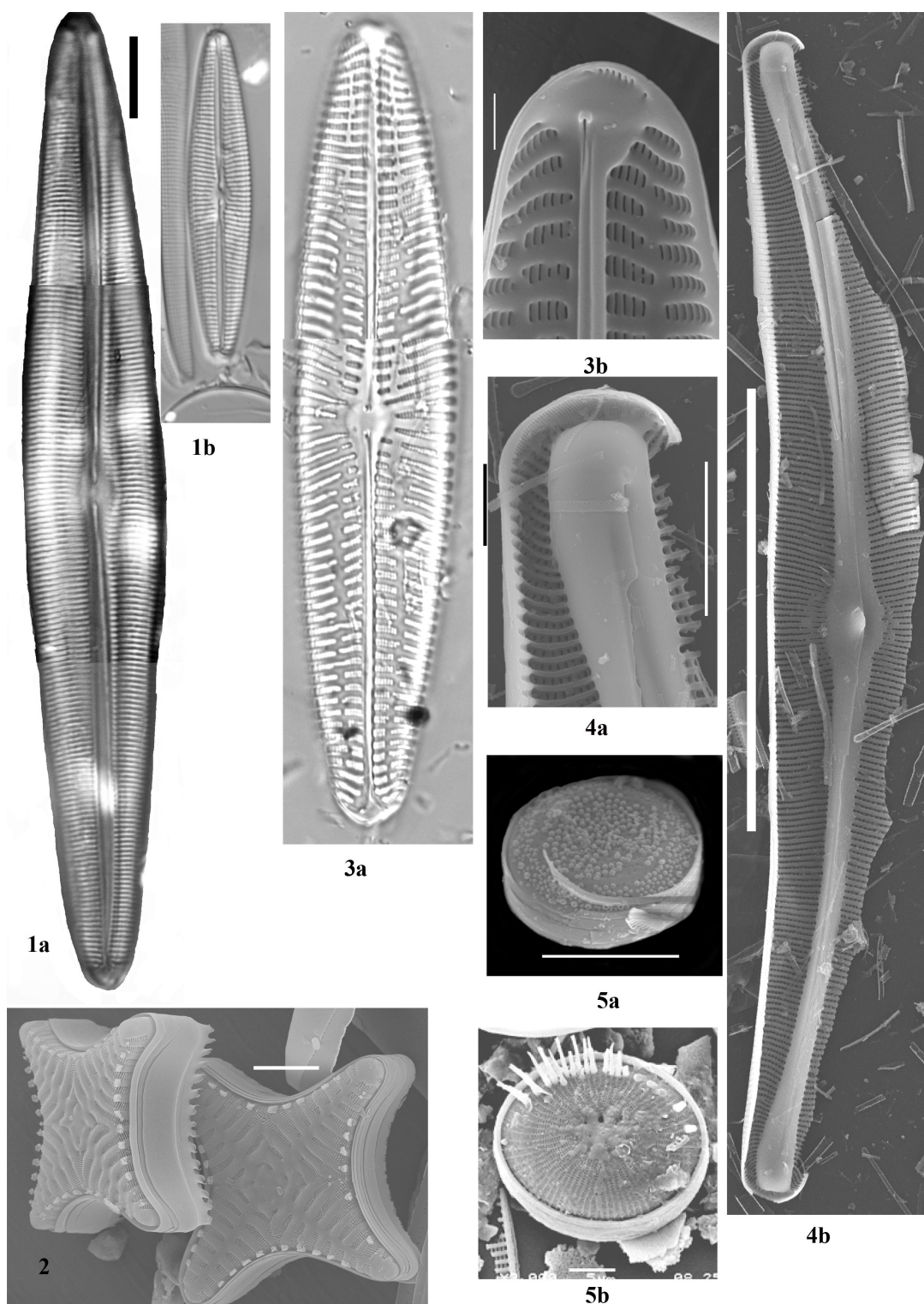
kerülni kell, és csak a fénymikroszkópos vizsgálatok alapján nem lehet fajleírást végezni a cymbelloid kovaalgáknál (Le Cohu et al. 2011). A kihalt fajoknál minden esetben a morfológiára kell hagyatkoznunk, itt a genetikai módszerek alkalmazása nem hozhat áttörést, mint sok más, egymáshoz hasonló fajok esetében (v.ö. integratív taxonómia; Dayrat 2005).

4.2.3. A vulkanizmus lenyomata a diatómákon

A Nyugati-Kárpátok neogén medencéinek fejlődése a Kárpátok hegységképződésével szorosan összefügg. A neogénben a vulkanizmus intenzív volt, a tektonikai mozgások következtében nagy vertikális átrendeződéseket feltételeznek. A kovaföldek előfordulását a geológusok a vulkáni aktivitás kísérőjeként fogadják el (Lexa et al. 1998, Harzhauser & Piller 2007, Kováč et al. 2011, Pipík et al. 2012). Az általam vizsgált üledékek kovamoszatainak kora ezért viszonylag jól ismertek: a mai Szlovákia területéről származó minták középső-, felső-szarmata korú (12 millió éves) illetve Jastraba a szarmata/pannon határon (11,6 millió éves) helyezkedik el (Lexa et al. 1998, Kováč et al. 2011). A dúbravica üledék a kora-badeni és középső-szarmata (15 – 12,5 millió évek, között jöhetett létre (Lexa et al. 1998).

A szilíciumban gazdag vizek lehetővé tették, hogy nagyméretű, szinte gigantikus formák fejlődjenek ki a tavakban.

A *Navicula haueri* legjellemzőbb bélyege - a sávokat megszakító hialin szakaszok megléte - két, ma is élő fajnál figyelhető meg. Ez egyik a *N. lacusbaicalis* – mint a neve is mutatja – a Bajkál tóban él, míg másik, a *N. perturbata* az Ohrid tó endemikus faja (Lange-Bertalot 2001, Levkov et al. 2008, Kulikovskiy et al. 2012). A Bajkál tóban mintegy 25 millió évvel ezelőtt jelent meg a *N. lacusbaicalis*. Az Ohrid-tó szintén az ősi tavak közé tartozik, több mint 3 millió éves története van. Levkov et al. (2008) a két faj összehasonlító elemzése alapján közel rokon fajoknak tekintette őket. Tehát, mindkét jelenleg is élő rokonnak gondolt taxon viszonylag régen jelenhetett meg. A *N. haueri* a maga 12,5–11 millió éves korával és viszonylag széles elterjedésével ehhez a rokonsági körhöz tartozik. 2006-ban Bulgária területéről, neogén üledékekből két hasonló fajt írt Lange-Bertalot és Metzeltin (2006), ezzel kiterjesztve Navisantiqua alszekció elterjedési adatait a Balkánra is. Lange-Bertalot (2001) említi, hogy a nagy, robusztus vázak képzéséhez vélhetően más anyagcsere utak, más energia felhasználás járulhatott. Finkel et al. (2010) szerint a tengervíz szilícium koncentrációja és a vázak szerkezete között szoros összefüggés mutatható ki. Javasolja a diatóma vázvastagság mérésének bevezetését, mint a tengervíz felszíni szilícium-tartalmának becslésének új proxy-ját a kainozoikumban (ez az „emlősök kora” 65,6 millió év előtt kezdődött és ma is tart). A *N. haueri* ugyan édesvízi faj, de talán az édesvízben is a szilícium bőség – ami a vulkáni tevékenység kísérője lehet, hozzájárulhatott az erősen kovásodott, robusztus, nagyméretű vázak képzéséhez (Harzhauser & Piller 2007, Kováč et al. 2011, Pipík et al. 2012). A szilíciumban gazdag vizek lehetővé tették, vélhetően ideális körülményeket biztosítottak a nagyméretű, szinte gigantikus formák kifejlődéséhez. Az egyik ilyen feltűnően nagy vázú diatóma a (hossza meghaladja a 200 μm -t) a *Cymbella sturii*, ami mai tudásunk szerint a dúbravica lelőhely endemikus faja. A méretén túl az erősen kovásodott váz feltűnő rajta, elsősorban a hasadékvonal csatorna körül, a sternum megerősödése feltűnő (55. ábra). Hasonló jellegű, erősen kovásodott diatóma közösségről számol be a vulkáni működéssel összefüggésben



55. ábra. A szilíciumbőrség lenyomata a neogén diatómákon. 1: méretnövekedés „gigantizmus”. 2: robusztus, erős vázak képzése, 3: a sávok szilícium-dioxiddal telítődnek, 4: a tartószerkezetek erősödése, a hasadékvonal körüli részek vastagodása, 5: tüskék, csomók, gömbök, rudak a vázakon. (1a. *Navicula lucida* és 1b. *N. jakovljevicii*, mint két rokon faj méretkülönbsége; 2. *Staurosirella grunowii*, 3. *Navicula hauerii*, 4: *Cymbella sturrii*, 5a. *Spicaticribra minuta* (Erdőbénye), 5b. *Cyclotella* sp. Metohia medence (Ognjanova-Rumenova)

az eocénből Wolfe et al. (2006) valamint Witkowski et al. (2011) kréta üledékekből.

A *Cymbella latestriata* erősen kovásodott, vastag, robusztus vázai is beleillenek ebbe a sorba. A csúcsi pórusmezővel rendelkező fajok rögzülten élnek. Arra azonban nem tudunk választ adni a jelenleg rendelkezésre álló adatok alapján, hogy a *Cymbella latestriata* apró pórusmezője hogyan szolgálhatta a fajt. Vajon, egy, korábban nagyobb méretű pórusmező redukciójának, vagy pedig éppen növekedésben lévő pórusmező fejlődésének egy fázisa őrzött meg a lutillai üledékben. Vagyis, kérdés, hogy a *Cymbella latestriata* lebegő életmódból vált rögzültté vagy fordítva, a hozzáférhető alzatért folytatott harcban inkább a lebegő életmód felé fordul, amit könnyebben tudnak az egyes vázak megvalósítani, mint az egymáshoz kapcsolódó, kolóniává szerveződött egyedek.

Összegezve, a főleg kovavázak szervezetekből álló üledékes képződmények, „a kovaföldek” a Kárpáti hegységképződés során jöttek létre. A neogénben a vulkáni aktivitás nőtt, szilíciumban gazdag tavak jöttek létre, amelyekben nagyon gazdag, változatos, diverz algaközösségek éltek. A 19. századi vizsgálatok (Grunow 1882, Pantocsek 1892) is utalnak az endemizmusokra, és az utóbbi években végzett, olykor nemzetség revíziókra irányuló munkák is ezt erősítik meg (pl. a *Diploneis* nemzetség esetében, - v.ö. Jovanovska et al. 2014, Ognjanova-Rumenova & Buczkó 2010). A diatóma taxonómiával foglalkozó szakemberek között jól ismert, hogy ezen lelőhelyeknek a diatóma fajainak megismerése nagyban hozzájárul egy-egy csoport variabilitásának feltárásához, taxonómiájának tisztázásához.

4.2.4. Méretredukció

Láttuk, hogy a Kárpát-medence fejlődése során a vulkanizmus meghatározó szerepet játszott és az akkori tavak vizében magas volt a hozzáférhető szilícium tartalom (Hajós 1986). A miocén átlagosan magasabb hőmérsékelt, a vázak építéséhez szükséges hozzáférhető szilícium lehetővé tette, hogy szinte gigantikus formák alakuljanak ki. A vulkáni tavak élete geológiai értelemben nagyon rövid, ezért nincs arra lehetőségünk, hogy leszármaszási sorokon vizsgáljuk, hogy a *N. lucida* folyamatosan egyre kisebb lesz ahogy csökken a vulkanizmus intenzitása és ennek következtében a szilícium is nehezebben hozzáférhető a diatómák számára, és így a gyengébben kovásodott, kisebb formák lesznek versenyképesebbek. A kovás üledékek szórványos előfordulása miatt ezek nehezen megválaszolható kérdések, mivel a legtöbb ilyen folyamat csak drága fúrásokban lenne vizsgálható. Taxonómiai kérdésekre választ adó fúrások mélyítése ritkán tartozik a prioritások közé.

A kovaalgák biogeográfiai vizsgálatát is kettősség jellemzi. Egyrészt a részletes flóraművek készítése során – szinte mint egy melléktermék – számos fajt írnak le a specialisták (Potapova & Hamilton 2007, Novais et al. 2009, Levkov et al. 2008, stb. stb) ugyanakkor a gyakorlatban dolgozók limitált fajkészlettel dolgoznak, általában egyetlen határozót használva (Hofmann et al. 2011). Tehát annak ellenére, hogy a világ, ezen belül Európa számos laborjában és felügyelőségén sok szakember határoz kovaalgát, egy-egy faj tényleges elterjedéséről alig vannak megbízható adataink (Kaštovský et al. 2010).

Mindeközben a folyamatosan változó környezetünkben olyan kérdésekre kell választ adnunk, hogy az invazív, terjedő, vagy éppen a veszélyeztetett, eltűnőben lévő fajok populáció méretére hogyan alakul (Blanco & Ector 2009). A mikrovilágban, az egyik ilyen, jól ismert, hírhedt faj a *Didymosphaenia geminata* (Blanco & Ector 2009)

A *Navicula jakovljevichii* kapcsán láttuk, hogy a Balkán-félszigetről írták le, hazánkban 2005-ben találtam először, a 21. században Európa-szerte egyre több helyről számol-

nak be az előfordulásáról (Coste & Ector 2000, Blanco & Ector 2009, Kaštovský et al. 2010, Jellyman et al. 2011, Beltrami et al. 2012, T-Krasznai et al. 2014). Mint láttuk, magyarországi elterjedése az *Elodea nuttallii*-hoz kötődik. Maga a *E. nuttallii* is invazív faj, egyre inkább szorítja ki a kanadai átokhínárt (Ráth et al. 2003). A folyamatosan gyűlő adatok alapján lehet majd eldönteni, hogy a két invazív növényről van-e szó, terjedésük között van-e valamilyen kapcsolat, vagy együttes megjelenésük és terjedésük a magyar flórában és vegetációba véletlen egybeesés-e.

4.3. Késő-negyedidőszak

4.3.1. A négy vizsgálati terület florisztikája

A négy retyezáti fűrásból feljegyezett mintegy 350 faj pontos határozása még számos új, érdekes adattal szolgálhat a jövőben. Az *Aulacoseira* nemzetség és a korábbi taxonómiai koncepciók szerint a *Fragilaria* s.l., vagy általánosabban fogalmazva a “fragilaroid” genuszok (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma*, *Staurosira*, *Staurosirella*) fajai a leggyakoribbak az általam vizsgált fűrásokban. Ugyancsak jellemzőek és tömegesek olykor a monorafid (*Psammothidium*, *Planothidium*, *Karayevia*, *Achnantheidium*) fajok a vizsgált tavakban. Ezeken kívül a *Diatoma mesodon* relatív gyakorisága volt a mintákban meghatározó.

A Balaton kovaalga flórája: Annak ellenére, hogy a Balaton központi helyet foglal el a hidrobiológiai kutatásokban, nincs naprakész adatsor a tó diatómáiról. Mivel számos intézmény és laboratóriumban kiválóbbnál kiválóbb szakemberek dolgoznak a Balaton kutatásban, ezért a Balaton diatóma flórájának értékelése nem része ennek a dolgozatnak.

A Szent Anna-tó: A tó holocén flórájában a legtöbb faj acidofil, oligotróf-disztróf (van Dam et al. 1994). A Szent Anna-tó flórája alapvetően különbözik a Kárpátok többi tavában felhalmozott üledékekben talált diatóma közösségektől (Lotter & Hofmann 2003, Tolotti 2001, Schmidt et al. 2004a 2004b, Buczkó 2016, Ognjanova-Rumenova et al. 2009). Az okok között első helyen az alapkőzet lehet, de a tó geomorfológiai helyzete (a Kárpátok utolsó nyílt vízzel rendelkező krátertava) is hozzájárul ehhez. Az *Eunotia* és *Pinnularia* fajok mellett az aciofil *Kobayasiella* nemzetség a legjellemzőbb a tóra.

Az Ighiel-tó: Moneu et al. 2014-ben publikált munkája alapján az Ighiel-tó vízminőségéről, diatóma flórájáról, annak szezonálisáról és habitat preferenciájáról naprakész információkkal rendelkezünk. Összesen 105 kovafajról számolnak be, amelyek természetesen nagyrészt átfednek a közép- és késő-holocén diatóma flórával. Ezek közül a *Achnanthes flexella*, *Anomoeoneis vitrea*, *Diploneis petersenii*, olyan borealis, szub-borealis faj amit az Ighiel-tóra jellemzőnek tartok a saját vizsgálataimat áttekintve. Egyetlen jelentős különbség a két flóralistában a *Fragilaria crotonensis* előfordulására és tömegviszonyaira vonatkozik. Moneu et al. 2014-ben mint gyakori fajt említi, az *Asterionella formosa*-val együtt. A fűrásmintákban az *Asterionella formosa* egyike a leggyakoribb, késő-holocén fajoknak de a másik, planktonikus Pennales fajt, a *Fragilaria crotonensis* nem került eddig elő munkám során.

4.3.2. A Kárpátok késő-negyedidőszaki diatóma közösségei

Ebben a fejezetben összefoglalom, hogy a milyen főbb változások történtek a késő-glaciális és a holocén során a négy vizsgálati területen. Összesen 8 szelvény adatait hasonlítom össze (4 rettyezáti tó, 2 balatoni fúrás valamint a Szent Anna- és az Ighiel-tóból származó üledéksorok), ezek közül a rettyezáti és a Szent Anna-tó hegyi, még a Balaton és Ighiel-tó síkvidéki tavaknak tekinthetők. A tárgyalás alapjául a késő-glaciális időszakra Walker et al. (2012) munkáját vettem alapul, míg a holocénre a rettyezáti diatóma zónák szerint értékelem a változásokat, mert ez az adatsor a legrészletesebb, legjobban korolt, legnagyobb felbontású, és határozott szinkronitást mutat (Buczko et al. submitted).

A négy vizsgálati terület diatóma flórája nagyon különböző a domináns fajok tekintetében. A négy rettyezáti tó diatóma rekordja viszont sok hasonlóságot mutatott mind a domináns taxonok, mind a közösség szerkezetének tekintetében. Számos átrendeződést, alapvető változást végső soron a diatóma közösség teljes átrendeződését követhettük nyomon a tavak fejlődése során – ahol elegendően hosszú mintasor állt rendelkezésünkre. Annak ellenére, hogy késő-glaciális/holocén határ általában nem mutat hirtelen és egyértelmű váltást a rekordokban, a késő-glaciális és holocén diatóma közösségek nagyban különböznek nem csupán tömegviszonyaik, hanem a domináns szervezetek tekintetében is.

4.3.2.1. Késő-glaciális

GS-2 (>14,700 kalibrált BP év)

–Lia, Brazi, Gales, Tó-25

Paleolimnológiai vizsgálataimban a leghosszabb időszakot a Lia fedti le. A háromszög alakú tó a Bukura völgyének, ún. Lány-tavainak (Florica, Viorica, Ana, Lia) a legalacsonyabban fekvő tava (23 ábra). Geomorfológiai helyzetéből kifolyólag jelenleg folyamatos a vízutánpótlása, a felette fekvő tavakból és a Bukurából is érkezik bele víz. Mivel viszonylag alacsonyan fekszik, ezért a jégár visszahúzódása után, a jég vájta mederben viszonylag hamar alakulhatott ki állandó víztest, amit hidegtűrő fajok népesítettek be. Az első, diatómát tartalmazó mintában (>16,800 kalibrált BP év) kis-termetű, fragilaroid és a *Genkalia* nemzetség fajai a meghatározóak. Némileg meglepő, hogy néhány perifitikus formát is találunk (*Encyonema* spp.) ami makrofita vegetáció meglétére utal. Mivel ezek kifejlődéséhez időre van szükség (nem napokban méretik a generációs idejük mint a kovaalgáknak) ezért folyamatos vízellátást feltételezünk. Kiszáradásra utaló jeleket nem találtam.

A hegység északi lejtőjén, a Galesben az üledékelhalmozódás később kezdődött, 15,700 kalibrált BP évre datálták (Hubay et al. 2016). A legelső üledékrétegek főleg korrodált, aerofita fajokat őriztek meg, ami (>14,500 kalibrált BP év) átmeneti tavacskára utal. A legelső időszakról (15,700–14,000 kalibrált BP év) annyit tudunk mondani, hogy már a gleccser visszahúzódása után is volt olyan hosszú ideig víz a tómederben, hogy nagyobb testű kovaalgák is élhettek benne (*Pinnularia* és *Stauroneis* sternumok) de az aerofita fajok aránya is jelentős ebben az időszakban. A vázak rossz megtartása (sternumok és nem teljes vázak) vagy akkori, vagy későbbi kiszáradásra utalnak. Az aerofita fajok magas aránya az allochton anyagok bemosódását jelzi, a tópartról, sziklákról olyan diatómák kerülnek be a tóba, amelyek jól tűrik a kiszáradást. Ez a vegetáció hiányát is jelzi a tó körül.

A Braziban és a Balaton szemesi-medencéjében apró fragilaroid fajok egyeduralma jellemző.

Európa alpin tavaiban hasonló diatóma flórát találunk ebben az időszakban: a bulgáriai Rila-hegységben, a Sedmo Rilsko tóban a legidősebb driászban a *Staurosirella pin-nata* (kis-sejtű fragilaroid) dominál (Lotter & Hofmann, 2003). A dél-keleti Alpokban, a ebből az időszakból két tavat vizsgált Roland Schmidt et al. (2002, 2006, 2012), mindkettő (Längsee és Jeserzersee) a Würm Drau gleccser visszahúzódása után keletkezett. A Längsee-ből írta le a Schmidt az ún. Längsee oszcillációt, ami a grönlandi stadiális második fázisának egy melegebb időszaka (GS-2b). A Liában kimutatott – ugyan relatív gyakoriságát tekintve nem túl jelentős, de általánosan „meleg indikátornak” tartott *Humidophila schmassmannii* alapján (Buczko et al. 2015), mi is egy melegebb időszakra következtetünk a Lia keletkezésének idején, ami egybeeshet a Längsee oszcilláció végével. A Lia, erre a periódusra eső mintáinak diatóma közössége alapvetően különbözik minden más mintától, csak itt vannak képviseltetve jelentős mennyiségben az *Amphora* fajok, csak itt találtunk eutróf indikátornak tartott *Aulacoseira*-kat (*A. granulata*) – később a tavakban a nemzetség oligo-mezotróf fajai élnek. A cymbelloid taxonok jelenléte – ha esetleg gyéren is jelenlévő – de meglévő, algáktól különböző növények jelenlétére utal. A Tátrából egyetlen olyan fúrásról van tudásom, amely eléri a késő-glaciális üledékeket és nagy felbontású diatóma elemzés készült róla: ez a Przedni Staw (Marciniak 1986, Buczko et al. 2009c). A Przedni Staw első mintában szintén *Amphora* fajok domináltak, csakúgy mint a Lia legelső mintáiban. Erre időszakra esik *Genkalia* nemzetség fajaink terjedése, amelyek a periódus végére dominánssá válnak.

Ez az időszak valószínűleg egybeesik az alpi Gschnitz stadiálissal. A gleccserek 16,900 és 16,400 kalibrált BP év között az Alpokban előretörnek, de egy rövid meleg időszak 16,400 körül megszakítja a hideg periódust. 16,400 és 16,000 kalibrált BP év között Clavadel/Senders stadiális ismét hideget hoz. Annak ellenére, hogy a Retyezátban csak egyetlen szelvény nyúlik vissza ilyen hosszú időre vissza, mégis valószínűsíthető, hogy ez a rövid meleg időszak nyomot hagyott a Déli-Kárpátokban is. Az átmeneti melegedés és nedves idő (szilárd halmazállapotú csapadék) lehetőséget biztosított a nyír terjedésének (Orbán et al. submitted Vincze et al. submitted, Magyarai et al. 2016).

GI-1 (14,700-12,900 kalibrált BP év)

– Lia, Brazi, Gales, Tó-25

A Retyezátban három olyan tavunk szerepelt a vizsgálatokban, amelyek visszanyúlnak erre az időszakra, csak a Bukura szelvény nem ért le eddig. A Balaton Tó-25 fúrásának kis felbontású elemzése szerint, a szemesi medence is vízzel borított volt, amiben fragilaroid fajok éltek.

A Bølling/Allerød (GI-1) interstadiális (Rasmussen et al. 2014) főleg az apró, alkalofil bentonikus fajok dominanciájával jellemezhető. Jelenlétük sekély tavat jelez. R-stratégista pionír fajokként tartja őket számon az irodalom, arktikus területeken, alpi régiók sekély vizeiben az első megtelepülők. A partokról bemosódó, a talajosodás során beoldódó anyagokat jól hasznosítják (pl. Haworth 1976, Schmidt et al. 2004b). A Braziban szinte kizárólagosan a fragilaroid fajok dominálnak, a Liában a *Genkalia* nemzetség a jellemzőbb és meghatározóbb. Őket váltja a kis sejtméretű fajokból álló együttes, úgymint a *Humidophila schmassmannii*, monorafid fajok, elsősorban a *Psammothidium curtissimum*) ca. 14,300 kalibrált BP évnél. A diverzebbé váló közösség, a meleg indikátornak tartott fajok előretörése is jó egyezést mutat azzal, hogy egy melegedési fázis veszi kezde-

tét: ez a GI-1 interstadiális. Az északi oldalon, a Galesben a GI-1 kezdetén még kevesebb a bentonikus forma, inkább az aerofita fajok jellemzőek, de folyamatosan emelkedik az előzőek aránya, az utóbbiak rovására, amit emelkedő vízzinttel magyarázunk. Összességében a bentikus flóra alapján enyhén alkalikus, sekély vizet rekonstruálunk a Retzeát déli és északi oldalán is a Bølling/Allerød interstadiálisban (GI-1), amelynek kezdetét Rasmussen et al. (2014) 14,700 kalibrált BP évre datálják. A víz trofitása mezo- és eutróf volt a foszfor rekonstrukció alapján a Braziban.

A Balatonban ebből az időszakból ki kell emelni az *Epithemia* fajok jelenlétét. Ez a nemzetség nitrogénkötő baktériumokkal élhet szimbiózisban (DeYoe et al. 1992). Ez felveti a Balaton anyagforgalmi útjainak változását is, vagyis, a ma, foszfor limitált tó produktivitása lehetett nitrogén limitált a késő-glaciálisban.

Regionális összehasonlításhoz az alpi adatokon túl ismét csak a lengyel Tátra Przedni Staw tavát tudjuk használni (Marciniak & Cieśla, 1983, Marciniak 1986, Kłapyta et al. 2015), amelyből geokémiai és a diatóma adatok ugyan vannak, de sajnos a korolása még nem abszolút korokon alapszik. Przedni Staw diatóma együtteseiről annyit kiolvashatunk, hogy a viszonylagosan meleg Bølling/Allerød interstadiálist legalább három, rövid, hidegebb periódus szakította meg, vagy másként fogalmazva, a felmelegedés nem volt egyenletes, ha minden változást klimatikus okokkal akarunk magyarázni. Ehhez szükséges lenne más szelvények nagy felbontású elemzése is a Tátrából. Ugyanakkor a produktivitás növekedésével egyre nagyobb a biológiai szabályozás szerepe, míg a viszonylag hideg környezetben az abiotikus faktorok szerepe nagyobb. Ebből az következik, hogy elfogadhatónak tartom a klíma-indukált változások feltételezését a Przedni Staw esetében.

GS-1 (12,900-11,700 kalibrált BP év)

– Lia, Brazi, Gales, Tó-25

A 12,900 és 11,700 évek közötti időszak, ami fiatal driász-ként talán ismertebb, egyike a legintenzívebben vizsgált időszakoknak, a holocén kezdete előtti utolsó markáns lehűléssel járó időszak. Három tóban volt lehetőségem vizsgálni a fiatal driász lehűlésre adott diatóma választ. Tó-25-ös fúrás ugyan lefedi ezt az időszakot, de az elemzés felbontása és a fúrás korolásának bizonytalansága nem engedi meg, hogy messzemenő következtetéseket vonjak le.

12,900 kalibrált BP év évnél hirtelen megváltozik a kovaalga közösség összetétele, az enyhén acidofil *Stauroforma exiguiiformis* hirtelen dominánssá válik a Braziban. A jelenlétre több magyarázat is született (Buczkó et al. 2009e), az egyik ilyen a talajfejlődésben keresendő, a Bølling/Allerød interstadiálisban megkezdődött talaj mállása, kilúgozódása, a podzol képződés. A talajból humin savak mosódhattak a tóba. A tó körüli túlevelű vegetáció nem tűnik el a tó körül a fiatal driász-ban sem (Magyari et al. 2009a), vagyis a talaj és vegetációfejlődés savanyíthatja a vizet. Egy másik lehetséges magyarázat a fiatal driász-ban a szárazság miatt gyakoribbá válhattak az erdőtüzek amit a mikropernye emelkedése egyértelműen jelez (Magyari et al. 2012). Ez is csökkentheti a pH-t. A legvalószínűbb magyarázatunk a tó mintegy 400 éves enyhén savanyú állapotára az évszakosság megváltozásában, a megnyúlt jégborításban keresendő. A világ számos pontján bizonyították, hogy a fiatal driász-ban az átlaghőmérséklet csökkent. Feltételezzük, hogy a jégborítás (a jéggel fedett napok száma) megnőtt. A jég alól a széndioxid nem tud távozni, ráadásul a jéggel fedett tóba a napsugárzás sem tud olyan mélyen lehatolni mint a szabad víztükörrel rendelkezőbe. Vagyis a víz széndioxid koncentrációja nő, kevesebb

oxigén keletkezik, a széndioxid beoldódásával a tó vize savanyodik (Koinig et al. 1998, Wolfe 2002). Tóth et al. (2012) árvaszűnyog alapú nyári hőmérséklet rekonstrukciója csak 1 °C fokos csökkenést mutat a júliusi átlaghőmérsékletében a fiatal driász-ban. A diatóma adatok az elhúzódoó jégborítás alapján hosszabb hideg időszakra (tél, tavasz, ősz) és rövidebb nyárra utalnak. Összességében a szezonális megváltozása, a telek hidegebbé válása és meghosszabbodása valószínűsíthető, míg a nyári maximális hőmérséklet alig változott a Déli-Kárpátokban. A pollen és makrofosszília vizsgálatokból levonható következtetések egybeesnek a diatóma alapú rekonstrukcióval. A fiatal driász során csökken a fás makrofossziliák mennyisége, a hideg tűrő fajok maradnak meg (*Pinus mugo*, *Larix decidua*), míg azok a fajok amelyek hosszú, meleg vegetációs periódusra van szükségük nem képesek túlélni pl. *Picea abies* (Magyari et al. 2009a, 2012).

12,300 év után a tó visszatér a fiatal driász előtti állapothoz abban a tekintetben, hogy, ismét apró, alkalofil fajok jellemzik a diatóma együttest, de egyre változatosabbá, egyre fajgazdagabbá válik. A gyors fajváltások a környezet instabilitására utalnak, erős kompetíciót feltételezünk az r-stratégista fajok között a rendelkezésre álló forrásokért. A kis-termetű fajok jelenléte jó összhangban van az alacsony LOI-val. A fiatal driász második felének megfelelően a diatóma közösség alapján hideg, sekély, enyhén alkalis tavacska valószínűsíthető. Ha elfogadjuk, hogy az acidofil fajok túlsúlya a jégborítás meghosszabbodásával hozható összefüggésbe, akkor az alkalofil fajok visszatérte a tél rövidülését, a jéggel borított napok számának csökkenését jelzi. A fiatal driász második fele kevésbé hideg, kevésbé zord mint az első szakasz volt. A tó produktivitásának enyhe emelkedése is erre utal.

A hegység északi oldalán, a Galesben a kormodell szerint (Hubay et al. 2016) a GS-1 kezdete 12,840 kalibrált BP évre esik, és a diatóma közösségben az aerofita fajok dominanciájával és nagyon alacsony produktivitással jellemezhető (*Hantzschia amphioxys*, *Pinularia borealis*, *Orthoseira roseana*). Az említett kormodell szerint a ca. 11,000 kalibrált BP évre tehető a bentikus és perifitikus fajok nagyobb arányú részvétele a közösségben, vagyis a fiatal driász vége (Hubay et al. 2016).

A Lia esetében - ha szigorúan tartjuk magunk a legjobbnak tartott kormodellhez (Hubay et al. 2016) - akkor a fajösszetételben alig van eltérés, inkább a meglévő fajok dominanciaviszonyaiban történik változás. A Gales-sel ellentétben nincs kiszáradásra utaló jel a diatóma rekordban, folyamatosan érkeztetett víz utánpótlás a völgyből, akár folyékony halmazállapotú csapadék, akár olvadékvíz formájában. 12,300 kalibrált BP évtől a rheofil fajok magasabb arányából (*Diatoma mesodon* és *Hannaea arcus*) több és/vagy gyorsabban áramló vízre következtetünk, ami a növekvő léghőmérséklet következtében intenzívebbé váló olvadással jó egyezést mutat. A diatómák választ a fiatal driász lehűlésre a 4.3.3 fejezetben foglalom össze. Ez az összehasonlítás egyike a fő eredményeimnek. Túllép a kárpáti régió ezért indokoltnak tartom a külön fejezetben való tárgyalását.

4.3.2.2. Holocén

Kora-holocén (11,700 – 9000 kalibrált BP év)

– Lia, Brazi, Gales, Tó25

A következő bekezdésekben a holocén kezdetén történt tavi körülményeket rekonstruálom elsősorban a kovavázak alapján. Általánosan elfogadott, hogy a holocén 11,700 kalibrált BP évnél kezdődik (Rasmussen et al. 2014). Ezt a szakaszt 9000 évvel

bezárólag tárgyaljuk, amikor a retyezati tavakban határozott zónahatárt találunk. Vegyük észre, hogy ez a határ nem egyezik meg a kora/közép-holocén határkövének javasolt 8200 kalibrált BP évvel (Walker et al. 2012).

A holocén kezdetét a legtöbb proxy határozottan és élesen mutatja (LOI, pollen, makrofosszília, árvaszúnyog, ágascsapú rák (Magyari et al. 2009a, 2012, 2013, 2016, Tóth et al. 2012, Korponai et al. 2011)), ezzel szemben a diatóma rekordban gyakorlatilag nincs változás. Ugyanakkor a biogén szilikát és a LOI növekedésnek indul a holocén kezdetén (11,400 kalibrált BP év), ami változatlan hőmérséklet mellett nagyobb életteret/nagyobb vízmennyiséget jelenthet. Ez könnyen magyarázható az olvadékvizek mennyiségének növekedésével.

A gyakori flóraváltás összefüggésben lehet a holocén kezdetével, ami gyors levegő hőmérséklet emelkedéssel járt. Figyelembe kell venni azt is, hogy mivel az olvadékvizek hőmérséklete nulla fok közelében van, nem feltétlenül jár a levegő hőmérsékletének emelkedése víz hőmérséklet emelkedéssel együtt, mint ahogy a Svájci Alpokban is tapasztalható volt (Ilyashuk et al. 2009). Hasonló késleltetett válaszról (vagyis ugyanúgy, ahogy a diatóma rekord nem mutatja a holocén kezdetét) számolt be az osztrák Alpokból Niedere Tauern-ből Schmidt et al. (2006), valamint a svájci Alpokból Ilyashuk et al. (2009), nevezetesen az árvaszúnyog alapú hőmérséklet rekonstrukció és a lokális vegetáció melegedést mutatott, amit csak évszázados késéssel követett csak a víz hőmérséklet változása.

Elsősorban a Braziban mutattam ki gyors és nagy változásokat ebben az időszakban (*Aulacoseira laevisissima*, *Sellaphora* cf. *seminulum*, *Encyonema gracile* csúcsok, 38. ábra) ami a rendszer instabilitására utal. Az északi félteke kiterjedt, de egyre olvadó jég-takarója még alapvetően meghatározza a tavak élővilágát is (Pál et al. 2016a, 2016b). A Galesban a rövid ideig tartó *Fragilaria gracilis* csúcs, ami egybesik az egyik ciszta morfotípus tömegessé válásával egy gyors klímafluktuáció (RCC) hatására jelenhetett meg (Fleitmann et al. 2008, Soróczki-Pintér et al. 2014). A Galesben a LOI és BiSi alapján a produktivitás csak 11,000 kalibrált BP év kezd el emelkedni (56. ábra). Ez a "csúszás" vagy "késleltetés" összhangban van azzal, hogy a növekvő levegő hőmérsékletet előidéző energia nagyrészt az jégsapka olvasztására fordítódik. A víz átlaghőmérséklete még nem emelkedik, mert az olvadékvíz hidegen tartja a tavat. A bentonikus formák magas aránya miatt alacsony vízszintet rekonstruálunk. (kis méretű fragilaroidok, *Humidophila schmassmannii*, *Sellaphora* spp). A Liában a rheofil *Diatoma mesodon* nagyobb arányából arra következtetünk hogy a hőmérséklet emelkedésével párhuzamosan egyre nagyobb mértékű az olvadás, egyre több vizet szállítanak a patakok, egyre nagyobb áramlási sebességet okozva a Bukura völgyében a kora-holocénben. Kawecka (2012) több évtizedes munkásságának köszönhetően tudjuk, hogy az alpi patakok és olvadékvizek által táplált vízfolyások diatóma közösségeiben a *D. mesodon* a legmeghatározóbb faj. A Tó-25-ös fúrásban dominálnak a bentonikus fajok, de több meddő minta is esik erre az időszakra. Ez az instabilitás jó egyezést mutat a hegyi tavakban zajló változásokkal.

Ebben az időszakban a Rila-hegységben, a Sedmo Rilsko vize a lúgosabb tartomány felé tolódik el a diatóma közösség alapján, ami általában összefügg a gyér vegetációs borítással, gyakori erózióval. Összefoglalóan, a tavi üledékekben megőrzött maradványok alapján Dél-Kelet Európában a klíma instabil.

Holocén 9000 – 6500 kalibrált BP év között

– Lia, Brazi, Gales, Tó-25, Szent Anna-tó

9000 kalibrált BP év utáni időszakra az *Aulacoseira* fajok előretörése jellemző, ezek a hengeres formák túlnövik a bilaterális szimmetriával rendelkező, hasadékvonal nélküli fragilaroid fajokat. Gyors, viszonylag rövid ideig tartó (300–500 év), egyedi csúcsot adó megjelenése jellemzi az időszakot. Ezek az ún. gyors klímafluktuációk (Rapid Climatic Changes – RCC) egyik az utóbbi időszakban intenzíven kutatott jelenségeinek (Alley et al. 2003, Mayewski et al. 2004, Buczkó et al. 2012, Pál et al. 2016). A Grönlandi jégfúrások tanúbizonysága szerint a klímafluktuációk közül a 8200 évvel ezelőtti RCC a legnagyobb, amely lehűléssel és erős szelekkel járt (Alley et al. 1997, Wiersma & Renssen 2006). Ennek a nyomát a Braziban és a Liában az *Aulacoseira valida* jelzi. Az *A. valida* egyike a legnagyobb testű diatómáknak a vizsgálatainkban, planktonikus. Ezért megnövekedett mennyiségéből magasabb vízszintre és/vagy a szeles időszakok gyakoriságának intenzitásának növekedésére következtetünk, összességében a hűvösebb és nedvesebb időjárást valószínűsítünk. A LOI magasabb, amit okozhat a szél által felkevert üledékből tápanyag dúsulás. A BiSi ugyanakkor alacsony, ami utalhat arra, hogy a zavaros víz nem biztosított ideális feltételeket a kovaalgák növekedéséhez. Figyelemreméltó, hogy a két sekélytóban a diatóma közösség azonos választ ad (57. ábra). A Szent Anna-tóban ebben az időszakban a diatóma megtartás rossz, jellemzőek az oldódott formák. A diatóma flóra és a makrofosszília adatok is arra utalnak, hogy a kráterben *Sphagnum* lép alakul ki. A nyílt víz eltűnéséből, a lép előretöréséből szárazságra következtetünk (Magyari et al. 2009b).

A Balaton térségében a diatóma meddő, és a bentonikus formák által dominált minták váltogatják egymást, ami a környezet instabilitásra és redukált csapadék mennyiségre utal.

A Retyezáttól délre található Rilában 8800 kalibrált BP évtől csökken a víz alkalikus-sága, (Lotter & Hofmann, 2003), ami egybeesik pollen és makrofosszília adatok alapján egybeesik a part menti és a regionális vegetáció terjedésével, növekedésével, ami a talajt stabilizálja, így csökken az erózió (Lotter & Hofmann, 2003). Az erózió csökkenése száraz periódusokra jellemző. A Tátrában 7500–6500 kalibrált BP év közötti időszakra stabil, klíma optimumot rekonstruálnak a tavakban (Marciniak & Cieśla, 1983), ugyanakkor a tavak egy része megszűnik, feltöltődik, elláposodik (Kłapyta et al. 2015). 7500 és 6500 kalibrált BP év között az erózió a legalacsonyabb a holocénben (Kłapyta et al. 2015). Európa szerte a vegetációborítás növekedése miatt a lejtők stabilizálódnak, a talajfejlődés intenzív. A tavi rendszerek lassú átalakulása a talajosodással párhuzamosan történik. Mayewski et al. (2004) szerint a jégtakaró olvadása és a csökkenő naptevékenység a fő alakítója a Föld klímájának ebben az időszakban.

A holocén legnagyobb átalakulása 6500 és 6100 kalibrált BP év

– Lia, Brazi, Gales, Tó-25, Szent Anna-tó

A diatóma profilok (38, 39, 41, 47, 49 ábrák) 6000 év előtt egy nagyon markáns váltást mutatnak, a Braziban, a Liában és a Bukurában, amit minden sokváltozós statisztikai elemzés is alátámaszt. Valamelyest megváltozik a florisztikai összetétel, és a dominanciaviszonyok is átalakulnak nemzetségszinten és azon belül is. Az *Aulacoseira* fajok dominanciája nő, és *A. valida* egyre gyakoribb. Bulgáriában mind a Pirinben, mind a Rila-hegységben hasonlóan ez a meghatározó, jellemző faj (Štefanova et al. 2003, Ognjanova-Rumenova et al. 2009). A Rilában 6350 kalibrált BP évnél mutattak ki egy nagyon jelentős átrendeződést (Lotter Hofmann, 2003). Egyértelműnek tűnik, hogy regi-

onális változásról beszélhetünk, legalábbis Közép- és Dél-Európában, de a Szibériában az Altai-hegységben is erre az időszakra esik a holocén legnagyobb átalakulása (Westover et al. 2006).

Hasonlóan nagy mértékű átalakulást mutattam ki a Szent Anna-tó kovavázis algáin is 6360 kalibrált BP évnél. Ettől az időtől kezdve a *Brachysira brebissonii* és a *Tabellaria flocculosa* uralja a közösséget a korábban domináns *Pinnularia* fajok helyett.

6100 és 3200 kalibrált BP év közötti időszak

– Lia, Brazi, Gales, Bukura, Tó-25, Zalavári-víz, Szent Anna-tó, Ighiel-tó

6000 kalibrált BP év után a diatóma közösség alapvetően átrendeződik, bár a változás nem hirtelen történik, hanem fokozatosan, mintegy 300–500 év alatt (45. ábra). *Aulacoseira* fajok folyamatosan és véglegesen átveszik az uralmat. A diatóma diverzitás nő, a biogén szilikát tartalom is növekszik, de a LOI némileg csökken. Mindezek arra utalnak, hogy növekszik a vízszint, a tó partján gazdag makrophyta öv fejlődik (erre utal a perifitikus algák magas aránya a bentonikusokkal szemben).

Az Ighiel-tóban 4700 kalibrált BP évtől van jelentős mennyiségű diatóma jelen, és 4200 kalibrált BP évtől válik változatossá, diverzzé a diatóma közösség, ami szintén utalhat nedves, hűvös időszakra.

6000 kalibrált BP évnél a naptevékenység alacsony (legalacsonyabb a holocénben) rövid ideig tartó (100–300 év) nedves és hideg időszakok tarkítják (Berglund et al. 1996, Berglund 2003). Az Északi Félgömbön előretörnek a gleccserek és a jég által szállított törmelék (IRD) is messzebb jut az Atlanti Óceán északi részén (Bond et al. 1997). A Tátrában 6000 év táján a tavakban a szedimentációs ráták növekedését tapasztalták, nőtt a bemosódott anyagok mennyisége ca. 6000 kalibrált BP évnél (Kłapyta et al. 2015). Az erózió növekedése a klíma csapadékosabbá válásával függ össze, nedvesebb időszakokra jellemző. Az Északi Kárpátokban a lápok terjedése figyelhető meg (Obidowicz, 1996), míg a tavakban az *Aulacoseira*-k terjednek, ahogy megfigyelhetjük Marciniak (1986, 256 oldal) 2. ábráján a Przedni Staw-ban. Hidrometeorológiai extremitások (áradások, csuszamlások) is jellemzik ezt az időszakot a Tátrában (Kłapyta et al. 2015). Tőlünk délre, a Rilában a Sedmo Rilsko vize lúgosabbá válik 6300 évnél, ami az erózió növekedésével állítható párhuzamba – és legegyszerűbben csapadékos, nedves időszakokkal köthető össze. A Rilában ez az időszak 4500 évig tart (Lotter & Hofmann, 2003).

Erre az időszakra esik 4200–3800 kalibrált BP év közötti RCC (Mayewski et al. 2004). A Brazi kovaalga tisztított kovavázisain Magyarai et al. (2013) oxigén izotóp mérést végzett. Ebben az adatsorban a diatóma vázakon mért 14-es oxigén izotóp arány jelentős csökkenését mutatta ki 4200 kalibrált BP év körül. Ebből növekvő téli csapadékmennyiségre, és/vagy hidegebb telekre következett. A 4.2 esemény globális szinten kimutatható. A 4.2 időpont azért is külön jelentőséggel bír, mert a közép- és késő-holocén határt (1. táblázat) itt húzzák meg a nemrégiben javasolt holocén felosztásban (Walker et al. 2012). Itt már a történelmi időkben járunk, 4200 év környékére tehető a Mezopotámiában az Akkád birodalom bukása és az ó-egyiptomi kultúra is véget ér.

Újabb, jelentős változás 3200 és 3000 kalibrált BP év között

– Lia, Brazi, Gales, Bukura, Tó-25, Zalavári-víz, Szent Anna-tó, Ighiel-tó

A következő jelentős állomás a hegyi tavak kovaalgáinak szukcessziójában 3200 és 3000 év közé esik a Retyezátban. A változás mértéke kisebb – ami jó egyezést mutat abban a tekintetben, hogy nem nemzetségek közötti a váltás, hanem nemzetségen belül történik: *A. valida*-t felváltja az *A. alpigena*. Napjainkban is az *A. alpigena* a leggyakoribb diatóma az alpi tavakban (Lotter & Hölzer, 1994, Robinson & Kawecka 2005, Schmidt et al. 2007, Buczkó et al. 2010, Buczkó 2016). Azonos nemzetségbe tartoznak, de jelentős méret különbség van köztük. Európa más részein is jelentős változások történnek, ez az időszak amikor az ember első nagy természetátalakító tevékenysége folytán intenzívvé válik az erdőirtás (Berglund et al. 1996, Berglund 2003). A 3000 kalibrált BP év előtti nedves/hideg időszakot Európában egy meleg/száraz időszak váltja fel, majd ismét egy hideg/nedves szakasz következik 2800 kalibrált BP évnél (e.g. Feurdean, 2008). 3000 kalibrált BP év táján magas vízszinteket rekonstruáltak szerte Európában (Magyari et al. 2009b). 2800 kalibrált BP év egybeesik a Bond 2 eseménnyel (Bond et al. 1997). A Keleti Kárpátokban, a Szent Anna-tóban is 2800 kalibrált BP év körül rekonstruáltuk a legmagasabb vízszintet (Magyari et al. 2009b).

Mayewski et al. (2004) szerint ebben az időszakban egy hosszú RCC 3500–2500 kalibrált BP év van A lehűlési esemény az Északi féltekén a csökkenő nyári sugárzással magyarázható (pl. Wanner et al. 2008). Miközben mi magas vízszinteket rekonstruálunk, 2800 körül a mediterráneumban nagy a szárazság, ami a késő-bronzkori kultúrák összeomlását eredményezhette.

3200 (-2800) kalibrált BP év utáni időszak

– Lia, Brazi, Gales, Bukura, Tó-25, Zalavári-víz, Szent Anna-tó, Ighiel-tó

Ez az *Aulacoseira alpigena* dominálta időszak a Retyezátban. Ekkor már az emberi tevékenység egyre kiterjedtebb, a hegyi tavak körül legeltetés, pásztorkodás folyik (Catalan et al. 2013), vélhetően ez összefüggésben van az *A. alpigena* előretörésével. Hasonló változásokat rögzítettek Lake Sedmo Rilsko-tóban a Rila-hegységben (Lotter & Hofmann, 2003). A szerzők két magyarázattal szolgáltak (1) a klíma nedvessé vált, a tó partja eródeálódott, a vízbe jutó szervesanyag hatására a LOI csökkent, vagy (2) a hűvösebb időben valóban csökkent a tó produktivitása.

Az utolsó 2000 évre a foszfor folyamatos, egyre nagyobb ütemű növekedése jellemző, ami a tó eutrofizálódását jelzi. Az *Aulacoseira* fajokon belül is változás történik, a egyre inkább az *A. ambigua* válik tömegessé, a nemzetség többi, főleg oligotróf fajok visszaszorulnak. Az *A. ambigua* mezo-eutróf faj. A *Nitzschia* nemzetségbe tartozó fajok relatív gyakorisága is növekszik, általában a *Nitzschia*-k a bővebb tápanyagkínálatot biztosító vizekben találhatók nagyobb számban. A ciszták aránya csökken, ez ismét csak a trofitás növekedésével lehet összefüggésben. Mindez könnyen magyarázható, ha arra gondolunk, hogy a legeltetés egyre nagyobb mértéket ölt a tó körül. További változás a tavak életében, hogy folyamatosan csökken a vízszint, amit a bentonikus fajok egyre nagyobb aránya mutat a planktonikusokéhoz viszonyítva. Az üledék lassan kitölti a jég vájta tómedreket.

A tátrai tavakban is megnő a bemosódások, áradások nyoma az üledékben 2200–2100 kalibrált BP évig (Kłapyta et al. 2015), nedvesebb időszak, nagyobb erózió, instabil környezet okozhatja mindezt. 2000 kalibrált BP év után egy viszonylag nyugodt időszak következik Közép-Európában. A romániai lápok alapján is hűvös nedves periódusra következtetünk 2200–2000 kalibrált BP év környékén (Diaconu et al. 2016).

A Mayewski et al. (2004) által meghatározott gyors klimatikus változások utolsó előtti időszaka 1200–1000 kalibrált BP év közé esik.

– Tó-25, Zalavári-víz, Szent Anna-tó, Ighiel-tó

Sem a Bazi sem az Ighiel-tó sem a Zalavári víz diatóma rekordjában nem találtunk jelentős változást, azonban a Szent Anna-tó a pH-ban és a produktivásban is változást jelez (57 ábra). Bár nem teljesen tisztázottak ennek az RCC-nek a kiváltó okai, azt valószínűsítik, hogy a légköri CO₂ lassan emelkedő szintje, és a naptevékenység változásával is kapcsolatba hozható (Mayewski et al. 2004).

A Reteyzátból származó fúrásokból Mayewski et al. (2004) által meghatározott utolsó RCC-re vonatkozóan - amely 600–0 kalibrált BP évre esik – nem tudtunk kimutatni jelentős változást. Nem szabad azonban figyelmen kívül hagyni, hogy az üledék felső nem konszolidált része a minták szállítása során könnyebben keveredhetett. Az utolsó 2000 év tanulmányozásához más mintavételi módszer szükséges. Minél fiatalabb az üledék, annál inkább meg kell tervezni a mintavételt (a lágy üledéket már a terepen fel kell darabolni). Ez történt az Ighiel-tó IGH1 fúrásánál is, vagyis a felső üledékrész nem volt alkalmas nagy felbontású elemzésre. Így az Ighiel-tó rövid fúrása alapján tudunk a legtöbbet mondani erről az időszakról, amelynek eleje a kis jégkorszak (LIA 16–18 század) és vége pedig már az antropocén. Kis jégkorszaknak nevezik az időszámításunk szerinti 14 és 19 század között tartó viszonylag hűvös időszakot, ami mintegy 160 évvel ezelőtt, AD 1850-től kezdődő felmelegedéssel ér véget. Észak-Európa klímájára a Nap aktivitásának három minimuma is hatással volt ebben az időszakban: a 70 évig tartó Maunder-minimum AD 1645–1715 között, a Spörer-minimum körülbelül AD 1415–1510 között, valamint a Dalton-minimum ad AD 1795–1820 között. Ezek közül a leghidegebb a Maunder minimum (AD 1645–1715), ami csökkent napfolt tevékenységgel és kisebb teljes besugárzással magyarázható. 2000-től az antropocén kifejezés használata egyre elterjedtebb (Crutzen & Stoermer 2000, Crutzen 2002), a holocén utolsó, 18 századtól kezdődő időszakára (populáció robbanás, vízhasználat változása, trágyázás, fajok kihalása, ózon pajzs csökkenése) hogy csak a legközismertebbeket említsük, amelyek intenzitása az elmúlt néhány évtizedben (50 év) egyre intenzívebb (Dokulil et al. 2010). Nem kérdés, hogy az kora holocén óta az ember a legnagyobb ható tényező a klímára. Az Ighiel-tavi mintákban az *Asterionella formosa* jelzi az antropocén beköszöntét és a sugaras szimmetriájú kovaalga fajok terjedése az egyre intenzívebb felmelegedést (a víz viszkozitásának csökkenésével párhuzamosan kerülnek előnybe a nagyobb testű fajokkal szemben).

A Balatonban, a Tó-25-ös fúrás legfelső mintájában a *Cyclotella* s.l. fajok aránya 20% körül van. Ez utóbbi eltolódás egybevág a világ számos tavában kimutatott jelenséggel, miszerint a hosszabb jégmentes időszakok ennek az algacsoportnak kedveznek. A nagytű *Aulacoseira*-k viaszszorulnak és a kisebb vázú sugaras szimmetriájú kovaalgák válnak dominánssá az antropocénben (Catalan et al. 2013).

A hidrológia változások, vízszint-fluktuációk rekonstruálására az emberi történelem fejlődésével már más forrásokat is igénybe lehet venni. A római kor, a középkor klímarekonstrukciójára az akkori írásos emlékeket, okleveleket stb. is használhatjuk (pl. Rácz 2001, Vadas és Rácz 2000), igaz ez az időszak az emberi tevékenység által már erősen befolyásolt, a klímára nehezebben lehet következtetéseket levonni. Remélhetőleg a jövőben lehetőség nyílik majd a Balaton esetében is nagy felbontású paleolimnológiai elemzésre. Ehhez azonban új fúrások mélyítésére és multi-proxi elemzésre van szükség. Az Ighiel-tó esetében már folyamatban van egy ilyen jellegű elemzés.

4.3.2.3. LOI/BiSi arány alakulása: szezonálisan eltérő biológiai produkció

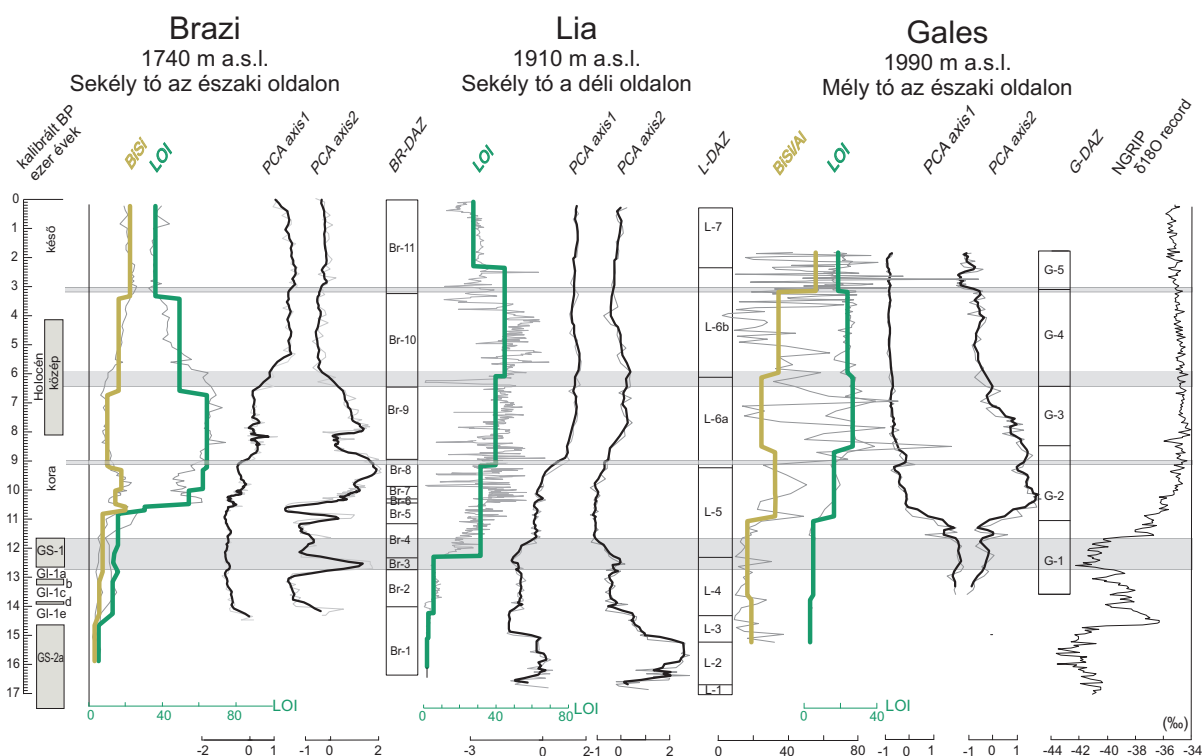
Általánosan elfogadott, hogy az üledék szerves anyag és a biogén szilikát tartalma a tó autogén biológiai produkciójának jó jelzője (Reynolds, 1984, Heiri et al. 2001, Lotter & Holmann 2003). Két tóból a Braziból és a Galesből van olyan részletes, viszonylag nagy felbontású adatsorunk, ami alapján vizsgálni tudjuk ezt a kérdést. Az 56. ábrán, a korábban meghatározott diatóma zónákra számolt LOI és BiSi átlagok alapján érdekes szezonális különbség mutatkozik késő-glaciálisban és a holocénben. A hőmérséklet emelkedésével egy ideig mindkét mutató növekszik (56. ábra), ez nem túl meglepő, tudjuk, hogy 10 Celsius fokos hőmérséklet emelkedés durván megkétszerezi a biológiai folyamatok sebességét. Ez történik a késő-glaciálisban és a kora-holocénben. Kontinentális klíma alatt a legtöbb tóban a különböző algacsoportok jellegzetes szezonális mintázatot mutatnak. A planktonikus kovaalgák a kora tavaszi/tavaszi időszakban gyakoribbak (Reynolds, 1984, Pálffy & Vörös 2011) míg más algacsoportok („lágý” vagy „szoft” algák; a kovavázal nem rendelkezőek) inkább nyáron és ősszel jutnak nagyobb szerephez a vizekben. A jégolvadás után, a tavak átkeverésével hozzáférhető tápanyaggal, és az alacsonyabb vízhőmérséklettel kapcsolódik egybe a kovacsúcs. Amint látjuk, a melegebb időszakokban - középső-holocén, itt 9000–6000 kalibrált BP év között, amikor a nyári inszoláció (besugárzás) a holocén során a legnagyobb volt – a két autogén produkciójelző elválk egymástól (56. ábra), míg a LOI emelkedik, a BiSi csökken. Ez arra utal, hogy az algaközösségek valószínűleg jelentősen átalakulnak, a hidegebb időszakok a kovavázal, a melegebbek pedig a kovaváz nélküli, lágý algáknak kedveznek. 6000 kalibrált BP év után a LOI csökken, viszont a BiSi emelkedik. A diatóma zóna átlagos BiSi-ja 3000 kalibrált BP év után emelkedik, míg a LOI némileg csökken. Ez az ún. “neoglacial cooling” időszak, amikor az inszoláció kisebb (Mackay et al. 2003, Wolfe, 2003, Paul et al. 2010). Összességében azt mondhatjuk, hogy a csökkenő LOI gyakran párosul növekvő BiSi-vel, vagyis hidegebb időszakokban a diatómák nagyobb szerepet játszanak a tavak életében, ami elhúzódó tavaszi kovaalga csúcsot eredményezhet.

Ha tanulmányozzuk a Balkán és más kárpáti tavak BiSi és LOI görbéit, hasonló, ellentétes tendenciát figyelhetünk meg. (Marciniak & Cieřla, 1983, Lotter & Hofmann (2003).

4.3.3. A fiatal driász lehűlés – globális trendek

A fiatal driász egyike a legintenzívebben tanulmányozott időszakoknak, aminek egyrészt az oka, hogy korban viszonylag közel van napjainkhoz (ca 12,800 évvel ezelőtt kezdődött), gyors volt, a kezdete egy nagyon hirtelen lehűlés volt, majd ugyancsak gyors – bár a lehűlési szakasznál jóval lassabb – melegedéssel zárult. A nyári és téli hőmérsékletben is jelentős volt a változás, ami Nyugat- és Közép-Európa számos területén tanulmányozható, (többek között Isarin & Renssen 1999, Lotter et al. 2000, Feurdean et al. 2007, Heiri et al. 2007). Annak ellenére, hogy számos tanulmány foglalkozik a fiatal driásszal, még sok tisztázatlan kérdésre keressük a választ.

Carlson (2010) több mint száz, nagy felbontású rekord elemzése és összehasonlítása során arra a következtetésre jutott, hogy a fiatal driász az egész Földet érintette, globális esemény volt. A legtöbb helyen lehűléssel járt. A lehűlés főleg az északi féltekén volt jelentős, amit nagyrészt kompenzált a déli félteke felmelegedése (bipolar seesaw). A lehűlés mértékére Észak- és Közép-Európában vannak adataink, de sok terület teljesen



56. ábra. Összefoglaló ábra a három retyezati tó késő-nyolcezeréves fejlődéséről. (A Bukura azért nem szerepel az összehasonlításban mert a diatóma közösségek között nem volt szignifikáns különbség. A biogén szilikát (BiSi), szerves anyag tartalom (LOI), a főkomponens analízis első két tengelye, és a diatóma zónák (DAZ) szerepelnek az ábrán, a Grönlandi NGRIP fúrás oxigén izotóp görbéjére vonatkoztatva. Szürke zónákkal jelöltem ahol jelentős átrendeződések történtek. Minden DAZ-ra kiszámítottam az átlagos BiSi és LOI értékeket, ezeket barna és zöld színnel tüntettem fel az ábrán.

ismeretlen ebből az időszakból. Különösen igaz ez Dél-Kelet Európára (Renssen & Isarin 2001).

A legelfogadottabb elmélet szerint a fiatal driász kiváltója az észak-atlanti termohalin cirkuláció megváltozása, amit a késő-glaciálisban folyamatosan emelkedő hőmérséklet hatására, az északi jégsapka olvadása következtében az óceánba zúduló nagy tömegű édesvíz okozott (Alley et al. 2003, Broecker 2006). Elsősorban az európai és észak-amerikai vizsgálatok eredménye szerint az ökológiai válaszok gyorsak volt. Az esemény kezdete és vége hirtelen, gyors változásokkal járt, néhány évtizednél nem vett többet igénybe (Pete et 1995, Ammann et al. 2000). A fiatal driász pontos kezdete azonban még nem teljesen tisztázott. A leginkább elfogadott nézet szerint 12,900 kalibrált BP évre tehető (Alley et al. 2003), de MacDonald et al. (2008) 12,800 kalibrált évre datálja. Brauer et al. (2008, 2009) laminált üledékeken végzett elemzése szerint pontosan 12,679 varve évvel ezelőtt történt a hirtelen lehűlés. Brauer et al. Németország nyugati felén, a Lake Meerfelder Maar laminált üledékekeit vizsgálta, ami lehetőséget ad éves, sőt évszakos felbontásban történő elemzésre is. A Meerfelder Maar tó geokémiai és mikrofacies elemzése alapján, hirtelen, egyetlen év leforgása alatt viharossá és szelessé változott az időjárás. Ez év a 12,679 és 12,680 fordulója volt. 11,590 varve-év után ismét megváltozik a rétegek szerkezete és összetétele, vagyis ide datálható a holocén kezdete. Tehát, Brauer et al. (2008)

eredményei szerint a fiatal driász pontosan 1,090 varve éven át tartott. A klímamodellek szerint (Renssen & Isarin 2001) a fiatal driász megnyilvánulása térben heterogén volt, az Észak-Atlanti régióban erőteljesebb volt, míg a kontinens belseje felé haladva egyre gyengült. A globális átlaghőmérséklet $0,6\text{ }^{\circ}\text{C}$ -ot csökkent, de a lehűlés nem egységesen jelentkezett bolygónkon (Renssen & Isarin, 2001). Az északi féltekén hidegebb, szárazabb, míg a délin melegebb és csapadékosabb lett a klíma. A hőmérséklet változás a sarkokhoz közeledve kifejezettebb, az északi szélesség 35° -tól északra $2\text{--}8\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os lehűlés, a déli szélesség 45° -tól délre $1\text{--}2\text{ }^{\circ}\text{C}$ -os melegedés következett be (Shakun & Carlson, 2010). A szimulációk szerint a Déli-Kárpátokban a júliusi átlaghőmérséklet $2\text{ }^{\circ}\text{C}$ -kal csökkent. A modellek azonban nem mondanak semmit a klíma egyéb meghatározó összetevőire vonatkozóan, úgymint a szezonalitás, a jégborítás, a szél erejének és irányának megváltozásáról. A tavak életére ezek a klímaelemek akár nagyobb befolyással lehetnek mint a nyári vagy téli középhőmérséklet egy-két fokos változása. A diatómák lehetőséget adnak a víztestek számos tulajdonságának vizsgálatára, úgymint pH (Koinig et al. 1998), a pH hőmérséklet függése (Psenner & Schmidt 1992), trofitás/ hozzáférhető tápanyagok (Lotter et al. 1998), oldott szerves szén (DOC) (Pienitz et al. 1995), szél keltette turbulenciák (Wang et al. 2008), produktivitás (Kirilova et al. 2009), és nem utolsósorban az évszakosság változása (Schmidt et al. 2006).

A fiatal driász lenyomatát a tavakban részletesen mutatom be, mert ezzel az időszakkal foglalkoztam a legbehatóbban, összegyűjtöttem a világon hozzáférhető diatóma adatokat (Buczko et al. 2012). Mackay (2009) szerint a glaciális időszakokban a diatómák gyakran eltűnnek, de még így is ők a legjobban használható proxik a paleolimnológiai rekonstrukciókban. Különösen igaz ez az arktikus területeken ahol más proxik (pollen, makrofosszília) nincsenek a környéken. A fiatal driász időszakra is igaz Mackay (2009) megállapítása, gyakran túl ritkák vagy teljesen hiányoznak az alpin és arktikus tavak üledékeiből (Heiri & Lotter 2005), ezért meglepően kevés diatóma rekord áll rendelkezésünkre az összehasonlításához. Rawlence (1988) alig néhány vázat talált a Splan Lake üledékében. Moreno et al. (2010) Észak-Spanyolországban diatóma meddőnek találta Lago Enol-t ebben az időszakban. A Gales tó fiatal driászra eső szakasza ugyancsak szórványosan tartalmazott kovavázakat. Az ok lehet, hogy a kis tavacsák teljesen befagytak, nem élt bennük diatóma. Az is elképzelhető, hogy a fokozott erózió miatt a tavak partjáról, a gleccservölgyekből olyan nagyon sok szervesanyag mosódott be a kevés vízbe, hogy a kovaalga koncentráció olyannyira kicsi, hogy csak esetlegesen találjuk meg őket. A hideg okozta vegetáció gyérülés miatt az erózió fokozott.

A fahatár alatt elhelyezkedő hegyi tavaknál és az alacsonyabban fekvőeknél nagyobb eséllyel találunk értékelhető mikrofossziliákat a fiatal driászból. A tavak körüli vegetáció védi a tavat a szélről és az eróziótól.

Kanada arktikus részén található a Brier Island Bog Lake. A fiatal driászt megelőzően bentonikus, alkalofil fajok népesítették be, amit a fiatal driász kezdetén acidofil, planktonikus fajok váltottak fel, és az időszak végéig dominánsak is maradtak. A fiatal driász után ismét visszatértek az alkalofil, bentonikus fajok (Wilson et al. 1993). A Brier Island Bog Lake-ben lezajló változások nagyon hasonlóak a Braziban történetekkel. Wilson et al. (1993) azzal magyarázták a savasodást, hogy a hidegebb körülmények között a talaj kémiai mállása lelassult, és a tóba jutó kationok mennyiségének csökkenése okozta a víz savanyodását. A Lake Albano-ban, Lami et al. (1997) a fiatal driászt megelőző interstadiálisban a szerves szén és nitrogén folyamatos emelkedését tapasztalta, ami a fiatal

driász időszakban visszafordult. A fragilaroid fajok abundanciájának növekedését és a sugaras szimmetriájú kovaalga fajok abundanciájának csökkenését tapasztalták, amit a vízmélység csökkenésével magyaráztak, vagyis vízszint csökkenést rekonstruáltak.

A Norvégiában található Lake Krakenes, egyike a legintenzívebben kutatott tavaknak, multi-proxi késő-glaciális fejlődéstörténetét a paleolimnológia vezető folyóirata, a *Journal of Paleolimnology* külön számban jelentette meg (Bradshaw et al. 2000). A Lake Krakenes fiatal driász első feléből származó üledéke is csak szórványosan tartalmazott kovaalga vázakat. Az első szakasz hossza ebben a tóban 600 évnek adódott, majd a második szakaszban – igaz még mindig alacsony algaszám mellett – a planktonikus formák (sugaras szimmetriájú kovaalga fajok) domináltak. A többi proxit is figyelembe véve, de elsősorban a kovaalgák alapján két osztatú időszakot rekonstruáltak Norvégia tengerparti vidékén: a Krakenes-ben az első, zord fázis után némileg enyhébb időszak következett. Németországban a Berlin melletti Sacrower See, ami egy eutróf, rétegzett tó, epilimnetikus-összfoszfór rekonstrukciója meglepő eredményt hozott (Kirilova et al. 2009). A fiatal driászban magas értékeket kaptak, amit azzal magyaráztak, hogy intenzívebbé vált a tó felkeveredése, az üledékből a vízbe jutó foszfór magasabb tavi produkciót eredményezett. Ezzel párhuzamosan hosszabb jégborításra, erősebb szezonálisra lehetett következtetni az adatokból, ami szintén jó egyezést mutat a Retyezátban tapasztaltakkal.

Lotter et al. (1995) a laminált üledéket megőrzött Holzmaar tóban (Németország) a fiatal driászban azt találta, hogy a planktonikus fajok aránya csökkent, a bentonikusoké nőtt, ami a meghosszabbodott jégborítással magyarázható. Ha a tó jege csak részlegesen olvad fel, vagyis nyáron is részlegesen borítja a tavat, akkor csak a parti sáv egy részében tudnak a diatómák jelentősen elszaporodni.

Ausztriában a Keleti Alpokban található a Lake Längsee, egy mély meromiktikus tó amelyben számos paleolimnológiai vizsgálatot végeztek (pl. Schmidt et al. 2002). A fiatal driász a Längsee-ben hideg de nedves szakasszal kezdődött, ami egy némileg enyhébb, és szárazabb második szakasz követt.

A fenti esettanulmányokat összefoglalva a következő általános megállapításokat tehetjük a kovaalgák válaszára a fiatal driász időszakban:

(1) A fiatal driászt megelőzően a tavak alkalofil, bentonikus közösségeknek adnak otthont. A jéggel borított időszak viszonylag rövid, a talaj fejlődés során a vízbe jutó kationok és a mállás termékei elegendő tápanyagot biztosítanak a diatómák növekedéséhez (mezo/eutróf állapot).

(2) A fiatal driász beköszöntével acidofil fajok szaporodnak el. Ha a tó elég mély, akkor planktonikus formák jelennek meg. Az acidofil fajok megjelenése egyrészt azzal magyarázható, hogy a hidegben lelassul a talaj mállása, kevesebb a vízbe jutó kation, a víz savanyúbbá válik. Ehhez járul hozzá, hogy a meghosszabbodó jégborítás miatt a vízből nem tud távozni a megtermelődő széndioxid, visszaoldódva enyhén szénsavas lesz a víz. Ha a jég vastag, vagy hóval fedett, akkor a fényhiány miatt az oxigén termelés is csökken, kevesebb széndioxid használdik el.

(3) A fiatal driász gyakran két részre osztható a diatóma rekordokban, az első szakasz 300–500 évig tart, és a fiatal driász előtti időszakhoz képest a fajösszetétel hirtelen megváltozik, majd az első szakasz vége után fokozatosan átalakulás figyelhető meg, jellemzően egy alkalofil közösség irányába (Ammann et al. 2000, Bradshaw et al. 2000, Westover et al. 2006, Buczkó et al. 2012).

(4) A fiatal driász vége ritkán jelenik meg éles váltásként a diatóma rekordokban,

annak ellenére, hogy ez a holocén kezdetét is jelenti. A fiatal driász utáni szakaszban kevesebb általánosságot lehet csak felfedezni. Néhány tó algaközössége ismét bentonikus, alkalofil lesz, mint a fiatal driász előtt volt, de van olyan is, amely még inkább az acidofil fajok kerülnek túlsúlyba. Ez alapvetően a környező vegetáció és talajfejlődéstől függ.

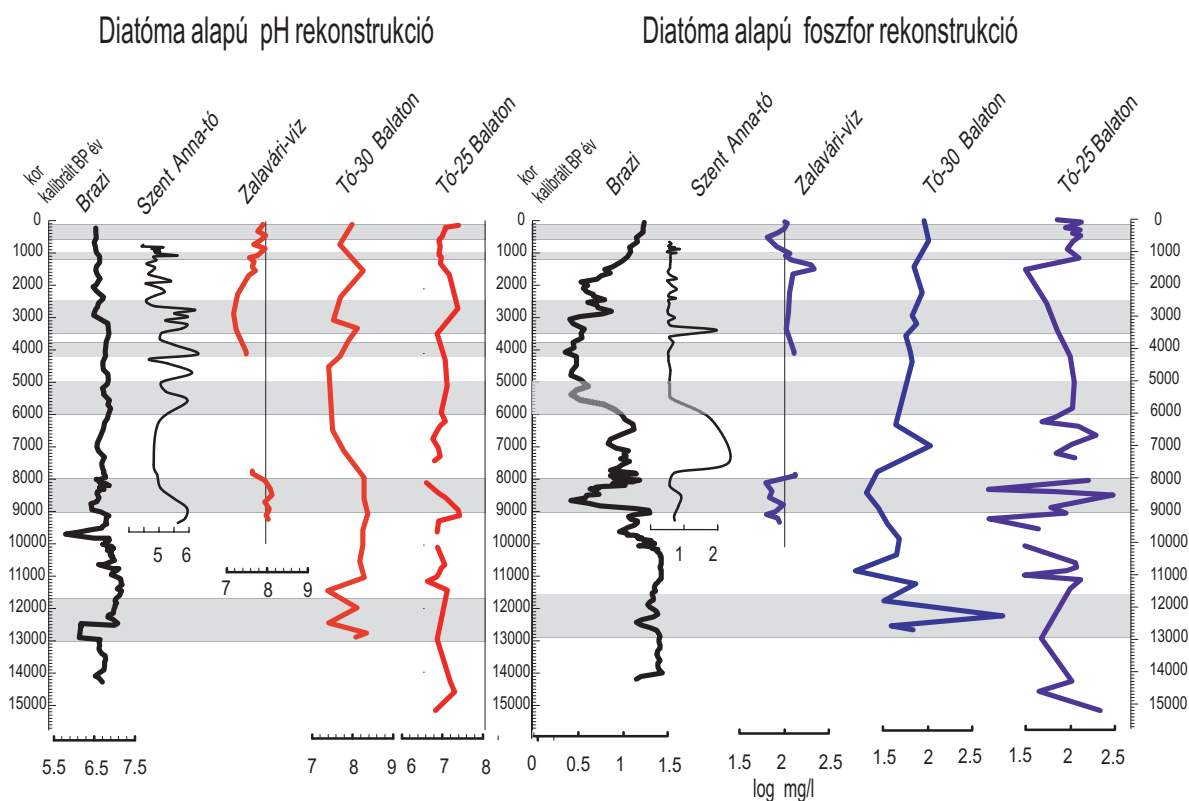
A szezonális változásairól viszonylag szegényesek az ismereteink, mivel a paleoklimatológiai rekonstrukciók főleg a nyári középhőmérséklet rekonstruálásra irányultak (pl. Kamenik & Schmidt 2005, Schmidt et al. 2008, Shakun & Carlson 2010). Különösen igaz ez a távolabbi múlt, középkori adatok alapján bizonyított, hogy a hidegebb időszakok a kontinens belsejében, a Kárpát-medencében a szezonális erőteljesebbé válásában nyilvánul meg (Rácz 2001, Vadas és Rácz 2000). Az utóbbi időben az erre vonatkozó kutatások szerint is a szezonális az egyik legmeghatározóbb a klímaváltozás során (MacDonald et al. 2008).

Összefoglalva: fiatal driász során a szezonális erősebb volt, hidegebb telek, hosszabb jégborítás, elhúzódó hóolvadás volt jellemző, miközben a nyári középhőmérséklet nem, vagy alig vált hidegebbé, mint a megelőző Bølling/Allerød interstadiálisban volt (Tóth et al. 2012). A víz és léghőmérséklet egymástól szinte független alakulására hívja fel a figyelmet Finsinger et al. tanulmánya (2008), akik a Dél-Alpokban, a Lago Piccolo di Avigliana bentikus osztrakoda vázokon mért oxigén és szén szénizotóp arányok változásai alapján a holocén elején nem mutattak ki hőmérséklet változást. Ez arra utal, hogy ugyan az olvadás intenzívebbé válik a melegben, de a víz hőmérséklete sokáig nem változik.

4.3.4. Rekonstrukciók

A Grönlandi jégfúrások oxigén izotóp mérései alapján a holocén stabil klímával jellemezhető, különösen, ha a késő-glaciális időszakokkal vetjük össze (NGRIP Members, 2004). $\delta^{18}\text{O}$ értékek valóban csak kis változásokat mutatnak (Dansgaard et al. 1993, Mayewski et al. 2004). Ez azonban csak az oxigén görbére igaz, egyre több bizonyíték szól amellett, hogy jelentős és gyors változások zajlottak térben és időben (pl. Bond et al. 1997, Mayewski et al. 2004, Pál et al. 2016). Számos európai paleoklimatológiai rekonstrukció mutat arra, hogy a klíma változott, számos klímaelem mutat jelentős fluktuációt, amit időről időre befolyásoltak lehűlési események. Ezek a jól kimutatható anomáliák évszázados skálán jól mérhetőek (e.g. Magny et al. 2006), és fontos hangsúlyozni, hogy a téli időszakot jobban befolyásolták mint a nyárit (Mangini et al. 2007).

A Committee on Abrupt Climate Change (2002), állásfoglalása szerint akkor beszélünk gyors klímaváltozásról (abrupt/rapid climate change (RCC)), ha a klíma egy másik állapotba kerül, és a két állapot között az eltérés nagyobb, és/vagy az átalakulás gyorsabb mint ami a kiváltó tényező ereje alapján jósolható. Az RCC-k több évszázadon keresztül éreztetik hatásukat a hőmérsékleti és/vagy hidrológiai állapotjelzőkben. Az RCC-k pontosabb meghatározására, időbeli behatárolására több kísérlet született, ezek közül Mayewski et al. (2004) által javasolt a legelfogadottabb. Ötven nagy-felbontású rekord elemzésével és összehasonlításával a holocén során 6 olyan időszakot különöltöztetett meg, amikor a változások gyorsabbak, nagyobbak voltak mint ami az őket kiváltó ható tényező alapján várható volt. Ezek: 9000–8000, 6000–5000, 4200–3800, 3500–2500, 1200–1000 és 600–150 kalibrált BP év ez utóbbi kettő elnevezésére – mivel közel vannak a napjainkhoz, és már írásos források is megerősítik a létüket – az első a középkori meleg periódus (Medi-



57. ábra. Kvantitatív pH és foszfor rekonstrukció a Retyezátban (Brazi), a Szent Anna-tóban valamint a Kis-Balatonban és két balatoni fúrásban. Szürke sáv jelöli a fiatal driász és a holocén RCC időszakokat (Mayewski et al. 2004 után).

eval Warm Period, MWP), a második a kis jégkorszak (Little Ice Age, LIA). Egyre több bizonyíték szól amellett, hogy a térbeli elhelyezkedés, a geográfiai viszonyok alapvetően meghatározzák az RCC-k kimutathatóságát. Weninger et al. (2009) a kelet Mediterrán területre vonatkozóan öt RCC-t definiált a kétezer évnél korábbi időszakokra: 10,200–10,000; 8600–8000; 6000–5200; 4200–4000; 3100–2900. Vegyük észre, hogy Weninger et al. eggyel több RCC-t határozott meg (hiszen Mayewski 6 RCC-je közül 2 az utolsó kétezer évre esik. Ez az egy a 10,200–10,000 kalibrált BP év közötti lényegében a preboreális oszcillációnak felel meg.

A kvantitatív pH, és foszfor rekonstrukciók eredményét (57. ábra mutatja be. A retyezáti tavak közül a Brazi-ra valamint a Szent Anna-tóra és Balatonra készült rekonstrukció. A várakozásoknak megfelelően a Szent Anna-tó pH-ja erősen savanyú, 4,5 és 6 közötti tartományban, viszonylag széles skálán mozgott, jellemzően 8000–6000 kalibrált BP év között, ca. 4200 valamint 2800 kalibrált BP év után alacsonyabb értékeket vett fel. A Brazi jóval kisebb fluktuációval jellemzően semleges tartományban van. A fiatal driász lehűlés (12,900–12,400) és 9800 kalibrált BP évnél látunk elmozdulást a savanyúbb tartományok felé. A Balaton mindhárom fúrásában a pH végig a lúgos tartományban van a Zalavári tó kémhatása 6,9-es és 8,5-ös pH érték között változott, a tó kémhatása főleg lúgos és semleges pH-tartományban mozgott. Tó-30-as fúrás pH rekonstrukciója szerint a keszthelyi medence pH-ja 7-es és 8,6-os pH érték között változott.

Mivel az EDDI adatbázis nem követi a taxonómiai változásokat, valamint nem szerepelnek benne az utóbbi húsz évben leírt fajok, ezért a alkalmazhatósága korlátos. A diatómákkal foglalkozó szakemberek egyetértének abban, hogy a lokális training set-ek

alkalmazása sokkal jobb eredményt ad mint a globális adatbázisoké. A kapott eredmények realisztikus, jól tükrözik az öt fúrás közötti, jelenleg mérhető különbségeket. A Kárpátokra már több, regionális, a holocén klíma variabilitást szintetizáló munka született (pl. Tămaş et al. 2005, Feurdean et al. 2008, Magyarai 2015), de eddig még nem készült összefoglaló a kovavázak mikrofoszféliákra (főleg diatómákra) vonatkozóan. A tavak vízszintje gyakran a téli csapadék függvénye, a kovaalgák hóolvadás utáni tavaszi csúcsa összefüggésben van/lehet a téli csapadék mennyiséggel (Magny 2004, Schmidt et al. 2004, Jonsson et al. 2009, Lotter et al. 2010). Mivel a különböző tavaknak nagyon más lehet a fajkészlete, ezért az összehasonlítás során kovaalga alapon rekonstruált pH-t és foszfor tartalmat hasonlítottuk össze a holocén során. Bár a legújabb vizsgálatok megkérdőjelezzik a transzfer funkciók megbízhatóságát (Telford & Birks 2011) és egyre inkább a validálására helyezik a fő hangsúlyt, eddig még mindig ez tűnik a legjobban összehasonlítható mutatónak. A kutatások jövőbeni iránya az operatív trait-ek keresésének irányába folyik majd.

A Balaton fejlődéstörténetét számos kutató vizsgálta (többek között Lóczy 1913, Bendefy & V. Nagy 1969, Virág 1998) és egy balatoni összefoglaló messze túlmutat ezen a dolgozaton. Mivel azonban először én készítettem kvantitatív paleolimnológiai rekonstrukciót a tó több medencéjére, ezért röviden néhány téma említésre kerül. Geológiai értelemben a jelenlegi Balaton nagyon fiatal képződmény, megközelítőleg 15,000–17,000 évvel ezelőtt alakult ki. Neotektonikai mozgások eredményeként több mélyedés jött létre, amelyek vízzel teltek meg. A tó keletkezésekor sekély, tavacska sorozata alkotta, magasabb vízállásnál az erős hullámverés a tavakat elválasztó peremeket rombolta, erodálta. És a körülbelül 5000–6000 éve az éghajlat melegebbé és csapadékosabbá válása során létrejött az egységes vízfelület (Cserny 2002). A Balatonban és környékén jelenleg is jelentős tektonikai változások zajlanak (Tímár et al. 2010). Kialakulásakor mezotróf, mezo-eutróf minőségű víz jellemezte; a tó vízszintje az időjárás függvényében (hőmérséklet, csapadék) változott (Cserny 2009, Korponai et al. 2010, Virág 1998).

A Balaton vízszintének változására a különböző szakterületek különböző módszerekkel tudnak becslést adni. A régészeti leletek egyike a legfontosabbaknak a Balaton esetében (Bendefy & V. Nagy, 1969) a dendrokronológia, vagyis az évgyűrűk elemzése szintén értékes, összefüggő adatsorokkal tud szolgálni (Kern et al. 2009). Az utóbbi idők partvonalváltozásaira leginkább a korabeli térképek elemzéséből következtethetünk (Tímár et al. 2010, Zlinszky 2010, 2013). A régészeti kutatások szerint az ember korán megtelepedett a tóparton és a vízszintingadozásoktól függően változtatta településeinek helyét, de a tó életébe nem, vagy alig avatkozott be. A tó fejlődésének második, máig tartó szakaszát az emberi beavatkozások következményei jellemzik.

Szerte a világon gondot okoz az állóvizekben a lebegő mikroszkopikus algák elszaporodása, az eutrofizáció. Nem kivétel ez alól a Balaton sem, hazánk legnagyobb sekély tava. A tó trofitása a 20. század hetvenes éveiben drámaian megnőtt (Padisák 1999, Pálffy & Vörös 2011, Vörös 2013). Később, a tavat érő terhelések jelentős csökkentésével (szennyvizeinek kivezetése a vízgyűjtőről, szennyvizek foszformentesítése, Kis-Balaton tározórendszer megépítése, a műtrágyázás visszaszorítása a vízgyűjtőn) hatására jelentősen csökkent a tó külső foszfor terhelése. A foszfor csökkentés, mint a limitáló faktor „aktiválása” következtében fokozatosan és jelentősen csökkent a Balatonban élő algák biomasszája, és az elsődleges termelés. Megállapítottuk, hogy a Balaton nyugati részén, a Kis-Balaton és a Szigligeti öbölben végzett kvantitatív epilimnetikus foszfor rekonstrukcióink eredménye szerint, a tó keletkezése óta inkább a tápanyag bőség volt jellemző, bár

a foszfortartalom széles skálán mozgott (30–300 µg/l). A Balaton nyílt vizében legnagyobb tömegben a kovamoszatok és a cianobaktériumok fordulnak elő. A kovamoszatok általában tavasszal, március és április hónapban tömegesek. (Pálffy & Vörös 2011, Vörös 2013), tehát rekonstrukciónk erre az időszakokra vonatkoznak.

A kovaalga alapú trofitás becslésre vonatkozó eredményünk jó egyezést mutat az ágas-csápú rákok alapján becsült trofitás változással. Korponai et al. (2011) a Keszthelyi öbölben 2000–2200 kalibrált BP év között egy magas trofitású időszakot rekonstruáltak, amit a kovaalga alapú TP rekonstrukció is megerősít. Az itt bemutatott, kovaalga alapú eredmények még kezdeti állapotban vannak, de annyit bizonyítanak, hogy a Balaton történetének feltárásában a kovaalgák csoportja egy hasznos "proxy".

4.3.5. Holocén vízszintváltozások Európában

A 70-es évektől kezdődően kiemelt figyelem irányult tavak vízszintingadozásának rekonstrukciójára, mint a klímarekonstrukció eszközére. A tavak drasztikus vízszintváltozására a legekleatásabb és talán legközismertebb példa az észak- és közép-afrikai tavaké – amelyek egyszerűen eltűntek 6000 évvel ezelőtt (Gasse 2000). A vízszintváltozások tanulmányozását – csakúgy mint szinte minden paleoökológiai rekonstrukciót – a korolás technikájának fejlődése teremtette meg. A pontos korolás tette lehetővé, hogy a különböző tavakból nyert üledékek egymással összehasonlíthatóak legyenek. Egyre több adat gyűlt össze arról, hogy a holocén során az európai tavak vízszintjében több méteres változások történtek (Gaillard 1985, Digerfeldt 1988, Magny & Ruffaldi 1995). Először Dél-Svédország tavainál ismertek fel a szinkron (trend-szerű) változásokat. Harrison & Digerfeldt (1993) bizonyította, hogy egy-egy régió belül a vízszintek változása klimatikus okokra vezethető vissza.

Ezen a tudományterületen a következő nagy lépés Magny munkásságához kötődik. Svájcban a Jura-Alpokban 26 tó vizsgálata alapján regionálisan szintén szinkron változásokat mutatott ki: a vizsgált tavakban 10,200 és 9800 kalibrált BP év között magas vagy emelkedő volt a vízszint, 7800 és 6800 év között magas, míg 9800 és 7800 között alacsony vízszintet rekonstruált, csakúgy mint 4500 és 3500 kalibrált BP év között. Magny (2004) adatai alapján azt a következtetést vonta le, hogy a vízszint változások a nap aktivitásával mutatnak szoros összefüggést. Magny et al. folyamatosan közölték az bizonyítékokat, hogy a vízszint változások klimatikus okokra vezethetőek vissza (Magny 2004, 2007, Magny et al. 2013) Hűvös és nedves klíma alatt a vízszint emelkedik.

Látványos és érdekes eredményt kapunk, ha a tavak relatív vízszintjét (a maihoz viszonyítva, magasabb vagy alacsonyabb) térképen ábrázoljuk. Európára ilyen jellegű térképet Yu és Harrison készített a Global Lake Status Data Base (GLSDB: Kohfeld & Harrison 2000, Harrison et al. 1998, 2002) adatbázis alapján (Yu & Harrison 1995). Az adatbázis 156 európai tó vízszintváltozásait rögzíti. Csak olyan tavak kerülhettek be az adatbázisba, amelyek vízszintje klimatikusan meghatározott, vagyis tektonikus mozgások, geomorfológiai módosítások, tengervíz elöntések, emberi beavatkozások a vízgyűjtőn nem történtek. A különböző időszakokban szerkesztett térképek alapján a következő kép rajzolódik ki a vízszintek alakulásáról Európában. 10,700 kalibrált BP év körül a mediterrán területek a maiánál nedvesebbek, míg Európa középső része, Finnország és Svédország déli részéig szárazabb volt a maiánál. 7850 kalibrált BP év körül a baltikum szárazabb volt a maiánál,

de az atlanti parti vidék, Finnország belső területei az orosz síkság nedvesebb volt. 5700 kalibrált BP év után fokozatosan alakult ki a jelen állapot, amit 3200 és 2000 kalibrált BP év között megszakított egy nedvesebb időszak a mediterrán területen.

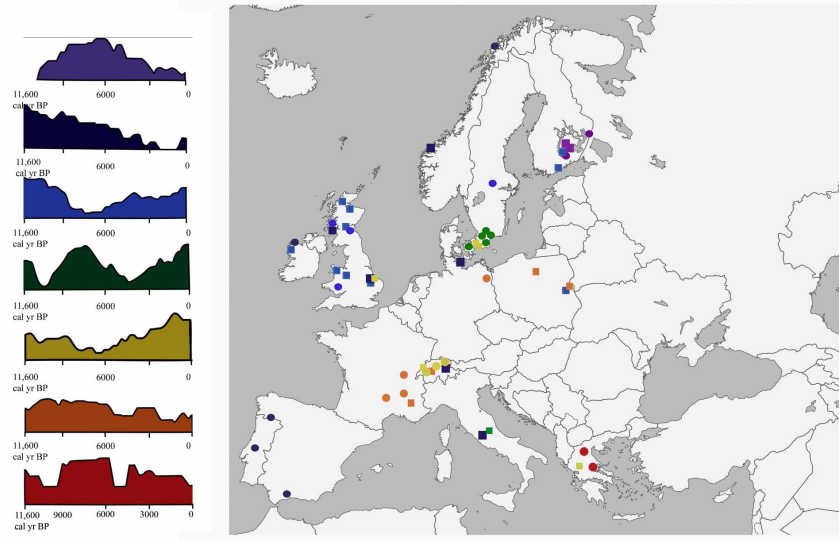
Harrison et al. (1996) arra következtetett, hogy a vízszint ingadozások alapvetően a napsugárzás erősségének és a jéggel borított területek nagyságának változásával függ össze de természetesen ettől lehetnek eltérések, nem direkt a követés.

Ugyanezen adatbázis egy másik alkalmazása, amikor időben nézzük a vízszint változását. 65 európai tó adatait 250 éves időszakokra osztották, 41 időszakmenset kaptak (58. ábra). Nincs értelme finomabb skálának, mert a korolás sem finomabb. Hét típust különítették el, amelyek geológiailag is jól elválnak egymástól. 1. Norvégia arktikus területein, Finnországban 9000 előtt alacsony vízszint jellemző, aztán mélyül, maximális a mélység 7500 és 5000 között, 4000 után csökken és alacsony marad napjainkig. A 2. csoportba tartozó tavak az Atlanti Óceán partvidékén helyezkednek el, Ibériai-félsziget, Írország, Skócia Norvégia. Ezekben a tavakban 10 000 és 5000 év között magas a vízszint, 4000 után csökken, a legalacsonyabb 1500 év körül, ezután emelkedésnek indul. Az egyes csoportok összehasonlítása azt mutatja, hogy a változások az egyes csoportokban gyakran azonos időben történtek, de ellenkező irányba (pl. az egyes csoportban a kora-holocénben alacsony, míg a 3. csoportban Finnország, Svédország és Nagy Britannia központi részein) magas. A 7500 és 5000 évek között az egyes csoport tavai maximumot mutatnak, míg a 3 csoportban éppen ekkor minimális a vízszint. Mindezekből arra következtethetünk, hogy a légköri cirkuláció időről időre megváltozik, a tavak vízszintjében jelentős változás figyelhető meg, bár gyakran a változás ellenkező előjelű. Harrison et al. 500 éves intervallumokra osztották a tavak vízszintjét és megállapították, hogy gyors változások 9500–9000 (10,740–10,100 kalibrált BP év), 7500–7000 (8300–7800 kalibrált BP év) és 4500–4000 (5200–4500 kalibrált BP év) között történtek. A közbeeső időszakok, főleg a 7000–5500 (7800–6300 kalibrált BP év) nyugodt és stabil klímájú időszak volt. A tengervíz hőmérsékletének rekonstrukciója határozott változást mutat 9000 (10,100 kalibrált BP év) és 7000 (7830 kalibrált BP év) körül. 5000 év (5760 kalibrált BP év) után a tengervíz felszíni hőmérséklete hűlni kezd, ami 4000 évnél (4500 kalibrált BP év) még intenzívebbé válik a hűlés. A Nap pozíciója, aktivitása, a vulkánkitörések, a földfelszín borítottsága, az óceáni cirkuláció, az üvegházra ható gázok összetételének változása befolyással van a klíma változására (Wanner et al. 2008).

A diatómák életformák szerinti csoportosítása, a planktonikus és bentonikus fajok arányának (P/B) alakulása széles körben elfogadott módszer a vízszint rekonstrukciókhoz (e.g. Barker et al. 1994, Magyarai et al. 2009b, Cvetkoska et al. 2014, 2015). Ugyanakkor ezt az arányt sok más tényező is befolyásolhatja. Ezek közül a legjelentősebb a trofitás változása, de a pH és a sótartalom változása is okozhat eltolódást a P/B arányban, anélkül, hogy a vízszint megváltozna (Battarbee, 2000). Ezeket a szempontokat különös gonddal kell figyelembe vennünk a késő-holocénben, amikor az emberi hatás jóval erősebb, mint a klíma szerepe.

Vizsgálataim egyik fő célja a vízszint rekonstrukció volt, elsősorban azért mert a multi-proxi vizsgálatokban részt vevő munkatársak számára ez az információ saját adataik értékeléséhez hasznos lehet.

A Retyezátra vonatkozó első publikációkban mechanikusan alkalmaztuk a P/B arány változást. Az összefoglaló munka során azonban, amikor az adatokat elemeztem tűnt fel, hogy a Brazi, a legsekélyebb vizsgált tavunk, medrének 80%-a feltöltődött az elmúlt

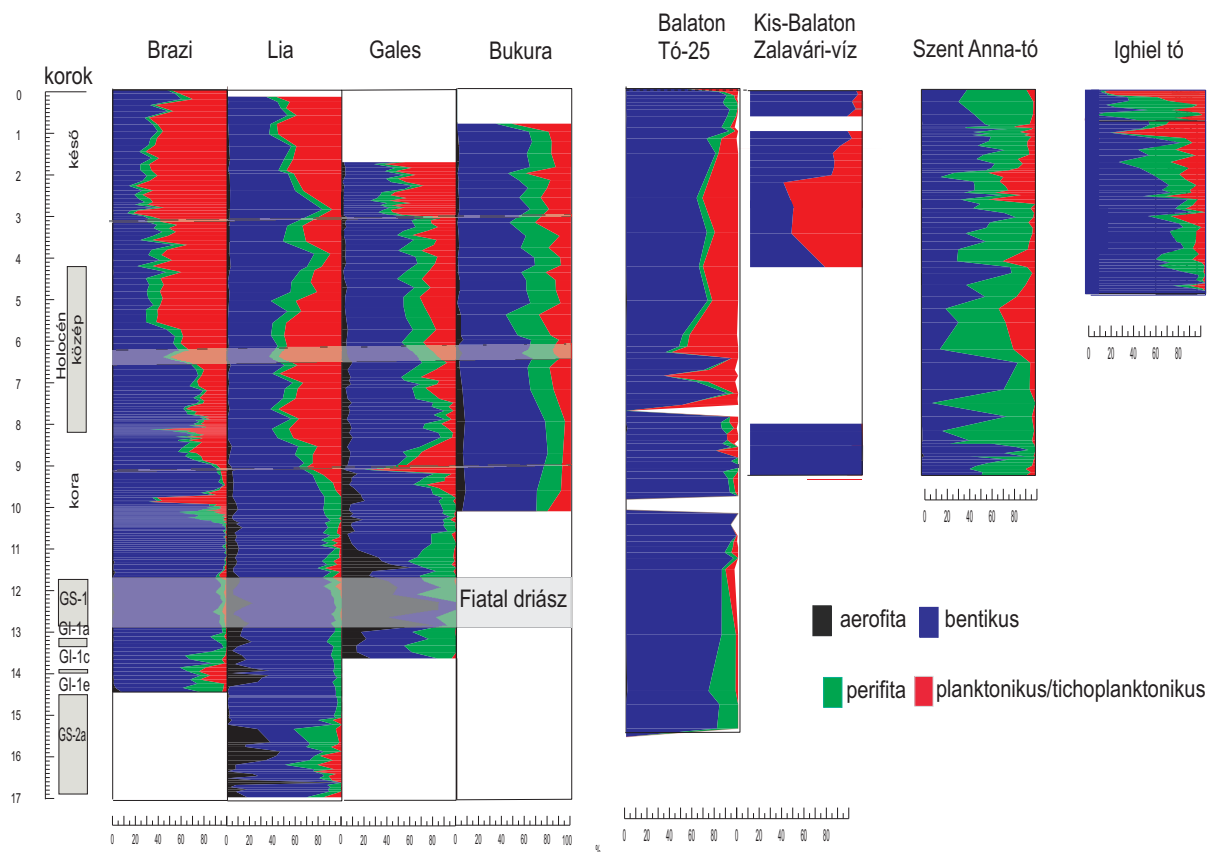


58. ábra. A vízszintek alakulása Európában, a holocén során (Harrison et al. 1996) alapján. A térképen használt színek megfelelnek az ábra bal oldalán szereplő profilokkal. Kör jelzi azokat a tavakat, amelyek szigorúan követik a mintázatot, négyzet jelöli a hasonló, de több egyéni bélyeget mutató vizeket

15 700 évben (2007-ben a mintavétel során egy méter a vízmélység és 490 cm hosszú üledéket emeltek ki belőle a fúrás során (2. táblázat.) A Liában a leggyorsabb a feltöltődés üteme (Hubay et al. 2016); a tó elveszítette medrének több mint 60%-át 17000 év alatt. A két mély tóban a mederhez képest jóval kisebb a feltöltődés aránya (10% körüli) ennek ellenére itt is korlátozott a vízszint rekonstrukció lehetősége. A Bukura üledékének a mátrixát moha alkotja, ezt makroszkopikusan is jól látható (Hubay et al. 2016, Vincze et al. submitted). A diatóma közösség főleg mohákhoz kötődő, perifitikus fajokból áll, nem mutatható ki jelentős változás, vagyis a Bukura üledéke csak korlátozottan alkalmas paleolimnológiai rekonstrukcióra.

A retyezáti tavak közül a vízszintváltozás becslésre így egyedül a Gales-ben vállalkoztam, melynek medrének nem több, mint 10% töltődött fel (Hubay et al. 2016). A P/B arány alapján 9300–9000 és 3000–1700 kalibrált BP év között volt magas a tó vízszintje. Az első időszak jó egyezést mutat az ún. 9.3 eseménnyel (Fleitmann et al. 2008), a második magas vízü időszak a hűvösebb/nedvesebb időszakokkal egyezik, (ez az ún. „neoglacial cooling” period (Mackay et al. 2003, Wolfe 2003, Mackay 2009).

Mint láttuk a hegyi tavakban a vízszint változások nyomon követésére csak korlátozott lehetőségek vannak. Ezzel szemben, a ban, mint közép-Európa legnagyobb sekély tavában ez erre több lehetőség nyílik. Az életformákon túl a szalinitás (sótartalom) rekonstrukció és jó proxija a tóban lévő víz tömegének becslésére. Balaton, mint sekély, zárt, nagy felületű tó elvileg ideális vizsgálati objektuma lenne a vízszint ingadozásokra. A Balaton paleolimnológiai vizsgálatába a legnagyobb gondot a korolás jelenti. Az üledéken közvetlenül mért (bulk) minták ^{14}C korolása a víz magas karbonátkoncentrációja miatt megbízhatatlan. A szárazföldi fossziliák a tó belsejébe kis valószínűséggel kerülnek be, tehát annak az esély, hogy egy sok ponton korolt fúráson nagy felbontású elemzés készüljön igen csekély. Összességében a három balatoni fúrás sókoncentráció változásai, valamint



59. ábra. A négy vizsgálati területen a diatómák életforma szerinti megoszlása

a sugaras szimmetriájú kovaalga fajok magasabb aránya alapján a kora-holocénben, és 6000–5000 között magasabb a vízszint a Balatonban.

Az vízszintek becslése könnyebb/jobb/megbízhatóbb mint a magasaké. Az alacsony vízszintnél lápgyűrű alakulhat ki, a part vegetáció előretörése vagy a víz koncentrációjának növekedése megbízhatóbban mutatható ki.

4.4. Biogeográfia

4.4.1. Déli-Kárpátok flórája

A hegyi tavak kvantitatív rekonstrukciójában a legnagyobb nehézséget a fajok autóökológiájának alig ismert volta jelentené – ha ezt a problémalistában nem előzné meg az a tény, hogy a magukat a fajokat is alig ismerjük. Ugyan az arktikus területeken az elmúlt 2–3 évtizedben intenzív kutatások folytak, ami számos új faj leírását eredményezte (pl. Fallu et al. 2000, Antoinades et al. 2008, Esposito et al. 2008), de az oligtróf fajokról még mindig sokkal kevesebbet tudunk mint pl. a síkvidéki tavak, tározók, folyók és egyéb vízfolyásokban élő taxonokról.

A 40 tóban mintegy 350 diatóma taxont különböztettünk meg, ezek nagy része ritka, sok a nehezen határozható forma, amelyek taxonómiai helyzetének tisztázása még várat magára. A kovaalga közösségek határozott elválást mutatnak a hegységek szerint, leg-

jobban a fogarasi tavak válnak el, mind a vízkémia, mind az üledékkémia mind a lokális változók alapján (Kövé 2016). A transzfogarasi út mellett elhelyezkedő Balea tó válik el legjobban, dominálnak a planktonikus formák (*Fragilaria gracilis*, *Discotella stelligera* és az *Asterionella formosa*). Mivel a Balea-tó nem tartozik a legmélyebbek közé ezért a magas planktonikus arány a vízben hozzáférhető magasabb tápanyagtartalommal hozható összefüggésbe. A Fogarasra, mint hegységre a *Staurosirella pinnata*, *Karayevia oblongella* a jellemző fajok. A Fogaras tavai helyezkednek el a legmagasabban, ezzel összefüggésben partjaikon a vegetáció gyér, sok a köves rész, pH-juk átlagosan a 40 tó pH-jánál magasabb. Meglepő eredménynek tekintjük, a Caltun-tó diatóma adatait. A tó flóráját és dominanciaviszonyait tekintve a retyezati tavakkal mutat nagy hasonlóságot. Fajszerge de a meglévő fajok mindegyike a Retyezatra jellemző. A Páreng tavaira a *Pseudostaurosira pseudoconstruens* gyakran tömeges és jellemző faj. A Retyezatra az *Aulacoseira alpigena*, *Staurosira venter*, *Psammothidium altaicum*, *Stauroforma exiguiiformis* a jellemző. Cărauş (2012) összefoglalója szerint az algológiai adatok szórványosak a három hegységből (pl. Shur 1852, Teodorescu 1908, Kol 1959, Ionescu-Ţeculescu 1970, Péterfi 1974, 1993).

A Kárpátok hatalmas félkörben veszi körbe a Kárpát-medencét és Erdélyt. A hegység teljes hossza 1500 km, 190 ezer km² területet foglal el. Az Alpok után ez a legkiterjedtebb hegység Euróában. A Kárpátok egybefüggő hegylánc, de több különálló részre osztható. Csak néhány helyen lépi túl a 2500 m-es magasságot (Magas-Tátra, Bucsecs-hegység, Fogarasi-havasok, Páreng-hegység, Retyezát-hegység). Nincsenek gleccserek vagy állandóan hóval borított területek. A Kárpátokat a Duna választja el az Alpoktól és a Balkáni-hegységrendszerrel. A Kárpátok egy nagyobb összefüggő hegységrendszert alkot a Balkán-hegységgel és a Balkáni-hegységrendszer többi tagjával (Dinári-hegység, Velebitek stb.) ezt nevezik Kárpát-hegyvonulatrendszernek.

A fenti adatok szerint eredményeink összehasonlítását leginkább a tátrai tavakban élő biótákkal kell kezdenünk, majd az alpi tavakkal ill. a Balkáni-hegységrendszerben lévőekkel kell összevetnünk.

Bár a Tátra egyike a legrégebben és alaposan kutatott európai területeknek (pl. Kawecka & Galas 2003) nem találtunk összefoglaló, „training set”-nek tekinthető munkát a kovaalgákra vonatkozóan sem az európai diatóma adatbázisban (Juggins 2001), sem lokális publikációkban. A korábbi vizsgálatok főleg a nyílt vízben élő algákra vonatkoztak. A lengyel Tátra diatómáiról (Kawecka & Galas 2003) míg a szlovák oldalról Štefkova (2006) közöl adatokat. Mindkét cikk elsősorban a savasodásra érzékeny vízterek elkülönítését célozzák meg. A tátrai tavak biótái a nagy európai, hegyi tavakat vizsgáló projektekben szerencsére jól reprezentáltak. A 66 állandó tátrai tóból 27-et vontak be az EMERGE projektbe (Clarke et al. 2005). Štefkova (2006) szerint az Európai Unió által finanszírozott EMERGE pályázat (European Mountain lake Ecosystems: Regionalization, diagnostics & Socio-economic Evaluation) kerin belül összesen 47 tátrai tavat mintáztak meg (34 a szlovák és 13 a lengyel oldalról). A Tátra domináns kovaalga fajtái (*Achnanthes minutissimum*, *Achnanthes helvetica* (= *Psammothidium helveticum*), *Achnanthes subatomoides* (= *Psammothidium subatomoides*), *Cymbella minuta* (= *Encyonema minutum*), *Denticula tenuis*, *Fragilaria pinnata* (*Staurosirella pinnata*), *Pinnularia microstauron* és *Tabellaria flocculosa*) bár a mi tavainkban is megtalálhatóak, de csak a *Staurosirella pinnata* domináns a Fogarasban.

A hegyi tavak a hidrobiológiai vizsgálatokban kiemelt fontosságúak. A klímakutatók

is egyre jobban felismerik a tavakban megőrzött abiotikus és biotikus „vizsgálható anyagok” jelentőségét. Ezek különleges tárházak a múltbéli klímaingadozások mikéntjének és milyenségének feltárásában. Mindezek ellenére ezen tavak kutatottsága messze elmarad az emberi hasznosításban szereplő víztestekétől (folyók, rekreációs tavak, tározók, fürdők). Ez nyilván összefügg a tavak nehéz megközelíthetőségével, a mintavételt nehezítő körülményekkel is.

4.4.2. Iconographia Diatomologica Carpathica

Külön kötetben mutattam be a Retyezát 58 állandó tava közül huszonhárom gleccsertavának diatóma flóráját. A fahatár fölött elhelyezkedő tavak (1740—2122 a.s.l.) legmélyebb pontjáról, 2011 és 2014 között gyűjtött üledékmintákban vizsgáltam a diatóma közösségeket. A 23-ból egyetlen tó, a Taul dintre Brazi – amint a neve is jelzi – a Fenyők közti tó található a fahatár alatt. A korábban közölt eredmények nomenklatúrai revíziója után összefoglaltam a hegység kovaalga flóráját, a két legnépesebb nemzetség, az *Eunotia* és *Pinnularia* képviselői nélkül, amelyek később kerülnek publikálásra. Monografikus műben mutattam be a hegység diatóma flóráját (Buczkó 2016b). Elsősorban a kis méretű fajok (<20 μm) tisztázására és dokumentálására törekedtem, amelyek határozásához a szkennelés elektron mikroszkóp sokszor elengedhetetlen. 171 taxont határoztam meg; ebből a 85-ről adtam részletes LM és SEM dokumentációt. 35 további taxont fénymikroszkóp segítségével mutattam be. Összesen 752 fény- és 188 szkennelés elektronmikroszkópos kép illusztrálja az összefoglalót. Így, a korábbi adatokkal együtt 219 kovaalga vált ismertté a Retyezátból. Részletes fajleírás nélkül bemutattam egy *Humidophila* és *Staurosira* fajt, amelyek taxonómiai pozíciója még tisztázásra vár. Bevezettem egy új kombinációt az *Achnanthes helvetica* var. *minor*-ra, mint *Psammothidium helveticum* var. *minor*.

4.4.3. A *Kobayasiella* nemzetség

Az 1980-as években a kovaalga kutatás egyik központi problémája a savas esőkhöz kötődik (Battarbee et al. 1999). Az itt elért eredmények nagyban járultak hozzá a paleolimnológia fejlődéséhez és a kovaalgák nyújtotta rekonstrukciós lehetőségek felméréséhez. Így felfokozott figyelem irányult az acidophil/acidobiont fajok felé, azok szerepére a pH indikációban. Ennek elengedhetetlen feltétele volt a taxonómiai harmonizáció, vagyis, hogy a különböző laborokban dolgozó szakemberek azonos taxonómiai koncepciót kövessenek (vagyis, az azonos taxonokat azonos névvel illessék). A 80-as évek közepén, ezért egymástól függetlenül párhuzamos kutatások folytak a “*Navicula subtilissima* Cleve csoport”-hoz tartozó taxonokon (elsősorban stockholmi Museum of Natural History-ban ahol a *Navicula subtilissima* típusanyagát őrizték), ami később a *Kobayasiella* nemzetség típusfaja lett. Elizabeth Haworth (Haworth személyes közlés 2004) és Hiromu Kobayasi (Kobayasi & Nagumo 1988) is 3 külön entitást különített el a típusanyagban, de a típuskijelölésben már számos ponton eltértek egymástól, komoly gondot okozva később. Taxonómiai revíziót végeztem a nemzetségen, ezek részletei, és egy taxonómiai útmutató a határozáshoz Buczkó et al. 2009g munkájában találhatóak meg.

A sokváltozós elemzések közül a diszkriminancia analízis a taxonómiában gyakran használt, jól bevált módszer az egymáshoz közel álló fajok elkülönítésében (Csősz et al. 2007, Neustupa & Nemcová 2007, Paull et al. 2008), amivel a különböző populáci-

ók hasonlósága/különbözősége jól számszerűsíthető. Ezért jól használható a fenotipikus plaszticitás mérésére is, ami átvezet a fajkeletkezés/eltűnés kérdésköréhez. A kovaalgák generációs idejét figyelembe véve ez már néhány ezer éves időskálán (amit a gleccser tavakban felhalmozott üledékekben vizsgálhatunk) már nagyon hasznos eszköz lehet. Az integratív taxonómiai közelítésben egy-egy nemzetség fejlődésének jobb megismerésében akár kulcs szerepet is játszhat.

A savas esők csökkenésével párhuzamosan csökkent az erősen elsavasodott élőhelyek száma (van Dam & Mertens 2008). Ettől függetlenül a *Kobayasiella tintinnus* előfordulásáról már több élőhelyről beszámolnak, ami vélhetően azzal függ össze, hogy korábban nem ismerték fel önálló fajként. A *K. tintinnus* második európai előfordulásáról Noga et al. számolt be (2014), Dél-Kelet Lengyelországból, a Roztocze Nemzeti Parkból, ahol mohafacsarékban találták meg. Ugyancsak megtalálták Hollandiában (Adrienne Mertens, mint gyakori fajt említi; 2015 augusztus, személyes közlés). Mindkét helyre alacsony pH (3–4 közötti) és alacsony vezetőképesség jellemző ($<200 \mu\text{S cm}^{-1}$).

Az egész *Kobayasiella* nemzetségre a finom ornamentika és általában a kis termet jellemző, ezért megbízható határozásához az elektronmikroszkóp használata elengedhetetlen, nem csupán faji, hanem nemzetségszinten is – pl. *Adlafia* vagy *Genkalia* fajok (Paull et al. 2008).

Összefoglalva: Vizsgáltam a *Kobayasiella* nemzetség kárpát-medencei elterjedését, hat fajukat különböztettem meg, közülük kettőt, újként írtam le szerzőtársaimmal. Diszkriminancia analízist végeztem az egymáshoz legközelebb álló három fajon, igazolva, hogy az új fajok jobban különböznek a nemzetség többi tagjától, mint a korábbi ismertek egymástól. Tisztáztam a Kárpát-medencében előforduló 7 faj taxonómiai pozícióját. 29 vizsgált lág közlül 7-ből közöltem elterjedési adatokat a nemzetségre vonatkozóan. A leírt fajok validitását azóta megerősítették más élőhelyekről kimutatva őket.

4.5. Az integratív taxonómia

A biológiai kutatások kiinduló pontja a fajok pontos meghatározása, egymástól való elkülönítése és osztályozása, azonban a faj fogalmának meghatározása a mai napig is a biológia egyik legnagyobb kihívása.

A kovaalga kutatás mintegy 250 éves története során összegyűlt hatalmas ismeretanyagot értékelve, még mindig azt kell mondanunk, hogy keveset tudunk a diatómák taxonómiájáról, ökológiai, és környezeti igényeiről, és főleg elterjedési mintázataik feltárása még csak a kezdeti lépéseknél tart. A legtöbb taxon megismerése, még csak rendszertani besorolásuk, és élőhelyeik felkutatásánál tart, mivel tudományos megismerésükhöz elsőként a fajok lehatárolását, elkülönítését, majd leírását kell elvégezni. Ezek után kezdődhet csak elterjedési mintázataik, élőhelyi igényeik, ökológiai szerepük, és más élőlényekkel alkotott interakciójuk vizsgálata. A taxonómiai kutatások jelentős átalakultak a 2000-es évek elejétől. Nagy változásokkal jár a kovaalgáknál is a taxonómiai revíziós hullám, melyhez alapot az egyre olcsóbb, megbízhatóbb és elterjedtebb nukleinsav szekvenáláson alapuló molekuláris filogenetika eszköztára biztosítja (pl. Keck et al. 2016, Duleba et al. 2016). A statisztikai eljárások mind szélesebb körű alkalmazása (morfológia, kladisztika) szintén hozzájárul a tudományterület presztízsének növekedéséhez. Ennek eredményeként, bár a kovaalgákra sokáig úgy tekintettek, mint kozmopolita fajokra, ma már több, fajról/fajkomplexről kiderült, hogy határozott biogeográfiai mintázatot

mutat elterjedése csak egy jóval kisebb területre vonatkozik (Van de Vijver et al. 2002, Kövér et al. 2015). Ennek fő oka, hogy morfológiai bélyegek alapján leírt fajok esetében, azok különböző, vagy akár egy azon földrajzi területről származó egyedeiről molekuláris vizsgálatok alapján, vagy akár csak faj revideálása, infrastrukturális vizsgálata révén gyakran bebizonyosodott, hogy több különböző fajhoz tartoznak (Buczko et al. 2009g, Ognjanova-Rumenova & Buczko 2010, Wojtal et al. 2015). Napjainkban számos olyan revideáló munka jelenik meg, melyben klasszikus taxonómiai módszerekkel leírt fajokat molekuláris filogenetikai módszerek segítségével vonnak egybe, választanak szét, vagy javasolják kriptikus/pszeudokriptikus fajként kezelésüket (pl.: Kermarrec et al. 2014, Ruck et al. 2016). Ugyan a kriptikus/pszeudokriptikus fajok taxonómiai kezelésében még csak kezdeti lépéseknél tartunk, de alkalmazásuk a jövőben forradalmasíthatja a vízminősítést vagy a rutin biomonitoring vizsgálatokat. Az alapkutatásban azonban a morfológiai alapú fajelkülönítésre, a hosszabb időskálájú monitoring vizsgálatokhoz (paleolimnológia, klímakutatás) egyelőre megkerülhetetlennek látszik a „valós” fajok (morfospeciesek) ismerete. A taxonok elterjedésének, környezeti igényeiknek, és ökológiájuk vizsgálatához jelenleg ez a legjobban bejáratott, leghatékonyabb, leggyorsabb és legolcsóbb eljárás (Stoermer 2001). Természetesen erőfeszítéseket kell a nagy földrajzi távolságokból származó, nagy mintaszámú molekuláris módszereken alapuló filogenetikai vizsgálatok fejlesztésére (Ács 2009).

A molekuláris technikák által generált új módszerek mellett egyre többen mutattak rá, hogy a kizárólag DNS alapú taxonómia (főleg, ha egyetlen gén vizsgálatán alapul) nem járható út (Podani 2015). Megalapozott taxonómiai következtetéseket csak a rendelkezésre álló információ együttes analízise alapján lehet levonni, s így létre jött egy szintetizáló taxonómiai irányzat melyet „integratív taxonómiának” neveznek (Will et al. 2005, Wheeler 2008, Padial et al. 2010). Az integratív taxonómia ötvözni próbálja mindazokat az ismereteket, melyeket a molekuláris filogenetika, filogeográfia és populáció genetika, a statisztikus morfometria stb. kínál, s olyan új technikákat ad a taxonómusok kezébe, amelyek nem csak arra jók, hogy a morfológián alapuló fajleírásokat alátámasszák, de olyan esetekben is alkalmazhatók, amikor a tradicionális morfológia eszköztára önmagában nem elegendő taxonómiai döntések meghozatalához.

A biodiverzitás csökkenésénél talán csak a taxonómusok eltűnése nagyobb mértékű napjainkban (Drew 2011). Egyre kevesebb szakember dolgozik hazánkban is ezen a több éves-évtizedes tanulmányok nélkül művelhetetlen, időigényes, impakt faktorban mérve lassan megtérülő tudományterületen (Varga 2014). Ugyanakkor megfelelő fajismeret nélkül az ökológiai, a biodiverzitás kutatások, végső soron a globális változások nyomonkövetését célzó vizsgálatok eredményei is megkérdőjelezhetővé válnak.

5. Összefoglalás

5.1. Legrégebbi diatóma előfordulás

Megállapítottam, hogy a legrégebbi kárpáti diatóma adat kréta, santoni korú, a megőrző közeg valószínűleg ragadozó, vízi állatok koprolitja, amit az iharkúti ásatások anyagában találtam. A maradványok főleg az *Aulacoseira* nemzetség bélyegeit mutatják, megtartásuk rossz, és nagyon kevés váz került elő a vizsgálatok során.

5.2. Neogén diatómák

Részletes fény- és elektronmikroszkópos vizsgálattal tisztáztam több, neogén kovaalgafaj és nemzetség taxonómiai helyzetét:

- Bizonyítottam, hogy a *Fragilaria rhombus*-ként leírt faj különálló taxon, endemikus, csak a jastrabai lelőhelyről ismert, jellegzetes, nagytestű kovaalga, amelyet átsoroltunk a *Staurosirella* nemzetségbe.
- Tisztáztam, az ugyancsak a nagytestű, robusztus, a fragilaroid fajokhoz tartozó a diatóma, a *Fragilaria leptostauron* var. *amphitetras* taxonómiai státuszát. Ez egyike a legismertebb, mára kihalt fosszilis kovaalgáknak. Az ultrastrukturális részletek alapján egyértelmű, hogy ez a taxon is a *Staurosirella* nemzetségbe tartozik és önálló faji szintre emelendő. A nomenklaturai helyzet tisztázása után *Staurosirella grunowii*-ként soroltuk át és megadtuk legnagyobb geográfiai elterjedését.
- A *Fragilariforma* nemzetség fosszilis fajainak revíziója: a fragilaroid fajoknál maradvá, a *Diatoma* nemzetséghez tartozóként leírt fosszilis taxonok vizsgálatával tisztáztuk a *Fragilariforma fossilis* formakörét és leírtuk a *Fragilariforma Hajósiae*-t. Ezzel a *Fragilariforma* fajszegény nemzetség taxonómiájához az ősbibnek gondolt szabálytalan formák publikálásával járultam hozzá.
- Elsőként végeztem ultrastruktúra vizsgálatokat a *Cymbella latestriata*-n, amely jelentősen különbözik a jelenleg ismert fajok mindegyikétől. Külön hangsúlyt fektettem a cymbelloid diatómákat elválasztó nemzetség bélyegekre, amelyek csak SEM-mel vizsgálhatók. A csúcsi pórusmező a kovaváz finoman lyuggatott része, ahol mukopoliszaharidok választódnak ki, és rögzítő képletekké állnak össze. A csúcsi pórusmező jelenlétét ezért a rögzült életmóddal hozzák összefüggésbe. Filogenetikai kutatásokban a csúcsi pórusmező megléte, vagy hiánya kiemelt fontossággal bír. Kimutattam, hogy a *Cymbella latestriata*-nak egyértelműen van, de nagyon gyengén

fejllett a csúcsi pórusmezeje. Ezzel az adattal jelentősen hozzájárultam a *Cymbella* és *Cymbopleura* nemzetségek rokonsági fokának tisztázásához.

- A *Navicula haueri* a neogén fontos korjelzője, édesvízi faj, nagy termetű (80–120 μm), de legfeltűnőbb tulajdonsága, hogy a sávjai rendszertelenül „megszakadnak”, a legtöbb kovaalgához képest határozott szabálytalanságot mutatnak. Ez fénymikroszkópban jellegzetes, jól felismerhető bélyeg. Elsőként végeztem részletes SEM elemzést a fajon, megadtam kárpát-medencei elterjedését, tisztáztam rokonsági körét, és ezzel a *Navicula* nemzetségen belül felállított Navisantiqua csoport – ami az erősen kovásodott, robusztus vázakkal bíró *Navicula* fajokat gyűjti össze – ismeretét jelentősen megnöveltem.
- Kapcsolatot találtam a recens flóra egyik jellegzetes képviselője és egy, mára már kihaltként ismert faj között: sokáig úgy tűnt, hogy a bizonytalan taxonómiai pozíciójú *Navicula jakovljevicii* csak Dél-Európában él. 2005-ben először mutattam ki Magyarország területéről, a Szigetközéből. Lange-Bertalot (2001) szerint néhány „harmadidőszaki”, mára már kihalt faj a *Navicula jakovljevicii*-hoz hasonló bélyegeket visel. A köpeczi diatóma-földben (Románia) megtaláltam és részletes ultrastrukturális vizsgálattal igazoltam ezen bélyegek meglétét a *Navicula lucida* hatalmas vázain. Részletes morfológiai leírást közzeltünk a két faj főbb bélyegeinek (a villaszerűen elágazó hasadékvonal végei valamint a belső üreg a vázak végén) hasonlóságáról (B-Béres et al. 2015), ami felveti a rokonságuk lehetőségét. Mivel a *N. lucida* kihalt faj, így csak morfológiai bélyegekre hagyatkozva vizsgálhatjuk a kérdést, a molekuláris technikák nem nyújthatnak segítséget.

A vulkanizmus lenyomata a diatómákon

A Kárpátok neogén medencéinek fejlődése a hegységképződéssel szorosan összefügg. A neogénben a vulkanizmus intenzív volt, a kovaföldek előfordulását a geológusok a vulkáni aktivitás kísérőjeként fogadják el. Tengeri analógiák szerint hipotézisként állítom, hogy a szilíciumban gazdag vizek lehetővé tették nagyméretű, szinte gigantikus formák kifejlődését a vulkanikus tavakban. A szilíciumbőségre utaló jelekre (gigantizmus, vázszerkezeti elemek megnagyobbodása, hasadékvonal körüli részek vastagodása, tüskék, csomók, gömbök) a 55. ábra mutat példákat.

5.3. Késő-negyedidőszak

Összefoglaló cikkben számoltam be a Kárpáti régió korolt üledékszelvényeiről, amelyeken multi-proxi vizsgálat folyt (Buczko et al. 2009c). A késő-negyedidőszakban nyolc fúrásnál végeztem nagy felbontású paleolimnológiai elemzést, és ezen alapuló ökoszisztémái rekonstrukciót. Feldolgoztam a Déli-Kárpátok négy retyezáti glaciális tavából (17 ezer év), a Balatonból (15 ezer év) és a Kis-Balatonból (9 ezer év), a Szent Anna-tóból (9000–1000 év) (Csomád hegycsoport), valamint az Ighiel-tóból (Torockó-hegység) (4200 kalibrált BP évtől napjainkig) származó fúrások kovavázak algáit. Hubay et al. (2016) és Magyari et al. (2009a) 17 ezer évtől kezdődően igazoltak üledékfelhalmozódást a Retyezáiban.

5.3.1. A kárpáti régió diatómái a késő-negyedidőszakban

- Megállapítottam, hogy a négy rettyezáti fúrásban az *Aulacoseira* nemzetség és – a korábbi taxonómiai koncepciók szerinti – a *Fragilaria* sensu lato, vagy általánosabban fogalmazva a “fragilaroid” nemzetségek (*Fragilaria*, *Pseudostaurosira*, *Stauroforma*, *Staurosira*, *Staurosirella*) fajai a leggyakoribbak. Ugyancsak jellemzőek és tömegesek olykor a monoraphid (*Psammothidium*, *Planothidium*, *Karayevia*, *Achnanthidium*) fajok a vizsgált tavakban. Több, mint 300 taxont különítettem el a négy fúrásból.
- A Zalavári vízben mélyült fúrás diatóma flóráját 2009-ben publikáltam szerzőtársaimmal 258 képpel 12 fotótáblán (Buczkó et al. 2009e). Összesen 152 taxont jegyeztem fel, közülük 120-ról közöltem képeket. Megállapítottam, hogy annak ellenére, hogy a Kis-Balatonban is a fragilaroid fajok és az *Aulacoseira* nemzetség képviselői a leggyakoribbak, faji szinten teljes az elválás a hegyi és a síkvidéki fúrasok diatóma közösségei között a késő-glaciálisban és a holocénben.
- Szent Anna-tó: A tó holocén szakaszán 74 taxon jelenlétét dokumentáltam (Buczkó & Magyarai 2007). A cikk megjelenésének évében ezek közül 30 új volt a román flórára. A 74 taxon közül az *Eunotia* nemzetség 18 fajjal, a *Pinnularia* 12 fajjal képviseltette magát, és a *Kobayasiella* genusz 5 faja volt még jellemző a tóra. Két, a tudományra nézve új fajt írtam le a tóból.
- Ighiel-tó: 131 diatóma taxont különböztettem meg a fúrásból. A leggyakoribb taxonok a *Staurosirella pinnata* és az *Asterionella formosa* voltak. A sugaras szimmetriájú kovaalgák szintén tömegesek, különösen az utolsó 200 évben, ami megegyezik az általános trendekkel.

5.3.2. A kovavázak algák tavi szukcessziója

Nyolc szelvény adatait hasonlítottam össze (4 rettyezáti tó, 2 balatoni fúrás, valamint a Szent Anna- és az Ighiel-tóból származó üledéksorok), ezek közül a rettyezáti és a Szent Anna-tó hegyi, míg a Balaton és az Ighiel-tó síkvidéki tavaknak tekinthetőek.

Kimutattam, hogy a négy vizsgálati terület diatóma közösségei nagyon különbözőek a domináns fajok tekintetében. A négy rettyezáti tó diatóma rekordja viszont sok hasonlóságot mutatott mind a domináns taxonok, mind a közösség szerkezetének tekintetében. Kimutattam, hogy a tavak diatóma közösségei a tavak keletkezésétől kezdve egyrészt folyamatosan fejlődtek, alakultak, másrészt időnként hirtelen változások is tarkították ezt az átrendeződést. Annak ellenére, hogy a késő-glaciális/holocén határ általában nem mutat hirtelen és egyértelmű váltást a rekordokban, a késő-glaciális és holocén diatóma közösségek nagyban különböznek nem csupán tömegviszonyaikkal, hanem a domináns szervezetek tekintetében is.

Összefoglaltam a fiatal driász lehűlésre (12,900–11,600 kalibrált BP év) adott kovaalga válaszokat a világon. Saját adataim és a globálisan hozzáférhető diatóma adatsorok alapján felismertem, hogy a kovaalgák egységesen válaszolnak a fiatal driász lehűlésre, mégpedig a következőképpen: (1) A fiatal driászt megelőzően a tavak alkalofil, bentonikus közösségeknek adnak otthont. A jéggel borított időszak viszonylag rövid, a talajfejlődés

során a vízbe jutó kationok és a mállás termékei elegendő tápanyagot biztosítanak a diatómáknak. (2) A fiatal driász beköszöntével az acidofil fajok szaporodnak el, ami azzal magyarázható, hogy a hidegben lelassul a talaj mállása, kevesebb a vízbe jutó kation, a víz savanyúbbá válik. Ehhez járul hozzá, hogy a meghosszabbodó jégborítás miatt a vízből nem tud távozni a megtermelődő széndioxid, visszaoldódva szénsavas lesz a víz. Ha a tó elég mély, akkor planktonikus formák jelennek meg. (3) A fiatal driász gyakran két részre osztható a diatóma rekordokban, az első szakasz 300–500 évig tart, és a fiatal driász előtti időszakhoz képest a fajösszetétel hirtelen megváltozik, majd az első szakasz vége után fokozatos átalakulás figyelhető meg, jellemzően egy alkalofil közösség irányába. (4) A fiatal driász vége ritkán jelenik meg éles váltásként a diatóma rekordokban, annak ellenére, hogy ez a holocén kezdetét is jelenti. A fiatal driász utáni szakaszban kevesebb általánosságot lehet csak felfedezni. Néhány tó algaközössége ismét bentonikus, alkalofil lesz, mint a fiatal driász előtt volt, de van olyan tó is, ahol inkább az acidofil fajok maradnak túlsúlyban. Ez alapvetően a környező vegetációtól és a talajfejlődéstől függ.

5.3.3. Kvantitatív rekonstrukciók

Európai adatbázisok alapján, kvantitatív pH, és foszfor rekonstrukciót készítettem a Szent Anna-tó holocén időszakára, a Retyezát Brazí tavának, és a Balatonnak a késő-glaciális és holocén részére (57. ábra). Igazoltam, hogy a kapott eredmények realisztikusak. A Szent Anna-tónak erősen savanyú volt a vize a holocén során, a Brazí közel a semlegeshez, míg a Balaton végig lúgos volt. A foszfor tartalom alapján a Szent Anna-tó oligotróf. A Brazí trofitása is alacsony, bár az utolsó kétezer évben jelentősen emelkedett. A Balaton vize a rekonstrukciók eredménye alapján nagy fluktuációt mutat, de inkább az eutróf kategóriában mozgott. A Balatonban túl kicsi a paleoökológiai felbontás ahhoz, hogy messzemenő következtetéseket vonjak le. Mivel az EDDI (European Diatom Database; Juggins 2001) adatbázis nem követi a taxonómiai változásokat, ezért az alkalmazhatósága korlátos. A diatómákkal foglalkozó szakemberek egyetértenek abban, hogy a lokális kalibrációs adatbázisok alkalmazása sokkal jobb eredményt ad, mint a regionális és/vagy globális adatokon alapuló elemzés.

5.3.4. Változó szezonálisitás a holocénben

Vizsgáltam a kovavázak szervezetek hozzájárulását a tavi üledékek szerves anyag tartalmához. Általánosan elfogadott, hogy az üledék szervesanyag (LOI) és a biogén szilikát (BiSi) tartalma a tó autogén biológiai produkciójának jó jelzője. Két tóból, a Brazíból és a Galesből van olyan részletes, viszonylag nagy felbontású adatsorunk, ami alapján vizsgálni tudtam ezt a kérdést. A korábban meghatározott diatóma zónákra számolt LOI és BiSi átlagok alapján érdekes szezonális különbség mutatkozott a késő-glaciálisban és a holocénben (56. ábra). A hőmérséklet emelkedésével egy ideig mindkét mutató növekszik. Ez nem túl meglepő, tudjuk, hogy 10 °C fokos hőmérséklet emelkedés durván megkétszerezi a biológiai folyamatok sebességét. Ez történik a késő-glaciálisban és a kora-holocénben. Kontinentális klíma alatt a legtöbb tóban a különböző algacsoportok jellegzetes szezonális mintázatot mutatnak. A planktonikus kovaalgák a kora tavaszi/tavaszi időszakban gyakoribbak, míg más algacsoportok („lágý” vagy „szoft” algák; a kovavázzal nem rendelkezők) inkább nyáron és ősszel jutnak nagyobb szerephez a vizekben. A jégolvadás

után, a tavak átkeveredése után hozzáférhető tápanyag, és az alacsonyabb vízhőmérséklet kedvez a kovacsúcs kialakulásának. A melegebb időszakokban – középső-holocén, itt 9000–6000 kalibrált BP év között, amikor a nyári inszoláció (besugárzás) a holocén során a legnagyobb volt – a két autogén produkciójelző elválik egymástól (56. ábra), míg a LOI emelkedik, a BiSi csökken. Ez arra utal, hogy az algaközösségek valószínűleg jelentősen átalakulnak, a hidegebb időszakok a kovaváz, a melegebbek pedig a kovaváz nélküli, lágy algáknak kedveznek. 6000 kalibrált BP év után a LOI csökken, viszont a BiSi emelkedik. A diatóma zóna átlagos BiSi-ja 3000 kalibrált BP év után emelkedik, míg a LOI némileg csökken. Ez az ún. „neoglacial cooling” időszak, amikor a besugárzás kisebb. Összességében azt mondhatjuk, hogy a csökkenő LOI gyakran párosul növekvő BiSi-vel, vagyis hidegebb időszakokban a diatómák nagyobb szerepet játszanak a tavak életében, ami elhúzódó tavaszi kovaalga csúcsot eredményez.

5.3.5. Holocén vízszintváltozások

A diatómák életformák szerinti csoportosítása, a planktonikus és bentonikus fajok arányának (P/B) alakulása széles körben elfogadott módszer a vízszint rekonstrukciókhoz, ugyanakkor ezt az arányt sok más tényező is befolyásolhatja. Ezek közül a legjelentősebb a trofitás, de a pH és a sótartalom változása is okozhat eltolódást a P/B arányban, anélkül, hogy a vízszint megváltozna. Ezeket a szempontokat különös gonddal kell figyelembe vennünk a késő-holocénben, amikor az emberi hatás jóval erősebb, mint a klíma szerepe. A retyezati tavak közül a vízszintváltozás becslésére egyedül a Gales esetében vállalkoztam, mely medrének nem több, mint 10%-a töltődött fel (Hubay et al. 2016). A P/B arány alapján 9300–9000 és 3000–1700 kalibrált BP év között volt magas a tó vízszintje. A Balatonban a kovaalga alapú vízszint rekonstrukció azért aggályos, mert a diatóma elemzés csak kis felbontásban készült el, és a fúrások korolása is fenntartással kezelendő.

5.4. Florisztika/Biogeográfia

Részletes, ikonografikus publikációt jelentettem meg a Zalavári-víz (Kis-Balaton) és a Szent Anna-tó holocén diatóma taxonjairól, valamint a Retyezát hegyi tavainak kovaalgaíróiról.

5.4.1. Déli-Kárpátok flórája

Három hegység 40 tavában 350 diatóma taxont különböztettem meg, ezek nagy része ritka, sok a nehezen határozható forma, amelyek taxonómiai helyzetének tisztázása még várat magára. A kovaalga közösségek határozott elválást mutatnak a hegységek szerint, legjobban a fogarasi tavak különböznek (Kövé 2016). A Transzfogarasi út mellett elhelyezkedő Balea-tó válik el legjobban, dominálnak a planktonikus formák (*Fragilaria gracilis*, *Discotella stelligera* és az *Asterionella formosa*). Mivel a Balea-tó nem tartozik a legmélyebbek közé, ezért a magas planktonikus arány, a vízben hozzáférhető magasabb tápanyagtartalommal hozható összefüggésbe. A Fogarasra, mint hegységre, a *Staurosirella pinnata*, *Karayevia oblongella* a jellemző fajok. A Fogaras tavai helyezkednek el a legmagasabban, ezzel összefüggésben partjaikon a vegetáció gyér, sok a köves rész, pH-juk 7-nél nagyobb. A Páreng tavaiban a *Pseudostaurosira pseudoconstruens* gyakran tömeges

és jellemző faj. A Retyezátra az *Aulacoseira alpigena*, a *Staurosira venter*, a *Psammodium altaicum*, és a *Stauroforma exiguiformis* a jellemző.

5.4.2. A hegységekre jellemző diatóma vegetáció

Monografikus műben mutattam be a Retyezát 58 állandó tava közül 23 gleccsertő diatóma flóráját. A fahatár fölött elhelyezkedő tavak (1740—2122 a.s.l.) legmélyebb pontjáról 2011 és 2014 között gyűjtött üledékmintákban vizsgáltam a diatóma közösségeket. A korábban közölt eredmények nomenklatúrai revíziója után összefoglaltam a hegység kovaalga flóráját, a két legnépesebb nemzetség, az *Eunotia* és *Pinnularia* képviselői nélkül, amelyek később kerülnek publikálásra (Buczkó 2016b). Elsősorban a kisméretű fajok ($<20\ \mu\text{m}$) tisztázására és dokumentálására törekedtem, amelyek határozásához a szkennung elektronmikroszkóp sokszor elengedhetetlen. 171 taxont határoztam meg, ebből 85-ről adtam részletes FM és SEM dokumentációt. 35 további taxont fénymikroszkóp segítségével mutattam be. Összesen 752 fény- és 188 szkennung elektronmikroszkópos kép illusztrálja az összefoglalót. Így, a korábbi adatokkal együtt 219 kovaalga vált ismertté a Retyezátból.

Megállapítottam, hogy a Párengben vizsgált kilenc tó kevés közös vonást mutat, míg a fogarasi és retyezati tavak diatóma közösségei mutatnak a hegységekre vonatkozó jellemző vonásokat. A Párengre a legjellemzőbb a *Pseudostaurosira pseudoconstruens*, amely a két másik hegység tavaiból teljesen hiányzik, viszont a Tátrában tömeges.

5.4.3. Iconographia Diatomologica Carpathica

Elindítottam az Iconographia Diatomologica Carpathica sorozatot, ami a Kárpáti régió kovaalgáit dokumentálja (Buczkó 2016a).

5.4.4. *Kobayasiella* nemzetség a Kárpáti régióban

Megadtam a ritka *Kobayasiella* nemzetség kárpát-medencei elterjedését, hat fajukat különböztettem meg, közülük kettőt, újként írtam le. Diszkriminancia analízist végeztem az egymáshoz legközelebb álló fajokon, igazoltam, hogy az általam leírt új fajok jobban különböznek a nemzetség többi tagjától, mint a korábbról ismertek egymástól. Tisztáztam a Kárpát-medencében előforduló hét faj taxonómiai pozícióját. 29 vizsgált láp közül 7-ből közöltem elterjedési adatokat a nemzetségre vonatkozóan.

6. Zárszó

Az Előhangban Juhász-Nagy Pál gondolatait idéztem az „abstractor” és a „konkrétum” viszonyáról (Juhász-Nagy 1989). Zárszóként Rényi Alfréd egy sokat idézett hasonlatát választottam, ami visszavisz a „vizsgálati objektum” és az őt vizsgáló szakember viszonyához:

„...a matematikában csak azok képesek igazán mélyre hatolni, akik nemcsak a hasznossága miatt, hanem önmagáért érdeklődnek iránta. A matematika olyan, mint a te Heléné lányod, aki minden kérőjére gyanakszik, hogy az valójában nem is őt szereti, hanem csak azért udvarol neki, mert a király veje akar lenni. Ő olyan férjet akar, aki önmagáért, szépségeért, bájáért és sziporkázó szelleméért szereti őt, és nem azért a vagyonért és hatalomért, amit a királylány feleségül vételével szerezhet. Hasonlóképpen a matematika csak azoknak enged bepillantást titkaiba, akik szépségeért lelkesedve, tiszta tudásvágygal közelednek hozzá. Ha valaki minden apró lépés előtt azt kérdezi? „Mi hasznom származik abból, ha ezen átrágom magam?”, nem fog messzire jutni a matematikában...” (Rényi 1994)

Úgy vélem, hogy a kovavázis szervezetek (diatomák, sárgásbarna algák, radioláriák, szivacsok stb.) megismerése még csak a kezdeti fázisban tart. Az alapadatok gyűjtése – mint muzeológus is – hiszem, hogy fontos és elengedhetetlen munka. Az adatok értelmezése, felhasználása, alkalmazása pedig párhuzamosan folyik, és a diatomák mint pl. potenciális bioüzemanyag alapanyagok, nanotechnológiai „alkatrészek” vagy a klímakutatás pótolhatatlan proxija a kutatások középpontjában maradnak. Ugyanakkor szükség van a flóra felmérése, a klasszikus „morfospeciesek” mind alaposabb megismerésére is. Nem csupán azért mert ez ma még mindig a viszonylag olcsó módszerek közé tartozik, hanem azért is mert a jó alapadatokat sokféleképpen lehet feldolgozni, értelmezni. A határozások ellenőrizhetők, revideálhatók, reprodukálhatóak. Reményeim szerint az „előttünk járók” tudásának ismerete, átadása az „utánuk jövőknek” az egyik fő üzenete ennek a dolgozatnak. A Bírálók hivatottak eldönteni, hogy ezt sikerült-e – legalább részben – megvalósítanom.

7. Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozom a diatómáknak, hogy léteznek, hogy titkaikból, életükből valamennyit láthattam – és legfőképpen, hogy a Velük való foglalatosságban mindig örömet leltem és megnyugvást találtam. Igyekszem a nagy elődök által teremtett tudást továbbadni az utánam következőknek, „a potenciális nekrológíróknak”.

A kovavázás algák után első helyen Magyar Enikőt kell említenem, aki, bár fiatalabb nálam mégis tanítóm volt a negyedidőszaki környezeti rekonstrukciókban. Hiszem, hogy életem végéig megmarad a barátságunk és még sok jó munkát végzünk együtt.

Ki szeretném emelni, hogy a román kollégák és a Romániában dolgozó magyar szakemberek részéről (Szigyártó Lídia, Dan Veres, Aritina Haliuc, Jon Tantau, Sorina Farkas, Miklós Bálint, Urák István) mindig a legnagyobb segítőkészséget tapasztaltam. Megtisztelő számomra, hogy munkáink eredménye beépül a román természetvédelembe, sőt európai Unió szinten is hasznosul (Galland 2013).

Pócs Tamás, a magyar kriptogám kutatás meghatározó, központi alakja, akire mindannyian, akik ezen a területen dolgozunk tisztelettel és csodálattal tekintünk. Emberileg és szakmailag is nagyon sokat tanultam tőle, kérem fogadja köszönetemet.

Höhn Mária állt mellettem végig a dolgozatírás rögös útján. Cserny Tibor, Korponai János, Kövér Csilla, Braun Mihály, minden velük töltött idő, együtt végzett munka élmény volt számomra.

Padisák Judit, egyetemi témavezetőm volt, munkabírása lenyűgöző, példaértékű számomra. Stenger-Kovács Csilla személyében igazi kutatótársra leltem. B-Béres Viktória és közvetlen környezetétől is sok segítséget kaptam és kapok, remélem én is segíteni tudom a munkájukat.

Közvetlen munkahelyi vezetőim, Szakmány Lilla, Mahunka Sándor (1937-2012), Járainé Komlódi Magda (1931-2012), és a jelenlegi harcostársak, Szurdoki Erzsébet, Barina Zoltán, Lőkös László, György Erzsébet, Papp Gábor akik nyugodt körülményeket biztosítottak számomra, mindig számíthattam rájuk bárhol, bármikor, bármivel. Báldi Katalin, Hornung Erzsébet, Csuzdi Csaba, Oborny Bea, Csösz Sándor, Pál Ilona, Tóth Mónika, Ács Éva, Hajósy Adrienne kollégák, barátok, akik sokat segítettek abban, hogy elkészüljön ez az írás. A végső lépések megtételében Kis Rózsának (MTA ÖK) köszönhetek sokat. Az őslénytantal foglalkozó kollégák, akikkel egyre szélesebbre tudtam tárnai azt a bizonyos „time window”-t, és egyre nagyobb skálán tekinthetek a „vizsgálati objektumomra” akikkel közösen üzemeltetjük az elektron mikroszkópunkat: Dulai Alfréd, Ősi Attila, Virág Attila, Bodor Emese, Pálffy József, Magyar Imre, szintén fogadják hálámat.

Külföldi kollégáim közül Nadja Ognjanova-Rumenova, Agata Wojtal, David Williams, Eduardo Morales és Luc Ector akiket meg kell említenem és köszönetemet kifejezni.

Nagy hatással volt és szerencsére van rám a mai napig is Táborné Vincze Márta, aki a Fazekas Mihály Gimnázium spec. mat. tagozatán volt matematika tanárom és osz-

tályfőnököm. A háttérországból Kismartoni Mirának és Haba Anikónak köszönöm, hogy mellettem álltak.

Négy, az Országos Tudományos Kutatási Alap által támogatott pályázat témavezetője voltam (3166, 3521, 5251, 83999) valamint a vizsgálatok anyagi háttéréhez az Alga- és moha-monitoring a Szigetközben (1991-2006) is jelentősen hozzájárult. A dolgozat lezárásakor kaptam a hírt, hogy a „Kriptogámok tulajdonságai a Kárpátokban” pályázat – OTKA 119208 sikerrel járt, így a munkát tovább folytatjuk, és operatív traitek-et kereshetünk.

Fiaim, lányom, férjem – értetek kényszerítettem magam arra, hogy az élvezeti rész után, a „jellemformáló” szakaszt is megcsináljam, és végül – veletek együtt, a disszertáció ezt a végleges formát elnyerje. A *Kobayasiella tintinnus* pedig Umann Valentin (Tintin) nevét őrizze a tudományban.

8. Irodalomjegyzék

- Ács, É. 2009. A fitobenton tér- és időbeli változása, összefüggése a vízminőségi állapottal hazai felszíni vizeinkben. Akadémiai Doktori Értekezés Budapest
- Ács, É., Kiss, K.T. 2004. Algológiai praktikum. Eötvös Kiadó, Budapest
- Adler, S. 2010. Paltran: WA, WA-PLS, MW for paleolimnology. R package version 1.3-0. <http://CRAN.R-project.org/package=paltran> elérés: 2012.11.12.
- Alley, R.B., Marotzke, J., Nordhaus, W.D., Overpeck, J.T., Peteet, D.M., Pielke, Jr R.A., Pierrehumbert, R.T., Rhines, P.B., Stocker, T.F., Talley, L.D., Wallace, J.M. 2003. Abrupt climate change. *Science* 299, 2005–2010.
- Alley, R.B.P. Mayewski, A. Sowers, T. Stuiver, M. Taylor K.C., Clark, P.U. 1997. Holocene climatic instability: a prominent widespread event 8200 yr ago. *Geology* 25: 438–486.
- Ambwani, K., Sahni, A. Kar, K.R. Dutta, D. 2003. Oldest known non-marine diatoms (Aulacoseira) from the uppermost Cretaceous Deccan Intertrappean beds and Lameta Formation of India. *Revue de Micropaleontologie*, 46: 67-71.
- Ammann, B., Birks, H.J.B., Brooks, S.J., Eicher, U., von Grafenstein, U., Hofmann, W., Lemdahl, G., Schwander, J., Tobolski, K., Wick, L. 2000. Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas—A synthesis. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 159: 313-347.
- Ampel, L., Kylander, M.E., Steinhorsdottir, M., Wohlfarth, B. 2015. Abrupt climate change and early lake development – the Lateglacial diatom flora at Hässeldala Port, southeastern Sweden. *Boreas* 44: 94–102.
- Anonymous, 1975. Proposals for a standardization of diatom terminology and diagnosis. *Nova Hedwigia*, Beih. 53: 323-354.
- Antoniades, D., Hamilton, P.B., Douglas, M.S.V., Smol, J.P. 2008. Diatoms of North America: The Freshwater Floras of Prince Patrick, Ellef Ringnes and northern Ellesmere Islands from the Canadian Arctic Archipelago. in Lange-Bertalot H. (ed.). *Iconographia Diatomologica* vol 17. A.R.G. Gantner Verlag K.G. 649 pp.
- Atkinson, K.M. 1970. Dispersal of phytoplankton by ducks. *Wildfowl* 21: 110–111.
- Atkinson, K.M. 1971. Further experiments in dispersal of phytoplankton by birds. *Wildfowl* 22: 98–99.
- Atkinson, K.M. 1980. Experiments in dispersal of phytoplankton by ducks. *British Phycological Journal* 15: 49–58.
- Báldiné-Beke, M. 1984. A dunántúli paleogén képződmények nannoplanktonja. The Nannoplankton of the Transdanubian Palaeogene formations. *Geologica Hungarica. Series Palaeontologica* No 8. 307 oldal
- Barker, H.G., Haworth, E.Y. 1981. A guide to the morphology of the diatom frustule with a key to the British freshwater genera. *Freshwater Biological Association Scientific Publication* 44, 112.
- Barker, P., Fontes, J.C., Gasse, F., Druart, J.C., 1994. Experimental dissolution of diatom silica in concentrated salt solutions and implications for paleoenvironmental reconstruction. *Limnology and Oceanography* 39: 99–110.
- Battarbee, R.W. 1986. Diatom analysis. – In Berglund, B.E. (ed.), *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester 527-570.
- Battarbee, R.W. 2000. Palaeolimnological approaches to climate change, with special regard to the biological record. *Quaternary Science Reviews* 19: 107-124.
- Battarbee, R.W., Charles, D.F., Dixit, S.S., Renberg I. 1999. Diatoms as indicators of surface water acidity. In: *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences* (Stoermer, E.F., Smol, J.P. eds.), 85-127. Cambridge University Press, Cambridge.

- Battarbee, R.W., Cronberg, G., Lowry, S. 1980. Observation of the occurrence of scales and bristles of *Mallomonas* spp. (Chrysophyceae) in the micro-laminated sediments of a small lake in Finnish North Karelia. *Hydrobiologia*, 71: 225–32.
- B-Béres, V., Grigorszky, I., Vasas, G., Borics, G., Várbíró, G., Nagy, S.A., Borbély, Gy., Bácsi, I., 2012. The effects of *Microcystis aeruginosa* (cyanobacterium) on *Cryptomonas ovata* (Cryptophyta) in laboratory cultures: why these organisms do not coexist in steady-state assemblages? *Hydrobiologia* 691, 97–107.
- Belt, S.T., Müller, J. 2013. The Arctic sea ice biomarker IP25: a review of current understanding, recommendations for future research and applications in palaeo sea ice reconstructions. *Quaternary Science Reviews* hdl:10013/epic.40916.d001
- Beltrami, M.E., Ciutti, F., Cappelletti, C., Lösch, B., Alber, R., Ector, L. 2012. Diatoms from Alto Adige/Südtirol (Northern Italy): characterization of assemblages and their application for biological quality assessment in the context of the Water Framework Directive. *Hydrobiologia* 695: 153–170.
- Bendefy, L., V. Nagy, I., 1969. A Balaton évszázados partvonalváltozásai. Műszaki Könyvkiadó, Budapest
- Bennett, K.D., 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist* 132, 155–170.
- Bennett, K.D. 2005. Psimpoll Manual. <<http://www.kv.geo.uu.se/psimpoll.html>> accessed 12th February 2008
- Bennion, H., Fluin, J., Simpson, G.L. 2004. Assessing eutrophication and reference conditions for Scottish freshwater lochs using subfossil diatoms. *Journal of applied Ecology*, 41: 124–138.
- Berglund, B.E. 2003. Human impact and climate changes – synchronous events and a causal link? *Quaternary International* 105: 7–12.
- Berglund, B.E., Birks, H. J. B., Ralska-Jasiewiczowa, M., Wright, H.E. (eds). 1996. *Palaeoecological Events During the Last 15 000 Years – Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe*, JohnWiley and Sons Ltd., Chichester. 764 pp.
- Birks, H.H., Birks, H.J.B. 2006. Multi-proxy studies in palaeolimnology. *Vegetation History and Archaeobotany* 15: 235–251.
- Birks, J.B. 2008. Holocene climate research –progress, paradigms, and problems in: Battarbee, R.W. Binney, H.A. (eds) *Natural climate variability and global warming: a Holocene perspective* edited by environmental change research centre, University College London John Wiley A & Sons, Ltd., Publication pp. 287.
- Blanco, S., Ector, L. 2009. Distribution, ecology and nuisance effects of the freshwater invasive diatom *Didymosphenia geminata* (Lyngbye) M. Schmidt: a literature review. *Nova Hedwigia* 88: 347–422.
- Blytt, A.G. 1876. Essay on the immigration of the Norwegian flora during alternating rainy and dry periods. A. Cammermeyer.
- Bodor, E. 1987. Formation of the Lake Balaton palynological aspects. In: Pécsi, M., Kordos, L. (eds). *Holocene environment in Hungary*. Budapest, Geographical Research Institute Ins. Hungarian Academy of Sciences, Budapest, 77–80. oldal
- Bodor, E.R., Baranyi, V. 2012. Palynomorphs of the Normapolles group and related plant mesofossils from the Iharkút vertebrate site, Bakony Mountains (Hungary). *Central European Geology*, 55: 259–292.
- Bojariu, R., Paliu, D.M. 2001. North Atlantic Oscillation Projection on Romanian Climate Fluctuations in the Cold Season. *Detect. Model. Reg. Clim. Chang. Assoc. Impacts*.
- Bond, G., Showers, W., Cheseby, M., Lotti, R., Almasi, P., deMenocal, P., Priore, P., Cullen, H., Hajdas, I., Bonani, G. 1997. A Pervasive Millennial-Scale Cycle in North Atlantic Holocene and Glacial Climates. *Science* 278: 1257–1266.
- Botta-Dukát, Z. 2010. A cönológiai adatbázisok alkalmazása a vegetációkutatásban: módszerfejlesztések és esettanulmányok MTA doktori értekezés Vácrátót, 165 oldal
- Bradshaw, E.G., Jones, V.J., Birks, H.J.B., Birks, H. 2000. Diatom responses to late-glacial and early-Holocene environmental changes at Krakenes, western Norway. *Journal of Paleolimnology* 23: 21–34.
- Brauer, A., Dulski, P., Mangili, C., Mingram, J., Liu, J. 2009. The potential of varves in high-resolution paleolimnological studies. *Pages News*, 17: 96–98.
- Brauer, A., Haug, G.H., Dulski, P., Sigman, D.M., Negendank, J.F.W. 2008. An abrupt wind shift in western Europe at the onset of the Younger Dryas cold period. *Nat Geosci* 1: 520–523
- Braun, M., Hubay, K., Magyarai, E., Veres, D., Papp, I., Bálint, M. 2013. Using linear discriminant analysis (LDA) of bulk lake sediment geochemical data to reconstruct lateglacial climate changes in

- the South Carpathian Mountains. *Quaternary International*, 293: 114-122.
- Broecker, W.S. 2006. Was the Younger Dryas triggered by a flood? *Science* 312: 1146-1148
- Buczkó, K. 2001. In Memoriam Hajós Márta (1916-2000). *Botanikai Közlemény* 88: 15-32.
- Buczkó, K. 2012. The Pantocsek diatom and photomicrograph collection from 19th to the 21st century. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 141: 535-546.
- Buczkó, K., Ognjanova-Rumenova, N., Wojtal, A.Z., Stenger-Kovács, Cs. 2015a. Ultrastructure and taxonomic position of *Cymbella latestriata* Pantocsek Bacillariophyta. *Phytotaxa* 207: 172-180.
- Buczkó, K., 2016. Guide to diatoms in high mountain lakes in the Retezat Mountains, South Carpathians, Romania. *Studia Botanica Hungarica*. 47(Suppl.): 9–210.
- Buczkó, K., Korponai, J., Padisák, J., Starratt, S.W. 2009a. Foreword: A virtual congress on palaeolimnology—palaeolimnological proxies as tools for environmental reconstruction in fresh water. *Hydrobiologia* 631: 1-2.
- Buczkó, K., Magyari, E., Stenger-Kovács, Cs., Korponai, J. 2009f. The Holocene diatom flora of Zalavári pond Lake Balaton system, Hungary. *Algological Studies* 132: 35-73.
- Buczkó, K., Magyari, E.K., Braun M., Bálint, M. 2009d. Late Glacial and Holocene diatoms from glacial lake Taul dintre Brazi, Retezat Mts, Romania. In: Lotter A, Cremer H, Mullen M, Vasiliauskienė R, Hooghart H (szerk.) &. Utrecht, Hollandia, 2009.03.26-2009.03.29. pp. 36-39.
- Buczkó, K., Magyari, E.K., Hübener, T., Braun, M., Bálint, M., Tóth, M., Lotter, A.F. 2012. Responses of diatoms to the Younger Dryas climatic reversal in a South Carpathian mountain lake Romania. *Journal of Paleolimnology* 482: 417-431.
- Buczkó, K., Ognjanova-Rumenova, N., Magyari, E. 2010. Taxonomy, morphology and distribution of some Aulacoseira taxa in glacial lakes in the South Carpathian region. *Polish Botanical Journal* 55: 149-163.
- Buczkó, K., Szurdoki, E., Braun M., Magyari, E. submitted 2016. Reconciling diverse diatom-based lake responses to climate change in four mountain lakes in the South-Carpathian Mountains during the last 17 kyrs. *Quaternary International*
- Buczkó, K., Vörös, L., Cserny, T. 2005. The diatom flora and vegetation of Lake Balaton from sediment cores according to Márta Hajós s legacy - *Acta Botanica Hungarica* 47: 75-115.
- Buczkó, K., Wojtal, A. 2007. A new Kobayasiella species (Bacillariophyceae) from Lake Saint Anna's sub-recent deposits in Eastern Charpathian Mountains, Europe. *Nova Hedwigia* 84: 155-166.
- Buczkó, K., Wojtal, A., Janh, R. 2009g. Kobayasiella species of the Carpathian region: morphology, taxonomy and description of *K. tintinus* spec. nov. *Diatom Research* 24: 1-21.
- Buczkó, K., Wojtal, A.Z., Magyari, E. 2013c. Lectotypification, emended description and distribution of *Planothidium distinctum* Achnanthidiaceae, Bacillariophyceae. *Phytotaxa* 117: 1–10.
- Buczkó, K., Wojtal., A.Z., Beszteri, B., Magyari, E.K. 2015b. Morphology and distribution of *Navicula schmassmannii* Hustedt and its transfer to genus *Humidophila*. *Studia Botanica Hungarica* 46: 25-41.
- Cabała, J. 2005. Chrysophycean stomatocysts from Morskie Oko and Żabie Oko lakes in the Tatra National Park, Poland. *Acta Soc. Bot. Polon.* 74: 305-314.
- Cabała, J., Piątek, M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). *Annales de Limnologie* 40: 149-165.
- Cameron, N.G., Birks, H.J.B., Jones, V.J., Berges, F., Catalan, J., Flower, R.J., Garcia, J., Kawecka, B., Koinig, K.A., Marchetto, A., Sánchez-Castillo, P. 1999. Surface-sediment and epilithic diatom pH calibration sets for remote European mountain lakes (AL: PE Project) and their comparison with the Surface Waters Acidification Programme (SWAP) calibration set. *Journal of Paleolimnology*, 22: 291-317.
- Cantonati, M., Spitale, D. 2009. The role of environmental variables in structuring epiphytic and epilithic diatom assemblages in springs and streams of the Dolomiti Bellunesi National Park (south-eastern Alps). *Fundamental and Applied Limnology* 174: 117–133.
- Cantonati, M., Van de Vijver, B., Lange-Bertalot, H. 2009. *Microfissurata* gen. nov. (Bacillariophyta), a new diatom genus from dystrophic and intermittently-wet terrestrial habitats. *Journal of Phycology* 45: 732-741.
- Cărauş, I. 2012. Algae of Romania - a distributional checklist of acutal algae. In: Studii şi Cercetări Ştiinţifice, Seria Biologie, Universitatea din Bacău, Facultatea de Ştiinţe, Catedra de Biologie. Version 2.3 - third revision. 809 pp.
- Carlson, A.E. 2010. What caused the Younger Dryas cold event?. *Geology*, 38: 383-384.

- Catalan, J., Pla-Rabés, S., Wolfe, A. P., Smol, J. P., Rühland, K. M., Anderson, N. J., Stuchlik, E., Schmidt, R., Koinig, K.A., Camarero, L., Flower, R.J., Heiri, O., Kamenik, C., Korhola, A., Leavitt, P.R., Psenner, R., Renberg, I. 2013. Global change revealed by palaeolimnological records from remote lakes: a review. *Journal of Paleolimnology*, 49: 513-535.
- Chin, K., 2007. The paleobiological implications of herbivorous dinosaur coprolites from the Upper Cretaceous Two Medicine Formation of Montana: why eat wood? *Palaaios*, 22: 554-566.
- Clarke, G., Kernan, M., Marchetto, A., Sorvari, S. Catalan, J. 2005. Using diatoms to assess geographical patterns of biological and limnological change in high-altitude European lakes from pre-industrial times to the present day. *Aquatic Sciences* 67: 224-236.
- Cohen, S.A. 2003. *Paleolimnology, The History and Evolution of Lake Systems*. Oxford University Press, 3-399.
- Coste, M., Ector, L. 2000. Diatomées invasives exotiques ou rares en France: principales observations effectuées au cours des dernières décennies. *Systematics and Geography of Plants* 70: 373-400.
- Cox, E.J. Ross R. 1981. The striae of pennate diatoms. In: *Proceedings of the 6th Symposium on Recent and Fossil Diatoms*, Koeltz, Koenigstein, pp. 267-278.
- Crutzen, P.J. 2002. Geology of mankind. *Nature* 415: 23.
- Crutzen, P.J., Stoermer, E.F. 2000. "The 'Anthropocene'". *Global Change Newsletter*. 41: 17-18.
- Cvetkoska, A., Levkov, Z., Reed, J.M., Wagner, B., 2014. Late Glacial to Holocene climate change and human impact in the Mediterranean: The last ca. 17ka diatom record of Lake Prespa (Macedonia/Albania/Greece). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 406, 22-32.
- Cvetkoska, A., Levkov, Z., Reed, J.M., Wagner, B., Panagiotopoulos, K., Leng, M.J., Lacey, J.H., 2015. Quaternary climate change and Heinrich events in the southern Balkans: Lake Prespa diatom palaeolimnology from the last interglacial to present. *Journal of Paleolimnology* 53: 215-231.
- Csorny, T. 1987. Results of recent investigations of the Lake Balaton deposits. In: Pécsi, M. & Kordos, L. (eds.. *Holocene environment in Hungary*. Geographical Research Institute Hungarian Academy of Sciences, Budapest. pp. 67-76.
- Csorny, T. 1994. Lake Balaton (Hungary). In: E. Gierlowski-Kordesch & K. Kelts (eds.. *Global Geologic Record of Lake Basins*. Vol. 1. Cambridge University Press. pp. 395-399.
- Csorny, T. 2002. A balatoni negyedidőszaki üledékek kutatási eredményei. (Results of an investigation into Quaternary lacustrine sediments in Lake Balaton). *Földtani Közlöny* 132: 193-213
- Csorny, T., Corrada, R. 1989. Complex geologic investigations of Lake Balaton (Hungary) and its results. *Acta Geologica Hungarica* 32: 117-130.
- Csorny, T., Földvári, M., Ikrényi, K., Nagy-Bodor, E., Hajós, M., Szurominé Korecz, A., Wojnárovits L.-né 1991. A Balaton aljzatába mélyített Tó 24. sz. fúrás földtani vizsgálatának eredményei. *Magy. Áll. Földtani Intézet évi jelentése az 1989. évről* pp. 177-238.
- Csorny, T., Nagy-Bodor, E. 2002. Limnogeological investigations on Lake Balaton. In Gierlowski-Kordesch, E. & K. Kelts (eds), *Lake Basins Through Space and Time*, AAPG Studies in Geology 46: 605 – 618.
- Csösz, S., Radchenko, A., Schulz, A. 2007. Taxonomic revision of the Palaearctic *Tetramorium cheketi* species complex (Hymenoptera: Formicidae) *Zootaxa* 1405: 1-38.
- Dansgaard, W., Johnsen, S.J., Clausen, H.B., Dahl-Jensen, D., Gundestrup, N.S., Hammer, C.U., Hvidberg, C.S., Steffensen, J.P., Sveinbjörnsdottir, A.E., Jouzel, J., Bond, G. 1993. Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice-core record. *Nature* 364: 218-220.
- Dau, H. 1829. *Allerunterthänigster Bericht an die Königliche Dänische Rentekammer über die Torfmoore Seelands nach einer im Herbst 1828 deshalb unternommenen Reise*. (usually simply *Über die Torfmoore Seelands*) Copenhagen and Leipzig,.
- Dayrat, B. 2005. Towards integrative taxonomy. *Biological journal of the Linnean society*, 85: 407-415.
- DeYoe, H.R., Lowe, R.L., Marks, J.C. 1992. Effects of nitrogen and phosphorus on the endosymbiont load of *Rhopalodia gibba* and *Epithemia turgida* (Bacillariophyceae) 1. *Journal of Phycology*, 28(6), 773-777.
- Dezső, L. 2007. A Retyezát bővületében. *Erdélyi Gyopár* 4: <http://www.erdelyigyopar.ro/2007-4/451-a-retyez-at-buvoleteben.html>
- Diaconu, A.C., Grindean, R., Panait, A., Tanțău, I., 2016. Late Holocene palaeohydrological changes in a *Sphagnum* peat bog from NW Romania based on testate amoebae, *Studia UBB Geologia* 60, 21-28.

- Digerfeldt, G. 1986. Studies on past lake-level fluctuations. *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*, 127, 143.
- Digerfeldt, G. 1988. Reconstruction and regional correlation of Holocene lake-level fluctuations in Lake Bysjön, South Sweden. *Boreas*, 17: 165-182.
- Dokulil, M. T., Teubner, K., Jagsch, A., Nickus, U., Adrian, R., Jankowski, T., Herzig, A., Straile, D., Padisák, J. 2010. The impact of climate change on lakes in Central Europe. In *The impact of climate change on European lakes* (pp. 387-409). Springer Netherlands
- Douglas, M.S.V., Smol, J.P. 1999. Freshwater diatoms as indicators of environmental change in the High Arctic. In: Stoermer, E.F. and Smol, J.P. (eds): *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 227-244.
- Drew, L.W. 2011. Are we losing the science of taxonomy? *Bioscience* 61: 942-946.
- Duff, K.E., Smol, J.P. 1995. Chrysophycean cyst assemblages and their relationship to water chemistry in 71 Adirondack Park (New York, USA) lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 134: 307-336.
- Duleba, M., Ector, L., Horváth, Z., Kiss, K.T., Molnár, L.F., Pohner, Z., Ács, É. 2014. Biogeography and phylogenetic position of a warm-stenotherm centric diatom, *Skeletonema potamos* (CI Weber) Hasle and its long-term dynamics in the River Danube. *Protist*, 165: 715-729.
- Duma, S. 2009. The impact of mining activity upon the aquatic environment in the southern Apuseni Mountains, Romanian Review of Regional Studies, V(1), 51-66
- Ehrenberg, C.G. 1854. *Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbstständigen Lebens auf der Erde*. Leopold Voss, Leipzig, 374 pp.
- Entz, G., Sebestyén, O., 1942. *A Balaton élete. A Királyi Magyar Természettudományi Társulat Könyvkiadóvállalata*, Budapest
- Esposito, R.M.M., Spaulding, S.A., McKnight, D.M., Van de Vijver, B., Kopalová, K., Lubinski, D., Hall, B., Whittaker, T. 2008. Inland diatoms from the McMurdo Dry Valleys and James Ross Island, Antarctica. *Botany* 86: 1378-1392.
- Facher, E., Schmidt, R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. *Journal of Paleolimnology* 16: 275-321.
- Falkowski, P.G., Raven, J.A. 1997. *Aquatic photosynthesis*: Blackwell, Oxford, UK.
- Fallu, M.A., Allaire, N., Pienitz, R. 2000. Freshwater Diatoms from northern Québec and Labrador (Canada). Species-environment relationships in lakes of boreal forest, forest-tundra and trunda regions. in Lange-Bertalot H. Kociolek P. eds: *Bibliotheca Diatomologica* 45. J. Cramer
- Feurdean, A., Klotz, S., Mosbrugger V., Wohlfarth, B. 2008. Pollen-based quantitative reconstructions of Holocene climate variability in NW Romania. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 260: 494-504.
- Feurdean, A., Mosbrugger, V., Onac, P.B, Polyak, V., Veres, D. 2007. Younger Dryas to mid-Holocene environmental history of the lowlands of NW Transylvania, Romania. *Quaternary Research* 68: 364-378.
- Finkel, Z.V., Matheson, K.A., Regan, K.S., Irwin, A.J. 2010. Genotypic and phenotypic variation in diatom silicification under paleo-oceanographic conditions. *Geobiology*, 8: 433-445.
- Finsinger, W., Belis, C., Blockley, S.P., Eicher, U., Leuenberger, M., Lotter, A.F., Ammann, B. 2008. Temporal patterns in lacustrine stable isotopes as evidence for climate change during the late glacial in the Southern European Alps. *Journal of Paleolimnology* 40: 885-895.
- Fleitmann, D., Mudelsee, M., Burns, St. J., Bradley, R. S., Kramers, J., Matter, A. 2008. Evidence for a widespread climatic anomaly at around 9.2 ka before present. *Paleocenography* 23: 1-6.
- Fourtanier, E., Kociolek, J.P. 2014. *Catalogue of Diatom Names*, California Academy of Sciences. Retrieved September 15, 2014 from <http://research.calacademy.org/research/diatoms/names/index.asp>
- Frey, D.G. 1969. Symposium on paleolimnology. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, stuttgart 448 pp.
- Frey, D.G. 1988. Littoral and offshore communities of diatoms, cladocerans and dipterous larvae, and their interpretation in paleolimnology. *Journal of Paleolimnology* 1: 179-191.
- Gaillard, M.J. 1985. Postglacial palaeoclimatic changes in Scandinavia and central Europe: a tentative correlation based on studies of lake level fluctuations. *Ecologia mediterranea*, 11: 159-175.
- Galland, P. 2013. de03e_2013_group of specialists Appraisal report Retezat National Park with extension to Piatra Craiului (Romania) –european diploma of protected areas 26 march 2013, Strasbourg, DocumentReport_Retezat national park

- Gasse, F. 2000. Hydrological changes in the African tropics since the Last Glacial Maximum. *Quaternary Science Reviews* 19: 189-211.
- Gao, Q., Rioual, P., Chu, G. 2016. Lateglacial and early Holocene climatic fluctuations recorded in the diatom flora of Xiaolongwan maar lake, NE China. *Boreas* 45: 61-75.
- Gâstescu, P. 1971. *Lacurile din Romania*, Ed. Acad. R.S.R., București
- Gaul, U., Geissler, U., Henderson, M., Mahoney, R., Reimer, C.W. 1993. Bibliography on the Fine-Structure of diatom frustules (Bacillariophyceae). *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 144: 69-238.
- Gelei, J. 1909. A Szent Anna-tó. *Földrajzi Közlemények*, 47: 177-201.
- Gesierich, D., Rott, E. 2004. Benthic Algae and Mosses from Aquatic Habitats in the Catchment of a Glacial Stream (Rotmoos, Ötztal, Austria). *Ber. Nat.-med. Verein Innsbruck* 91: 7-42.
- Ghosh, P., Bhattacharya, S., Sahni, A., Kar, R., Mohabey, D., Ambwani, K. 2003. Dinosaur coprolites from the Late Cretaceous (Maastrichtian) Lameta Formation of India: isotopic and other markers suggesting a C3 plant diet. *Cretaceous Research* 24: 743-750.
- Gibson, C.E. 1997. The dynamics of phosphorous in freshwater and marine environments. In Tunney, H. Carton, O.T., Brookes P.C., Johnston A.E. (eds), *Phosphorous Loss from Soil to Water*. CAB International, Wallingford: 119-149.
- Grimm, E.C. 1987. CONISS: A FORTRAN 77 program for the stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares, *Comput. Geosci.*, 13: 13-35.
- Grunow, A. 1882. Beiträge zur Kenntniss der fossilen Diatomeen Österreich-Ungarns. In: *Beiträge zur Paläontologie Österreich-Ungarns und des Orients* (Ed. by von Mojsisovics E., Neumayr, N.), 2: 136-159. Alfred Holder, Wien.
- Guiry, M.D., Guiry, G.M. 2015. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on Jan 5th 2015
- Hajós, M. 1970. Kieselgurvorkommen im Tertiärbecken von Aflenz (Steiermark). *Mitteilungen Der Geologischen Gesellschaft in Wien* 63: 149-158.
- Hajós, M. 1973a. Faciological and stratigraphic importance of the Miocene diatoms in Hungary. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 45: 365-390.
- Hajós, M. 1974. La microflore des formations à diatomites Sarmatiennes de la région orientale de la Montagne de Mecsek. *Memoires du Bureau de Recherches Géologiques et Minières* 2 (78): 503-507.
- Hajós, M. 1976. Upper Eocene and Lower Oligocene Diatomaceae, Archaeomonadaceae, and Silicoflagellatae in Southwestern Pacific sediments, DSDP leg 29. In: *Initial Reports of the Deep Sea Drilling Project* (Eds.: Hollister C.D., Craddock C., et al.). Vol. XXXV, U.S. Government Printing Office, Washington, 35: 817-883.
- Hajós, M. 1986. A magyarországi miocén diatómás képződmények rétegtana. (Stratigraphy of Hungary's Miocene diatomaceous earth deposits). *Geologica Hungarica, Series Palaeontologica*. 49: 1-339.
- Hajós, M. 1987. A magyarországi kunsági emeletbeli (Pannóniai s.str.) képződmények diatómái. *Magyar Állami Földtani Intézet* 49: 259-305.
- Hajós, M., Pálfalvy, I. 1963. Magyaregregy diatómás üledékeinek életföldtani vizsgálata. *Földtani Intézet Évi jelentése 1960-ról*: 89-119.
- Hajós, M., Řeháková, Z. 1974. Fossile Diatomeen des Sarmats s. str. aus der Tschechoslowakei und Ungarn. In: Papp, A. (Ed.) *Chronostratigraphie und Neostatotypen*, 5, Sarmatien (Miozän der zentralen Paratethys) 4: 546-597.
- Hála, J., Szabó, J. 2003. "A legnagyobb magyar geológus": Szabó József-émlékkönyv: (tanulmányok). Viski Károly Múzeum.
- Halász, M. 1941. Die Moosbewohnende Bacillariaceenvegetation des Zenoga Sees in Siebenbürgen. - *Annl. hist.-nat. Mus. natn. hung.* 34: 177-191.
- Haliuc, A., Veres, D., Hubay, K., Begy, R., Brauer, A., Hutchinson, S., Braun, M. 2016. High-resolution multi-proxy reconstruction of Lake Ighiel (Western Carpathians, Romania): processes and controlling factors of lacustrine dynamics during the mid and late Holocene. In *EGU General Assembly Conference Abstracts* (Vol. 18, p. 5702).
- Harangi, S. 2009. Szerves anyag tartalom meghatározása tavi üledék mintákban izzítási veszteség módszerrel. *Debreceni Egyetem Természettudományi és Technológiai Kar, Szervetlen és Analitikai Kémiai Tanszék* 29 oldal.
- Harangi, Sz., Molnár, M., Vinkler, A.P. Kiss, B., Jull, A.J.T., Leonard, A.E. 2010. Radiocarbon dating of the last volcanic eruptions of Ciomadul volcano, Southeast Carpathians, eastern-central Europe.

- Radiocarbon 52: 1498–1507.
- Harrison, F.W. 1974. Sponges (Porifera: Spongillidae). Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates. Academic Press, New York, 2966.
- Harrison, S.P., Digerfeldt, G. 1993. European lakes as palaeohydrological and palaeoclimatic indicators. Quaternary Science Reviews 12: 233–248.
- Harrison, S.P., Frenzel, B., Huckriede, U., Weiss, M.M. (Eds.), 1998. Palaeohydrology as reflected in lake-level changes as climatic evidence for Holocene times. Special Issue: ESF Project 'European Palaeoclimate and Mana 17. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Harrison, S.P., Yu, G., Tarasov, P.E. 1996. Late Quaternary Lake-Level Record from Northern Eurasia. Quaternary Research 45: 138–159.
- Harrison, S.P., Yu, G., Vassiljev, J. 2002. Climate changes during the Holocene recorded by lakes from Europe. In: Wefer, G., Berger, W.H., Behre, K.-E., Jansen, E. (Eds.) Climate development and history of the North Atlantic realm. Springer, Berlin, Heidelberg, pp. 191–204.
- Harzhauser, M., Piller, W.E. 2007. Benchmark data of a changing sea – Palaeogeography, palaeobiogeography and events in the Central Paratethys during the Miocene. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 253: 8–31.
- Haworth, E.Y. 1976. Two Late-Glacial (Late Devensian) Diatom Assemblage Profiles from Northern Scotland. New Phytologist 77: 227–256.
- Haworth, E.Y., Atkinson, K.M., Newell, P.S. 1988. Distribution of certain diatom taxa in Cumbrian waters. In: Proceedings of the 9th International Diatom Symposium, Bristol, 1986 Round, F.E. (ed.), 17–28. Biopress, Königstein.
- Heiri, O., Cremer, H., Engels, S., Hoek, W.Z., Peeters, W., Lotter, A.F. 2007. Lateglacial summer temperatures in the Northwest European lowlands: a chironomid record from Hijkermeer, the Netherlands. Quaternary Science Reviews 26: 2420–2437
- Heiri, O., Lotter, A.F. 2005. Holocene and Lateglacial summer temperature reconstruction in the Swiss Alps based on fossil assemblages of aquatic organisms: a review. Boreas 34: 506–516
- Heiri, O., Lotter, A.F., Lemcke, G., 2001. Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. Journal of Paleolimnology 25: 101–110.
- Henderson, M., Reimer, C.W. 2003. Bibliography on the Fine Structure of Diatom Frustules (Bacillariophyceae), II. & Deletions, Addenda and Corrigenda for Bibliography I. Diatom Monographs, 3: 1–372.
- Herodek, S., Laczkó, L., Virág, Á., 1988. Lake Balaton: Research and Management. Nexus Nyomda, Budapest
- Hofmann, G., Werum, M., Lange-Bertalot, H. 2013. Diatomeen im Süßwasser-Benthos von Mitteleuropa. Bestimmungsflora Kieselalgen für die ökologische Praxis. Über 700 der häufigsten Arten und ihre Ökologie. A.R.G. Gantner Verlag K.G., Rugell, 908 pp.
- Houk, V., Klee, R. 2007. Atlas of freshwater centric diatoms with a brief key and descriptions Part. II. Melosiraceae and Aulacoseiraceae (Supplement to Part I). Fottea 7: 85–255.
- Hubay, K., Molnár, M., Orbán, I., Braun, M., Biró, T., Magyari, E. 2016. Age-depth relationship and accumulation rates in four sediment sequences from the Retezat Mts, South Carpathians (Romania). Quaternary International 10.1016/j.quaint.2016.09.019
- Huber, K., Kamenik, C., Weckström, K., Schmidt, R. 2009. Taxonomy, stratigraphy, and palaeoecology of chrysophyte cysts from a Late Glacial sediment core section of Längsee, Austria. Nova Hedwigia 89: 245–261.
- Hustedt, F. 1945. Diatomeen aus Seen und Quellgebieten der Balkan-Halbinsel. Archive für Hydrobiologie 40: 867–973.
- Hübener, T., Adler, S., Werner, P., Schult, M., Erlenkeuser, H., Meyer, H., Bahnwart, M. 2009. A multiproxy paleolimnological reconstruction of trophic state reference conditions for stratified carbonate-rich lakes in northern Germany. Hydrobiologia, 631: 303–327.
- Hübener, T., Dreßler, M., Schwarz, A., Langner, K., Adler, S. 2008. Dynamic adjustment of training sets ('moving window' reconstruction) by using transfer functions in paleolimnology—a new approach. Journal of Paleolimnology 40: 79–95.
- Ilyashuk, B., Gobet, E., Heiri, O., Lotter, A.F., van Leeuwen, J.F.N., van der Knaap, W.O., Ilyashuk, E., Oberli, F., Ammann, B. 2009. Late Glacial environmental and climatic changes at the Maloja Pass, Central Swiss Alps, as recorded by chironomids and pollen. Quaternary Sci Rev 28: 1340–1353

- Imbrie, J., Kipp, N.G. 1971. A new micropaleontological method for quantitative paleoclimatology: application to a late Pleistocene Caribbean core. In *The late Cenozoic glacial ages* (Vol. 3, pp. 71-181). New Haven: Yale University Press.
- Ionescu-Teulescu, V. 1970. Date asupra răspândirii Characeelor în România (I) Comunic.de Hidrobiol. (SSB), 19-25.
- Isarin, R.F.B., Renssen, H. 1999. Reconstructing and modelling Late Weichselian climates: the Younger Dryas in Europe as a case study. *Earth Sci Rev* 48: 1-38
- Jakab, G., Sümegi, P. 2011. Negyedidőszaki makrobotanika (Quaternary macrobotany). *GeoLittera SZTE TTIK Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport*.
- Jancsik, P. 2009. Retezát-hegység (The Retezat Mountains). *Pallas-Akadémia Kiadó, Budapest* 140 old.
- Jellyman, P.G., Clearwater, S.J., Clayton, J.S., Kilroy, C., Blair, N., Hickey, C.W., Biggs, B.J.F. 2011. Controlling the Invasive Diatom *Didymosphenia geminata*: An Ecotoxicity Assessment of Four Potential Biocides. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* 61: 115-127.
- Jonsson, C.E., Leng, M.J., Rosqvist, G.C., Seibert, J., Arrowsmith, C. 2009. Stable isotopes in Sub-Arctic surface waters. *Journal of Hydrology* 376: 143-151.
- Jovanovska, E., Buczkó, K., Nakov, T., Levkov Z. 2014. *Diploneis transylvanica* (Bacillariophyceae), a new diatom species from the Neogene fossil deposit in Romania. *Nova Hedwigia* 99: 1-15. IF: 0.99
- Juggins, S. 2001. The European Diatom Database. User Guide. craticula.ncl.ac.uk/Eddi/jsp.
- Juggins, S. 2012. Analysis of Quaternary Science Data, R package version 0.7-3. <http://cran.r-project.org/package=rrioja>
- Juggins, S., Cameron, N.G. 2010. Diatoms and archeology. In: Smol, J.P., Stoermer, E.F. (eds. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, 2nd Edition, Cambridge University Press. Cambridge University Press 514-522.
- Juhász-Nagy, P. 1998. Törvényszerűségek a természetben avagy nagyon töredékes vitaváltozatok a szupraindividuális organizáció (SIO) hatalmas témájára. in Koch, S. (ed) *A tökéletlenség és korlátosság dicsérete*. Budapest Gondolat 61-152.
- Jüttner, I., Krammer, K., Van de Vijver, B., Tuji, A., Simkhada, B., Gurung, S., Sharma, S., Sharma, C., Cox, E.J. 2010. *Oricymba* (Cymbellales, Bacillariophyceae), a new cymbelloid genus and three new species from the Nepalese Himalaya. *Phycologia* 49: 407-423.
- Kaczmarek, I., Rushforth, S.R. 1983. Notes on a rare inland *Hyalodiscus*. *Bacillaria*, 6: 157-167.
- Kamenik, C. 2010. Stom@ocysts & Co - web applications to bring the research community together via the Internet. *Nova Hedwigia* 136: 311-323.
- Kamenik, C., Schmidt, R. 2005. Chrysophyte resting stages a tool for reconstructing winter/spring climate from Alpine lake sediments. *Boreas* 34: 477-489.
- Karabanov, E.B., Prokopenko, A.A., Williams, D.F., Khursevich, G.K. 2000. A new record of Holocene climate change from the bottom sediments of Lake Baikal. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 156: 211-224.
- Karátson, D., Telbisz, T., Harangi, Sz., Magyar, E., Dunkl, I., Kiss, B., Jánosi, Cs., Veres, D., Braun, M., Fodor, E., Biró, T., Kósik, Sz., von Eynatten, H., Lin, D. 2013. Morphometrical and geochronological constraints on the youngest eruptive activity in East-Central Europe at the Ciomadul (Csomád) lava dome complex, East Carpathians. *Journal Of Volcanology and Geothermal Research* 255: 43-56
- Kaštovský, J., Hauer, T., Mareš, J., Krautová, M., Bešta, T., Komárek, J., Desortová, B., Heteša, J., Hindáková, A., Houk, V., Janeček, E., Kopp, R., Marvan, P., Pummann, P., Skácelová, O., Zapomělová, E. 2010. A review of the alien and expansive species of freshwater cyanobacteria and algae in the Czech Republic. *Biological Invasions* 12: 3599-3625.
- Kawecka, B. 2012. Diatom Diversity in Streams of the Tatra National Park (Poland) as Indicator of Environmental Conditions. *W.Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków*.
- Kawecka, B., Galas, J. 2003. Diversity of epilithic diatoms in high mountain lakes under the stress of acidification (Tatra Mts, Poland). *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 39: 239-253
- Kermarrec, L., Ector, L., Bouchez, A., Rimet, F., Hoffmann, L. 2011. A preliminary phylogenetic analysis of the Cymbellales based on 18S rDNA gene sequencing. *Diatom Research* 26: 305-315.
- Kern, Z., Morgós, A., Grynaeus, A., 2009. Reconstructed precipitation for Southern Bakony Mountains (Transdanubia, Hungary) back to AD 1467 based on ring widths of oak trees. *Időjárás* 113, 299-314.
- Khursevich, G. 1994. Evolution and phylogeny of some diatom genera of the class Centrophyceae. In: Kociolek, P. (Ed.) *Proceedings of the 11th International Diatom Symposium*, August 12-17, 1990, San Francisco. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 17: 257-267.

- Kirilova, E., Heiri, O., Enters, D., Cremer, H., Lotter, A.F., Zolitschka, B., Hübener, T. 2009. Climate-induced changes in the trophic status of a Central European lake. *Journal of Limnology* 68: 71–82.
- Kiss, K.T., Ács, É., Szabó, K.É., Miracle, M.R., Vicente, E. 2007. Morphological observations on *Cyclotella distinguenda* Hustedt and *C. delicatula* Hustedt from the core sample of a meromictic karstic lake of Spain (Lake La Cruz) with aspects of their ecology. *Diatom Research*, 22: 287–308.
- Kitton, F. 1885. Some new diatomaceous forms from the “Saugschiefer” of Dubravica. *Hardwicke’s Science Gossip* 21: 36–37.
- Kłapyta, P., Zasadni, J., Pociask-Karteczka, J., Gajda, A., Franczak, P. 2015. Late Glacial and Holocene paleoenvironmental records in the Tatra Mountains, East-Central Europe, based on lake, peat bog and colluvial sedimentary data: A summary review. *Quaternary International*. <http://dx.doi.org/10.1016/j.quaint.2015.10.049>
- Kobayasi, H., Nagumo, T. 1988. Examination of the type materials of *Navicula subtilissima* Cleve (Bacillariophyceae). *Bot. Mag. Tokyo*, 101: 239–253.
- Koch, S. 1989. A tökéletlenség és korlátosság dícsérete. *Budapest Gondolat* 274. oldal.
- Kociolek, J.P., Stoermer, E.F. 1988. A preliminary investigation of the phylogenetic relationships among the freshwater, apical pore field-bearing cymbelloid and gomphonemoid diatoms (Bacillariophyceae). *Journal of Phycology* 24: 377–385.
- Kohfeld, K.E., Harrison, S.P. 2000. How well can we simulate past climates? Evaluating the models using global palaeoenvironmental datasets. *Quaternary Science Reviews*, 19: 321–346.
- Koinig, K.A., Schmidt, R., Sommaruga-Wögrath, S., Tessadri, R., Psenner, R. 1998. Climate change as the primary cause for pH shifts in a high alpine lake. *Water, Air and Soil Pollution* 104, 167–180.
- Kol, E. 1935. Über die Kryovegetation des Retyezát und der umliegenden Gebirge in Transsylvanien. *Verh. Int. Verein. angew. Limnol.* 7: 475–486.
- Kol, E. 1959. On the green snow of the Southern Carpathians. *Ann. Hist. Natur. Mus. Nation. Hung.*, 51: 161–169.
- Kooistra, W.H.C.F., Medlin, L.K. 1996. Evolution of the Diatoms (Bacillariophyta) IV. A Reconstruction of Their Age from Small Subunit rRNA Coding Regions and the Fossil Record. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. Academic Press. 6: 391–407.
- Korponai, J., Braun, M., Buczkó, K., Gyulai, I., Forró, L., Nédli, J., Papp, I. 2010. Transition from shallow lake to wetland: A multi-proxy case study in Zalavári Pond, Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* 641: 225–244.
- Korponai, J., Magyari, E.K., Buczkó, K., Iepure, S., Namiotko, T., Czako, D., Kövér, Cs., Braun, M. 2011. Cladocera response to Late Glacial to Early Holocene climate change in a South Carpathian mountain lake. *Hydrobiologia* 676: 223–235
- Korponai, J., Varga, K., Lengré, T., Kövér, Cs., Papp, I. 2011. A Balaton trofítás változásának paleolimnológiai rekonstrukciója a Cladocera maradványok alapján. *Paleolimnological reconstruction of trophic state in Lake Balaton using Cladocera remains. Ecology Of Lake Balaton / A Balaton Ökológiája* 1: 35–48.
- Kováč, M., Hók, J., Minár, J., Vojtko, R., Bielik, M., Pipík, R., Rakús, M., Král, J., Šujan, M., Králiková, S. 2011. Neogene and Quaternary development of the Turiec Basin and landscape in its catchment: a tentative mass balance model. *Geologica Carpathica* 62: 361–379.
- Kovari-Gulyas, E. 1994. Well-preserved diatoms in limnic opals of Hungary. In: Kociolek, J.P. ed.) *Proceedings of the 11th International Diatom Symposium 12–17 August 1990 San Francisco, California Academy of Sciences Mem. Calif. Acad. Sci.* 17: 473–477.
- Kővári-Gulyás, E. 1990. Diatoms from the Bottom Deposits of Lake Balaton and their analysis with the Programs DECORANA and TWINSpan. In: Simola, H. (ed.) *Proceedings of the 10th International Diatom-Symposium Joensuu Finland, August 28 – September 2, 1988. Koenigstein 1990 Koeltz Scientific Books* pp. 419–423.
- Kövé, Cs. 2016. Magashegyi tavak paleoökológiai vizsgálat a Déli Kárpátokban. *Paleoecological investigation of high mountain lakes in the Southern Carpathians. University of West Hungary Doctoral School, PhD dissertation* 112 pp.
- Kövé, Cs., Korponai, J., Harangi, S., Buczkó, K. 2015. A new European record of *Diademesis fukushimae* and its transference to *Humidophila* genus (Bacillariophyta) *Acta Bot. Croat.* 74: 245–252.
- Krammer, K. 1982. Valve morphology in the genus *Cymbella* C.A. Agardh. In: Helmcke, J.-G. & Krammer, K. (Eds.) *Micromorphology of diatom valves* 11. J. Cramer, Vaduz, 299 pp.

- Krammer, K. 2002. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 3. Cymbella. A.R.G. Gantner Verlag K.G, Ruggell 584 pp.
- Krammer, K. 2003. Diatoms of Europe. Diatoms of the European Inland Waters and Comparable Habitats. Vol. 4. Cymboplectra, Delicata, Navicymbula, Gomphocymbellopsis, Afrocymbella. A.R.G. Gantner Verlag K.G, Ruggell, 530 pp.
- Krammer, K., Lange-Bertalot, H. 1986-1991. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae 1-4. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena.
- Kristiansen, J., 1996. Dispersal of freshwater algae—a review. *Hydrobiologia* 336(1-3):151-157.
- Kulikovskiy, M.S., Lange-Bertalot, H., Metzeltin, D., Witkowski, A. 2012. Lake Baikal: Hotspot of endemic diatoms I. *Iconogr. Diatomol.* 23: 7–607.
- Kulikovskiy, M.S., Lange-Bertalot, H., Witkowski, A., Dorofeyuk N.I., Genkal, S.I. 2010. Diatom assemblages from Sphagnum bogs of the world. In: Lange-Bertalot, H., Kociolek, P., (Eds.) *Bibliotheca Diatomologica* 55. J. Cramer pp.
- Lami, A., Guilizzoni, P., Ryves, D.B., Jones, V.J., Marchetto, A., Battarbee, R.W., Belis, C.A., Bettinetti, R., Manca, M., Comoli, P., Nocenti, A., Langone, L. 1997. Late Glacial and Holocene record of biological and environmental changes from the crater Lake Albano central Italy: an interdisciplinary European project (PALICLAS). *Water Air Soil Poll* 99: 601-613
- Lange-Bertalot, H. 1989. Können Staurosirella, Punctastriata und weitere taxa sensu Williams & Round als Gattungen der Fragilarioaceae kritischer Prüfung standhalten? *Nova Hedwigia* 49: 79–106.
- Lange-Bertalot, H. 1999. Kobayasiella nov. nom. ein neuer Gattungsname für Kobayasia Lange-Bertalot 1996. *Iconographia Diatomologica*, 6: 272-275.
- Lange-Bertalot, H. 1993. Once more: Staurosirella, Punctastriata, etc. A reply to Round & Williams (1992). *Nova Hedwigia* 56: 179–182.
- Lange-Bertalot, H. 2001. Navicula sensu stricto. 10 Genera separated from Navicula sensu lato. *Frustulia. Diatoms of Europe 2*, A.R.G. Gantner Verlag K.G, Ruggell. 526 pp.
- Lange-Bertalot, H., Metzeltin, D. 1996. Indicators of oligotrophy. 800 taxa representative of three ecologically distinct lake types. In: Lange-Bertalot, H. (ed.) *Iconographia Diatomologica*, Annotated Diatom Micrographs 2. Koeltz Scientific Books, Königstein. 390 pp.
- Lange-Bertalot, H., Metzeltin, D. 2006. Comparison of seven species of Navicula sensu stricto. Six species described as new to science from Miocene lacustrine deposits in Bulgaria and Romania. – In: Ognjanova-Rumenova, N. & Manoylov, K. (eds): *Advances in Phycological Studies. Festschrift in Honour of Prof. Dobrina Temniskova-Topalova*. pp. 55–72. Pensoft Publishers, St. Kliment Ohridski University Press, Sofia-Moscow.
- Lange-Bertalot, H., Rumrich, U., Hofmann, G. 1991. Zur Revision der Gattung Diatoma Bory (Subgenus Diatoma, Bacillariophyceae). Identifikation ökologisch wichtiger, aber taxonomisch problematischer Arten. *Acta Biologica Benrodis* 3: 115–130.
- Lange-Bertalot, H., Werum, M. 2001. Diademesmis fukushimae sp. nov. and some new or rarely observed taxa of the subgenus Paradiademesmis Lange-Bertalot and Le Cohu. *Diatom* 17: 3–19.
- Lazarus, D., Barron, J., Renaudie, J., Diver, P., Türke, A. 2014. Cenozoic Planktonic Marine Diatom Diversity and Correlation to Climate Change. *PLoS ONE* 9(1). e84857. doi:10.1371/journal.pone.0084857
- Le Cohu, R., Lange-Bertalot, H., Azémar, F. 2011. Cymboplectra pyrenaica sp. nov. (Bacillariophyceae) et d'autres espèces du même genre rarement recensées dans quelques lacs des Pyrénées françaises. *Cryptogamie Algologie* 32: 337–349.
- Levkov, Z., Krstic, S., Metzeltin, D., Nakov, T. 2008. Diatoms of Lakes Prespa and Ohrid (Macedonia). *Iconographia Diatomologica* 16
- Levkov, Z., Krstic, S., Nakov, T., Melovski, L. 2005. Diatom assemblages on Shara and Nidze Mountains, Macedonia *Nova Hedwigia* 81: 501-537.
- Lexa, J., Halouzka, R., Havrila, M., Hanzel, V., Kubeš, P., Liščák, P., Hojstřichová, V. 1998. Vysvetlivky ku geologickej mape Kremnických vrchov 1:50 000 [Explanatory notes to the geological map Kremnických Mountains 1:50 000]. Geologická služba Slovenskej Republiky, Bratislava.
- Lóczy, L. sen. 1913. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei I. A Balaton környékének geológiai képződményei és ezeknek vidékek szerinti telepedése (Results of the scientific investigations of the Balaton region I. Geological formations of the Balaton area and their regional distribution pp. 617.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B. 2003. The Holocene palaeolimnology of Sägistalsee and its environmental history - a synthesis. *Journal of Paleolimnology* 30: 333-342.

- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Eicher, U., Hofmann, W., Schwander, J., Wick, L. 2000. Younger Dryas and Allerød summer temperatures at Gerzensee (Switzerland) inferred fossil pollen and cladoceran assemblages. *Palaeogeogr Palaeoclimatol Palaeoecol* 159: 349–361
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Hofmann, W., Marchetto, A. 1997. Modern Diatom, Cladocera, Chironomid, and Chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. I. Climate. *Journal of Paleolimnology* 18: 395–420.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Hofmann, W., Marchetto, A. 1998. Modern Diatom, Cladocera, Chironomid, and Chrysophyte cyst assemblages as quantitative indicators for the reconstruction of past environmental conditions in the Alps. II. Nutrients. *Journal of Paleolimnology* 19: 443–463.
- Lotter, A.F., Birks, H.J.B., Zolitschka, B. 1995. Late-glacial pollen and diatom changes in response to two different environmental perturbations: a volcanic eruption and the Younger Dryas cooling. *Journal of Paleolimnology* 14: 23–47
- Lotter, A.F. & Hofmann, G. 2003. The development of the late-glacial and Holocene diatom flora in Lake Sedmo Rilsko Rila Mountains, Bulgaria). In: Tonkov, S. (ed.): *Aspects of Palaeoecology*. Pensoft Publishers, Sofia-Moscow. pp. 171–183.
- Lotter, A.F., Hölzer, A. 1994. A high-resolution late-glacial and early Holocene environmental history of Rotmeer, southern Black Forest (Germany). *Dissertationes Botanicae* 234, 365–388.
- Lotter, A.F., Pienitz, R., Schmidt, R. 2010. Diatoms as indicators of environmental change in subarctic and alpine regions. In: Smol, J.P., Stoermer, E.F. (Eds.), *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, Cambridge University Press, U.K. pp. 231–248.
- Lowe, R.L., Kociolek, P., Johansen, J.R., Van de Vijver, B., Lange-Bertalot, H., Kopalová, K. 2014. *Humidophila* gen.nov., a new genus for a group of diatoms (Bacillariophyta) formerly within the genus *Diadema*: species from Hawai'i, including one new species. *Diatom Research* 29: 351–360.
- MacDonald, G.M., Bennett, K.D., Jackson, S.T., Parducci, L., Smith, F.A., Smol, J.P., Willis, K.J. 2008. Impacts of climate change on species, populations and communities: palaeobiogeographical insights and frontiers. *Prog Phys Geog* 32: 139–172
- Mackay, A. W. 2007. The paleoclimatology of Lake Baikal: a diatom synthesis and prospectus. *Earth-Science Reviews*, 82(3), 181–215.
- Mackay, A.W. 2009. An introduction to Late Glacial–Holocene environments. In: S.T. Turvey (ed.) *Holocene extinctions*. Oxford University Press.
- Mackay, A.W., Jones, V.J., Battarbee, R.W. 2003. Approaches to Holocene climate reconstruction using diatoms. In: Mackay, A., Battarbee, R., Birks, J., Oldfield, F. (Eds.), *Global change in the Holocene*. Arnold, London, pp. 294–309.
- Magny, M. 2007. Lake level studies: West-Central Europe. In S. A. Elias (Ed.), *Encyclopedia of Quaternary Science* (pp. 1389–1399). Amsterdam: Elsevier. doi:10.1016/B0-44-452747-8/00169-1
- Magny, M., 2004. Holocene climate variability as reflected by mid-European lake-level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. *Quaternary International* 113: 65–79.
- Magny, M., Leuzinger, U., Bortenschlager, S., Haas, J.N. 2006. Tripartite climate reversal in Central Europe 5600–5300 years ago. *Quaternary Research* 65: 3–19.
- Magny, M., Combourieu-Nebout, N., de Beaulieu, J.L., Bout-Roumazielles, V., Colombaroli, D., Desprat, S., Francke, A., Joannin, S., Ortu, E., Peyron, O., Revel, M., Sadori, L., Siani, G., Sicre, M.A., Samartin, S., Simonneau, A., Tinner, W., Vannièrè, B., Wagner, B., Zanchetta, G., Anselmetti, F., Brugiapaglia, E., Chapron, E., Debret, M., Desmet, M., Didier, J., Essallami, L., Galop, D., Gilli, A., Haas, J. N., Kallel, N., Millet, L., Stock, A., Turon, J. L., Wirth, S. 2013. North–south palaeohydrological contrasts in the central Mediterranean during the Holocene: tentative synthesis and working hypotheses, *Climate of the Past*, 9: 2043–2071.
- Magny, M., Ruffaldi, P. 1995. Younger Dryas and early Holocene lake-level fluctuations in the Jura mountains, France. *Boreas*, 24: 155–172.
- Magyari, E.K. 2015. A Kárpát-medence és DK-Európa késő pleniglaciális és holocén vegetációfejlődése különös tekintettel a gyors felmelegedési és lehűlési hullámokra mutatott vegetációs válaszokra Akadémiai doktori értekezés, MTA-MTM-ELTE).
- Magyari, E., Bálint, M., Buczkó, K., Jakab, G., Braun, M. 2016. Introduction to the reconstruction of the late-glacial and Holocene terrestrial and aquatic ecosystems in the Retezat Mountains, Romania. – *Quaternary International*. (in press)
- Magyari, E.K., Braun, M., Buczkó, K., Hubay, K., Bálint, M. 2009a. Radiocarbon chronology of glacial lake sediments in the Retezat Mts (S Carpathians, Romania. a window to Lateglacial and Holocene

- climatic and palaeoenvironmental changes. *Central European Geology* 52: 225-248.
- Magyari, E.K., Buczkó, K., Jakab, G., Braun, M., Pál, Z., Karátson, D. 2009b. Palaeolimnology of the last crater lake in the Eastern Carpathian Mountains - a multiproxy study of Holocene hydrological changes *Hydrobiologia* 631: 29-63.
- Magyari, E.K., Demény, A., Buczkó, K., Kern, Z., Vennemann, T., Fórizs, I., Vincze, I., Braun, M., Kovács, J.I., Udvardi, B., Veres, D. 2013. A 13,600-year diatom oxygen isotope record from the South Carpathians (Romania). Reflection of winter conditions and possible links with North Atlantic circulation changes. *Quaternary International* 293: 136-149.
- Magyari, E.K., Jakab, G., Bálint, M., Kern, Z., Buczkó, K., Braun, M. 2012. Rapid vegetation response to lateglacial and early Holocene climatic fluctuation in the South Carpathian Mountains (Romania). *Quaternary Science Reviews* 35: 116-130.
- Mangini, A., Verdes, P., Spötl, C., Scholz, D., Vollweiler, N., Kromer, B. 2007. Persistent influence of the North Atlantic hydrography on central European winter temperature during the last 9000 years. *Geophysical Research Letters* 34, L02704.
- Mann, D.G., Droop, S.J.M. 1996. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms. In *Biogeography of Freshwater Algae: Proceedings of the Workshop on Biogeography of Freshwater Algae, Developments in Hydrobiology* 118, ed. J. Kristiansen, Dordrecht: KluwerAcademic Publishers, pp. 19-32.
- Marciniak, B. 1986. Late Quaternary diatoms in the sediments of Przedni Staw Lake (Polish Tatra Mountains). *Hydrobiologia* 143: 255-265.
- Marciniak, B., Cieśla, A. 1983. Diatomological and geochemical studies on Late Glacial and Holocene sediments from the Przedni Staw Lake in the Dolina Pięciu Stawów Polskich Valley (Tatra Mts). *Kwartalnik Geologiczny* 27:123-150.
- Mann, D.G., Thomas, S.J. Evans, K.M. 2008. Revision of the diatom genus *Sellaphora*: a first account of the larger species in the British Isles. *Fottea* 8: 15-78.
- Massé, G., Belt, S.T., Crosta, X., Schmidt, S., Snape, I., Thomas, D.N., Rowland, S.J. 2011. Highly branched isoprenoids as proxies for variable sea ice conditions in the Southern Ocean. *Antarctic Science*, 23: 487-498.
- Mayewski, P.A., Rohling, E., Stager, C., Karlén, K., Maasch, K., Meeker, L.D., Meyerson, E., Gasse, F., van Kreveland, S., Holmgren, K., Lee-Thorp, J., Rosqvist, G., Rack, F., Staubwasser, M., Schneider, R. 2004. Holocene climate variability. *Quaternary Research* 62: 243-255.
- McNeill, J., Barrie, F.R., Buck, W.R., Demoulin, V., Greuter, W., Hawksworth, D.L., Herendeen, P.S., Knapp, S., Marhold, K., Prado, J., Prud'homme Van Reine, W.F., Smith, G.F., Wiersema, J.H., Turland, N.J. 2012. International code of nomenclature for algae, fungi and plants (Melbourne Code) adopted by the Eighteenth international botanical congress Melbourne, Australia, July 2011. *Regnum Vegetabile* 154: 1-240.
- Medlin, L.K., Kooistra, W.H.C.F., Gersonde, R., Sims, P.A., Wellbrock, U. 1997. Is the origin of the diatoms related to the end-Permian mass extinction? *Nova Hedwigia* 65: 1-11.
- Metzeltin, D., Lange-Bertalot, H. 1998. Tropical diatoms of South America I. *Iconographia Diatomologica*, 5: 1-672.
- Mihăiescu, R., Pop, A.I., Mihăiescu, T., Muntean, E., Beldean, S., Muntean, N., Alhafez L., Ozunu, A. 2012. Physico-chemical characteristics of the karst lake Ighiu (Romania), *Environmental Engineering and Management Journal*, 11(3), 623-626.
- Mihály-Gombos, I., 1973. Sarmatian diatoms in Bulgaria and the area of Central Paratethys. *M. áll. Földtani Intézet évi Jelentése az 1973 évről*: 447-473.
- Moissejeva, A. 1993. Diatoms in continental Neogene stratigraphy. In: Grachev, M. (Ed.) *Diatom algae as indicators of the changes of climate and environment*. Russian Botanical Society, Irkutsk, pp. 99-101.
- Molnár, M., Rinyu, L., Veres, M., Seiler, M.T., Wacker, L., Synal, H.A. 2013. EnvironMICADAS: a mini ^{14}C AMS with enhanced gas ion source interface in the Hertelendi Laboratory of Environmental Studies (HEKAL), Hungary. *Radiocarbon* 55: 338-344.
- Momeu, L., Ciorca, A., László, O.T., Segedi, C., Battes, K.P., Cîmpean, M. 2015. The karstic lake Iezerul Ighiel (Transylvania, Romania. its first limnological study. *Studia Universitatis Babes-Bolyai, Biologia*, 60(2).
- Morales, E. 2003. On the taxonomic position of the *Belonastrum* and *Synedrella*, two new fragilaroid genera described by Round and Maidana (2001). *Cryptogamie Algology* 24: 277-288.

- Morales, E., Buczkó, K., Wetzel, C., Novais, M., Ognjanova-Rumenova, N., Hoffmann, L., Ector, L. 2014. Transfer of *Staurosira grunowii* to *Staurosirella*. *Diatom Research* 29: 105–111.
- Morales, E., Manoylov, K. 2006. Morphological studies on selected taxa in the genus *Staurosirella* Williams et Round (Bacillariophyceae) from rivers in North America. *Diatom Research* 21: 343–364.
- Moreno, A., López-Merino, L., Leira, M., Marco-Barba, J., González-Ampériz, P., Valero-Gatcés, B.L., López-Sáez, J.A., Santos, L., Mata, P., Ito, E. 2010. Revealing the last 13,500 years of environmental history from the multiproxy record of a mountain lake (Lago Enol, northern Iberian Peninsula). *J Paleolimnol* DOI: 10.1007/s10933-009-9387-7
- Moreno, A., Svensson, A., Brooks, S.J., Connor, S., Engels, S., Fletcher, W., Genty, D., Heiri, O., Labuhn, I., Perşoiu, A., Peyron, O., Sadori, L., Valero-Garcés, B., Wulf, S., Zanchetta, G. 2014. A compilation of Western European terrestrial records 60–8 ka BP: towards an understanding of latitudinal climatic gradients. *Quaternary Science Reviews* 106, 167–185.
- Munch, C.S. 1980. Fossil diatoms and scales of Chrysophyceae in the recent history of Hall Lake, Washington. *Freshwater Biology*, 10, 61–6.
- Nagyné-Bodor, E., Cserny, T., Hajós, M. 1996. A Garancs-tó palynológiai és komplex földtani vizsgálata. (Palynological and complex geological investigations of Lake Garancs). In Hably, L. ed. Emlékkötet Andreászky Gábor (1895–1967) születésének 100. évfordulójára (*Studia Naturalia* 9: 137–146.
- Németh, J. 2005. Red list of algae in Hungary. *Acta Botanica Hungarica* 47: 379–417.
- Neupauer, J. 1867. Az ásatag Diatomaceák (oszlókafélék) rhyolith, csiszpala és egyéb kőzetekben. - *Math. természettud. közlem.* 5: 183–206.
- Neustrupa, J., Němcová, Y. 2007. A geometric morphometric study of the variation in scales of *Mallomonas striata* (Synuraphyceae, Heterokontophyta). *Phycologia* 46: 123–130.
- Noga, T., Stanek-Tarkowska, J., Peszek, Ł., Pajaczek, A., Kochman, N., Zubel, R. 2014. New localities of rare species *Kobayasiella okadae* (Skvortzov) Lange-Bert. and *K. tintinnus* Buczkó, Wojtal & Jahn in Europe—morphological and ecological characteristics. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 43: 374–380.
- Novais, M. H., Blanco, S., Hlúbiková, D., Falsco, E., Gomá, J., Delgado, C., Ivanov, P., Ács, É., Morais, M., Hoffmann, L., Ector, L. 2009. Morphological examination and biogeography of the *Gomphonema rosenstockianum* and *G. tergestinum* species complex (Bacillariophyceae). *Fottea* 9(2), 257–274.
- Obidowicz, A. 1996. A Late Glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta Palaeobotanica* 36, 159–206.
- Ognjanova-Rumenova, N. 2000. Lacustrine diatom flora from Neogene basins on the Balkan Peninsula: preliminary biostratigraphical data. In: Witkowski, A., Sieminska, J. (Eds.) *The origin and early evolution of diatoms: fossil, molecular and biostratigraphical approaches*. W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Kraków, pp. 137–143.
- Ognjanova-Rumenova, N. 2006. Some aspects and problems concerning diatom biochronology for the Neogene in the region of the Balkan Peninsula. In: Witkowski, A. (Ed.) *Proceedings of the 18th International Diatom Symposium, Mędzyzdroje*. Biopress Limited, Bristol, pp. 337–345.
- Ognjanova-Rumenova, N., Botev, I., Kernan, M. 2009. Benthic diatom flora in relation to chemical and physical factors in high mountain lakes in the Rila Mountains (Southwestern Bulgaria). - *Archive für Hydrobiologie, Advances in Limnology* 62, 153–166.
- Ognjanova-Rumenova, N., Buczkó, K., Wojtal, A.Z., Jahn, R. 2015. *Fragilaria rhombus* Ehrenberg – typification, morphology, biostratigraphic significance. *Phytotaxa* 218: 279–288.
- Ognjanova-Rumenova, N., Dumurdzhanov, N. 2008. Neogene diatom biostratigraphy and palaeoecology of the lacustrine sediments of Macedonia. In proceeding of: *The 1st Geological Congress, Ohrid, Macedonia* pp. 5–20.
- Ognjanova-Rumenova, N., Temniskova, D., Valeva, M. 1994. Revision of the genus *Fragilaria* Lyngbye (Bacillariophyta) from neogene sediments in Bulgaria on the basis of new investigation of the ultrastructure. *Memoirs of the California Academy of Sciences* 17: 291–300.
- Ognjanova-Rumenova, N.G., Buczkó, K. 2010. Taxonomic notes, typification and biostratigraphy of *Diploneis carpathorum* (Pantocsek) Pantocsek (Bacillariophyceae) and one new related species. *Polish Botanical Journal* 55: 165–174.
- Orbán, I., Birks, H., Vincze, I., Finsinger, W., Pál, I., Marinova, E., Jakab, G., Braun, M., Hubay, K., Bíró, T. submitted 2016. Treeline and timberline dynamics on the northern and southern slopes of the Retezat Mountains (Romania) during the Late-Glacial and the Holocene. *Quaternary International*

- Ősi, A. 2014. Az iharkúti késő-kréta Archosauria fauna taxonómiai, paleobiológiai és őslélektörténeti aspektusai. MTA doktori értekezés dc_809_13. 125 oldal
- Ősi, A., Makádi, L., Rabi, M., Szentesi, Z., Botfalvai, G., Gulyás, P. 2012. The Late Cretaceous continental vertebrate fauna from Iharkút, western Hungary: a review. *Bernissart Dinosaurs and Early Cretaceous Terrestrial Ecosystems* (ed. Godefroit P.), Indiana University Press, 533-568.
- Padial, J., Miralles, A., De la Riva, I., Vences, M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Front. Zool.* 7: 16.
- Padisák J., 1999. A Balaton természettörténete. *História* 21/5-6: 50-53.
- Padisák, J. 2005. Általános limnológia ELTE Eötvös Kiadó, 310 oldal.
- Padisák, J., Vasas G., Borics, G. 2016. Phycogeography of freshwater phytoplankton: traditional knowledge and new molecular tools. *Hydrobiologia* 764: 3-27.
- Pál, I., Buczkó, K., Vincze, O., Finsinger, W., Braun, M., Biró, T., Magyari, E.K. 2016b. Terrestrial and aquatic ecosystem responses to Early Holocene rapid climate change (RCC) events in the SE Carpathians, Romania. *Quaternary International*
- Pál, I., Magyari, E.K., Braun, M., Vincze, I., Pálffy, J., Molnár, M., Finsinger, W., Buczkó, K. 2016a. Small-scale moisture availability increase during the 8.2 ka climatic event inferred from biotic proxy records in the South Carpathians (SE Romania). *The Holocene*
- Pálffy, K., Vörös, L. 2011. A fitoplankton diverzitása a Balatonban: a fajösszetételtől a funkcionális diverzitásig [Fitoplankton diversity in lake Balaton]. *Ecology of lake Balaton/A Balaton Ökológiája*, 1: 61-75.
- Palik, P. 1958. Alsópannóniai kovamoszat- és kovaszivacsmaradványok. (Kieselalgen- und Spongienreste aus dem "gelben" Pannonsand von Bogács.) - *Földtani közlöny*. 88: 83-100.
- Palik, P. 1959. "New" and Interesting diatom remainders in the Pannonian "Yellow" sand of Bogács. - *Rev. Algol. n.ser.* 3: 147-151.
- Palik, P. 1963. Algenfossilien aus der Kalktuffgrube von Tata. - *Ann. Biol. Univ. Hung.* 6: 129-157.
- Pantocsek, J. 1886. Beiträge zur Kenntnis der fossilen Bacillarien Ungarns. I. Marine Bacillarien. (mit 30 Tafeln). Nagy-Tapolcsány Buchdruckerei von Julius Platzko, 74 pp., Figs 1– 320.
- Pantocsek, J. 1889. Beiträge zur Kenntniss der Fossilen Bacillarien Ungarns. II. Buchdruckerei von Julius Platzko, Nagy-Tapolcsány. 74 pp.
- Pantocsek, J. 1892. Beiträge zur Kenntnis der Fossilen Bacillarien Ungarns. III. Theil: Süßwasser Bacillarien. Anhang: Analysen 15 neuer Depots von Bulgarien, Japan, Mahern, Russland und Ungarn. Buchdruckerei von Julius Platzko, Nagy-Tapolcsány. 42 pls.
- Pantocsek, J. 1902. A Balaton tudományos tanulmányozásának eredményei. Második kötet. A Balaton tónak és partjának biológiája. Második rész. A Balaton flórája 1. Szakasz. Függelék. A Balaton kovamoszatai. Budapest, 1902. Kilián Frigyes M.K. Egyetemi Könyvtár bizománya.
- Pantocsek, J. 1904. A szilácsi finom andesittufa Bacillariai. (Beschreibung und Abbildung der fossilen Bacillarien des Andesittuffes von Szilács in Ungarn) (The diatoms of the fine grained andesite-tuff from Szilács). A Pozsonyi Orvos- és Természettudományi Egyesület Közleményei n. ser. Verh. Heil-Naturwiss. Vereins Bratislava, N.F. 15: 3–18, Pls 1–2.
- Pantocsek, J. 1905. Beiträge zur Kenntniss der Fossilen Bacillarien Ungarns. III. Theil: (Beschreibung der auf Tafel 1-42 abgebildeten Arten). Buchdruckerei C.F. Wigand, Pozsony. 118 pp.
- Pantocsek, J. 1913a. A Balaton fenékalatti mederfúrások sorozatai mélységi próbáiban talált Bacilláriák táblázatos kimutatása./Tabular presentation of the diatoms found in the samples of the serial deep borings under the bottom of the Lake Balaton. A Balaton Tudományos Tanulmányozásának Eredményei. Magyar Földrajzi Társaság Balaton Bizottsága, Budapest, Vol.1.Part 2. Section 1, Supplement, 4. 563 pp.
- Pantocsek, J. 1913b. A lutillai ragpalában előforduló Bacillariák vagy Kovamoszatok leírása [Bacillarien des Klebschiefers von Lutilla]. Wigand K.F. könyvnyomdája, Pozsony, pp. 1–19.
- Paull, T.M., Hamilton, P.B., Gajewski, K., LeBlanc, M. 2008. Numerical analysis of small Arctic diatoms (Bacillariophyceae) representing the *Staurosira* and *Staurosirella* species complexes. *Phycologia* 47: 213-224.
- Persaids, G. 2010. A fitolitok szerepe a geoarchaeológiai minták értékelésében. SZTE TTIK Földtani és Őslélektani Tanszék, Szeged, 2010.
- Persaids, G., Sümegi, P. 2011. A fitolitok szerepe a régészeti geológiai és környezettörténeti minták értékelésében. In.: Unger, J., Pál-Molnár, E. (szerk.). *Geoszféra 2010. GeoLitera*, SZTE TTIK Földrajzi és Földtani Tanszékcsoport, Szeged, 307-354. (HU ISSN 2060-7067)

- Peteet, D.M. 1995. Global Younger Dryas? *Quaternary International* 28: 93-104
- Péterfi, L.Št. 1974. Preliminary notes on the subfossil and recent diatom flora of the Zănoaga peat bog from the Retezat Mountains. *Studia Universitatis Babeş-Bolyai, Cluj, Series Biologia* 19: 5-17.
- Péterfi, L.Št. 1993. Flora și vegetația algală a mlaștinilor, lacurilor glaciare și a apelor curgătoare. In: Parcul National Retezat. In: Popovici, I. (Ed) Retezat National Park-Ecological Studies, West Side, Brasov, pp.78-93. In Romanian with English abstract.
- Pienitz, R., Smol, J.P., Birks, H.J.B. 1995. Assessment of freshwater diatoms as quantitative indicators of past climatic change in the Yukon and Northwest Territories, Canada. *Journal of Paleolimnology* 13:21-49.
- Piperno, D.R. 1988. *Phytolith Analysis. An Archaeological and Geological Perspective*. Academic Press, Inc., San Diego.
- Piperno, D.R. 2001. Phytoliths. In J.P. Smol, H.J.B. Birks, and W.M. Last (eds.), *Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. Volume 3: Terrestrial, Algal, and Siliceous Indicators*. Dordrecht: Kluwer, pp. 235-251.
- Piperno, D.R. 2006. *Phytoliths. A Comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. Altamira Press. Oxford.
- Pipík, R., Bodergat, A.M., Briot, D., Kováč, M., Král, J., Zielinski, G. 2012. Physical and biological properties of the late Miocene, long-lived Turiec Basin, Western Carpathians (Slovakia) and its paleobiotopes. – *J. Paleolimnol.* 47: 233-249.
- Pla, S. 2001. Chrysophycean cysts from the Pyrenees. *Bibliotheca Phycologica*, Band 109. Cramer, Berlin, Germany. 179 pp.
- Pla, S., Anderson, N.J. 2005. Environmental factors correlated with chrysophyte cyst assemblages in low arctic lakes of south-west Greenland. *Journal of Phycology* 41: 957-974.
- Plenković-Moraj, A. 1995. Diatoms (Bacillariophyceae) of the Croatian Freshwater. *Acta Botanica Croatica* 54: 22-33.
- Podani, J. 2000. *Introduction to the exploration of multivariate biological data*. – Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands. 407 pp.
- Podani, J. 2015. A növények evolúciója és osztályozása. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, 404 oldal
- Pop, G., Măhăra, G. 1965. Lacul Ighiu, Studiu fizico-geografic, *Natura Seria Geogr.Geol.* 4: 40-44
- Potapova, M., Hamilton, P.B. 2007. Morphological and ecological variation within the *Achnanthes minutissimum* (Bacillariophyceae) species complex. *Journal of Phycology* 43: 561-575.
- Prasad, V., Strömberg, A. C. Alimohammadian, H. Sahni, A. 2005. Dinosaur coprolites and the early evolution of grasses and grazers. *Science* 310: 1177-1180.
- Psenner, R., Schmidt, R. 1992. Climate-driven pH control of remote alpine lakes and effects of acid deposition. *Nature* 356: 781-783
- R Development Core Team 2012. *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- Rasmussen, S.O., Bigler, M., Blunier, T., Buchardt, S.L., Clausen, H.B., Cvijanovic, I., Johnsen, S.J., Fischer, H., Gkinis, V., Guillevic, M., Hoek, W.Z., Lowe, J.J., Pedro, J., Popp, T., Seierstad, I.K., Steffensen, J.P., Svensson, M., Vallenga, P., Vinther, B.M., Wheatley, J.J., Winstrup, M. 2014. A stratigraphic framework for robust naming and correlation of abrupt climatic changes during the last glacial period based on three synchronized Greenland ice core records. *Quaternary Science Reviews* 106: 14-28.
- Ráth, T. 1992. Új adventív vízi növény Magyarországon: *Elodea nuttallii* (Planchton) ST. John. *Bot. Közlem.* 79: 35-40.
- Ráth, B., Janauer, G. A., Pall, K., Berczik, Á. 2003. The aquatic macrophyte vegetation in the Old Danube / Hungarian bank, and other water bodies of the Szigetköz wetlands. *Archiv für Hydrobiologie Supplement* 147: 129-142.
- Raven, J.A. 1983. The transport and function of silicon in plants. *Biology Review* 58: 179-207.
- Rawlence, D.J. 1988. The post-glacial diatom history of Splan Lake, New Brunswick *J Paleolimnol* 1: 51-60
- Řeháková, Z. 1965. Fossile Diatomeen der Südböhmischen Beckenablagerungen. *Rozprawy Ústředního ústavu Geologického* 32: 1-96.
- Řeháková, Z. 1971. Changements qualitatifs des associations de diatomees dans les sediments tertiaires et quaternaires de Tchécoslovaquie. *Bulletin de l'Association Francaise pour l'étude du Quaternaire, Supplement* 4: 275-311.

- Řeháková, Z. 1980. Süßwasserdiatomeenflora des oberen Miozäns in der Tschechoslowakei. – Sborn. Geol. Věd, Paleontologie 23: 83–184.
- Reichardt, E. 1992. *Navicula jakovljevichii* Hust. (Bacillariophyceae) Morphologie und taxonomische Überlegungen. Diatom Research 7: 293–301.
- Reichardt, E. 2011. Beitrag zur Diatomeenflora (Bacillariophyceae) des Paterzeller Eibenwaldes. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft 81: 5–28.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haffidason, H., Hajdas, I., Hatte, C., Heaton, T.J., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, M.E., Southon, J.R., Turney, C.S.M., van der Plicht, J. 2013a. Selection and treatment of data for radiocarbon calibration: an update to the International Calibration (IntCal) criteria. Radiocarbon 55: 1923–1945.
- Reimer, P.J., Bard, E., Bayliss, A., Beck, J.W., Blackwell, P.G., Ramsey, C.B., Buck, C.E., Cheng, H., Edwards, R.L., Friedrich, M., Grootes, P.M., Guilderson, T.P., Haffidason, H., Hajdas, I., Hatte, C., Heaton, T.J., Hoffmann, D.L., Hogg, A.G., Hughen, K.A., Kaiser, K.F., Kromer, B., Manning, S.W., Niu, M., Reimer, R.W., Richards, D.A., Scott, M.E., Southon, J.R., Staff, R.A., Turney, C.S.M., van der Plicht, J. 2013b. IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0–50,000 Years kalibrált BP év. Radiocarbon 55: 1869–1887.
- Renssen, H., Isarin, R.F.B. 2001. The two major warming phases of the last deglaciation at 14.7 and 11.5 kyr kalibrált BP év in Europe: climate reconstructions and AGCM experiments. Global Planet Change 30: 117–154.
- Rényi, A. 1994. Dialógusok a matematikáról. Typotex, Budapest
- Reuther, A.U., Urdea, P., Geiger, C., Ivy-Ochs, S., Niller, H.P., Kubik, P.W., Heine, K. 2007. Late Pleistocene glacial chronology of the Pietrele Valley, Retezat Mountains, Southern Carpathians constrained by ¹⁰Be exposure ages and pedological investigations. Quaternary International, 164–65: 151–169.
- Reynolds, C.S. 1984. The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rimet, F. 2012. Diatoms: an ecoregional indicator of nutrients, organic matter and micropollutants pollution. Thesis Docteur De L'université De Grenoble. pp.: 221.
- Robinson, C.T., Kawecka, B. 2005. Benthic diatoms of an Alpine stream/lake network in Switzerland. Aquatic Sciences 67: 492–506.
- Rokob, K., Buczkó, K., Vörös, L. 2008. A Balaton vízszint-változásainak és vízminőségének rekonstrukciója kovamoszatok alapján a Siófoki-medencében (Diatom based reconstruction of water level changes and water quality in Siófok basin of lake Balaton). Hidrológiai Közlöny 88: 175–178.
- Rothpletz, A. 1896. Über die Flysch-Fucoiden und einige andere fossile Algae, sowie über laische, Diatomeen führende Hornschwämme. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 4: 854–914.
- Rothpletz, A. 1900. Über einen neuen jurassischen Hornschwämme und die darin eingeschlossenen Diatomeen. Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft, 52: 154–60.
- Round, F.E., Crawford, R.M., Mann, D.G. 1990. The Diatoms, Biology & Morphology of the Genera. Cambridge University Press, Cambridge, 747 pp.
- Rousseaux, C.S., Gregg, W.W. 2015. Recent decadal trends in global phytoplankton composition. Global Biogeochemical Cycles, 29(10), 1674–1688. <http://climate.nasa.gov/news/2343/study-shows-oceanic-phytoplankton-declines-in-northern-hemisphere/>
- Ruck, E. C., Nakov, T., Alverson, A. J., Theriot, E.C. 2016. Phylogeny, ecology, morphological evolution, and reclassification of the diatom orders Surirellales and Rhopalodiales. Molecular Phylogenetics and Evolution, 103, 155–171.
- Saito-Kato, M. 2014. Freshwater diatoms living in variable environments with considerations on their use as paleoenvironmental indicators and insights into their biogeography. Diatom 30: 2–16.
- Sandgren, C.D. 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 442 pp.
- Schaarschmidt, Gy. 1882. Fossil Bacillariaceák hazánkból I. - Magy. növénytani lapok 6: 33–36.
- Schmidt, R., Kamenik, C., Kaiblinger, C., Hetzel, M. 2004a. Tracking Holocene environmental changes in an alpine lake sediment core: application of regional diatom calibration, geochemistry, and pollen. Journal of Paleolimnology 32: 177–196.
- Schmidt, R., Kamenik, C., Lange-Bertalot, H., Klee, R. 2004b. *Fragilaria* and *Staurosira* (Bacillariophyceae) from sediment surfaces of 40 lakes in the Austrian Alps in relation to environmental variables,

- and their potential for palaeoclimatology. *Journal of Limnology* 63: 171-189.
- Schmidt, R., Kamenik, C., Roth, M. 2007. Siliceous algae-based seasonal temperature inference and indicator pollen tracking ca. 4,000 years of climate/land use dependency in the southern Austrian Alps. *Journal of Paleolimnology* 38: 541-554.
- Schmidt, R., Kamenik, C., Tessadri, R., Koinig, K.A. 2006. Climatic changes from 12,000 to 4,000 years ago in the Austrian Central Alps tracked by sedimentological and biological proxies of a lake sediment core. *Journal of Paleolimnology* 35: 491-505.
- Schmidt, R., Psenner, R., Müller, J., Indinger, P., Kamenik, C. 2002. Impact of late glacial climate variations on stratification and trophic state of the meromictic lake Längsee (Austria): validation of a conceptual model by multi proxy studies. *Journal of Limnology* 61: 49-60.
- Schmidt, R., Roth, M., Tessadri, R., Weckström, K. 2008. Disentangling late-Holocene climate and land-use impacts on an Austrian alpine lake using seasonal temperature anomalies, ice-cover, sedimentology, and pollen tracers. *Journal of Paleolimnology* 40: 453-469.
- Schmidt, R., van den Bogaard, C., Merkt, J., Müller, J. 2002. A new Lateglacial chronostratigraphic tephra marker for the south-eastern Alps: The Neapolitan Yellow Tuff (NYT) in Längsee (Austria) in the context of a regional biostratigraphy and palaeoclimate. *Quaternary International* 88: 45-56.
- Schmidt, R., Weckström, K., Lauterbach, S., Tessadri, R., & Huber, K. 2012. North Atlantic climate impact on early late-glacial climate oscillations in the south-eastern Alps inferred from a multi-proxy lake sediment record. *Journal of Quaternary Science*, 27: 40-50.
- Segesdi, M. 2015. Az iharkúti késő-kréta (santon) gerinces koprolitok vizsgálatának első eredményei. OTDK dolgozat 46 oldal
- Segesdi, M., Ősi, A., Buczkó, K., Bodor, E.R., Dallos, Z., Tokai, T., Földes, T. submitted 2016. First report on coprolites produced by vertebrates from the Upper Cretaceous (Santonian) Csehbánya Formation of Iharkút, Hungary. *Cretaceous Research*
- Serieyssol, K., Gasse, F. 1991. Diatomees neogenes du Massif Central Francais: quelques fails biostratigraphiques. *Comptes Rendus del' Académie Des Sciences, Série II, Paris* 312: 957-964.
- Shakun, J.D., Carlson, A.E. 2010. A global perspective on Last Glacial Maximum to Holocene climate change. *Quaternary Science Review* 29: 1801-1816.
- Shur, F. 1852. Beiträge zur Kenntniss der Flora von Siebenburgen. - Verh.Mitteil.des siebenburg.Vereins f.Naturwiss. zu Hermannstadt, III, 16: 84-93.
- Simon, T., Pócs, T. 2013. Cönológiai adatok a déli-kárpáti Páreng hegység havasi vegetációjához. *Botanikai Közlemények*, 100: 103-133.
- Sims, P.A., Mann, D.G., Medlin, L.K. 2006. Evolution of the diatoms: insights from fossil, biological and molecular data. *Phycologia*, 45: 361-402.
- Siver, P.A., Hamilton, P.B., Stachura-Suchoples, K., Kociolek, J.P., 2005. Diatoms of North America: The freshwater flora of Cape Cod, Massachusetts, USA. Lange-Bertalot H. (ed.). *Iconographia diatomologica*, vol. 14. Koeltz Scientific Books, Koenigstein, Liechtenstein.
- Smol, J.P. 1980. Fossil synuracean (Chrysophyceae) scales in lake sediments: A new group of paleoindicators. *Canadian Journal of Botany*, 58, 458-65.
- Smol, J.P. 1985. The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: A useful paleolimnological index. *Hydrobiologia*, 123: 199-208.
- Smol, J.P. 1990. Diatoms and chrysophytes - a useful combination in paleolimnological studies. In: Simola, H. (ed.). *Proceedings of the 10th International Diatom Symposium*. Koeltz Scientific Books, Koenigstein. pp. 585-592.
- Smol, J.P., 2002. *Pollution of Lakes and Rivers: A Paleoenvironmental Perspective*. Arnold Publishers, London.
- Smol, J.P., Stoermer, E.F. 2010. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, Second Edition. Cambridge University Press, 667 p.
- Soróczki-Pintér, É., Pla-Rabes, S., Magyari, E.K., Stenger-Kovács, C. Buczkó, K. 2014. Late Quaternary Chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). *Phytotaxa* 170: 169-186.
- Spaulding, S., Edlund, M. 2009. *Muelleria*. In *Diatoms of the United States*. Retrieved November 29, 2011. from <http://westerndiatoms.colorado.edu/taxa/genus/Muelleria>
- Spaulding, S.A., Lubinski, D.J., Potapova, M. 2010. *Diatoms of the United States*. <http://westerndiatoms.colorado.edu>

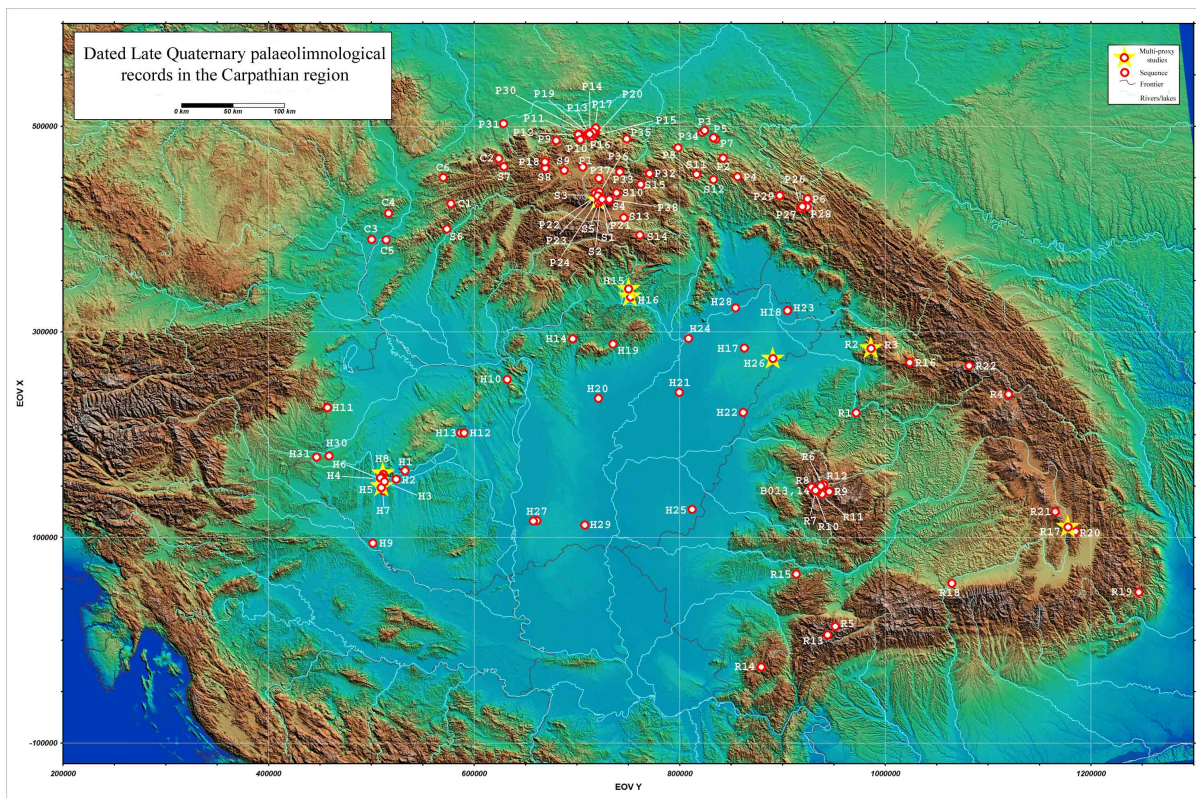
- Staub, M. 1893. Adalék a Bacillariaceák stratigraphiai jelentőségéhez. (Ein Beitrag zur stratigraphischen Bedeutung der Bacillarien.). *Földtani közlöny* 23: 343-370. (390-395.)
- Štefanova, I., Ognjanova-Rumenova, N., Hofmann, W., Ammann, B. 2003. Late Glacial and Holocene environmental history of the Pirin Mountains (SW Bulgaria): a paleolimnological study of Lake Dalgoto (2310 m). *Journal of Paleolimnology* 30: 95-110.
- Štefková, E. 2006. Epilithic diatoms of mountain lakes of the Tatra Mountains (Slovakia) *Biologia*, Bratislava, 61/Suppl. 18: S101–S108
- Stoermer, E. F. 2001. Diatom taxonomy for paleolimnologists. *Journal of Paleolimnology*, 25: 393-398.
- Stoermer, E.F. Smol, J.P. (eds), 1999. The diatoms: Applications for the environmental and Earth Sciences. Cambridge University Press, Cambridge.
- Struba, Sz. 2009. Induktív csatolású plazma optikai emissziós módszerek kidolgozása környezeti minták analízisére. Debreceni Egyetem Természettudományi és Technológiai Kar, Szervetlen és Analitikai Kémia Tanszék. 55 oldal.
- Sümege, P. 2001. A negyedidőszak földtani és öskörnyezeti alapjai. JatePress Szeged. 262 oldal.
- Sümege, P., Magyar, E. Daniel, P. Hertelendi, E. Rudner, E. 1999. A kardoskúti Fehér-tó negyedidőszaki fejlődéstörténetének rekonstrukciója. (A reconstruction of the Quaternary geohistory of Fehér lake at Kardoskút). *Földtani Közöny*, 129: 479-519.
- Szlávik L (ed): „Vízügyi közlemények - különszám: A Balaton”
- Szurominé Korecz, A., Nagyné-Bodor, E. 1999. A Szemesi-medence fejlődéstörténete a Tó-25. számú mederfúrás ostracoda és sporomorpha vizsgálata alapján. *Hidrológiai Közlemények* 79: 383-385.
- T. Biró, K. 1984. Őskőkori és őskori pattintott kőeszközök nyersanyagának forrásai. –*Archaeológiai Értesítő* 111: 42-52.
- Tamas, G. 1975. Horizontally occurring quantitative phytoplankton investigations in Lake Balaton, 1974. *Ann Inst Biol Tihany Hung Acad Sci.* 42: 219-280.
- Tămaş, T., Onac, B.P., Bojar, A.V. 2005. Lateglacial - Middle Holocene stable isotope records in two coeval stalagmites from the Bihor Mountains, NW Romania. *Geological Quarterly* 49: 185-194.
- Tanaka, H. 2014. Atlas of freshwater fossil diatoms in Japan, including related recent taxa. Uchida Rokakuho Publishing Co., Ltd, Tokyo, 602 pp.
- Telford, R.J., Birks, H.J.B. 2011. A novel method for assessing the statistical significance of quantitative reconstructions inferred from biotic assemblages. *Quaternary Science Reviews* 30: 1272-1278.
- Teodorescu, E.C. 1908. Matériaux pour la flore algologique de la Roumanie. *Beihefte Botan. Centralblatt* XXI, II,2: 103– 219.
- ter Braak, C.J., Juggins, S. 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA-PLS. an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, 269(1), 485-502.
- Timár, G., Csillag, G., Székely, B., Molnár, G., Galambos, C., Czanik, C., 2010. A Balaton legnagyobb kiterjedésének rekonstrukciója a függőleges kéregmozgások figyelembevételével. *Földtani Közöny* 140, 455-462.
- T-Krasznai, E., B-Béres, V., Kókai, ZS., Buczkó, K., Balogh, CS., Török, P. 2014. Adatok kilenc adventív vagy invazív alga hazai előfordulásához. *Kitaibelia - Journal of Pannonian Botany* 19: 11– 21.
- Tolotti, M. 2001. Phytoplankton and littoral epilithic diatoms in high mountain lakes of the Adamello-Brenta Regional Park (Trentino, Italy) and their relation to trophic status and acidification risk. *Journal of Limnology*, 60: 171-188.
- Tóth, M., Magyar, E.K., Brooks, S.J., Braun, M., Buczkó, K., Bálint, M., Heiri, O. 2012. A chironomid-based reconstruction of late glacial summer temperatures in the southern Carpathians (Romania). *Quaternary Research* 77: 122-131.
- Tullner, T. Cserny, T. 2003. New aspects of lake-level changes: Lake Balaton, Hungary, *Acta Geologica Hungarica*, Vol. 46: 215-238.
- Uherkovich, G., Kiss, K.T. 1991. A hazai algakutatás vázlatos története. The brief history of Hungarian algological researches. *Botanikai Közlemények* 78: 37-39.
- Vadas A., Rácz L. 2010. Éghajlati változások a kárpát-medencében a középkor idején. *Agrártörténeti Szemle* 51: 39-62.
- Van Dam, H., Mertens, A. 2008. Monitoring of moorland pools 1978-2006: Effects of climatic change and decrease of acidification [in Dutch]. Report. Grontmij, AquaSense and Herman van Dam, Adviseur Water en Natuur, Amsterdam 1-100. <http://library.wur.nl/ebooks/1866010.pdf>

- Van Dam, H., Mertens, A., Sinkeldam, J. 1994. A coded checklist and ecological indicator values of freshwater diatoms from the Netherlands. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* 28: 117-133.
- Van de Vijver B., Frenot, Y., Beyens, L. 2002. Freshwater diatoms from Ile de la Possession (Crozet Archipelago, Subantarctica). *Bibliotheca Diatomologica*, 46: 1-412.
- Van de Vijver, B., Beyens, L. 1997a. The Chrysophyte Stomatocyst Flora of the Moss Vegetation from Strømness Bay Area, South Georgia. *Archiv für Protistenkunde* 148: 505-520.
- Van de Vijver, B., Beyens, L. 1997b. The Subfossil Chrysophyte Cyst Flora of Some Peat Samples from Kerguelen Islands. *Archiv für Protistenkunde* 148: 491-503.
- Van de Vijver, B., Jüttner, I., Gurung, S., Sharma, C., Sharma, S., De Haan, M., Cox, E.J. 2011. The genus *Cymboppleura* (Cymbellales, Bacillariophyta) from high altitude freshwater habitats, Everest National Park, Nepal, with the description of two new species. *Fottea* 11: 245-269.
- Vanhoutte, K., Verleyen, E., Vyverman, W., Chepurnov, V., Sabbe, K. 2004. The freshwater diatom genus *Kobayasiella* (Bacillariophyta) in Tasmania, Australia. *Australian Systematic Botany*, 17: 483-496.
- VanLandingham, S.L. 2004. Corroboration of Sangamonian age of artifacts from the Valsequillo region, Puebla, Mexico by means of diatom biostratigraphy. *Micropaleontology* 50: 313-342.
- Varga, Z. 2014. Zárszó. In: Varga Z. (Ed.) *Modern irányzatok a Zootaxonómiában*. Magyar Tudomány 175: 442-466.
- Vincze, I., Orbán, I., Birks, H.H., Pál, I., Hubay, K., Marinova, E., Jakab, G., Braun, M., Biró, T., Dănuș, C., Finsinger, W., Magyari, E.K. submitted 2016. Holocene treeline and timberline changes in the South Carpathians (Romania): climatic and anthropogenic drivers on the southern slopes of the Retezat Mountains. *The Holocene*
- Virág, Á., 1998. *A Balaton Múltja és Jelene*. Egri nyomda, Eger.
- Visnovitz, F. 2015. *Balatoni vízi szeizmikus szelvények környezetgeofizikai vizsgálata*. Doktori értekezés ELTE Budapest 214 old.
- von Post, L. 1933. "A Gothiglacial Transgression of the Sea in South Sweden". *Geografiska Annaler*. Blackwell Publishing. 15: 225-254.
- Walker, M.J.C. Berkelhammer, M., Björck, S., Cwynar, I. C., Fisher, D.A., Long, A.J., Lowe, J.J., Newnham, R.M., Rasmussen, S.O., Weiss, H. 2012. Formal subdivision of the Holocene Series/Epoch: a Discussion Paper by a Working Group of INTIMATE (Integration of ice-core, marine and terrestrial records) and the Subcommission on Quaternary Stratigraphy (International Commission on Stratigraphy). *Journal of Quaternary Science* 27: 649-659
- Wang, L., Lu, H., Liu, J., Gu, Z., Mingram, J., Chu, G., Li, J., Rioual, P., Negendank, J.F.W., Han, J., Liu, T. 2008. Diatom-based inference of variations in the strength of Asian winter monsoon winds between 17,500 and 6000 calendar years B.P. *J Geophys Res* 113: D21101,
- Wanner, H., Beer, J., Bütikofer, J., Crowley, T.J., Cubasch, U., Flückiger, J., Goosse, H., Grosjean, M., Joos, F., Kaplan, J.O., Küttel, M., Müller, S.A., Prentice, I.C., Solomina, O., Stocker, T.F., Tarasov, P., Wagner, M., Widmann, M. 2008. Mid- to Late Holocene climate change: an overview. *Quaternary Science Reviews* 27: 1791-1828.
- Weckström, J., Korhola, A., Blom, T. 1997. The relationship between diatoms and water temperature in thirty subarctic Fennoscandian lakes. *Arct Alp Res* 29: 75-92.
- Weckström, J., Korhola, A., Erästö, P., Holmström, L. 2006. Temperature patterns over the past eight centuries in Northern Fennoscandia inferred from sedimentary diatoms. *Quaternary Research*, 66: 78-86.
- Weninger, B., Clare, L., Rohling, E., Bar-Yosef, O., Böhner, U., Budja, M., Bundschuh, M., Feurdean, A., Gebel, H.G., Jöris, O., Zielhofer, C. 2009. The Impact of Rapid Climate Change on Prehistoric Societies during the Holocene in the Eastern Mediterranean. *Documenta Praehistorica*, 36, 7.
- Westover, K.S., Fritz, S.C., Blyakharchuk, T.A., Wright, H.E. 2006. Diatom paleolimnological record of Holocene climatic and environmental change in the Altai Mountains, Siberia. *Journal of Paleolimnology* 35: 519-541.
- Wetzel, C.E., Ector, L., Van de Vijver, B., Compère, P., Mann, D.G. 2015. Morphology, typification and critical analysis of some ecologically important small naviculoid species (Bacillariophyta). *Fottea* 15: 203-234.
- Wheeler, Q.D. 2008. *New Taxonomy*. CRC Press, Boca Raton.
- Wiersma, A.P., Renssen, H. 2006. Model-data comparison for the 8.2 ka BP event: confirmation of a forcing mechanism by catastrophic drainage of Laurentide Lakes *Quaternary Science Reviews* 25:

63–88.

- Wilkinson, A.N., Zeeb, B., Smol, J.P. 2001. Atlas of Chrysophycean Cysts, Volume II. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, 180 pp.
- Will, K.W., Mishler D.B., Wheeler, Q.D. 2005. The Perils of DNA Barcoding and the Need for Integrative Taxonomy. *Syst. Biol.* 54: 844–851.
- Williams, D., Morales, E. 2010. *Pseudostaurosira medliniae*, a new name for *Pseudostaurosira elliptica* (Gasse) Jung et Medlin. *Diatom Research* 25: 225–226.
- Williams, D.M. 1996. Notes on the genus *Fragilariforma* (Fragilariophyceae: Bacillariophyta) with a description of a new Miocene fossil species, *Fragilariforma platensis*. *Beihefte zur Nova Hedwigia* 112: 283–288.
- Williams, D.M., Buczkó, K. 2016. *Fragilariforma hajosiae*, a new species based on Pantocsek's *Diatoma* fossil Bacillariophyta. *Phytotaxa* 244: 181–190.
- Williams, D.M., Kocielek, J.P. (in press) Historical biogeography of diatoms in Australasia: A preliminary assessment. In: Ebach, M.C. (Ed.) *Handbook of Australasian Biogeography*, CRC Press.
- Williams, D.M., Round F.E. 1987. Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2: 267–288.
- Williams, D.M., Round, F.E. 1988a. *Fragilariforma*, nom. nov., a new generic name for *Neofragilaria* Williams & Round. *Diatom Research* 3: 265–267.
- Williams, D.M., Round, F.E. 1988b. Revision of the genus *Fragilaria*. *Diatom Research* 2: 267–288.
- Willis, K. J., Sümegei, P., Braun, M., Tóth, A. 1995. The Late Quaternary Environmental History of Bátorliget, NE-Hungary. *Palaeoclimatology, Palaeoecology, Palaeogeography* 118: 25–47.
- Wilson, G.P., Reed, J.M., Lawson, I.T., Frogley, M.R., Preece, R.C., Tzedakis, P.C. 2008. Diatom response to the Last Glacial–Interglacial Transition in the Ioannina basin, northwest Greece: implications for Mediterranean palaeoclimate reconstruction. *Quaternary Science Reviews* 27: 428–440.
- Wilson, S.E., Walker, I.R., Mott, R.J., Smol, J.P. 1993. Climatic and limnological changes associated with the Younger Dryas in Atlantic Canada. *Climate Dynamics* 4: 177–187
- Wissinger, K. 1873. Adatok hazánk ásatag Bacilláriáinak ismeretéhez. *Poggendorff Annal.* 2: 213–220.
- Witkowski, J., Harwood, D. M., Chin, K. 2011. Taxonomic composition, paleoecology and biostratigraphy of late Cretaceous diatoms from Devon Island, Nunavut, Canadian High Arctic. *Cretaceous Research* 32:277–300
- Wojtal, A.Z., Ognjanova-Rumenova, N., Wetzel, C.E., Hinz, F., Piatek, J., Kapetanovic, T., Ector, L., Buczkó, K. 2014. Diversity of the genus *Genkalia* (Bacillariophyta) in boreal and mountain lakes-taxonometry, distribution and ecology. *Fottea* 14: 225–239.
- Wolfe, A.P. 2002. Climate modulates the acidity of Arctic lakes on millennial time scales. *Geology* 30:215–218.
- Wolfe, A.P. 2003. Diatom community responses to late-Holocene climatic variability, Baffin Island, Canada: a comparison of numerical approaches. *The Holocene* 13, 29–37.
- Wolfe, A.P., Edlund, M.B., Sweet, A.R., Creighton, S.D. 2006. A first account of organelle preservation in Eocene nonmarine diatoms: observations and paleobiological implications. – *Palaaios* 21: 298–304.
- Yu, G. Harrison, S.P. 1995. Lake status records from Europe: data base documentation, *Paleoclimatology Publications Series Report #3*, World Data Center -A for Paleoclimatology, Boulder, CO, USA, 451pp. ftp://ftp.ncdc.noaa.gov/pub/data/paleo/paleolimnology/lakelevels/europe/readme_europelake.txt
- Zeeb, B.A., Duff, K.E., Smol, J.P. 1996. Recent advances in the use of chrysophycean stomatocysts in paleoecological studies. *Nova Hedwigia* 114: 247–253.
- Zhang, X., Reed, J., Wagner, B., Francke, A., Levkov, Z. 2014. Lateglacial and Holocene climate and environmental change in the northeastern Mediterranean region: diatom evidence from Lake Dojran (Republic of Macedonia/Greece). *Quaternary Science Reviews* 103: 51–66.
- Zlinszky, A. 2013. Mapping and conservation of the reed wetlands on Lake Balaton PhD thesis Eötvös Loránd University Biology PhD School Ecology, Conservation Biology and Systematics Program pp. 127.

9. Függelék



60. ábra. Korolt paleolimnológiai vizsgálati helyek a Kárpát régióban. Ezeken a szelvényeken multi-proxi vizsgálatok történtek (Buczkó et al. 2009c).

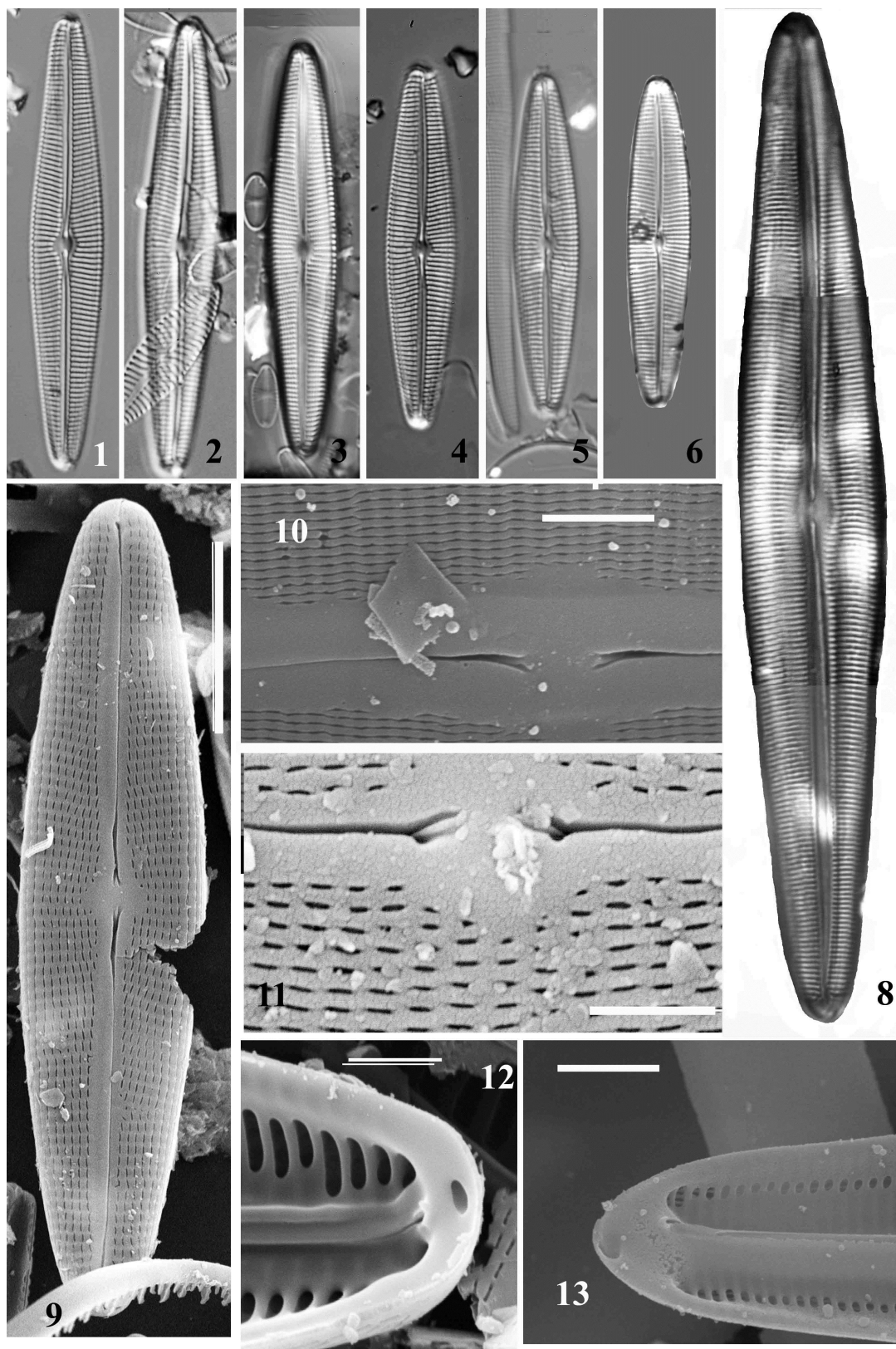
C1-Kráľovec; C2-Horní Lomná; C3-Machová; C4-Vracov; C5-Svatobořice-Mistřín; C6-Jablunka; P1-Puścizna Rękowińska; P2-Cergowa Góra; P3-Jasło; P4-Jasiel; P5-Roztoki; P6-Tarnawa Wyżna; P7-Tarnowiec; P8-Szymbark; P9-Żurawica; P10-Osieczkowa; P11-Bogdanówka-Beło; P12-Zięby; P13-Pękalówka; P14-Siódmowo; P15-Mirkowo; P16-Pcim Krzywica; P17-Kamiennik; P18-Pilsko; P19-Kotoń; P20-Hajduki; P21-Żabie Oko; P22-Zielony Staw Gąsienicowy; P23-Czarny Staw Gąsienicowy; P24-Wyżna Pańszczycka Młaka; P25-Siwe Sady; P26-Krzemień; P27-Tarnica; P28-Szeroki Wierch; P29-Smerek; P30-Klakłowo (near Stróża); P31-Drogomyśl; P32-Piwniczna-Podolik; P33-Harcygrund valley (near Czorsztyn); P34-Jasło Bryły; P35-Sowliny (near Limanowa); P36-Toporowy Staw Wyżni; P37-Długi Staw; P38-Przedni Staw; S1-Vyšné Temnosmrečinské pleso; S2-Vyšné Wahlenbergovo pleso; S3-Nižné Terianske pleso; S4-Ladové pleso; S5-Starolesnianske pleso; S6-Tlstá Hora; S7-Kubříková; S8-Dolina Zlatného potoka; S9-Bobrov; S10-Trojrohé pleso; S11-Regetovka; S12-Kružlová; S13-Hozelec; S14-Šafárka; S15-Sivárň; H1-Balaton (Tó-22); H2-Balaton (Tó-30); H3-Balaton (Tó-31); H4-Alsópáhok; H5-Zalavári 1; H5-Zalavári 2; H6-Keszthely-Úszatómajor; H7-Főnyed; H8-Balatonederics; H9-Balátató; H10-Garancsi-tó; H11-Mezőlak; H12-Sárkeszi; H13-Nádasladány; H14-Nádas-tó; H15-Kismohos; H16-Nagymohos (1); H17-Nagy-mohos at Kállósemjén; H18-Nyíres-tó; H19-Nyírjes-tó; H20-Meggyes-erdő; H21-Zám-Halasfenék; H22-Tövises channel; H23-Báb-tava; H24-Sarló-hát, Tiszagyulaháza; H25-Fehértó; H26-Bátorliget, littoral profile; H26-Bátorliget, central borehole; H27-Vörös-mocsár (HP-I); H27-Vörös-mocsár (CST-II); H27-Vörös mocsár (CS-4); H28-Tiszacsermely; H29-Csőlyospályos; H30-Szőce; H31-Farkasfa; R1-Turbuta; R2-Preluca Tiganului; R3-Steregoiu; R4-lezerul Caliman; R5-Taul dintre Brazi; R6-Ic Ponor I; R6-Ic Ponor II; R7-Padis Plateau; R8-Bergerie; R9-Capatana; R10-Molhasul Mare; R11-Calineasa; R12-Pietrele Onachii; R13-Taul Zănoğlu; R14-Semenic; R15-Pesteană; R16-Varatec; R17-Saint Ana; R18-Avrig-1; R19-Bisoca; R20-Mohos (M1); R21-Luci; R22-Poiana Stiol 3

4. táblázat. A Kárpáti régió azon szelvényeinek felsorolása, ahol kovaalga vizsgálatot is végeztek, a multi-proxi vizsgálatok koordinátái, a vizsgált proxik, a fúrás hossza valamint a hivatkozások a Kárpáti régióban. A táblázatban található hivatkozások Buczkó et al. 2009c-ben találhatóak meg.

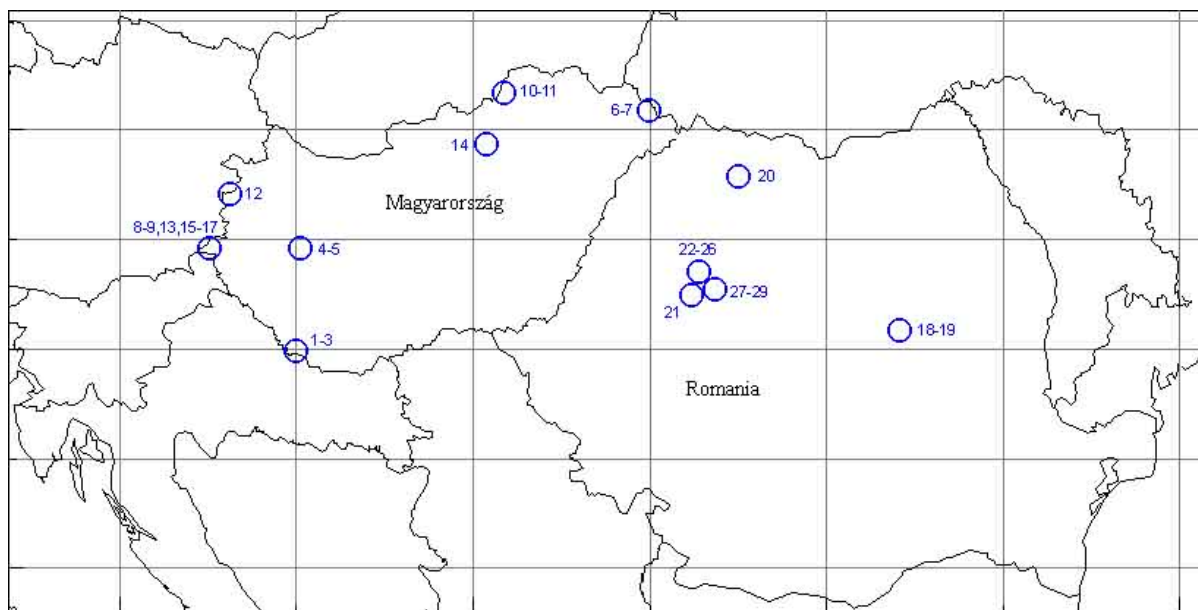
térkép Jelzete	Hely	Koordináták	Fúrás a.s.l. (m)	hossz (cm)	Proxik	Hivatkozás
P38	Przedni Staw Tátra, Lengyelország	49°12' 20°02'	1668	308	litológia, pollen, diatóma, kladocera, geokémia	Marciniak 1982, Marciniak, Cieśla 1983, Szeroczyńska 1984, Szeroczyńska & Zawisza 2007
S1	Vyšné Temnosmrečinské pleso Tátra, Szlovákia	49°11'20" 20°02'22"	1725	30	diatóma, chironomida, LOI	Bitušík et al. 2009
S2	Vyšné Wahlenbergovo pleso Tátra, Szlovákia	49°09'51" 20°01'37"	2157	35	diatóma, chironomida, LOI	Bitušík et al. 2009
S3	Nížné Terianske pleso Tátra, Szlovákia	49°10'11" 20°00'51"	1940	30	diatóma, geokémia, chironomida, LOI, ciszták, pigment, SCP (Spheroidal Carbonaceous Particle)	Bitušík et al. 2009
H1	Balaton (T6-22) Balaton, Magyarország	46°49' 17°31'	104	430	hiatus	Cserny & Nagy-Bodor 2000, Cserny 2002, Buczkó et al. 2005
H2	Balaton (T6-30) Balaton, Magyarország	46°44'40" 17°24'03"	104	420	hiatus	Cserny 2002, Buczkó et al. 2005, EPD
H3	Balaton (T6-31) Balaton, Magyarország	46°43' 17°15'	104	600	hiatus	Cserny & Nagy-Bodor 2000; Cserny 2002, Buczkó et al. 2005
H5	Zalavári 2 Kis-Balaton, Magyarország	46°40'00.8" 17°13'06.2"	106	165	hiatus	Korponai et al. 2009
H10	Garancsi-tó Tinnye, Magyarország	47°37'25" 18°48'26"	246	44	hiatus	Nagyné-Bodor et al. 1996
R5	Fenyők közti tó (Brazi) Reteyezat, Románia	45°23'47" 22°54'06"	1740	490	hiatus	Buczkó et al. 2009e, Magyari et al. 2009a
R13	Zanogutii Reteyezat, Románia	45°20'2.46" 22°48'12.53"	1840	480 (565)	hiatus	Péterfi 1974, Fărcaș et al. 1999; Fărcaș et al. 2003, 2006; Feurdean et al. 2007a
R17	Szent Anna-tó Hargita, Románia	46°07'30" 25°53'14"	950	420	hiatus	Magyari et al. 2006, Magyari et al. 2009a

5. táblázat. A Déli-Kárpátok vizsgált hegyi tavainak főbb adatai (Kövér 2016)

Név	magasság a.s.l. (m)	X	Y	pH	vízmélység (m)	vezetőképesség ($\mu S/cm$)
Avrig	2007	45,578589060	24,481776940	7,73	3,3	35,70
Balea	2038	45,603394750	24,616649140	8,29	10,6	98,60
Caltun	2135	45,581766670	24,572733330	7,13	13	24,90
Capra	2249	45,600766670	24,627283330	8,84	8,2	34,10
Doamneii	1890	45,605183330	24,600200000	8,704	1	67,30
V_Rea	2160	45,599888890	24,743777780	7,89	1,4	40
Calcescu	1934	45,350416670	23,612233330	8,11	9,3	18,23
Carbunele	2054	45,358166670	23,638500000	6,87	1,5	22,00
Carja	2129	45,363830530	23,530869470	7,87	2,5	15,15
Mandra	2140	45,342216670	23,547533330	7,5	7,9	13,53
Mija	1988	45,375633330	23,525983330	7,71	4,9	18,54
Rosiile	1978	45,344800000	23,554400000	8,54	17,2	12,52
Verde	2030	45,360150000	23,538550000	7,68	7,4	49,10
Z_Mare	2018	45,354233330	23,598716670	7,92	1	20,70
Z_Stanei	1909	45,351300000	23,550350000	7,68	1,9	19,10
<i>Stevia</i>	2060	45,384083330	22,844833330	7,2	10,6	15
<i>Stanisoara</i>	1990	45,375100000	22,861966670	8,32	0,45	9,18
<i>Pietrele</i>	1995	45,375100000	22,872350000	7,5	0,55	12,57
<i>Pietrelicele1</i>	1950	45,376150000	22,877166670	6,63	2,2	8,14
<i>Pietrelicele2</i>	2007	45,375116670	22,883483330	7,34	2,2	11
<i>Pietrelicele3</i>	1989	45,375316670	22,881933330	6,67	1,8	10,56
<i>Brazi</i>	1740	45,396566580	22,901591060	6,33	0,9	16,14
<i>Gales</i>	1990	45,385611440	22,909133440	7,67	15,5	16,36
<i>Gemenele</i>	1920	45,365416670	22,839111110	7,85	6,2	13
<i>Stirbu</i>	2088	45,362722220	22,853111110	8,03	9	19
<i>Caprelor</i>	2135	45,359583330	22,847638890	6,87	1,2	14
<i>Negru</i>	2036	45,359222220	22,826833330	7,71	27,7	15
<i>Lezilor</i>	2092	45,360916670	22,843694440	7,64	2,1	16
<i>Zanoaga</i>	1998	45,346037780	22,822337140	7,12	30,5	14,54
<i>Viorica</i>	2063	45,358082420	22,863482250	6,98	6,1	14,28
<i>Bukura</i>	2040	45,361516280	22,874339810	7,38	16,5	12,69
<i>Florica</i>	2085	45,358399060	22,861341830	7,36	1,4	13,80
<i>Ana</i>	1976	45,356616670	22,868466670	7,44	11,9	14,82
<i>Lia</i>	1910	45,352401580	22,877247330	8,03	4	14,81
<i>Slaveiu</i>	1930	45,339333330	22,874583330	7,49	10,6	13
<i>Turcelu</i>	2020	45,333222220	22,858222220	7,35	0,4	15
<i>Peleguta</i>	2097	45,358027780	22,898611110	7,34	5,6	13
<i>Pelaga</i>	2122	45,364416670	22,902111110	7,51	4,1	13
<i>Buta</i>	1850	45,318214140	22,897599940	7,97	4,5	67,70
<i>Papusii</i>	1855	45,329491560	22,899091250	6,71	0,70	90,50



61. ábra. *Navicula jakovljevicii* és *N. lucida* összehasonlítás. 1-7: *Navicula jakovljevicii* LM; 8: *N. lucida* LM, 9: *N. jakovljevicii* SEM külső nézet, 10: *N. lucida* centralis régió a villaszerűen elágazó rafé véggel SEM. 11: *N. jakovljevicii* centralis régió SEM; 12: *N. jakovljevicii* üreg a váz végén, SEM; 13: *N. lucida*, üreg a váz végén SEM.

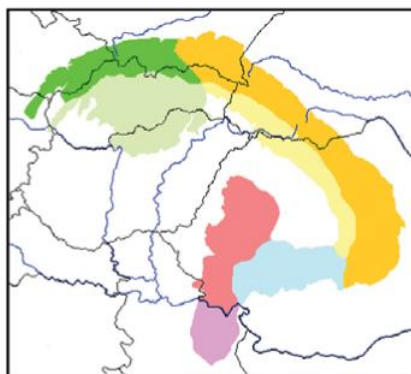


62. ábra. A *Kobayasiella* nemzetség előfordulása Magyarországon és Romániában. Az európai Diatóma Adatbázis (EDDI) térképe alapján szerkesztve (Juggins 2001, Buczkó et al. 2009g)

1 Barcs Nagyberek, 2 Barcs Szűrűhely, 3 Barcs Tiva-tó, 4 Balatonhenye Monostori-tó, 5 Balatonhenye Barkás-tó, 6 Csaroda Bábtava, 7 Csaroda Nyírjes, 8 Farkasfa Fekete-tó, 9 Grajka, 10 Kelemér, Kis Mohos, 11 Kelemér, Nagy Mohos, 12 Kőszeg, 13 Máriaújfalu, Ördög tó, 14 Sirok Nyírjes tó, 15 Szakonyfalu, 16 Szőce, 17 Viszák, 18 Szent Anna-tó, 19 Tusnádfürdő (Băile Tușnad), Mohos 20 Fenyvestető, 21 Sfoartea at 1300 m a.s.l. 22 Molhasul (Mohos) dela Călățele, 23 Molhasul de la Rașca, 24 Rașca de Sus, 25 Mlaștin Dâmbul Negru – La Pod, 26 Dâmbul Negru forrásláp, 27 Forrásláp Muntele Mare plateau, (1685 m a.s.l., 28 átmeneti láp Muntele Mare plató, (1715-1725 m a.s.l.), 29 Dagadó láp Muntele Mare (1716-1725 m a.s.l.)

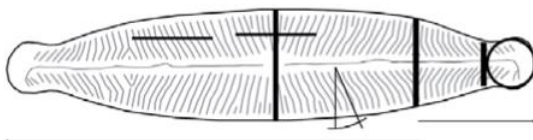
Iconographia Diatomologica Carpathica

Volume 1



Guide to diatoms in mountain lakes in the Retezat Mountains, South Carpathians, Romania

Krisztina Buczkó



Studia Botanica Hungarica 47 Supplement

63. ábra. A 2016-ban, 216 oldalon megjelent képkatalógus első oldala. Hasonló koncepció alapján 2015-ben hasonló kiadvány jelent meg a szikesekről (Stenger-Kovács & Lengyel 2015).

6. táblázat. Az értekezésben szereplő taxonok neve leíróikkal az Algaebase katalógus alapján (Guiry & Guiry 2015).

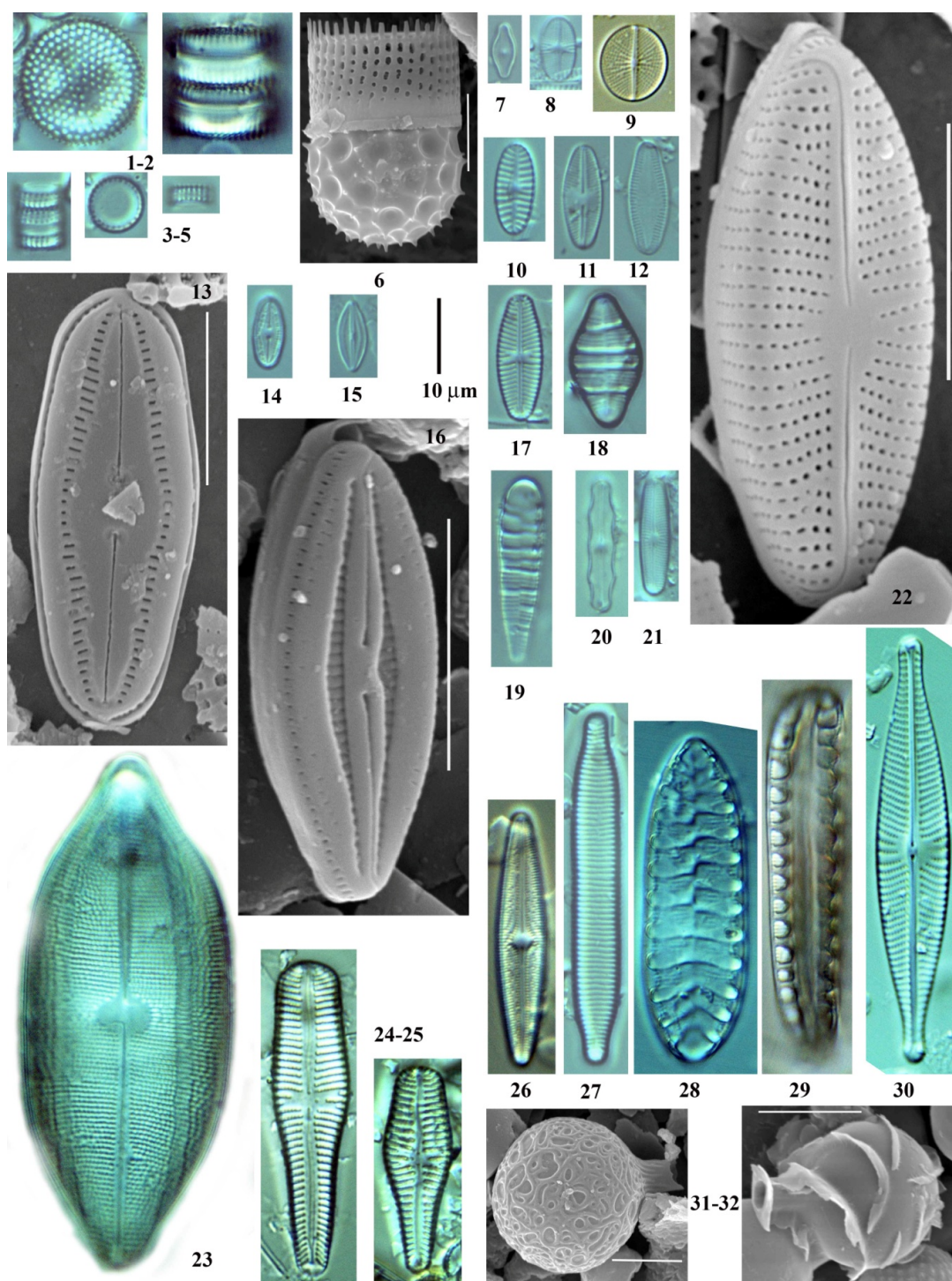
Achnanthes helvetica (Hustedt) Lange-Bertalot
Achnanthidium helveticum (Hustedt) O.Monnier, Lange-Bertalot & Ector
Achnanthes Bory
Achnanthes delicatula (Kützing) Grunow
Achnanthes flexella (Kützing) Brun
Eucocconeis flexella (Kützing) Meister
Achnanthes helvetica var. *minor* Flower et Jones
Achnanthes kranzii Lange-Bertalot
Achnanthidium lineare W. Smith
Achnanthes subatomoides (Hustedt) Lange-Bertalot & Archibald
Achnanthes ventralis (Krasske) Lange-Bertalot *Achnanthidium*
Achnanthidium minutissimum (Kützing) Czarnecki
Afrocymbella Krammer
Amphora Ehrenberg ex Kützing
Amphora copulata (Kützing) Schoeman et E. M. Archibald
Amphora inariensis Krammer
Amphora indistincta Levkov
Amphora lybica Ehrenberg
Amphora ovalis (Kützing) Kützing
Amphora pediculus (Kützing) Grunow ex A. Schmidt
Anomoeoneis vitrea (Grunow) R.Ross
Asterionella Hassall
Asterionella formosa Hassall
Asterionella ralfsii W. Smith
Aulacoseira Thwaites
Aulacoseira alpigena (Grunow) Krammer
Aulacoseira ambigua (Grunow) Simonsen
Aulacoseira granulata (Ehrenberg) Simonsen
Aulacoseira granulata var. *angustissima* (Otto Müller) Simonsen
Aulacoseira laevissima (Grunow) Krammer
Aulacoseira nivalis (W.Smith) English & Potapova
Aulacoseira perglabra (Ostrup) E. Y. Haworth
Aulacoseira pfaffiana (Reinsch) Krammer
Aulacoseira valida (Grunow) Krammer
Bacillaria paradoxa J.F. Gmelin
Boreozonacola hustedtii Lange-Bertalot, Kulikovskiy et Witkowski
Brachysira brébissonii R. Ross
Brachysira Kützing
Cavinula pseudoscutiformis (Hustedt) D. G. Mann et A. J. Stickle
Chamaepinnularia bergei (Krasske) Lange-Bertalot
Chamaepinnularia hassiaca (Krasske) Cantonati & Lange-Bertalot
Chamaepinnularia mediocris (Krasske) Lange-Bertalot et Krammer
Chrysosphaerella Lauterborn
Cocconeis Ehrenberg
Cocconeis pediculus Ehrenberg
Cocconeis placentula Ehrenberg
Cocconema Ehrenberg
Coscinodiscus wailesii Gran & Angst
Craticula Grunow
Cyclotella (Kützing) Brébisson
Cymbella C.A.Agardh

Cymbella Heiberg
Cymbella diminuta Grunow in van Heurck
Cymbella latestriata Pantocsek
Cymbella minuta Hilse
Cymbella pachyptera Pantocsek
Cymbella sturii Grunow
Cymbellopsis Krammer
Cymbopleura Krammer
Cymbopleura amphicephala (Nägeli) Krammer
Cymbopleura diminuta (Grunow) Krammer
Cymbopleura naviculiformis (Auerswald ex Heiberg) Krammer
Delicata Krammer
Denticula tenuis Kützing
Diademesmis Kützing
Diademesmis fukushimae Lange-Bertalot, M.Werum & A.Broszinski
Diatoma Bory de Saint-Vincent
Diatoma anceps (Ehrenberg) Kirchner
Diatoma anceps var. *fossilis* Pantocsek
Diatoma fossile Pantocsek
Diatoma ('fossile') *fossilis* Pantocsek
Diatoma hyemalis (Roth) Heiberg
Diatoma mesodon (Ehrenberg) Kützing
Didymosphenia geminata (Lyngbye) Mart. Schmidt
Dimidiata Hajós
Diploneis (Ehrenberg) Cleve
Diploneis oblongella (Nägeli ex Kützing) Cleve-Euler
Diploneis petersenii Hustedt
Discostella pseudostelligera (Hustedt) Houk and Klee
Discostella stelligera (Cleve and Grunow) Houk and Klee
Encyonema Kützing
Encyonema gaeumannii (Meister) Krammer
Encyonema gracile Rabenhorst
Encyonema hebridicum Grunow ex Cleve
Encyonema minutum (Hilse) D. G. Mann
Encyonema silesiacum (Bleisch) D. G. Mann
Encyonopsis Krammer
Eolimna minima (Grunow) Lange-Bertalot & W. Schiller
Epithemia Kützing
Eunotia Ehrenberg
Eunotia bilunaris (Ehrenberg) Schaarschmidt
Eunotia exigua (Brébisson ex Kützing) Rabenhorst
Eunotia implicata Nörpel, Lange-Bertalot & Alles
Eunotia incisa W.Smith ex W.Gregory
Eunotia jemtlandica (Fontell) A.Berg
Eunotia microcephala Krasske
Eunotia paludosa Grunow
Eunotia rhomboidea Hustedt
Fallacia tenera (Hustedt) D.G.Mann
Fragilaria Lyngbe
Fragilaria bituminosa Pantocsek
Fragilaria capucina Desmazieres
Fragilaria construens (Ehrenberg) Grunow
Fragilaria crotonensis Kitton
Fragilaria fossilis (Pant.) Lange-Bertalot
Fragilaria fossilis Hajós
Fragilaria gracilis Ostrup

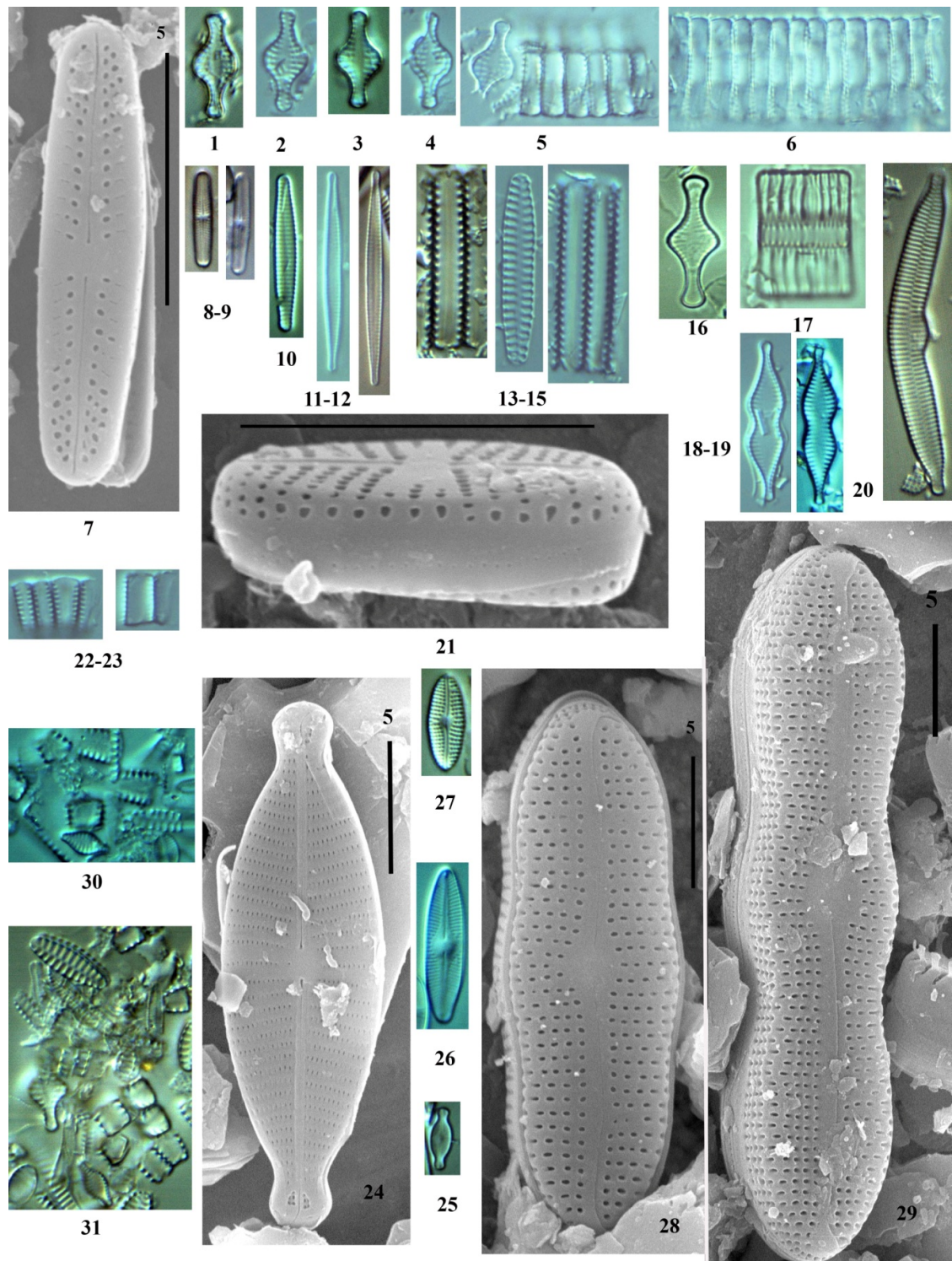
Fragilaria incisa (C.S.Boyer) Lange-Bertalot
Fragilaria leptostauron var. *trigona* (G. Krasske) Lange-Bertalot & Willmann
Fragilaria miocaenica Jouse
Fragilaria pinnata Ehrenberg
Fragilaria rhombus Ehrenberg
Fragilaria transylvanica Pantocsek
Fragilariforma Williams
Fragilariforma bicapitata (Mayer) D. M. Williams et Round
Fragilariforma fossilis (Pantocsek) Tanaka
Fragilariforma Hajósiae (Pant.) D.M. Williams and **Buczkó**
Fragilariforma virescens (Ralfs) D. M. Williams et Round
Frustulia crassinervia (Brébisson ex W. Smith) Lange-Bertalot et Krammer
Geissleria Lange-Bertalot & Metzeltin
Genkalia M.S.Kulikovskiy, Lange-Bertalot & Metzeltin
Genkalia boreoalpina A. Wojtal, C. E. Wetzel, L. Ector, N. Ognjanova-Rumenova et **K. Buczkó**
Genkalia digitulus (Hustedt) Lange-Bertalot et M. S. Kulikovskiy
Genkalia subprocera (Hustedt) A. Wojtal, L. Ector, C. E. Wetzel, N. Ognjanova-Rumenova et **K. Buczkó**
Gomphocymbella Otto Müller
Gomphocymbellopsis Krammer
Gomphonema Ehrenberg
Gomphonema clavatum Ehrenberg
Gomphonema pala E. Reichardt
Gomphonema parvulum (Kützing) Kützing
Gyrosigma Hassall
Gyrosigma acuminatum (Kützing) Rabenhorst
Hannaea arcus (Ehrenberg) R. M. Patrick
Hantzschia Grunow
Hantzschia abundans Lange-Bertalot
Hantzschia amphioxys (Ehrenberg) Grunow
Hantzshia Grunow
Humidophila (Lange-Bertalot & Werum) R.L.Lowe, P.Kociolek, J.R.Johansen, B.Van de Vijver, Lange-Bertalot & K.Kopalová,
Humidophila brekkaensis (Petersen) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot & Kopalová
Humidophila contenta (Grunow) Lowe, Kociolek, J. R. Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot et Kopalová
Diadesmis contenta var. *biceps* (Grunow) P. B. Hamilton
Humidophila fukushimae (Lange-Bertalot, M. Werum et A. Broszinski) **Buczkó** & Kövér
Humidophila gallica W. Smith
Humidophila perpusilla (Grunow) Lowe, Kociolek, Johansen, Van de Vijver, Lange-Bertalot et Kopalová
Humidophila schmassmannii (Hustedt) **K. Buczkó** et A. Wojtal
Karayevia oblongella (Østrup) Aboal 2003
Kobayasiella
Kobayasiella elongata **Buczkó** et Wojtal
Kobayasiella madumensis (Jørgensen) Lange-Bertalot
Kobayasiella micropunctata (H.Germain) Lange-Bertalot
Kobayasiella parasubtilissima (H. Kobayasi et T. Nagumo) Lange-Bertalot
Kobayasiella subtilissima (Cleve) Lange-Bertalot
Kobayasiella tintinnus **Buczkó**, Wojtal & R.Jahn
Kolbesia kolbei (Hustedt) F.E.Round & L.N.Bukhtiyarova
Luticola Mann
Mallomonas Perty
Mastogloia smithii Thwaites
Meridion circulare (Greville) C. Agardh
Microcostatus krasskei (Hustedt) Johansen et Sray
Microfissurata paludosa Cantonati et Lange-Bertalot
Minidiscus trioculatus (F.J.R.Taylor) Hasle

Mülleria (Frenguelli) Frenguelli
Mülleria gibbula (Cleve) Spaulding and Stoermer
Navicula Bory
Navicula cryptotenella Lange-Bertalot
Navicula detenta Hustedt
Navicula haueri var. *angustior* Pantocsek
Navicula hasta Pantocsek
Navicula haueri Grunow
Navicula jakovljevichii Hustedt
Navicula lacusbaicalis Skvortzow & Meyer
Navicula leptostriata Jørgensen
Navicula lucida Pantocsek
Navicula notha Wallace
Navicula radiosa Kützing
Navicula rhynchocephala Kützing
Navicula subtilissima Cleve
Navicula tenelloides Hustedt
Navicula tridentula Krasske
Sellaphora hentiensis (Kulikovskiy, Lange-Bertalot, A. Witkowski et N. I. Dorofeyuk) C. E. Wetzel et L. Ector
Navicymbula Krammer
Neidium Pfitzer
Neidium alpinum Hustedt
Neidium amphigomphus (Ehrenberg) Pfitzer
Neidium ampliatus (Ehrenberg) Krammer
Neidium cf. *antarcticum* P. B. Hamilton, M. de Haan, K. Kopalova, R. Zidarova et B. van de Vijver
Neidium bisulcatum (Lagerstedt) Cleve
Neidium continentale M. S. Kulikovskiy, Lange-Bertalot et A. Witkowski
Nitzschia Hassall
Nitzschia acidoclinata Lange-Bertalot
Nitzschia archibaldii Lange-Bertalot
Nitzschia perminuta (Grunow) M. Peragallo
Nitzschia palea (Kützing) W. Smidt
Nupela Vyverman and Compere
Nupela lapidosa (Krasske) Lange-Bertalot *Opephora martyi*
Oricymba Jüttner, Krammer, Cox, Van de Vijver and Tuji
Orthoseira roeseana (Rabenhorst) O'Meara
Psammothidium altaicum (Poretzky) Bukhtiyarova
Psammothidium buccola (Cholnoky) L. Bukhtiyarova
Psammothidium kuelbsii (Lange-Bertalot) L. Bukhtiyarova et F. E. Round
Psammothidium levanderi (Hustedt) Bukhtiyarova et Round
Psammothidium marginulatum (Grunow) Bukhtiyarova et Round
Pantocsekiella ocellata (Pantocsek) K.T.Kiss & E.Ács
Paraphysomonas De Saedeleer
Pinnularia Ehrenberg
Pinnularia borealis Ehrenberg
Pinnularia macilenta Ehrenberg
Pinnularia microstauron (Ehrenberg) Cleve
Pinnularia nodosa (Ehrenberg) W. Smidt
Pinnularia subanglica Krammer
Planothidium Round & L. Bukhtiyarova
Planothidium distinctum (Messikommer) Lange-Bertalot
Planothidium frequentissimum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot
Planothidium lanceolatum (Brébisson ex Kützing) Lange-Bertalot
Platessa Lange-Bertalot
Platessa conspicua (Ant. Mayer) Lange-Bertalot

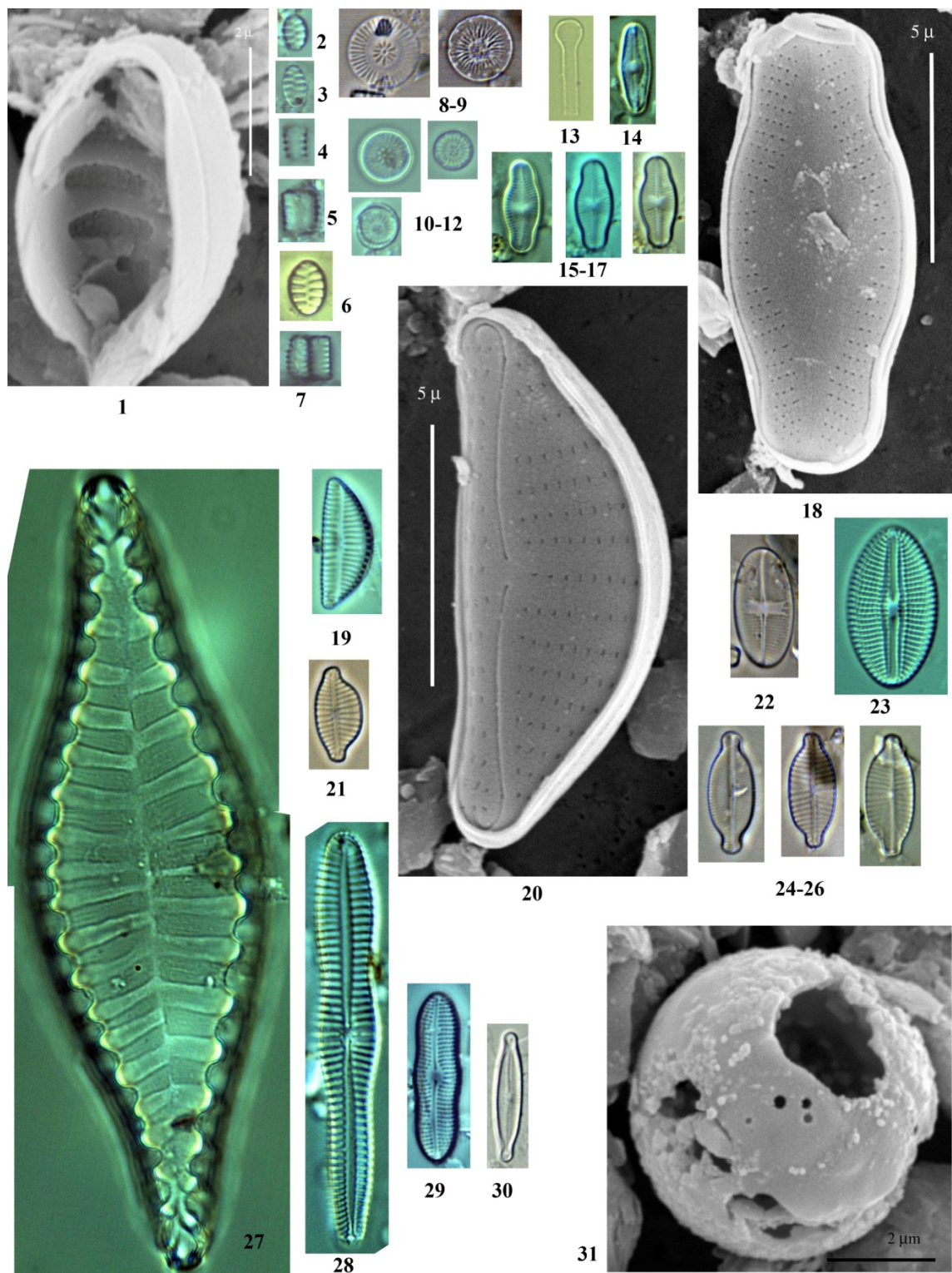
Psammothidium L. Bukhtiyarova & Round
Psammothidium acidoclinatum (Lange-Bertalot) Lange-Bertalot
Psammothidium altaicum (Poretzky) Bukhtiyarova
Achnanthidium bioretii (H. Germain) Monnier, Lange-Bertalot & Ector
Psammothidium curtissimum (Carter) Aboal
Psammothidium helveticum (Hustedt) L. N. Bukhtiyarova et Round
Psammothidium helveticum var. *minor* (Flower et Jones) **Buczkó**, comb. nov.
Psammothidium scoticum (R. J. Flower et V. J. Jones) Bukhtiyarova et Round
Psammothidium subatomoides (Hustedt) L. Bukhtiyarova et Round
Pseudostaurosira Williams and Round
Pseudostaurosira brevistriata (Grunow) D. M. Williams & Round
Pseudostaurosira medliniae Williams & Morales
Pseudostaurosira pseudoconstruens (Marciniak) D. M. Williams et Round
Pseudostaurosira zeilleri (Héribaude) Williams & Round
Reimeria Kociolek et Stoermer
Reimeria sinuata (W. Gregory) Kociolek et Stoermer
Sellaphora Mereschkowsky
Sellaphora nigri (De Not.) C. E. Wetzel et L. Ector
Sellaphora pupula (Kützing) Mereschkowsky
Sellaphora rectangularis (W. Gregory) Lange-Bertalot et Metzeltin
Sellaphora seminulum (Grunow) Mann
Spicaticribra minuta (Pantocsek) **Buczkó**
Spiniferomonas E. Takahashi
Stauroforma Flower, Jones and Round
Stauroforma exiguiiformis (Lange-Bertalot) R. J. Flower, V. J. Jones et F. E. Round
Stauroneis Ehrenberg
Stauroneis anceps Ehrenberg
Stauroneis borrichii (J. B. Petersen) J. W. G. Lund
Stauroneis kriegeri R. M. Patrick
Stauroneis phoenicenteron (Nitzsch) Ehrenberg
Staurosira Ehrenberg
Staurosira construens Ehrenberg
Staurosira construens var. *binodis* (Ehrenberg) Hamilton
Staurosira grunowii Pantocsek
Staurosira harrisonii (W. Smidt) Grunow
Staurosira harrisonii var. *amphitetras* Grunow
Staurosira venter (Ehrenberg) Cleve and J. D. Möller
Staurosirella Williams and Round
Staurosirella grunowii (Pantocsek) Morales, **Buczkó** & Ector
Staurosirella leptostauron (Ehrenberg) D. M. Williams & Round
Staurosirella pinnata (Ehrenberg) D. M. Williams et Round
Staurosirella rhombus (Ehrenb.) Ognjanova-Rumenova, **Buczkó**, Wojtal & R. Jahn,
Stenopterobia delicatissima (F. W. Lewis) Brébisson ex Van Heurck Ehrenberg
Stephanodiscus Ehrenberg
Stephanodiscus hantzschii Grunow
Surirella Turpin
Surirella linearis W. Smith
Synura Ehrenberg
Tabellaria Ehrenberg
Tabellaria flocculosa (Roth) Kützing
Ulnaria ulna (Nitzsch) Compère



64. ábra. A Retyezát-hegység mintáira jellemző kovaalgák, 1-2. *Aulacoseira perglabra* 3-5. *A. alpigena*, 6. *A. alpigena* Chrysophyta cisztával 7. *Humidophila* n. sp 8. *Psammothidium subatomoides* 9. *Cavinula pseudoscutiformis*, 10. *Karayevia oblongella* 11. *Psammothidium scotica* 12 *Psammothidium acidoclinata* 13-14. *Humidophila gallica* 15-16. *Microcostatus krasskei* 17. *Geissleria* sp. 18. *Diatoma mesodon* 19. *Meridion circulare* 20. *Navicula tridentula* 21. *Genkalia boreoalpina* 22. *Genkalia digitulus*, 23. *Neidium* sp. 24-25. *Gomphonema pala*, 26. *Brachysira* cf. *brebissonii* 27. *Fragilariforma virescens* 28. *Surirella linearis* 30. *Navicula rhynchocephala* 31-32 Chrysophyta sztomatociszta. A SEM képeken a mérce 5 µm-t jelöl.



65. ábra. A Páreng-hegység jellemző kovaalgái. 1-6. *Pseudostaurosira pseudoconstruens* 7-9. *Achnanthisidium lineare* 10. *Stauroforma exiguiiformis* 11-12. *Fragilaria gracilis* 13-15. *Staurosirella* n. sp. 16-17. *Tabellaria flocculosa* 18-19. *Staurosira construens* var. *binodis* 20. *Hannaea arcus* 21. *Eolimna minima* 22-23. *Staurosira venter* 24. *Geissleria* sp. 25. *Humidophila schmassmannii* 26. *Nupela lapidosa* 27-29. *Boraozonacola hustedtii* 30-31. *Staurosira* és *Staurosirella* fajok



66. ábra. A Fogaras-hegység mintáira jellemző kovaalgák, 1-7. *Staurosirella pinnata* 8-9. *Discotella* cf. *stelligera* 10-12. *Discotella pseudostelligera* 13. *Asterionella formosa* 14. *Humidophila perpusilla* 15-18. *Achnanthes ventralis* 19-20. *Encyonema minutum* 21. *Encyonema* sp. 22. *Achnantheidium bioretii* 23. *Diploneis* sp. 24-26. *Navicula detenda* 27. *Surirella* n.sp.(?) 28. *Gomphonema* cf. *clavatum* 29. *Boraozonocola hustedtii* 30. *Encyonopsis* sp. 31. SCP (spheroidal carbonaceous particle)fosszilis tüzelőanyagok égetéséből származó szennyeződés. (Avrig 2-5,6,8-12,19,21-26; Caltun 27; Valea Rea 14.15-17, 28.