dc_1135_15

Felszíni vizek fitoplankton alapú ökológiai állapotértékelése

MTA Doktori értekezés tézisei

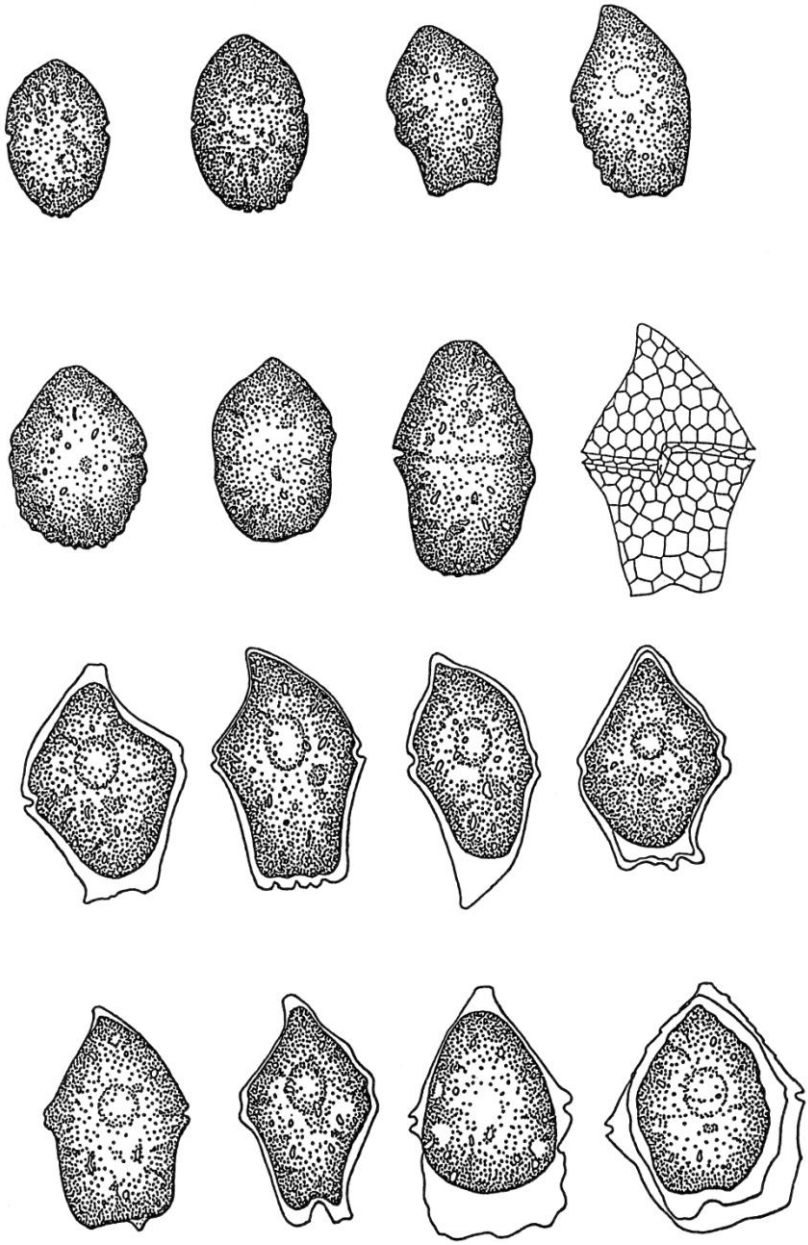
Borics Gábor

MTA Ökológiai Kutatóközpont

Debrecen

2016

dc_1135_15



Woloszynskia pascheri (Suchlandt) Stosch páncélos-ostoros alga egyes fejlődési stádiumai (a szerző illusztrációi)

dc_1135_15

BEVEZETÉS, CÉLKITŰZÉSEK

Felszíni vizeink évezredek óta ki vannak téve mindazon hatásoknak (hidromorfológiai beavatkozások, pontszerű és diffúz terhelések) melyek az emberi társadalom fejlődése során elkerülhetetlenül jelentkeztek. E hatások értékelésének igénye csak a 19. század második felében jelentkezett, amikor ipari forradalom és az ezzel együtt járó városiasodás eredményeként a vizekbe bocsátott tisztítatlan szennyvizek mennyisége ugrásszerűen megnőtt, komoly közegészségi és vízhasználati problémákat eredményezve. A 20. század első éveiben jelent meg az első biológiai értékelő módszer, Kolkwitz és Marsson szaprobiológiai rendszere (1909), amit számos egyéb eljárás követett, lehetőséget nyújtva a szerves és szervetlen tápanyagok, toxikus ágensek, vagy a savasodás okozta terhelések értékelésére. A fitoplankton egyike a leggyakrabban monitorozott élőlényközösségeknek. Szerepe azt követően értékelődött föl, hogy az eutrofizáció, azaz a vizek növényi tápanyag-tartalmának növekedése és az ennek eredményeként jelentkező növényi túlprodukció (ami többnyire algák túlszaporodását eredményezte) akut problémaként jelentkezett a 20. sz. második felében. A problémára irányuló kutatások egyértelműen rávilágítottak arra, hogy az eutrofizáció káros hatásainak csökkentése érdekében a tápanyag-kibocsátásokat drasztikus mértékben csökkenteni kell (Vollenweider, 1968; Dillon and Rigler,

dc_1135_15

1974; Schindler, 1974; Vollenweider and Kerekes, 1980). A felszíni vizek állapotában azonban a kibocsátások leszorítása ellenére sem következett be a társadalom elvárásainak megfelelő javulás, ezért a kilencvenes években a vezető limnológusok egy, a vizeket a környezetükkel integrált módon kezelő, vízgyűjtő szintű megközelítést sürgettek (Kalff, 1991). Ez a szemléletváltás szerencsés módon nemcsak a hidrobiológiát, mint tudományterületet érintette, hanem az EU Víz Keretirányelv (EC, 2000) elfogadásával a jogalkotás szintjén is megjelent, és mára a vizekkel kapcsolatos közgondolkodás részévé vált. Az Irányelv nem egy abszolút értelemben vett vízminőség elérését célozza meg, hanem azt fogalmazza meg célként, hogy 2015-ig egy adott vízgyűjtő minden elemének (tavak, folyók) hidromorfológiai, kémiai és biológiai paraméterei csak csekély mértékben térjenek el azon értékektől, melyek egy ugyanolyan típusú érintetlen vízteret jellemeznek; vagyis, relatív skálán értékel (Moss et al., 2003). A VKI új ökológiai állapotértékelő rendszerek kidolgozását szorgalmazza. Ezen új eljárások kidolgozásakor hangsúlyt kell helyezni arra, hogy egy adott élőlénycsoport esetén valamennyi indikatív paraméter megjelenjen a mérőszámokban, az egyes paraméterek határozott választ adjanak a terhelésekre, továbbá számszerűsíteni kell a mintavételek tér- és időbeli bizonytalanságait is. Ezek megadása azonban nem képzelhető el alapos kutatások, és elemzések nélkül.

dc_1135_15

Jelen tanulmány célja az elmúlt másfél évtizedben a fitoplankton ökológia terén végzett azon alap-, ill. alkalmazott kutatási eredményeim áttekintése, amelyek hozzájárulnak a fitoplankton alapján történő ökológiai állapotértékelés egyes elméleti kérdéseinek tisztázásához és gyakorlati lépéseinek tervezéséhez. A dolgozat vázát nyolc közlemény képezi, amelyek öt témakört ölelnek föl.

Az **1. Témakör**höz kapcsolódóan azon kutatási eredményeimet mutatom be, melyek a sekély tavak hidromorfológiai sajátságai és a fitoplankton mennyiségi és minőségi összetétele közötti összefüggések megismerésére irányultak. Ennek kapcsán az alábbi kérdéseket fogalmaztam meg:

- A hidromorfológiai tipológia leíró változói hatással vannak-e a fitoplankton jellemző mérőszámaira, a biomasszára és a diverzitásra?
- Hány típus alakítható ki a fitoplankton-biomassza alapján?
- Van-e átfedés a fitoplankton biomasszája és összetétele alapján képezhető csoportok között?

A **2. témakör** kapcsán azokról az eredményekről számolok be, melyek a sekély tavak termális rétegződései mintázatainak feltárására és e mintázatoknak a fitoplankton térbeli eloszlására gyakorolt hatásának megismerésére irányultak. A kutatás fő kérdései a következők voltak:

dc_1135_15

- Milyen rétegződési mintázat jellemzi hazai állóvizeinket?
- Van-e kapcsolat az epilimnion ill. metalimnion mélysége és a meghajtási út hossza között?
- Milyen tényezők játszanak szerepet a lineáris rétegződés kialakulásában?
    - Milyen hatással van a rétegződésnek a fitoplankton térbeli eloszlására egy mély holtmederben?
    - Megfigyelhetők-e kisléptékű horizontális eltérések a tavi fitoplankton térbeli eloszlásában?

A **3. Témakört** érintve azt kívánom bemutatni, hogy milyen hatása van a fitoplankton mennyiségére és minőségi viszonyaira a trofikus kapcsolatokban bekövetkező váltásnak egy hipertróf tóban, továbbá azt, hogy ezen ismereteink miként építhetők be egy olyan modellbe, ami a fitoplankton mennyiségét kívánja leírni az eutróf-hipertróf tartományban. E munka során az alábbi kérdéseket fogalmaztam meg?

- Milyen hatása van egy hipertróf tó fitoplanktonjának mennyiségére és minőségi összetételére egy hirtelen bekövetkező trofikus váltásnak?
- Mely hidromorfológiai és tápanyag jellemzők vannak leginkább hatással a fitoplankton

dc_1135_15

mennyiségére sekély eutróf ill. hipertróf tavakban?

- Milyen hatékonysággal képes becsülni a fitoplankton mennyiségét egy olyan modell, melyben a hidromorfológiai sajátságok, a források, és a fogyasztók is beépítésre kerülnek?

A 4. témakör két tanulmánya a folyóvízi fitoplankton alapján történő ökológiai állapotértékelés területéhez kapcsolódik. Az első tanulmányban igazolom, hogy a fitoplankton funkcionális csoportjai alapján kidolgozható, olyan minősítési rendszer, amivel a folyók ökológiai állapota értékelhető. A második tanulmányban arra hívom fel a figyelmet, hogy a vízfolyások fitoplanktonja mennyiségének növekedése diverzitás szempontjából eltérő trendek mentén halad a ritrális és a potamális vízfolyásokban, és ennek az ökológiai állapotértékelés során is szerepe lehet. E témakör kapcsán az alábbi kérdéseket fogalmaztam meg:

- Mennyiben adaptálhatók a tavi fitoplanktonra kidolgozott funkcionális csoportok a folyóvizek ökológiai állapotértékelésére?
- Vannak-e jelentős eltérések és a fitoplankton biomassza és a diverzitás kapcsolatában a vízfolyások típusai között?
- Mennyiben alkalmasak a diverzitás mérőszámai a fitoplankton alapján történő ökológiai állapotértékelésre?

dc_1135_15

Az **5. témakörben** két, az ökológiában gyakorta használt fogalom, a stressz és diszturbancia közötti különbséget igyekszem körbejárni. Egy a hatások időbeli periodicitásán alapuló modell alapján olyan definíciót adok a fogalmakra, melyek hozzájárulnak az ökológia számos ismert tételének könnyebb megértéséhez. Munkám során a következő kérdésekre kívántam választ adni:

- Lehet-e különbséget tenni a stressz és a diszturbancia között a változások iránya tekintetében?
- Van-e különbség a két hatás között abban a tekintetben, hogy fizikai, kémiai vagy biológiai változások idézik elő a rendszer adott paramétereinek elmozdulását?
- A rendszert érő hatások időbeli periodicitása és az adott ökológiai rendszer rezilienciájának figyelembevételével lehet-e olyan definíciót alkotni, amivel a két fogalom elkülöníthető?

1. TÉMAKÖR
ÁLLÓVIZEINK HIDROMORFOLÓGIAI SAJÁTSÁGAINAK HATÁSA AFITOPLANKTON MENNYISÉGÉRE ÉS MINŐSÉGI ÖSSZETÉTELÉRE

Módszerek

Vizsgálatainkba a hazai környezetvédelmi szervek által rutinszerűen monitorozott tavakat vontuk be.

dc_1135_15

Tekintettel arra, hogy a terhelések jelentős mértékben elmoshatják azon különbségeket melyek a tavak hidromorfológiai sajátságaiból adódnak, vizsgálataink csupán azokra a tavakra terjedtek ki, melyekre teljesültek a következő feltételek: pontszerű terhelések nem fordulnak elő, a partvonal természetes, a makrofitonok zonációja teljes, a haltelepítés és horgászat nem jelentős.

A mintavételeket oszlop-mintavevő alkalmazásával, havi gyakorisággal, május és szeptember között végeztük 1993-2001 között. Sekély tavaknál (Z_{max} < 2m) a teljes vízoszlopot, míg ~~a~~ mélyebb tavak esetén a fotikus réteget mintáztuk. A fitoplankton mintákat helyben, lugol oldattal rögzítettük, feldolgozásuk fordított mikroszkóppal történt, Utermöhl (1958) módszere alapján. A fitoplankton-biomassza becslését az egyes taxonokhoz leginkább hasonlító mértani formák alapján végeztük (Hillebrand et al., 1999).

A fitoplankton összbiomasszáját a minta klorofill-a tartalmával becsültük. A fitoplankton összetételének jellemzését a fitoplankton funkcionális csoportjainak relatív biomassza abundanciája alapján végeztük. Az összetétel másik mérőszámaként a funkcionális csoportok diverzitását (Shannon, 1948) használtuk.

A típusok leíró változói (méret, mélység, mederanyag, vízforgalom, makrofiton borítás) fitoplankton biomasszára gyakorolt hatásának vizsgálatához tavainkat a változók tipológiában megadott kategóriái alapján csoportosítottuk. Az egyes

dc_1135_15

kategóriákba tartozó tavak biomasszájának és diverzitásának összehasonlítását nem-paraméteres Kruskal-Wallis ANOVA-val végeztük. A tócsoportok páronkénti összehasonlítása Wilcoxon-Mann-Whittney-féle teszttel történt. Az egyes tótípusok fitoplankton összetételében megfigyelhető hasonlóságot, ill. eltéréseket nem-metrikus többdimenziós skálázással (NMDS, Bray-Curtis távolság) vizsgáltuk.

Eredmények

A sekély tavak hidromorfológiai típusait leíró változók (méret, mélység, geokémiai karakter, vízforgalom, makrofiton borítás) alapján képzett tócsoportok között a fitoplankton biomassza mennyisége tekintetében szignifikáns különbség volt megfigyelhető. Nagyobb fitoplankton biomassza értékek jellemezték a kisméretű, sekély, asztatikus makrofitonok nélküli és magas só koncentrációval jellemezhető tavakat. A tavakat melyek hidromorfológiai szempontból 16 csoportba tartoztak a fitoplankton biomassza alapján négy csoportba lehet sorolni, melyek a mezotróf – hipertróf tartomány között mutatnak átmenetet.

Az első csoportot a kisméretű, rendkívül sekély ($Z_{átlag}$ < 1 m), asztatikus jellegű és nyílt vizű tavak alkotják, melyek biomasszája a legmagasabb, a hipertróf tartományba esik. A második csoportba a sekély ($Z_{átlag}$ = 1-3 m), nyíltvízi dominanciával rendelkező, az eutróf kategória felső tartományába eső tavak tartoznak,

dc_1135_15

mérettől, mederanyagtól függetlenül. A sekély, makrofitonok által dominált tavak képezik a harmadik csoportot függetlenül a mérettől és a meder anyagától. Trofitás tekintetében e tavak az eutróf kategória alsó tartományába esnek. A fitoplankton biomassza alapján két nagy tavunk a Fertő és a Balaton egy csoportot képeznek. A két tó limnológiai értelemben teljesen eltérő és a relatíve alacsony fitoplankton biomasszájuk (mezotróf jellegűek) teljesen más okokkal magyarázható, de ebben a tekintetben indokolt őket egyetlen csoportba helyezni.

A típus leíró változók a fitoplankton összetételére is hatással vannak. Az euglenofitonok és cryptofitonok pl. határozott kötődést mutattak pl. a sekély, kisméretű, gazdag makrofiton állományú vizekhez. A planktonikus kovaalgák ugyanakkor a nagyméretű nyílvizű tavakban fordulnak elő leginkább.

A hidromorfológiai tótípusok kétdimenziós NMDS ordinációja azt látszik igazolni, hogy a fitoplankton-összetétel alapján, jól definiálható biológiai csoportok nem képezhetők. Az időszakos és állandó tavak csoportja elkülöníthető Az állandó tavak csoportján belül némiképp elkülönülnek a kisméretű, mélyebb tavak, de további csoportok képzése erőltetett lenne.

Vizsgálataink arra is fényt derítettek, hogy az állandó, meszes, közepes mélységű ($Z_{átl}$ = 1-3 m) tavak funkcionális diverzitása magasabb, mint a kifejezetten sekély, időszakos, szikes tavaké. Ugyanakkor a tó mérete

dc_1135_15

és a makrofitonok aránya, vizsgálataink alapján, nem játszik szerepet a diverzitás alakításában.

Konklúziók

1. A hidromorfológia leíró változói jelentős hatással vannak mind a fitoplankton biomasszájára, mind pedig összetételére.
2. A fitoplankton-biomassza (klorofill-a) alapján négy típus adható meg: a nagyon sekély ($Z_{átl}$ < 1 m) asztatikus tavak, a sekély ($Z_{átl}$ < 1 m) állandó tavak, makrofitonok által dominált tavak, és a nagyméretű sekély tavak. E típusok különböző trofitási állapotokat reprezentálnak a hipertróf-mezotróf skálán.
3. A sekély tavak fitoplanktonját egy adott típuson belül is számos csoport uralhatja, ezért a fitoplankton-összetétel alapján jól elkülönülő tócsoportokat nem képezhetünk.
4. A biomassza és a fitoplankton-összetétel alapján képzett csoportok közötti átfedés nem egyértelmű, ezért referenciális fitoplankton asszociációk, a biomassza alapján képzett csoportokra, nem adhatók meg.

A felszíni vizek ökológiai állapotértékelése kapcsán elmondható, hogy természetesnek tekinthető hazai állóvizeink 16 hidromorfológiai típusa 4, alapvetően trofitási típusba sorolható, ami egyben azt is jelenti, hogy amennyiben fitoplankton alapján kell

dc_1135_15

értékelnünk a vizeinket nem 16, hanem csupán 4 határérték-rendszert kell kialakítani a klorofill-a-tartalom, ill. algabiomassza alapján történő minősítéshez.

2. TÉMAKÖR
TAVAINK RÉTEGZŐDÉSE ÉS A RÉTEGZETTSÉG BIOLÓGIAI KONZEKVENCIÁI

Módszerek

Tavaink rétegződési mintázatának megismerése végett 13 síkvidéki tározót, tavat, ill. holtmedret vizsgáltunk 2007-ben, nyár végi időszakban. A tavak mélységét HUMMINBIRD 350TX halradarral határoztuk meg. Maximális mélységük 6 és 31m között változott. A mélységi minták gyűjtése Ruttner (HYDRO-BIOS, Kiel) mintavevővel történt a felszíntől lefele haladva, méterenként. A vízhőmérséklet megadása a mintavevő beépített hőmérőjének mért értékei alapján történt. A méréseket a tavak legmélyebb pontja fölötti függélyben végeztük. A bányatavaknál a tavak maximális hosszát tekintettük a meghajtási út hosszának, míg a holtmedrek esetén a meghajtási út megegyezett azzal a távolsággal, amit a mintavételi pontra illesztett egyenes a kanyargó mederből kimetszett. A tavak rétegzettségének stabilitását a Schmidt-féle stabilitás (S) értékével (Schmidt, 1928; Idso, 1973), valamint dimenzió nélküli ún. Lake Number-rel (LN) jellemeztük (Imberger and Patterson, 1990). A rétegzettség stabilitását jellemző mérőszámok megadásakor az április és október közötti időszakra

dc_1135_15

jellemző átlagos szélsebességgel (3 m s^{-1}) számoltunk (www.met.hu).

A rétegződés limnológiai és hidrobiológiai hatásainak vizsgálatára a tiszadobi Malom-Tiszát jelöltük ki, mely egyike a Tisza-völgy legnagyobb és legmélyebb holtmedreinek ($Z_{átl}$ = 3,5 m, Z_{max} 13 m; a vizsgált részen 8 m). A Malom-Tisza kémiai és biológiai változói vertikális eloszlásának jellemzésére havonta végeztünk méréseket, ill. gyűjtéseket 2007 és 2010 között, a májustól szeptemberig terjedő időszakban. A rövidtávú (napi) változások követésére 2007. július 22-én és 23-án 3 óránként végeztünk méréseket a tó adott függélyében. A kisléptékű térbeli heterogenitás feltérképezése érdekében a tó egy reprezentatív keresztszelvényének öt függélyéből ugyancsak 25cm-ként gyűjtöttünk fitoplankton mintákat. A fotoautotróf organizmusok mintavétele oszlop mintavevővel történt 25 cm-es rétegenkénti felbontásban. A nagy léptékű horizontális eltérések vizsgálata érdekében a tó hossz-szelvényében 33 fitoplankton mintát gyűjtöttünk a fotikus rétegből. A mintákat lugol oldattal tartósítottuk, feldolgozásuk fordított rendszerű mikroszkóppal történt, Lund et al. (1958), valamint Utermöhl (1958) leírásai alapján. A taxonok térfogatának megadása az adott taxonhoz leginkább hasonlító geometriai forma térfogatának figyelembevételével történt (Hillebrand et al., 1999). A vízkémiai változók mérése az érvényes magyar szabványok alapján történt.

dc_1135_15

Eredmények

A tavak hőmérsékleti profilja valamint a stabilitást jellemző mérőszámok értékei (S és LN) alapján megállapítható, hogy a vizsgált tavak mindegyike, (beleértve a sekély holtmedreket is) stabilan rétegződik. A metalimnion és a termoklin mélységének tekintetében a tavak jelentős variabilitást mutattak. Igazoltuk, hogy az epilimnion vastagsága és a termoklin mélysége is szoros, szignifikáns összefüggést mutat a meghajtási út hosszával.

A kisméretű széltől megfelelően árnyékolt tavak esetén ún. lineáris rétegződés volt megfigyelhető. E tavakban, a felszíni kevert réteg vastagsága minimális volt (adott esetben kevert réteg ki sem alakult), s így a vízoszlop teljes felső rétege a metalimnionhoz tartozott.

A Malom-Tiszán végzett több éves vizsgálataink eredményei bizonyították, hogy a holtmeder – akárcsak a mérsékelt övi mély tavak – májustól októberig stabilan rétegződik, ami számos kémiai paraméter értékének vertikális különbségeiben is megmutatkozik. E vizsgálatok azt is igazolták, hogy a lineáris rétegzettség a tó jellemző állapota.

A diurnális rétegzettség vizsgálatának eredményei alapján megállapítottuk, hogy keveredés csak a felső 2m-es réteget érinti. Ennek előidézője azonban nem a szél, hanem a felszíni réteg túlhűlése és alábukása.

dc_1135_15

A vízoszlop klorofill-a tartalma jellegzetes bimodális mintázatot mutatott, melyet egy a fotikus rétegbeli fitoplankton és egy az afotikus rétegben megfigyelhető bakterioplankton csúcs idézett elő.

A keresztszelvény függélyeiben gyűjtött minták elemzése egyértelműen igazolta, hogy a nagyméretű ostoros szervezetek és a térbeli pozíciójukat ugyancsak változtatni képes cianobaktériumok foltszerű előfordulást mutatnak. A foltszerű előfordulás kiváltó oka a tó rétegződése és a felső vízrétegnek a felszíni vízréteg hajnali túlhűlése miatt bekövetkező alábukása.

A fitoplankton nagyléptékű horizontális vizsgálata alapján megállapítottuk, hogy a pelagiális és litorális régiók fitoplanktonja nemcsak mennyiségi, hanem összetételbeli különbségeket mutat.

A fenti eredmények alapján megállapítható, hogy a kisméretű rétegzett tavak esetén a fitoplankton térbeli heterogenitása rendkívül jelentős lehet, ezért a monitorozás során, a víztér több pontján, a vízoszlop teljes fotikus rétegére kiterjedő mintavétel indokolt.

dc_1135_15

3. TÉMAKÖR
TROFIKUS KAPCSOLATOK SZEREPE A FITOPLANKTON ÖSSZETÉTELÉNEK ÉS MENNYISÉGI VISZONYAINAK ALAKÍTÁSÁBAN,

Módszerek

1992 júliusa és 1995 augusztusa között, havi gyakorisággal gyűjtöttünk vízmintákat vízkémiai és algológiai vizsgálatok céljából a Debrecen melletti Mézeshegyi tóból (*A*= 43ha, Z_{max}=0,8-1,8m). A mintákat a tó felső rétegéből merítettük, lugol oldattal fixáltuk, feldolgozásukat pedig Zeiss Jenaval mikroszkóppal végeztem. Az algaszámot Fuchs-Rosenthal típusú számlálókamra segítségével adtam meg. A minták feldolgozása során minimálisan 400 egységet (sejt, sejtfonal, ill. kolónia) számoltunk meg. A fitoplankton-biomassza megadását 15-20 egyeden végzett mérések alapján végeztük, adott geometriai formák alapján. Valamennyi algataxon sűrűségét 1-nek tekintettük. A fitoplankton diverzitását a Shannon-féle formula alapján adtuk meg. (Shannon, 1948). Az egyenletesség (E) meghatározása az E=H'/Hmax formula alapján történt. A dominancia megadásához a Simpson (1949) által javasolt formulát használtuk. A fitoplankton minták klaszter elemzését a NUCOSA (Tóthmérész, 1993) program segítségével végeztük. A kémiai változók mérése az érvényes magyar szabványok szerint történt.

dc_1135_15

A fitoplankton biomassza becslését célzó modell megadásához 24 tó hidromorfológiai, kémiai és fitoplankton adatait használtuk. A tavak a hivatalos hazai vízminőségi monitorozás keretein belül voltak vizsgálva az érvényes szabványok szerint. A mintavételek nyári időszakban történtek havi gyakorisággal. Ahol több évnyi adat állt rendelkezésre az adott évek adatait külön kezeltük, így összesen 51 ún. tóév adata állt rendelkezésre az elemzésekhez. A tavak halpopulációjának mennyiségét ordinális skálán adtuk meg a vízkezelők nyújtotta információk alapján (1: halmennyiség < 50 kg ha^{-1}; 2: 50 - 200 kg ha^{-1}; 3: > 200 kg ha-1). A területhasználatokat az 1:50000 felbontású CORINE adatbázis, valamint a területek ortofotói alapján adtuk meg. A változók klorofill-a-ra gyakorolt hatásának vizsgálata során három többváltozós modellt alkalmaztunk: többszörös lineáris regressziót (MRM), általánosított lineáris modellt (GLM), ill. mesterséges neurális hálózatok alapján működő modellt (ANN).

Eredmények

A tó mikroflórája mennyiségi és minőségi szempontból is jellegzetes éves periodicitást mutatott, egy kisebb, főként ostoros szervezetekkel jellemezhető téli, és egy szélsőségesen nagy biomasszájú *Cylindrospermopsis raciborskii* dominanciájú nyári csúccsal. A nyár végi ekvilibrium állapotnak

dc_1135_15

köszönhetően a diverzitás ez időszakban 0-hoz közeli értéket mutatott.

A tavat ért klórmeszes kezelés miatt a tóban trofikus kapcsolataiban alapvető változás történt, a halfauna eltűnésével a nagyméretű zooplankton szervezetek által végzett kifalás teljesen megváltoztatta a nyári planktonképet. A nyárvégi vízvirágzások intenzitása jelentősen csökkent, a diverzitás mértéke pedig emelkedett. Eredményeink egyértelműen igazolták, hogy ellentétben az eddigi irodalmi ismeretekkel (Jeppesen et al., 2000) a trofikus kapcsolatok manipulálásával a fitoplankton biomasszája a hipertróf rendszerek esetén is sikeres lehet.

Bár a vizsgált állóvizek növényi tápanyagtartalma (összes foszfor és összes nitrogén) többnyire abba a tartományba esett melyben a tápanyagok és a fitoplankton biomassza aszimptotikus kapcsolatot mutat (Phillips et al 2008) a klorofill-a tartalom még e tartományban is enyhe növekedést mutatott.

Vizsgálatainkkal igazoltuk, hogy a vízmélységnek még a sekély tavak közötti minimális vízmélységbeli különbségek mellett is fontos hatása van a fitoplankton biomasszára.

A tavakban előforduló halak mennyisége alapján képzett három tócsoport klorofill-a tartalma a varianciaanalízis eredménye alapján, szignifikánsan eltérő volt.

A fenti eredmények alapján a fitoplankton mennyiségének becslésére olyan modellt dolgoztunk ki,

dc_1135_15

amely az összes foszfor, az összes nitrogén mennyiségén, a vízmélységen és a halak mennyiségén alapult. Mindhárom modell (MRM, GLM, ANN) esetén a magyarázott variancia mértéke magas volt (R2= 0,49; 0,58; 0,71) ami egyértelmű bizonyítéka annak, hogy az a modell, ami a tápanyagok mellett a hidromorfológiai sajátságokat (vízmélységet) és a trofikus kapcsolatokat is tekintetbe veszi megfelelő becslését adhatja a sekély tavak fitoplankton biomasszájának.

Kutatási eredményeink igazolták, hogy sekély eu- és hipertróf tavak esetén a fitoplankton biomasszájának csökkentése érdekében a növényi tápanyagok bejutásának mérséklése mellett, a vízmélység és a trofikus kapcsolatok manipulációja is szükséges.

4. TÉMAKÖR
AZ ÁLLAPOTÉRTÉKELÉSBEN ALKALMAZHATÓ MÉRŐSZÁMOK JELLEMZÉSE, JAVASLAT MÉRŐSZÁMOKRA

Módszerek

A folyóvízi fitoplankton alapján történő állapotértékelés kidolgozásához és tesztjéhez, valamint a biomassza – diverzitás összefüggés vizsgálatához a magyarországi környezetvédelmi laboratóriumok fitoplankton adatbázisának adatait használtuk. Mivel az értékelés alapját a fitoplankton funkcionális csoportjai képezik első lépésben az adatbázis valamennyi faját a megfelelő funkcionális csoportba soroltuk. Ezt követően

dc_1135_15

a fitoplankton funkcionális csoportjai kerültek értékelésre aszerint, hogy az adott típusú fitoplankton a környezeti feltételek milyen mintázata mellett alakul ki, s e mintázatok mennyire esnek közel ahhoz, amit egy természetes folyóvízi rendszer tud biztosítani. Az egyes asszociációkat több szempontot figyelembe (tápanyagtartalom, turbulens jelleg, az adott csoport domináns jelenlétéhez szükséges időtartam, ill. a csoport veszélyes volta (pl. toxintermelés, vagy szerves terhelés indikációja)) értékeltük 1-től 5-ig terjedő skálán, majd az értékeket összegeztük és az összértékekre tól-ig határokat megállapítva valamennyi funkcionális csoportot egyetlen faktorsúllyal (1-5) jellemeztünk. A kapott súlyfaktor (F) magasabb értéke jelzi, hogy az adott funkcionális csoport elemeinek jelenléte, a folyóvizek fitoplanktonjában, természetesnek tekinthető. A fitoplankton összetételének mérőszáma (Q_k társulás index) a következő formula szerint adható meg:

$$Q_k = \sum_{i=1}^{s} (p_i Fi),$$

ahol: s az adott mintában található kodonok száma, p_i az egyes társulások (kodonok) relatív abundanciája (biomassza alapon), és F_i az adott kodon 0 és 5 közti faktorértéke. A Q_k értéke 0 és 5 között változhat.

A folyóvízi fitoplankton biomasszája és diverzitása közötti kapcsolat leírása során a fitoplankton diverzitását négy mérőszámmal (log taxonszám, Shannon index,

dc_1135_15

Simpson index, Berger-Parker dominancia index) jellemeztük. Valamennyi mérőszám a Rényi diverzitás index család részének tekinthető (Rényi, 1961; Tóthmérész, 1998).

Eredmények

Szoros kapcsolatot mutattunk ki az általunk javasolt Q_k társulás index értéke és a vízfolyások típusa között. A társulásindex értéke követi a vízfolyások folyásirány menti hidromorfológiai és tápanyagtartalom-béli változásait és folyamatosan csökkenő értéket mutat. Több vízfolyáson végzett esettanulmányok és összehasonlító elemzéseink alapján megállapítható, hogy a javasolt mérőszám jóval érzékenyebben követi a vízfolyások állapotában bekövetkező változásokat, mint a korábban alkalmazott metrikák. Vizsgálataink igazolták, hogy a fitoplankton tavakra kidolgozott funkcionális csoportjainak folyóvizekre történő adaptációjával megfelelően érzékeny állapotértékelő rendszer dolgozható ki, melynek alkalmazhatósága nem korlátozódik egy szűk geográfiai régióra, számos antropogén beavatkozás együttes hatását fejezi ki, és kellően robusztus ahhoz, hogy értékét a mintavétel és feldolgozás bizonytalanságai lényegesen ne befolyásolják. A hazai vízügyi gyakorlatban a módszert már 8 éve alkalmazzák, és jelenleg további 15 európai országban folyik a módszer tesztelése a nemzetközi interkalibráció keretében.

dc_1135_15

A fitoplankton-biomassza – diverzitás összefüggés három jól elkülönülő mintázatot mutatott: monoton módon növekvő, csökkenő és unimodális. Az adatok szórása mindhárom esetben jelentős volt, mivel a biomassza alapvetően a diverzitás felső értékeit határozza meg, alacsony diverzitásértékek a biomassza teljes skáláján előfordulhatnak. Vizsgálataink vitathatatlanul legérdekesebb eredménye, hogy sikerült igazolnunk, hogy a biomassza – diverzitás összefüggés jellegét alapvetően meghatározza, a vizsgált vizek típusa. Az unimodális összefüggés a tavakra, a diverzitás értékek emelkedése a ritrális, a csökkenő tendencia pedig a potamális vízfolyásokra jellemző mintázat. A vízfolyások e két típusa közötti különbség abból adódik, hogy míg a ritrális vizek fitoplanktonjának képét alapvetően sztochasztikus folyamatok (a befolyók fitoplanktonja) alakítják (pl. nagy biomasszájú tavi befolyók növelik a diverzitást), addig a potamális vízfolyásoknál már jóval nagyobb szerepet kap a fajok közötti kompetíció, ezért a nagybiomasszájú fitoplanktont gyakran csupán néhány a Centrales rendbe tartozó K-stratégista kovaalga uralja. Kutatásunknak az ökológiai állapotértékelés szempontjából legfontosabb mondanivalója az, hogy vízfolyások esetén, a biomasszán és a fitoplankton összetételén alapuló egyéb mérőszámok mellett a diverzitás metrikák is fontos részét képezhetik a multimetrikus indexeknek.

dc_1135_15

5. TÉMAKÖR
A DISZTURBANCIA ÉS A STRESSZ ELKÜLÖNÍTÉSE

Módszerek

A stressz és diszturbancia elkülönítésére alkalmazott modellünk négy ismérvre épül:

- mind a stressz, mind a diszturbancia magában kell foglalja a teljes folyamatot, azaz a hatást, az azt fogadó rendszert és a rendszer válaszát is,
- irreleváns, hogy a kiváltott válasz a külső szemlélő által pozitívumként vagy negatívumként értékelhető,
- a hatás frekvenciája ismert, és alapvető fontossággal bír,
- feltételezzük, hogy a rendszer leíró változói, a rendszer ekvilibrium állapotában, nem mutatnak lényeges változást.

A rendszert érő hatás adott értéke mellett, a rendszer válasza jellemezhető egy olyan modellel, ahol az X tengelyen az idő, az Y-on pedig egy elméleti rendszerleíró változó értéke szerepel. Egy ideális szituációt feltételezünk, amikor is a rendszer ekvilibrium állapotban van, így az adott leíró változó értéke időben nem mutat lényegi eltérést. Amennyiben a rendszert egy adott hatás éri, a változó értéke (pozitív vagy negatív irányban) elmozdulást mutat, majd visszatér eredeti állapotába. Amennyiben a stimulusok frekvenciáját

dc_1135_15

növeljük, hogy a változó már nem lesz képes visszaállni a kiindulási értékre. A frekvencia további növelésével a változó már szinte el sem mozdul abból a helyzetből ahova az első stimulus kilendítette, s gyakorlatilag azon az értéken marad, amit egy folytonosan jelenlévő hatás eredményeként venne föl.

Eredmények

Az általunk fölvázolt alapvetően a stimulusok időbeli frekvenciáján és a rendszer rezilienciáján (az alapállapotba való visszatérés sebességén) alapuló modell szerint a két fogalmat az alábbiak szerint definiálhatjuk:

- A diszturbancia egy olyan hatás, ami vagy alkalomszerűen éri a rendszert, vagy periodikusan, de amennyiben periodikusan jelentkezik, a két hatás közötti idő hosszabb, mint amennyi a rendszer adott változójának eredeti állapotba történő visszatéréséhez szükséges.
- A stressz folytonosan jelenlévő, vagy nagy frekvenciájú periodikus hatás. Ez utóbbi esetben azonban a két hatás közötti idő rövidebb, mint a visszatérési idő.

Példákkal igazoltuk, hogy egyetlen környezeti változó sem tekinthető „a priori” stressznek, vagy diszturbanciának, mert minden esetben tekintetbe kell venni a hatás folytonos, vagy periodikus jellegét és a fogadó rendszer válaszát is.

dc_1135_15

A fenti definíciók alkalmazásával könnyebben értelmezhetők olyan az ökológia olyan meghatározó modelljei, mint a Grime (1974) által javasolt CSR-teória, a Connel féle köztes diszturbancia elmélet (1978), vagy azok a jelenségek, amikor a folyamatos terhelés alatt álló rendszereknél a terhelés időszakos megszűnése idézi elő a diszturbanciát Chorus & Schlag, 1993).

Az ökológiai állapot értékelés kapcsán fontos kiemelni, hogy minősítő rendszereket kizárólag stressz jellegű terhelésekre lehet kialakítani, amit a hidrobiológiában többnyire a növényi tápanyag, ill., szervesanyag-terhelés, savasodás, bizonyos hidromorfológiai beavatkozások, vagy a nehezebben megfogható, de szintén folytonos terhelésként értelmezhető tóhasználat, ill. rekreációs célú használat idéz elő.

dc_1135_15

AZ ÉRTEKEZÉS TÉZISEI

Hazai sekély állóvizek fitoplanktonjának mennyiségi és minőségi elemzésével igazoltam, hogy a hidromorfológiai szempontok alapján definiálható 16 tótípus a biomassza alapján négy típusra különíthető el, melyek a hipertróf-mezotróf skálán helyezkednek el. Kimutattam, hogy a fitoplankton összetételében meglévő különbségek alapján a típusok elválása nem egyértelmű, mert hasonló összetételű planktonkép alakulhat ki lényegesen eltérő hidromorfológiai tótípusokban.

Egy hipertróf horgásztóban bekövetkezett halpusztulás következményeinek bemutatásával, ill. hazai állóvizek fitoplankton biomassza – terhelés kapcsolatának vizsgálatával igazoltam, hogy a rendszerek nemcsak a forrás, hanem a fogyasztók irányából is kontrolláltak, így a fitoplankton biomasszájának becslésére csak olyan modell használható, melybe mind a tápanyagok, mind pedig a fogyasztók mennyisége is beépítésre kerül.

Állóvizeink rétegzettségi mintázatának vizsgálata során bizonyítottam, hogy a meghajtási út hosszának szerepe van a metalimnion mélységének és a felső kevert réteg vastagságának kialakításában is. Méréseimmel igazoltam, hogy a széltől védett, kis felületű, állóvizeink lineárisan rétegződhetnek, ami jelentős mértékben hozzájárul egyes fitoplankton szervezetek foltszerű térbeli előfordulásához.

dc_1135_15

A tavi fitoplankton funkcionális csoportjainak folyóvízi adaptációjával olyan módszert fejlesztettem ki, ami alkalmas a vízfolyások ökológiai állapotának értékelésére.

A fitoplankton biomassza és diverzitás kapcsolatának vizsgálata során bizonyítottam, hogy eltérően a tavaknál tapasztalható unimodális összefüggéstől, a diverzitás a potamális vízfolyásoknál csökkenő, míg a ritrális vízfolyásoknál növekvő tendenciát mutat az oligotróf-hipertróf tartományban.

Egy az ökológiai rendszereket érő hatások és válaszok frekvenciáján alapuló modell segítségével egzakt definícióját adtam a stressz és diszturbancia fogalompárnak. Igazoltam, hogy ez a fogalmi tisztázás segíti az ökológia általános modelljeinek és releváns jelenségeinek megértését.

dc_1135_15

AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT KÖZLEMÉNYEK

Borics, G., Lukács, B. A, Grigorszky, I., László-Nagy, Zs., G-Tóth, L., Bolgovics, Á., Szabó, S., Görgényi, J., Várbíró, G. 2014. Phytoplankton-based shallow lake types in the Carpathian basin: steps towards a bottom-up typology. Fundamental and Applied Limnology. 184: 23-24.)

Borics, G., Abonyi, A., Várbíró, G., Padisák, J. & T-Krasznai, E. 2015. Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. Inland Waters 5(2): 173-186.

Borics, G., Abonyi, A., Krasznai, E., Várbíró, G., Grigorszky, I., Szabó, S., Deák, Cs. & Tóthmérész, B., 2011. Small-scale patchiness of the phytoplankton in a lentic oxbow. J. Plankton Research 33: 973–981.

Borics, G., Grigorszky, I., Szabó, S. & Padisák, J. 2000. Phytoplankton associations under changing pattern of bottom-up vs. top-down control in a small hypertrophic fishpond in East Hungary. Hydrobiologia 424: 79–90.

Borics, G., Nagy, L., Miron, S., Grigorszky, I., László-Nagy, Zs., Lukács, B. A., G-Tóth, L., Várbíró, G., 2013. Which factors affect phytoplankton biomass in shallow eutrophic lakes? Hydrobiológia 714, 93–104.

dc_1135_15

Borics, G., Várbíró, G., Grigorszky, I., Krasznai, E., Szabó, S. & Kiss, K. T. 2007. A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers. – Arch. Hydrobiologia. Suppl. 161/3-4, Large Rivers 17: 465–486.

Borics, G., Görgényi, J., Grigorszky, I., László-Nagy, Zs., Tóthmérész, B., Krasznai, E., Várbíró, G. 2014. The role of phytoplankton diversity metrics in shallow lake and river quality. Ecological Indicators 45: 28-36.

Borics, G., Várbíró, G., Padisák, J., 2013. Disturbance and stress - different meanings in ecological dynamics? Hydrobiologia 711: 1–7.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Most, immár huszonöt év távlatából visszatekintve, úgy gondolom, adósa vagyok az egykori Kossuth Lajos Tudományegyetem szellemiségének és az azt képviselő oktatóknak, akik munkája formálta tudományos szemléletmódomat és kialakította az ökológiához való vonzódásomat.

Kutatói életpályám nem a szokásos módon indult, hiszen az elmúlt huszonöt évből húszat az államigazgatásban, a Tiszántúli Környezetvédelmi Felügyelőség laboratóriumában töltöttem, mint a vizek állapotát monitorozó biológus. Hálával tartozom vezetőimnek Dr. Pádár Istvánnak és Balogh Csabának, hogy olyan

dc_1135_15

laboratóriumot hoztak létre, melyben a hivatali elvárások mellett a tudományos kérdéseim megválaszolásának is tere lehetett, segítették szakmai fejlődésemet és olykor maguk is aktívan részt vettek vizsgálataimban.
A hidrobiológia iránti érdeklődésemet Dr. Lakatos Gyulának köszönhetem, aki mellett egyetemistaként bekapcsolódhattam lápok és tavak vizsgálatába, s aki egyetemi disszertációm és PhD dolgozatom kutatásaihoz is segítséget nyújtott.
Az algológiai taxonómiai ismereteim jelentős részét azoknak a kurzusoknak köszönhetem, melyeket nagy szívvel és odaadással Dr. Kiss Keve Tihamér és Dr. Ács Éva szerveztek, s amiken 1992. és 2005. között volt lehetőségem részt venni. Kevének kell köszönnöm azt a segítséget, amit egykor a PhD dolgozatom elkészítésekor és később, főként a folyókkal kapcsolatos kutatásaim során kaptam és kapok tőle.
Hálával tartozom Dr. Padisák Juditnak, aki a kilencvenes évek végétől kezdődően számos olyan kutatásba vont be, melyekből rengeteget tanulhattam, és akinek eredményeim publikálásához nyújtott gyakorlati útmutatásai nélkülözhetetlenek voltak. Kétségbevonhatatlan kutatói profizmusa, lendülete sokaknak, s így nekem is példaként szolgált.

Tudományos közleményeim java részét és doktori disszertációmat is az MTA Tisza-kutató Osztály dolgozójaként írhattam. Abban, hogy ez így történhetett elévülhetetlen érdemei vannak Dr. Dévai Györgynek, aki

dc_1135_15

több mint egy évtizeden keresztül minden lehetséges fórumon kiállt és érvelt a Tisza-kutatás intézményes formájának létrehozása mellett, egykori osztályvezetőnknek Dr. G-Tóth Lászlónak, aki a Tisza-kutatás tartalmas és átfogó koncepcióját mutatva az Akadémia felé, segítette a döntéshozókat és Dr. Bíró Péter akadémikusnak, aki a Balatoni Limnológiai Kutatóintézet igazgatójaként intézményi hátteret biztosított számunkra, bízott Osztályunk sikerében és bennünket is biztatott a közös munkára. Őket illeti köszönet azért, hogy most, egy jó hangulatú, tudományos teljesítményét tekintve is produktív intézmény kutatójaként írhatom e sorokat, s nem egy mára már sajnos hervadó mérőhálózatban vívom szélmalomharcomat.

Különösen sok segítséget kaptam az elmúlt évek során barátaimtól, Dr. Grigorszky Istvántól és Dr. Szabó Sándortól, Dr. Krasznai Enikőtől, valamint Dr. Ács Évától és Dr. Tóthmérész Bélától, akiktől sokat tanulhattam és öröm volt velük együtt dolgozni. Alig hiszem, hogy e disszertáció megszülethetett volna Dr. Várbíró Gábor nélkül, aki adataimat adatbázisba rendezte és az adatok statisztikai feldolgozásában nyújtott folyamatos, pótolhatatlan segítséget.

Bár disszertációm címlapja egyedül az én nevemet tünteti fel szerzőként, közleményeimet szerzőtársaimmal együtt jelentettem meg, s így közvetve mindannyian hozzájárultak elkészítéséhez. Nem áll módomban minden

dc_1135_15

szerzőtársamnak név szerint köszönetet mondani, hiszen számuk több mint 180, de hálával tartozom nekik is.

Köszönettel tartozom Bodnár Gabriellának, aki munkájával a disszertációm összerakásának idegőrlő és unalmas technikai részén segített át. Kigyomlálta a stilisztikai és nyelvtani hibákat, és konstruktív javaslatokat tett körmondataim újrafogalmazására, nagy segítséget nyújtva a kézirat végső formájának kialakításához.

Legnagyobb hálával szüleimnek és feleségemnek Csige Gabriellának tartozom, akinek erőn felüli igyekezete számos terhet vett le vállamról az elmúlt években. Köszönettel tartozom gyermekeimnek, Fáncsinak és Petinek türelmükért. Úgy érzem kiváltképp adósa vagyok kicsi fiamnak, Daninak is, akinek nem mondhatok köszönetet türelméért, mert olyan neki még nincsen, de sajnálom, hogy ez idáig kevesebbet kapott belőlem, mint szerettem volna. Mostantól ez másként lesz, ígérem.

dc_1135_15

A TÉZISBEN IDÉZETT IRODALMI HIVATKOZÁSOK JEGYZÉKE

Borics, G., A. Abonyi, E. Krasznai, G. Várbíró, I. Grigorszky, S. Szabó, C. Deák & B. Tóthmérész, 2011. Small-scale patchiness of the phytoplankton in a lentic oxbow. Journal of Plankton Research 33(6):973-981.

Borics, G., A. Abonyi, G. Várbíró, J. Padisák & E. T-Krasznai, 2015. Lake stratification in the Carpathian basin and its interesting biological consequences. Inland Waters, 5(2), 173-186.

Chorus, I. & G. Schlag, 1993. Importance of intermediate disturbances for species composition and diversity of phytoplankton in two very different Berlin lakes. Hydrobiologia 249: 61–92.

Connell, J., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199, 1304–1310.

Dillon, P. J. & F. H. Rigler, 1974. The phosphorus–chlorophyll relationship in lakes. Limnology and Oceanography 28:792–795.

European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the Council of 23rd October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. Official Journal of the European Communities, 22 December, L 327/1. European Commission, Brussels.

dc_1135_15

Grime, J. P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. Nature 250: 26–31.

Hillebrand, H., C. D. Dürselen, D. Kirschtel, U. Pollingher, T. Zohary, 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. Journal of Phycology 35(2):403–424.

Idso, S. B., 1973. On the concept of lake stability. Limnology and Oceanography 18: 681-683.

Jeppesen, E., J. P. Jensen, M. Søndergaard, T. Lauridsen & F. Landkildehus, 2000. Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes. Changes along a phosphorus gradient. Freshwater Biology 45: 201–218.

Kalf, J., 1991. On the teaching and funding of limnology. Limnology and oceanography, 36 (7): 1499-1501.

Kalff, J., 2002. Limnology. Inland Water Ecosystems. 592 pp Prentice Hall.

Kolkwitz, R. and Marsson, M., 1909. Ökologie der tierischen Saprobien. Beiträge zur Lehre von der biologischen Gewässerbeurteilung. Int. Revue ges. Hydrobiol. Hydrogr. 2:126–152.

Lund, J. W. G., C. Kipling & E. D. Le Cren, 1958. The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. Hydrobiologia 11: 143–170.

Moss, B., D. Stephen, C. Alvarez, E. Becares, W. V. D. Bund, S. Collings, E. V. Donk, E. D. Eyto, T. Feldmann, C. Fernández-Aláez, M. Fernández-Aláez, R. J. Franken, F. García-Criado, E. M.

dc_1135_15

Gross, M. Gyllström, L. A. Hansson, K. Irvine, A. Järvalt, J. P. Jensen, E. Jeppesen, T. Kairesalo, R. Kornijów, T. Krause, H. Künnap, A. Laas, E. Lill, B. Lorens, H. Luup, M. Rosa Miracle, P. Noges, T. Noges, M. Nykänen, I. Ott, W. Peczula, E. T. Peeters, G. Phillips, S. Romo, V. Russell, J. Salujoe, M. Scheffer, K. Siewertsen, H. Smal, C. Tesch, H. Timm, L. Tuvikene, I. Tonno, T. Virro, E. Vicente & D. Wilson, 2003: The determination of ecological status in shallow lakes - a tested system (ECOFRAME) for implementation of the European Water Framework Directive. - Aquat. Conserv.: Marine and Freshwater Ecosystems 13: 507–549. doi:10.1002/aqc.592.

Phillips, G., O. P. Pietilainen, L. Carvalho, A. Solimini, A. Lyche Solheim & A. C. Cardoso, 2008. Chlorophyll–nutrient relationships of different lake types using a large European dataset. Aquatic Ecology 42(2): 213–226.

Rényi, A. 1961. On Measures of Entropy and Information. Berkeley Symp. on Math. Statist. and Prob., Proc. Fourth Berkeley Symp. on Math. Statist. and Prob., Vol. 1. Univ. of Calif. Press, 1961, 547–561.

Schindler, D. W. (1978). Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. Limnology and Oceanography, 23(3), 478-486.

dc_1135_15

Schmidt, W. 1928. Über Temperatur and Stabilitätsverhaltnisse von Seen. Geographiska Annaler 10: 145–177.

Shannon, C. E., 1948. A mathematical theory of communication. - The Bell System Technical Journal 27: 379–423.

Simpson, E. H., 1949. Measurement of diversity. Nature 163: 433–471.

Tóthmérész, B., 1993. NUCOSA 1.0: Number cruncher for community Studies and other ecological applications. Abstracta Botanica 7: 283–287.

Tóthmérész, B., 1998. On the characterization of scale-dependent diversity. Abstracta Botanica 22. 149–156.

Utermöhl, H., 1958. Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. Mitteilunger der internationale Vereinigunk für theoretische und angewandte Limnologie 9:1–38.

Vollenweider, R. A., 1968. Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. Representative Organization for Economic Cooperation and Development, Paris, DAS/CSI/68.27, 192 pp.; Annex, 21 pp.; Bibliography, 61 pp.

Vollenweider, R. A. & J. Kerekes, 1980. Loading concept as basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results of the OECD Programme

dc_1135_15

on Eutrophication. Progress in Water Technology, 12, 5-38.

Debrecen, 2016.01.19.

……..
Borics Gábor
Tudományos Főmunkatárs