

Ecology of Lake Balaton/ A Balaton ökológiája

MTA BLKI Elektronikus folyóirata

2011. 1(1): 61-75.



A FITOPLANKTON DIVERZITÁSA A BALATONBAN: A FAJÖSSZETÉLTŐL A FUNKCIONÁLIS DIVERZITÁSIG

Pálffy Károly*, Vörös Lajos

MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézet, 8237 Tihany, Klebelsberg Kuno u. 3.

*pkaroly@tres.blki.hu

Kulcsszavak: fitoplankton, trofitás, diverzitás, funkcionális csoportok

Kivonat: A Balatonnal kapcsolatban több évtizede folyó algológiai kutatásoknak köszönhetően napjainkra meglehetősen nagy mennyiségű ismeretanyaggal rendelkezünk a tó fitoplanktonjáról, trofikus állapotáról, vízminőségéről. Szem előtt tartva az eddig összegyűlt ismeretek sokrétűségét, jelen cikkben a fitoplankton diverzitás vizsgálati eredményeinek áttekintését, összehasonlítását tűztük célul, külön figyelmet fordítva a diverzitás és a tó trofikus állapotának tér- és időbeli változásaira. Az 1970-es évektől a 90-es évek második feléig tartó eutrofizációs folyamatok, majd az azt követő fokozatos vízminőség javulás során a Balatonban a fitoplankton mind biomassza, mind fajösszetétel tekintetében jelentős változásokon ment keresztül. A diverzitás esetében a taxonómiai elveken alapuló vizsgálatok mellett számos olyan megközelítés is napvilágot látott, amelyek célja a leírt változások és a közösségekben zajló folyamatok közötti ok-okozati összefüggések feltárása. Ide sorolhatjuk azt a manapság egyre szélesebb körben elterjedt nézetet is, miszerint az ún. funkcionális diverzitás a hagyományos fajdiverzitásnál hatékonyabb eszközként szolgálhat az ökológiai folyamatok megértéséhez. Ilyen vonatkozásban a Balatonon első ízben a Reynolds-féle funkcionális osztályozást alkalmazták, melynek lényege, hogy a planktonikus algákat adaptív tulajdonságaik és érzékenységük szerint különböző csoportokba sorolja. Ettől némileg eltér az a felfogás, amely a közösségekben előforduló fajok ökológiai szempontból lényeges kulcstulajdonságain (sejtméret, mozgóképesség, N₂-kötés, stb.) alapul. Mivel a Balatont ilyen szempontból korábban nem vizsgálták, célunk volt annak megállapítása, hogy ha a tóban megfigyelt fitoplankton közösségeket kulcstulajdonságok szerint funkcionális csoportokra bontjuk, a csoportok diverzitása milyen mintázatot mutat a Balaton két eltérő trofitású medencéjében. Eredményeink szerint az így meghatározott diverzitás előnye a Balaton esetében is kimutatható, legszembetűnőbben az eutróf állapotot tükröző, nyári fonalas cianobaktérium dominancia időszakában. A kapott eltérések jól szemléltetik, hogy a funkcionális diverzitás a fajdiverzitásnál érzékenyebben reagál a fitoplankton közösségekben zajló folyamatokra.

Bevezetés

Egy adott élőhelyen előforduló életközösség változatosságának, biodiverzitásának vizsgálata a korunkban tapasztalható, egyre nagyobb méreteket öltő fajpusztulás miatt kiemelt szerepet kap az ökológiai kutatásokban. A diverzitás mértékét a vizsgált élőlénycsoportok taxonómiai összetétele, az alkalmazott mintavételi és számítási módszer (pl. TILMAN *et al.*, 1997), továbbá az élőhely, mint az élőlényeket érő fizikai, kémiai és biológiai tényezőket magába foglaló környezet egyaránt befolyásolhatja (pl. LONGHI & BEISNER, 2010).

Fitoplankton közösségek tanulmányozása e tekintetben viszonylag nagy múltra tekint vissza, akár tengeri, akár édesvízi algák képezik a vizsgálat tárgyát. Legnagyobb kiterjedésű hazai tavunk, a Balaton sem kivétel ez alól, a benne előforduló planktonikus algák mennyiségi változásainak nyomon követése az 1930-as években kezdődött (ENTZ *et al.*, 1937).

Jelen munkánkban a fitoplankton diverzitásának vizsgálati módszereit és eredményeit összegezzük és hasonlítjuk össze, különös tekintettel a Balaton alga közösségeiben feltárt rövid és hosszú távú változásokra. Továbbá bemutatjuk, hogy a diverzitás milyen összefüggésben van a tó trofikus állapotával, vízminőségével. Az e tárgyban végzett kutatások túlnyomó része taxonómiai megfontolások figyelembe vételével történt, ezzel szemben a napjainkban egyre elterjedtebb, kulcstulajdonságok szerinti funkcionális csoportosítás alkalmazására a Balaton esetében még nem került sor. Ezért kvalitatív és kvantitatív fitoplankton vizsgálataink eredményei alapján külön fejezetben mutatjuk be az így meghatározható diverzitás jellegzetességeit és a vízminősítésben felhasználható előnyeit.

Az eutrofizáció és következményei a Balatonban

A Balatonban a fitoplankton biomassza, mint a trofitás egyik mércéjének szezonális változása általában unimodális vagy bimodális jelleget mutat, évente rendre augusztus-szeptember táján éri el maximumát, a csúcsok abszolút értéke pedig jól tükrözi a tó trofikus állapotát (PADISÁK *et al.*, 2010). Az 1970-es évektől tapasztalt nagy külső tápanyagterhelés eredményeként nyaranta a fitoplankton biomassza erőteljes növekedése volt megfigyelhető, ugyanakkor a korábban jellemző tavaszi csúcs az esetek többségében hiányzott a biomassza éves ciklusából. Az így kialakult eutrofizáció során először az eukarióta algák biomasszája növekedett, a 70-es évek közepétől viszont a fonalas N₂-kötő cianobaktériumok (*Aphanizomenon flos-aque*, *Aphanizomenon issatschenkoi*, *Anabaena spiroides*, *Anabaena aphanizomenoides*,) tömegprodukcója vált uralkodóvá (VÖRÖS & NAGY GÖDE, 1993), melyhez nagyban hozzájárult a megemelkedett foszforterhelés következtében kialakuló nitrogénlimitáltság. Az így keletkező nagy mennyiségű alga biomassza ősszel gyors hanyatlásnak indul, ehhez elsősorban a tápanyagforrások kimerülése, az önárnyékolás, illetve a vízhőmérséklet és a fotoszintetikusan aktív sugárzás csökkenése vezet (G.-TÓTH & PADISÁK, 1986).

Trofitás tekintetében a Balaton területe nem mutat egységes képet, és a fitoplankton fajösszetételében is térbeli eltérések figyelhetők meg. Ennek megfelelően a tó hossztengegye mentén eutróf, nagyobb alga biomasszát produkáló állapotok elsősorban a tó nyugati részét jellemzik, majd keleti irányban a trofitás fokozatos csökkenése tapasztalható. Mindez már egy 1978-79-ben készült felmérésből is kiderült (VÖRÖS & NÉMETH, 1980), mely során azt találták, hogy míg tavasszal mindkét tórészen a Centrales rendbe tartozó kovamoszatok voltak a domináns fajok, addig a nyári fitoplankton összetétel már változékonyabb képet mutatott. A keleti medencében a *Snowella lacustris*, a

Ceratium hirundinella, valamint a *Botryococcus braunii* dominanciája jellemezte a közösséget, ugyanakkor a nyugati medencében az eutrofizáció fokozódásának köszönhetően már fonalas cianobaktérium fajok (*Aphanizomenon flos-aque*, *A. issatschenkoi*, *Anabaena spiroides*, *A. aphanizomenoides*, stb.) voltak túlsúlyban. Az említett cianobaktérium fajok mellett az eutrofizáció egyik legszembetűnőbb jelensége egy a tó fitoplanktonjában új elemként megjelenő, fonalas N₂-kötő cianobaktérium, a *Cylindrospermopsis raciborskii* rendszertelenül előforduló nyári vízvirágzása volt (G.-TÓTH & PADISÁK, 1986).

A vízminőség javulása

A vízminőségvédelmi nagyberuházások (korszerű szennyvíztisztítók, körcsatorna, víztározók) eredményeként a Keszthelyi-medence biológiailag hozzáférhető foszfor terhelése a 80-as évekhez képest jelentősen csökkent, ennek köszönhetően az 1990-es évek második felétől a tó trofikus állapota fokozatosan javult. A foszfor terhelés csökkenése révén csökkent a N₂-kötő cianobaktériumok biomasszája, míg a nem N₂-kötők mennyisége a N/P arány szerint alakult. Kivételt képez a *C. raciborskii*, melynek mennyisége az említett változásokkal nem mutatott összefüggést (PADISÁK & ISTVÁNOVICS, 1997). A tapasztalt változások jól szemléltetik a cianobaktériumok adaptációs stratégiáinak nagyfokú változatosságát.

Az eutrofizálódás, majd a trofitási fok mérséklődésének folyamata jól nyomon követhető a fitoplankton éves biomassza átlagának változásában is (PADISÁK & REYNOLDS, 1998). A tóra jellemző trofikus gradiens elsősorban a keleti és a nyugati tórész eltérő késő nyári biomassza maximumaiban nyilvánul meg, ugyanakkor egymást követő évek között is tekintélyes különbségek fordulhatnak elő. Ennek ellenére a 90-es évek második felétől az eutróf területeken a trofitás szintjének lassú mérséklődése figyelhető meg. A cianobaktériumok késő nyári részaránya a teljes fitoplankton biomassza változásához hasonló trendet mutat, de kevésbé éles különbségekkel az egyes évek és tórészek között.

A tó vízminőségének javulása a 2000-es években is folytatódott, bár a korábban jellemző variabilitás továbbra is megmaradt. Míg 2001-ben a fitoplankton ismételt bimodális szezonális dinamikát mutatott tavaszi kovaalga és nyári-őszi cianobaktérium dominanciával (PADISÁK, 2002), 2002 és 2004 között a biomassza alakulása ismét monomodális jelleget öltött nyárvégi maximummal, hol erőteljesebb, hol mérsékeltebb cianobaktérium tömegprodukciónal (PADISÁK *et al.*, 2003, 2004, 2005).

A fitoplankton fajösszetételének és diverzitásának változása

Az évtizedek során történt változások a fitoplankton biomasszáján túlmenően annak fajösszetételében, biodiverzitásában is megmutatkoztak (PADISÁK & SZABÓ, 1997), melyek a tó különböző területeit eltérően érintették. A fajösszetétel változásáról PADISÁK & REYNOLDS (1998) megállapították, hogy az eukarióta algaflórát a tóban végbement folyamatok nem befolyásolták számottevő mértékben, mert a fajok relatív gyakorisága ugyan változott az évek során, az új fajok megjelenése, illetve korábbiak teljes eltűnése ritkán fordult elő. Másképp alakult a kép a cianobaktériumok esetében, összetételük a környezeti változásokkal párhuzamosan módosult. Az eutrofizálódás kezdetén a Keszthelyi-medencében számos új, többnyire eredetileg trópusi, szubtrópusi elterjedésű faj jelent meg, melyek az ezt követő 15-20 évben a nyári algaflóra jellemző elemévé váltak. Az eutrofizáció visszafordítását célzó beavatkozások eredményeként a 90-es évek második felében ugyanakkor északi mérsékelt övi elterjedésű fajok halmozott megjelenése,

vagy újbóli előfordulása volt megfigyelhető (*Anabaena compacta*, *Anabaena circinalis*, *Aphanizomenon gracile*). Mindemellett a vízminőség javulása óta a nyári biomassza csúcs során az összetétel az időjárási viszonyoknak megfelelően elég változékony módon alakulhat, a 90-es években két jellegzetes mintázat volt megfigyelhető. A szukcesszió során vagy a *C. raciborskii* vált domináns elemmé, vagy az eutrofizálódást megelőző időszak jellegzetes közössége alakult ki (*C. hirundinella*, *Aphanizomenon sp.*, *S. lacustris*), alkalmanként meroplanktonikus kovaalgákkal kiegészülve.

Az elvégzett hidrobiológiai kutatásoknak köszönhetően a Balatonban a fitoplanktont érintő változásokon túlmenően, a közösségek összetételét, mintázatát befolyásoló tényezőkről is számos információ áll rendelkezésre. Így például 1994 és 2006 között gyűjtött adatok alapján megállapították, hogy a fitoplankton biomassza alakulása főként a tápanyag ellátottságtól, a zooplankton szűrésétől és a parazitizmus mértékétől függ, télen azonban a fizikai tényezők, elsősorban az alacsony hőmérséklet hatása válik mérvadóvá (PADISÁK *et al.*, 2010). A téli időszak után a hőmérséklet emelkedésével, azaz a fizikai korlát háttérbe szorulásával újra a biológiai tényezők kerültek előtérbe. Másképp fogalmazva, a téli alga együttesekben túlnyomórészt fizikai tényezők szabják meg a szelekciót, mely a közösséget alkotó fajok egyedi adaptációs képességén alapszik. Ebben az esetben a dominancia mintázatát elsősorban a pillanatnyi meteorológiai körülmények határozzák meg. Nyáron a fitoplankton szukcesszióját viszont inkább az interspecifikus kölcsönhatások szabják meg, mely a fajösszetétel karakterisztikus módosulását eredményezi. E jellegzetes változásra jó példa az *Anabaena/Aphanizomenon* → *Cylindrospermopsis* → *Planktothrix* szukcesszió sor (PADISÁK, *et al.*, 2010).

A fitoplankton vonatkozásában gyakran találkozhatunk olyan megállapításokkal az irodalomban, melyek szerint a trofitás növekedésével a közösség diverzitása csökkenő tendenciát mutat (JACOBSEN & SIMONSEN, 1993; DUARTE *et al.*, 2006). Hasonló megfigyelések a Balaton esetében is történtek. VÖRÖS & NÉMETH (1980) 1978-79-ben végzett vizsgálatain során a biomassza és a fajdiverzitás között nem talált szoros összefüggést, azonban a nagyobb trofitású (középső és nyugati) területeken rendre nagyobb diverzitás értékek adódtak. E jelenségből a szerzők arra a következtetésre jutottak, hogy a Balatonban az eutrofizáció még nem érte el azt a fokot, amely felett a biomassza további emelkedését a fitoplankton fajszámának és diverzitásának számottevő csökkenése kísérné.

Mivel a tó trofikus állapota kimondottan a nyári biomassza maximumok kialakulásakor érezteti hatását, a diverzitás és a trofitás közötti összefüggés is leginkább ebben az időszakban érhető tetten. Ennek megfelelően bizonyos években a N₂-kötő cianobaktériumok tömeges megjelenésével mind a diverzitás, mind az egyenletesség markánsan csökkent, majd abundanciájuk csökkenésével értékük ismét megnőtt (PADISÁK *et al.*, 1998; PADISÁK, 2002). Azokban az esetekben ugyanakkor, amikor a maximumhoz sok faj járult hozzá egy időben, értelemszerűen nem alakult ki alacsony diverzitású állapot, mely arra utal, hogy a fajdiverzitás trofitástól való függése fenntartásokkal kezelendő. Ezt támasztja alá az a megfigyelés is, miszerint a nyári tömegprodukción idején a Balaton hossz tengelye mentén a trofikus gradienshez hasonló jelentős és tendenciaszerű térbeli változások a fajdiverzitásban nem mutatkoztak (PADISÁK, 2002; PADISÁK *et al.*, 2004, 2005). Mindez azt sugallja, hogy a taxonómiai megfontolásokon alapuló diverzitásszámítás ökológiai léptékű folyamatok értelmezésére, feltárására való alkalmazhatósága meglehetősen korlátozott, melyre már számos életközösség vizsgálata során fény derült. E felismerés számos alternatív, a biológiai sokféleség és a közösségekben zajló események leírására alkalmasabbnak bizonyuló metodológia kidolgozásához vezetett.

A zavarás hatása a fitoplankton diverzitására

A fitoplankton diverzitás változásának törvényszerűségeivel kapcsolatos elméletek közé sorolhatjuk CONNELL (1978) köztes diszturbancia elméletét is, mely értelmében egy adott élőhelyen tartósan magas fajdiverzitás csak abban az esetben fordulhat elő, ha a rendszeresen fellépő környezeti változások okozta nagymértékű zavaró hatások következtében az életközösség nem kerül egyensúlyi állapotba. Ezt a periodicitást sejtető összefüggést a Balaton esetében is megfigyelték (PADISÁK, 1993). Az 1970-es évek második felében végzett vizsgálatok szerint, ha a nagymértékű zavarást jelentő viharok között 10-15 nap telt el, a fitoplankton fajösszetételének változása ismétlődő mintázatot mutatott. Hasonló megfigyelést tettek 1980-ban is: azokban az időszakokban, amikor a fajösszetétel alakulásában egyértelmű trend nem mutatkozott, a diverzitás 5-13 napos periódusokban, hullámszerűen változott. Ez a változás az időjárás változékonyságával mutatott összefüggést, szeles napokat követően a diverzitás megnőtt, míg a hőmérséklet csökkenésével mérséklődött. A diverzitás az egyenletesség változását követte, ami azt jelenti, hogy a változás elsősorban fajösszetételbeli okokra vezethető vissza. A nagy variabilitású időszakokat néhány napos "nyugalmi" periódusok váltották, mely összhangban van PADISÁK *et al.* (1988) megállapításával, miszerint a K-stratégista fajok dominanciájának kialakulásához 10-15 napos nyugalmi időszakok szükségesek.

A köztes diszturbanciával jellemezhető időszakokon túl a fitoplankton diverzitásának éves ciklusában további, drasztikus változások is jellegzetesnek tekinthetők. Ilyen például az 1980 júliusában bekövetkezett nagymértékű diverzitáscsökkenés, mely egybeesett a *Bosmina longirostris* ágascsapú rák felszaporodásának köszönhető "tisza vízű" állapottal. Szintén tekintélyes mértékű változás ment végbe a tavaszi egyensúlyi állapot vége felé. Ebben az időszakban az addig domináns *Synedra acus* var. *radians* mellett két fonalas cianobaktérium faj, az *Aphanizomenon flos-aquae* és a *Lyngbya limnetica* biomassza részesedése fokozatosan növekedett. Az így kialakult, három faj dominanciájával jellemezhető egyensúlyi állapot a diverzitás értékének növekedését eredményezte. Ősz közepe táján, a hőmérséklet csökkenése ismét a diverzitás erőteljes csökkenését idézte elő, mely a fitoplankton szukcessziójára gyakorolt klimatikus hatást tükrözi. A drasztikus csökkenés időszakaiban az egyenletesség és a fajszám is csökkent.

Meteorológiaiailag kivételesnek számító években a fitoplankton közösség dinamikája jelentősen eltérő képet mutathat. 1982-ben a szélsőségesen csapadékos (következésképp nagyobb külső tápanyagterheléssel járó) július és augusztus után késő nyáron, kora ősszel időjárás tekintetében kimondottan nyugalmas időszak következett, mely különösen kedvezett a *C. raciborskii* elszaporodásának. Az előidézett vízvirágzás során a Siófoki-medencében az egyéb fajok abundanciájának részaránya 10% alá csökkent (G.-TÓTH & PADISÁK, 1986). A *C. raciborskii* fitoplankton biomasszából való részesedésének emelkedésével párhuzamosan csökkent a fajdiverzitás, mely elsősorban az egyenletesség csökkenéséből következett.

A Balatonban a fitoplankton közösség fajösszetétele szélcsendes időben mélység szerinti rétegzettséget mutathat, azonban a rendszeresen előforduló erős szél okozta hullámozás a vízoszlop felkeveredését, a domináns fajok relatív abundanciájának változását okozza (PADISÁK *et al.*, 1990). Megfigyelték, hogy a nyári viharok után először a kis sejtméretű fajok szaporodnak el, majd néhány nap elteltével a nagyméretű fajok kerülnek előtérbe (PADISÁK *et al.*, 1988).

A köztes diszturbancia elmélet helytállóságát más víztestek esetében is igazolták. Egy eutróf tó fitoplanktonjával kapcsolatban WEITHOFF *et al.* (2001) azt találták, hogy nagyfokú diverzitás az átmeneti, kevésbé stabil állapotokra volt jellemző, ugyanakkor a hirtelen bekövetkező, drasztikus változások, valamint a hosszabb időtartamú, stabil ál-

lapotok során alacsonyabb diverzitás értékek jelentkeztek. Ezen túlmenően lényeges megállapításuk, hogy amennyiben a fajokat un. funkcionális csoportokra osztották, az ebből kapott diverzitás a fajdiverzitásnál szorosabb összefüggést mutatott a változások intenzitásával, tehát ez a megközelítés alkalmasabb a köztes diszturbancia elmélet terepi adatokkal való alátámasztására.

A diverzitás funkcionális megközelítései

Ha funkcionális csoportokról, diverzitásról beszélünk, az általában azt jelenti, hogy egy adott közösség biológiai sokféleségét nem pusztán az abban előforduló fajok száma és mennyiségi arányai alapján próbáljuk leírni, meghatározni, hanem figyelembe vesszük a fajok közösségben betöltött szerepét, ökológiai szempontból releváns tulajdonságait is. A Balaton esetében az első ide kapcsolódó tanulmány a fitoplankton un. "ökológiai memóriájának" a funkcióját vizsgálta (PADISÁK, 1992). Az 1980-ban végzett vizsgálat során a Keszthelyi öböl vizében megközelítőleg 300 planktonikus algafajt találtak, melynek túlnyomó hányadát ritkán előforduló taxonok tették ki. A nagy, mintegy 33% feletti relatív gyakoriságú fajoknál megfigyelték, hogy a szukcesszió adott fázisában egyszerre háromnál több nem fordult elő. Ezen fajok egy része hosszabb időtartamon keresztül is együttes dominanciát, kompetitív egyensúlyi állapotot produkált. Ez jellemezte a *L. limnetica* és a *S. acus* var. *radians* tavaszi megjelenését, illetve késő nyáron, ősszel a *Nitzschia* sp. és a kisméretű centrikus kovaalgák, mint önálló csoport koegzisztenciáját.

Megfigyelték továbbá, hogy a fajok kétharmadának időbeli eloszlása egyenletes volt, míg a többi gyakorisága ideiglenes csúcsokat mutatott. Megállapították, hogy a mintegy száz 0,05%-nál nagyobb relatív gyakoriságú faj jól jellemzi a közösség környezeti változásokra adott válaszreakcióit. A fennmaradók fele időben és térben random módon eloszló, tápanyagokkal jól ellátott környezetben gyorsan szaporodó faj, másik fele a fitoplankton "ökológiai memóriáját" képezi. Ez utóbbiak képviselik a közösség múltbeli állapotából, állapotváltozásaiból visszamaradt taxonokat, melyek az alga együttes jelenlegi és jövőbeni reakcióira is hatással lehetnek. A tér- és időbeli heterogenitásnak köszönhetően ezek a fajok nem tűnnek el teljes egészében a planktonból, és számukra kedvező viszonyok között kiszoríthatják a szezonális szukcesszió leggyakoribb mintázatára jellemző domináns fajokat. Fontos megemlíteni, hogy a planktonikus fajokon túlmenően a vízmintákban több mint száz, elsősorban perifiton eredetű kovaalga taxont is találtak.

A funkcionális aspektus és a diszturbancia elmélet együttes alkalmazására vállalkoztak HONTI *et al.* (2007), akik a Keszthelyi-medencében végzett méréseik alapján azt találták, hogy a közösség autogén szukcessziója és a környezetben lezajló zavaró hatású események egyaránt fontosak a fitoplankton biomasszájának és összetételének alakulásában. A környezet instabilitásának mértékét kifejező mérőszám alapján beazonosított diszturbanciák kimutatható változásokat okoztak a fitoplankton összetételében, melyet négy különböző pigment összetételű csoport biomassza arányának változásán keresztül követtek nyomon. A négy csoportot a cianobaktériumok, a Chlorophyta és Euglenophyta divíziók algái, az un. "kromofiták" (Heterokontophyta, Dinophyta, Haptophyta), valamint a Cryptophyta divízió tagjai alkották. A szerzők következtetése szerint a tóra jellemző kifejezetten dinamikus környezet korlátozza a közösségek egyensúlyi állapotának előfordulását és időtartamát. Egy-egy faj vagy funkcionális csoport tömegprodukciónak kialakulását lehetővé tevő környezeti körülmények szélsőségesnek tekinthetők, így ennek megfelelően a kiugró biomassza csúcsok viszonylag ritka események, a fitoplankton az év közel 80%-ában alacsony biomasszával jellemezhető,

nagy diverzitású alapállapotban marad. A tömegprodukciók megjelenése és összeomlása az erre hajlamos funkcionális csoportok számára optimális körülmények határértékéin alapuló modellel kellő pontossággal körülírható, becsülhető, ellenben a fitoplankton alapállapotában a modell a dominancia és a biomassza becsülésére nem volt alkalmas.

HONTI *et al.* (2007) általános megállapításai szerint a biomassza maximumok idején domináns fajok mindig egy bizonyos csoportból kerültek ki. A csúcsok közötti alacsony biomasszájú időszakokban egy-egy csoport kezdeti felszaporodása kisebb csúcsokat eredményezett ugyan, melyek még egy jelentősebb biomassza gyarapodás előtt összeomlottak, így pedig a dominancia erősen ingadozó változékonyságát eredményezték. Ez a mintázat azt sugallja, hogy a tömegprodukciók specifikus körülményekhez köthetők, míg a köztes időszakok kaotikus, egymással dominanciáért versengő fajokkal jellemezhető periódusok.

A hőmérséklet és a vertikális extinkciós koefficiens alkotta kétdimenziós térben ábrázolva a vizsgálati időpontokban domináns csoportokat kiderül, hogy egy-egy csoport szaporodása számára milyen körülmények tekinthetők optimálisnak. A tavasszal jellegzetesen előforduló kovaalgák tipikusan alacsony hőmérséklethez adaptálódott r-stratégisták, melyek vízszlopban maradásához megfelelő turbulencia szükséges. Az alacsony hőmérséklet és az alacsony vagy közepes fényextinkció a korai szukcessziós állapotok közösségeit alkotó Chlorophyta és kromofita fajok koncentrált megjelenéséhez biztosít optimális körülményeket. A magas hőmérséklet a cianobaktériumok nyári elszaporodásához köthető, az ilyenkor előforduló alacsony turbulencia mellett függőleges helyváltoztatási képességük kompetitív előnyt jelent. A cianobaktériumok mellett a stressz-toleráns kromofiták, mint például a *C. hirundinella* barázdásmoszat, szintén tipikus képviselői a nyári algaközösségnek. A biomassza maximumok marginális elhelyezkedése azt jelezte, hogy kialakulásuk alapfeltétele egy erős, egyirányú szelekciós nyomás megléte. Következésképp ezek az események ritkák, és olyan specifikus környezeti állapotokhoz köthetők, amelyek egy csoport néhány fajának biztosítanak lehetőséget gyorsabb szaporodásra a többihez képest.

A Reynolds-féle funkcionális fitoplankton csoportok

A planktonikus algák funkcionális osztályozására az elmúlt tíz évben gyakran alkalmazott módszer a REYNOLDS *et al.* (2002) által kidolgozott rendszer. A rendszerben a csoportosítás az alapján történik, hogy milyen fajok fordulnak elő együttesen egy adott jellegzetességekkel bíró élőhelyen, mennyire hasonló toleranciával és érzékenységgel rendelkeznek a környezeti tényezőkkel szemben, melyek a közös adaptív tulajdonságaik. Az osztályozással a szerzők szándéka az ökológiai megfontolásokon túlmenően az volt, hogy vízminőségi kérdésekben esetleges támpontot nyújtson a vízügyi gyakorlatban dolgozó szakemberek számára.

Ez az osztályozás, valamint az általa kimutatható mintázatok a tavak fitoplankton közösségeiben alátámasztják azt a megállapítást, amely szerint a planktonikus algák különböző adaptív tulajdonságai, illetve azok a fajok, amelyekben ezek a tulajdonságok leginkább kifejezésre jutnak, a környezeti feltételeknek mindig egy jól körülhatárolható részhalmazához köthetők. Minél szűkösebbek ezek a feltételek, annál nagyobb a legtoleránsabb fajokat előnyben részesítő szelekciós nyomás. Ez a megközelítés arra a kölcsönösségre vezethető vissza, ami egy-egy faj számára adott környezeti feltételekkel szembeni toleranciát lehetővé tevő ökológiai stratégiák és adaptációs tulajdonságok, valamint e fajok ugyanazon feltételeket nyújtó élőhelyen való szembetűnő előfordulása között fennáll. Ily módon az is behatárolható, hogy egy adott funkcionális csoport mi-

lyen reakcióképességgel bír a különböző élőhelyeken jellemző, illetve egy bizonyos élőhelyen szezonálisan változó környezeti tényezőkkel szemben (REYNOLDS, 2006).

Felszíni vizek minősítése során az alkalmazott módszerek sok esetben az ott előforduló algák összetételén, biomasszáján, elsődleges termelésén alapulnak. REYNOLDS *et al.* (2002) csoportjait felhasználva PADISÁK *et al.* (2006) kidolgoztak egy vízminőségi mérőszámot, az ún. fitoplankton közösségi indexet (Q), mely egy ötfokú skála szerint nyújt információt egy tó ökológiai állapotáról (0-1: rossz; 1-2: elviselhető; 2-3: közepes; 3-4: jó ; 4-5: kiváló).

A Q index értéke szoros összefüggésben van a trofitás állapotával, valamint az eutrofizációval párhuzamosan megjelenő idegen fajok (elsősorban fonalas cianobaktériumok) relatív abundanciájával. Így a hipertrófnak számító 1994-es évben a vegetációs időszakban elviselhető/rossz, télen közepes vagy jó vízminőségi állapotot tükrözött, míg 2003-ban – a cianobaktériumok rövid, augusztus-szeptemberi tömegprodukciónak közepes/elviselhető minőségű időszakát leszámítva – az év jelentős részében jó vagy közepes vízminőséget jelzett. Az index értékének változásában az időbeli változások mellett a Balaton hossz tengelye mentén jellemző trofikus gradiens is tetten érhető.

A fitoplankton közösségi index kiszámításának módja a fajdiverzitás kifejezésére gyakran alkalmazott Shannon-index képletéhez hasonlít, azzal a különbséggel, hogy ebben az esetben fajok helyett a Reynolds-féle csoportok összbioösszetételéből való relatív részesedésének összege szerepel. A módszer fontos eleme még, hogy minden egyes csoporthoz egy 0-tól 5-g terjedő szorzótényezőt rendelnek, így az egyes csoportok részesedése súlyozott módon határozza meg az index értékét. Egy adott csoport szorzótényezője tótípusonként változhat, meghatározása empirikus megfontolások alapján történt (PADISÁK *et al.*, 2006).

Ugyanezt az indexet alkalmazva HAJNAL & PADISÁK (2008) a vizsgálatot kiterjesztette az elmúlt hatvan évben összegyűlt balatoni fitoplankton adatokra, a tó ökológiai állapotában végbement hosszú távú változások feltárása, illetve a trofitás változásával és a jelenlegi vízminőséggel való összehasonlítása céljából. Korábbi eredményeknek megfelelően a mérőszám jól tükrözte a trofitás idő- és térbeli változásait mind az eutrofizálódás, mind a regeneráció időszakában. Az index késő nyári minimuma megerősítette azt az általános megállapítást, miszerint az eutrofizáció ebben az időszakban fejt ki hatását a leginkább, így értelemszerűen a nyári fitoplankton együttesek a trofitás változásának legjobb indikátorai, az augusztus-szeptemberi időszak a legrepresentatívabb az eutrofizáció monitorozása szempontjából. A 2000-es évektől kezdődően az alacsonyabb biomassza ellenére az index alacsony augusztusi értékei a fonalas cianobaktérium fajok továbbra is magas nyári részarányára utaltak.

A fitoplankton funkcionális csoportjai kulcstulajdonságok alapján

REYNOLDS *et al.* (2002) fent említett osztályozása a fajok közös előfordulásán alapszik, ugyanakkor a funkcionális csoportkialakítás ökológiai szempontból lényeges kulcstulajdonságok, ún. "trait"-ek felhasználásával is elvégezhető. A funkcionális tulajdonságok szerinti osztályozás nem új keletű megközelítés, kialakulásának kezdete több mint 50 évvel ezelőttre nyúlik vissza (BAHR, 1982). A funkcionális diverzitás ökológiai folyamatok feltárására történő alkalmazására már több élőlénycsoport, többek között szárazföldi növények (pl. TILMAN *et al.*, 1997), zooplankton (BARNETT *et al.*, 2007), illetve édesvízi halak (pl. ERŐS *et al.*, 2009) esetében is sor került.

Számba véve a fitoplankton funkcionális csoportjait meghatározó tulajdonságokat, az egyik legfontosabb paraméter a sejtméret, melynek több ökológiai funkció meghatá-

rozásában is jelentős szerepe van (WEITHOFF, 2003; LITCHMAN & KLAUSMEIER, 2008; FINKEL *et al.*, 2010). A sejtek térfogata szaporodási rátájukra, fotoszintetikus hatékonyságukra és respirációjukra egyaránt kihat (FINKEL, 2001; KAGAMI & URABE, 2001), a különböző méretű algák tápelem felvételében kimutatható eltérések pedig a felület-térfogat arányban rejlő különbségeknek tulajdoníthatók (pl. HEIN *et al.*, 1995). Emellett a zooplankton és a fitoplankton közötti trofikus kapcsolatok befolyásolásában is szerepet játszhat, több esetben is azt találták, hogy a sejtek mérete a zooplankton táplálkozására (az un. "grazing"-re) is hatással bír (FROST, 1972; PERISSINOTTO, 1992). Külön említést érdemel, hogy VÖRÖS & PADISÁK (1991) a Balatonban és a Fertőben szignifikáns, fordítottan arányos összefüggést talált a fitoplankton közösségek átlagos sejtmérete és az egységnyi biomasszára vonatkoztatott klorofill-a tartalom között. Ezen túlmenően a Balaton eutrofizációja során is előfordultak sejtméretben megmutatkozó változások, a nagyméretű kovaalgák (*Aulacoseira granulata*, *Surirella robusta*, *Cyclotella bodanica*, *Cymatopleura elliptica*) és barázdásmoszatok (*C. hirundinella*) domináns szerepét 1977-től a kisebb méretű fonalas cianobaktériumok vették át (VÖRÖS & NAGY GÖDE, 1993). Az összetétel eltolódása így az átlagos sejt/kolónia térfogat szignifikáns csökkenését eredményezte, a barázdásmoszatok, a kovaalgák és a zöldalgák esetében egyaránt szoros inverz kapcsolatban volt a fitoplankton biomasszájával.

Tavi planktonikus algaegyüttesek funkcionális diverzitásával kapcsolatban REYNOLDS *et al.* (2002) felfogásától eltérő vizsgálatról beszámoló publikáció korlátozott számban látott napvilágot. GAEDKE (1998) az elsők között vizsgálta édesvízi fitoplankton funkcionális diverzitását, a közösséget alkotó fajokat mixotróf táplálkozásra való képességük, illetve a zooplankton általi fogyaszthatóságuk alapján csoportosította. Az általa vizsgált tóban végbement oligotrofizáció következtében lezajlott, a közösség összetételét érintő változások arra engedtek következtetni, hogy a minimálisra csökkent foszfortartalom ellenére ismételen megnőtt nyári alga biomassza a mixotróf táplálkozású, alternatív foszforforrások kiaknázására képes fajok (pl. *Dinobryon* sp., *C. hirundinella*) részarány növekedésének a következménye. A fogyasztható fajok nyári őszi mennyisége nem mutatott számottevő változást az évek során, a biomassza variabilitása kizárólag a kevésbé fogyasztható fajoknak volt köszönhető, tehát az előbbi csoport inkább a zooplankton fogyasztói nyomásából adódó (un. "top-down"), mintsem a tápanyagok hozzáférhetőségéből származó ("bottom-up") szabályozás alatt áll.

A fitoplankton funkcionális diverzitásának meghatározása különösképpen azért indokolt, mert az egy élőhelyen belül előforduló, rendkívül sokszínű fiziológiai és morfológiai jellegzetességekkel bíró fajok más-más szerepet tölthetnek be egy közösség működésében. Ezek az ökológiai szempontból lényeges funkciók, illetve az általuk befolyásolt folyamatok ugyanakkor egy taxonómiai alapú megközelítésben sok esetben rejtve maradhatnak. Ily módon a funkcionális diverzitás meghatározásával a Balaton algaegyütteseinek állapotáról és működéséről is teljesebb képet kaphatunk. Munkánk során e kulcstulajdonságokon alapuló funkcionális megközelítést alkalmazva szándékoztunk hozzájárulni az eddigi fitoplankton kutatásokhoz, külön figyelmet fordítva a trofitás és a diverzitás közötti összefüggésekre.

Fitoplankton funkcionális csoportok diverzitása a Balatonban

A funkcionális osztályozáshoz elengedhetetlen az ökológiai szempontból meghatározó tulajdonságok kiválasztása. A tulajdonságoknak megfelelő mennyiségi, illetve minőségi paraméterek értéke a fitoplankton együttesben előforduló minden fajra meghatározható, melyek alapján a fajkészlet pontosan körülírható, adott funkciókhoz köthető csoportokra bontható.

Fitoplankton esetében gyakran emlegetett funkcionális tulajdonságok a sejtek legnagyobb kiterjedése (GALD – greatest axial linear dimension), felszín/térfogat arányuk, fotoszintetikus pigment összetételük, szerveződésük (egysejtű, fonalas, kolóniát vagy cönóbiumot képező), a N₂-kötő képesség, illetve a fagotrófia megléte/hiánya, valamint a mozgóképesség (mozgásképtelen, gáz-vakuólumokkal vagy ostorral rendelkező sejtek) (pl. LONGHI & BEISNER, 2010; WEITHOFF, 2003). Amennyiben a kiválasztott tulajdonságok az összes fajra ismertek, klaszter analízissel a fajok közti hasonlóságok, illetve különbségek mértékét kifejező közösségi dendrogram készíthető. A szó szoros értelmében vett funkcionális diverzitás a dendrogram ághosszainak összegeként értelmezhető (PETCHEY & GASTON, 2006), így azonban a fajok relatív abundanciája nincs figyelembe véve, következésképp a fitoplankton időbeli strukturális változása sem követhető nyomon minden részletében. Mindez kiküszöbölhető, ha a dendrogramban megjelenő különbségek mértéke ("dissimilarity") alapján a fitoplankton funkcionális csoportokra osztjuk fel, majd a csoportok relatív gyakoriságából a Shannon-index képletét felhasználva meghatározzuk a közösség diverzitását.

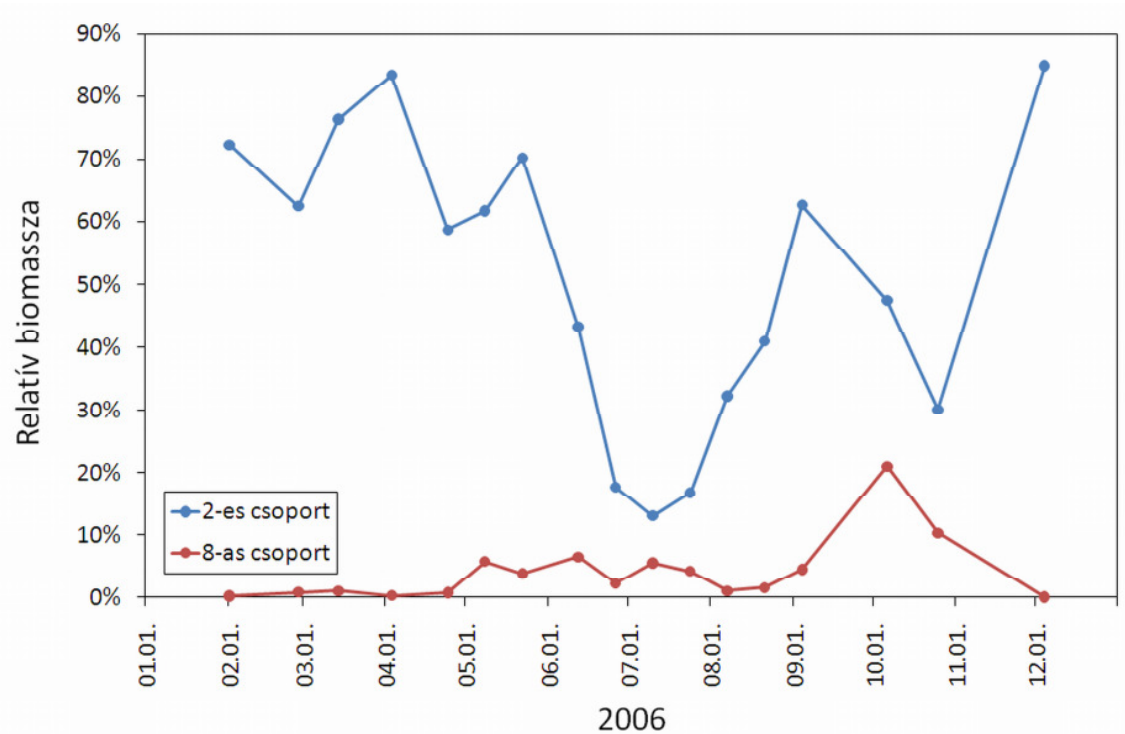
Ezt a gondolatmenetet követve, a fitoplankton összetételére, illetve biomasszájára vonatkozó 2005-06-os és 2008-09-es adatok alapján a Balatonban előforduló fajokat nyolc funkcionális csoportba soroltuk:

1. Kisméretű (<5 µm) egysejtűek
2. Közepes méretű (5-25 µm), mozgásra nem képes fajok
3. Közepes méretű (5-25 µm) ostorosok
4. Közepes méretű (5-25 µm) kolóniákat alkotó cianobaktériumok
5. Nagyméretű (>25 µm), mozgásra nem képes fajok
6. Nagyméretű(>25 µm) nem fagotróf ostorosok
7. Nagyméretű (>25 µm) fagotróf ostorosok
8. Nagyméretű (>25 µm) fonalakat/kolóniákat alkotó cianobaktériumok

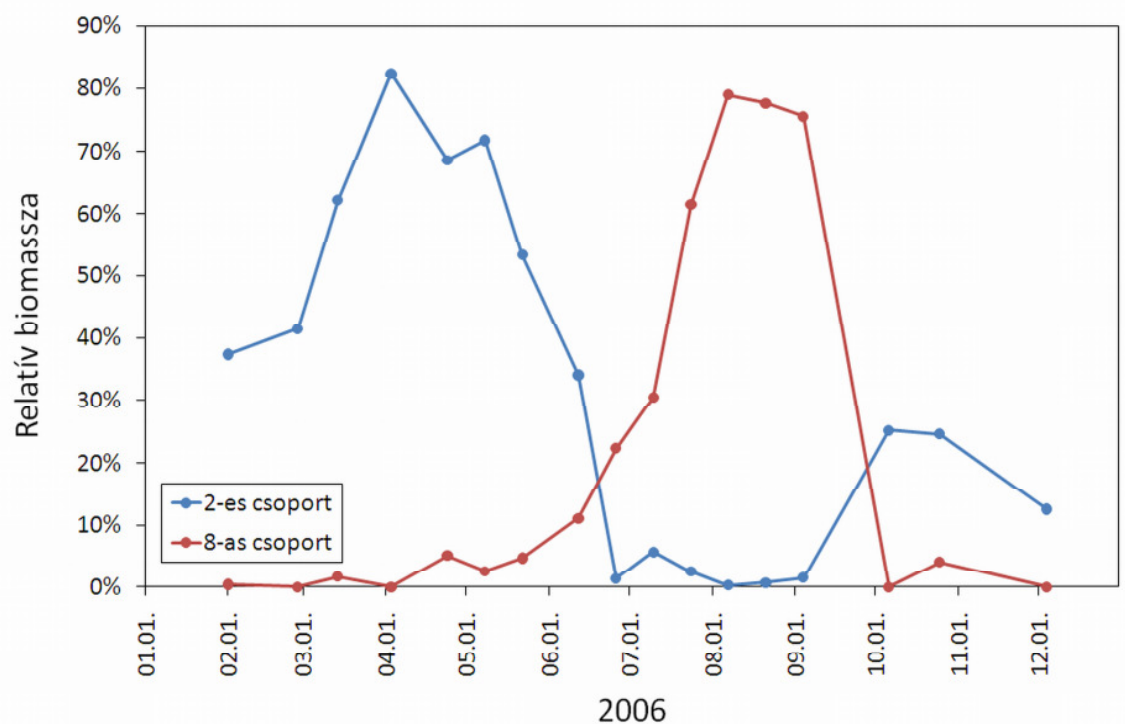
Az így kialakított funkcionális csoportok relatív biomasszájának szezonális változásában jól kivehető mintázatokat találtunk (**1.-2. ábra**). A 2006-os adatok demonstrálják, hogy a 2. csoportot alkotó, közepes méretű, mozgásra nem képes fajok, valamint a 8. csoportot képező, túlnyomórészt fonalas heterocisztás cianobaktériumok meghatározó szerepet töltenek be a tó fitoplankton szukcessziójának bizonyos időszakában. Ezek a jelenségek nehezebben áttekinthető formában, de hasonló jelentéstartalommal a korábbi, taxonómiai alapú diverzitás vizsgálatokban is megfigyelhetők voltak, a funkcionális megközelítéssel nyert adatok újdonságát elsősorban a diverzitás változása adja.

Ha összevetjük a fajdiverzitást a funkcionális csoportokból számolt diverzitással, kitűnik a megközelítés korábban már említett előnye, miszerint a funkcionális diverzitás érzékenyebben reagál a közösségben zajló ökológiai léptékű folyamatokra. A Keszthelyi-medence fitoplankton diverzitásának 2006-os adatai jól példázzák a két megközelítésben rejlő különbségeket (**3. ábra**). Áprilisban a közepes méretű, mozgásra nem képes fajok részarányának növekedése, majd augusztusban a nagyméretű fonalas, túlnyomórészt N₂-kötő cianobaktériumok tömegtermelése miatt a funkcionális diverzitás alacsony volt. Ezzel szemben a fajdiverzitás ugyanezen időszakokban erőteljes növekedést, majd a funkcionális diverzitáshoz viszonyítva számottevően kisebb mértékű csökkenést mutatott.

A fitoplankton diverzitása a Balatonban

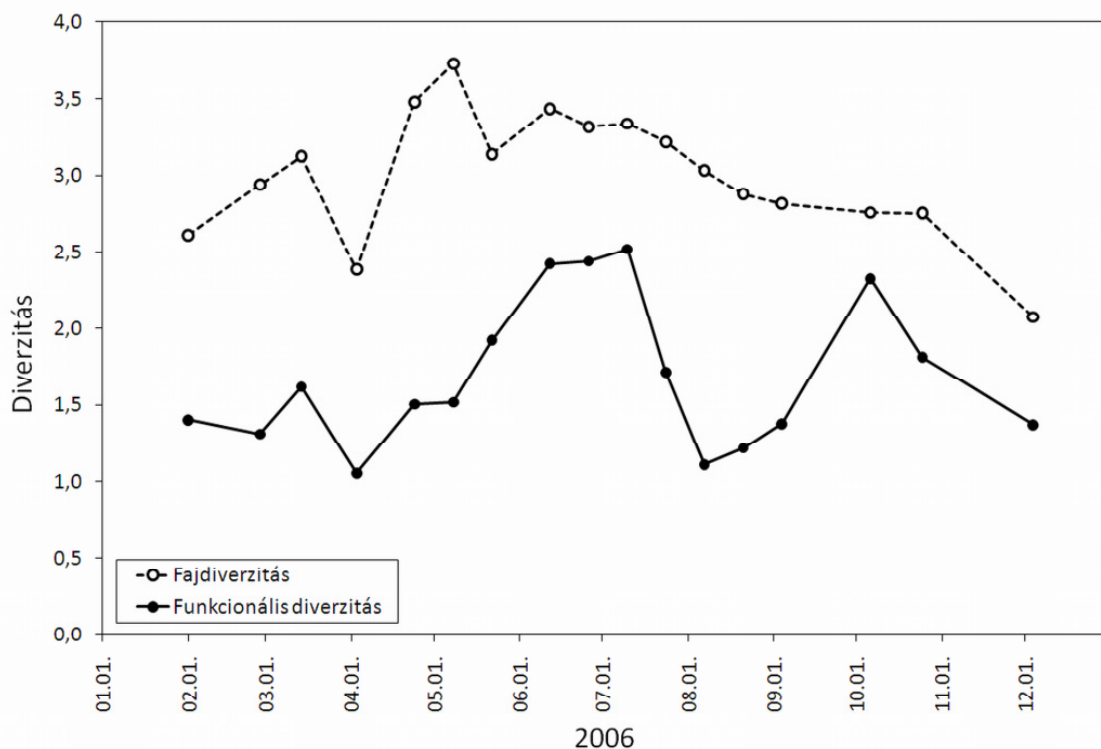


1. ábra. A fitoplankton 2-es (közepes méretű, mozgásra nem képes fajok) és 8-as (nagy méretű fonalakat/kolóniákat alkotó cianobaktériumok) funkcionális csoportjának biomasza részesedése a Siófoki-medencében 2006-ban.



2. ábra. A fitoplankton 2-es (közepes méretű, mozgásra nem képes fajok) és 8-as (nagy méretű fonalakat/kolóniákat alkotó cianobaktériumok) funkcionális csoportjának biomasza részesedése a Keszthelyi-medencében 2006-ban.

A fajdiverzitás értéke áprilisban érte el a maximumát (3,7) míg a funkcionális diverzitás ebben az időszakban ilyen csúcsot nem mutatott. A július-augusztusi biomassza csúcs idején ugyanakkor a fajdiverzitás nem változott jelentősen, ezzel szemben a funkcionális diverzitás drasztikusan 2,5-ről 1,1-re csökkent (**3. ábra**). Ezek a különbségek elsősorban annak köszönhetők, hogy a legnagyobb részesedésű funkcionális csoportokat egy időben egyszerre több faj képviselte, melyek relatív biomasszája külön-külön nem ért el olyan kiugróan magas értéket, mint az egész csoporté együttesen. A bemutatott eltéréseket úgy értelmezhetjük, hogy a példaként felhozott időszakokban a fitoplankton alkotó fajok teljes biomasszából való részesedése hozzávetőlegesen kiegyenlített képet mutatott, azonban a közösségben zajló ökológiai léptékű folyamatokhoz köthető funkciók tekintetében jelentős arányeltolódásra következtethetünk. Ezek a domináns funkciók az áprilisi időszakban a sejt-, illetve kolóniaméretből adódó, zooplankton kifalásra való érzékenység, illetve augusztusban a tápanyagfelvétel szempontjából kompetitív előnyt jelentő N_2 -kötés.



3. ábra. A fitoplankton fajdiverzitás és a funkcionális diverzitás változása a Keszthelyi-medencében 2006-ban.

További előny származik a funkcionális megközelítés alkalmazásából, ha a Siófoki és a Keszthelyi-medencére kapott diverzitás értékeket hasonlítjuk össze. Az **1.-2. ábrá-**ból jól kivehető, hogy a vizsgált években a funkcionális csoportok mintázata a trofitás mértékét jelző nyári biomassza csúcsok idején eltért a két medencében. Ez a különbség azt eredményezte, hogy ebben az időszakban az eutróf Keszthelyi-medencében a nagyméretű cianobaktériumok csoportjának felszaporodása következtében a mezotróf Siófoki-medencéhez képest alacsonyabb diverzitás értékek jelentkeztek, tehát a Balatonra jellemző trofikus gradiens a funkcionális csoportok diverzitására is kihat.

Összegezve a fitoplankton közösségi szintű változásai és a trofikus állapot vizsgálatára alkalmazott módszereket megállapíthatjuk, hogy mindegyik megközelítés számtalan hasznos, egymást kiegészítő információval szolgált a Balaton alga közösségeiben zajló folyamatok, illetve azok vízminőséget befolyásoló hatásának megértéséhez. Azon-

ban míg a fajösszetétel taxonómiai szintű vizsgálatából levonható következtetések meglehetősen szűk keretet szabnak a diverzitás és a trofitás közötti összefüggések feltárásához, a különböző funkcionális aspektusok teljesebb és átláthatóbb képet nyújthatnak a tóban megfigyelhető törvényszerűségekről, fontos szerepet tölthetnek be a vízminőséget is érintő ökológiai folyamatok monitorozásában.

Köszönetnyilvánítás

A munkát az OTKA-NKTH CNK 80140 projekt támogatta.

Irodalom

- BAHR, L. M., 1982. Functional taxonomy: an immodest proposal. *Ecological Modelling*, **15**: 211–233.
- BARNETT, A. J., K. FINLAY & B. E. BEISNER, 2007. Functional diversity of crustacean zooplankton communities: towards a trait-based classification. *Freshwater Biology* **52**: 796-813.
- CONNELL, J. H., 1978. Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* **199**: 1302-1310.
- DUARTE, P., M. F. MACEDO & L. CANCELA DA FONSECA, 2006. The relationship between phytoplankton diversity and community function in a coastal lagoon. *Hydrobiologia* **555**: 3-18.
- ENTZ, G., J. KOTTÁSZ & O. SEBESTYÉN, 1937. Quantitative Untersuchungen am Bioeston des Balatons. *A Magyar Biológiai Kutatóintézet Munkái* **9**: 1-152.
- ERŐS, T., J. HEINO, D. SCHMERA & M. RASK, 2009. Characterising functional trait diversity and trait-environment relationships in fish assemblages of boreal lakes. *Freshwater Biology* **54**: 1788-1803.
- FINKEL, Z. V., 2001. Light absorption and size scaling of light-limited metabolism in marine diatoms. *Limnology and Oceanography* **46**: 86-94.
- FINKEL, Z. V., J. BEARDALL, K. J. FLYNN, A. QUIGG, T. A. V. REES & J. A. RAVEN, 2010. Phytoplankton in a changing world: cell size and elemental stoichiometry. *Journal of Plankton Research* **32**: 119-137.
- FROST, B. W., 1972. Effects of size and concentration of food particles on the feeding behavior of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnology and Oceanography* **17**: 805-815.
- G.-TÓTH, L. & J. PADISÁK, 1986. Meteorological factors affecting the bloom of *Anabaenopsis raciborskii* Wolosz. (Cyanophyta: Hormogonales) in the shallow Lake Balaton, Hungary. *Journal of Plankton Research* **8**: 353-363.
- GAEDKE, U., 1998. Functional and taxonomical properties of the phytoplankton community of large and deep Lake Constance: Interannual variability and response to re-oligotrophication (1979-1993). *Archiv für Hydrobiologie Special Issues: Advances in Limnology* **53**: 119-141.
- HAJNAL, É. & J. PADISÁK, 2008. Analysis of long-term ecological status of Lake Balaton based on the ALMOBAL phytoplankton database. *Hydrobiologia* **599**: 227-237.
- HEIN, M., M. F. PEDERSEN & K. SAND-JENSEN, 1995. Size-dependent nitrogen uptake in micro- and macroalgae. *Marine Ecology Progress Series* **118**: 247-253.
- HONTI, M., V. ISTVÁNOVICS & A. OSZTOICS, 2007. Stability and change of phytoplankton communities in a highly dynamic environment – the case of large, shallow Lake Balaton (Hungary). *Hydrobiologia* **581**: 225-240.

- JACOBSEN, B. A. & P. SIMONSEN, 1993. Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* **249**: 9-14.
- KAGAMI, M. & J. URABE, 2001. Phytoplankton growth rate as a function of cell size: an experimental test in Lake Biwa. *Limnology* **2**: 111-117.
- LITCHMAN, E. & C. A. KLAUSMEIER, 2008. Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics* **39**: 615-639.
- LONGHI, M. L. & B. E. BEISNER, 2010. Patterns in taxonomic and functional diversity of lake phytoplankton. *Freshwater Biology* **55**: 1349-1366.
- PADISÁK, J., 1992. Seasonal succession of phytoplankton in a large shallow lake (Balaton, Hungary) – a dynamic approach to ecological memory, its possible role and mechanisms. *Journal of Ecology* **80**: 217-230.
- PADISÁK, J., 1993. The influence of different disturbance frequencies on the species richness, diversity and equitability of phytoplankton in shallow lakes. *Hydrobiologia* **249**: 135-156.
- PADISÁK J., 2002. A fitoplankton diverzitása és különböző taxonómiai csoportjainak szezonális változásai a Balatonban. In: MAHUNKA S. & BANCZEROWSKI J.(eds) A Balaton kutatásának 2001. évi eredményei. MTA, Budapest: 208-216.
- PADISÁK, J. & V. ISTVÁNOVICS, 1997. Differential response of blue-green algal groups to phosphorous load reduction in a large shallow lake: Balaton, Hungary. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **26**: 574-580.
- PADISÁK J. & SZABÓ I. 1997. Botanikai kutatások a Balatonon: alacsony-és magasabbrendű növények. In: SALÁNKI J. & NEMCSÓK J. (eds) A Balatonkutatás eredményei 1981-1996. MTA Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém: 97-135.
- PADISÁK, J. & C. S. REYNOLDS, 1998. Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia* **191**: 249-254.
- PADISÁK, J., L. G.-TÓTH & M. RAJ CZY, 1988. The role of storms in the summer succession of the phytoplankton community in a shallow lake (Lake Balaton, Hungary). *Journal of Plankton Research* **10**: 249-265.
- PADISÁK, J., L. G.-TÓTH & M. RAJ CZY, 1990. Stir-up effect of wind on a more-or-less stratified shallow lake phytoplankton community, Lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia* **191**: 249-254.
- PADISÁK J., ÁCS É., BUCZKÓ K., GRIGORSZKY I., VASAS G. & VÍZKELETY É., 1998. A fitoplankton diverzitása és különböző taxonómiai csoportjainak szezonális változásai a Balatonban. In: SALÁNKI J. & PADISÁK J. (eds) A Balaton kutatásának 1997-es eredményei. MTA Veszprémi Területi Bizottsága és a Miniszterelnöki Hivatal Balatoni Titkársága, Veszprém: 11-14.
- PADISÁK J., SORÓCZKI PINTÉR É. & ZÁMBÓNÉ DOMA Zs., 2003. A fitoplankton diverzitása, tér- és időbeli mintázata a Balatonban 2002-ben. In: MAHUNKA S. & BANCZEROWSKI J. (eds) A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei. MTA, Budapest: 35-42.
- PADISÁK J., SORÓCZKI PINTÉR É., HAJNAL É. & ZÁMBÓNÉ DOMA Zs., 2004. A balatoni fitoplankton tér- és időbeli mintázata 2003-ban. In: MAHUNKA S. & BANCZEROWSKI J. (eds) A Balaton kutatásának 2003. évi eredményei. MTA, Budapest: 16-26.
- PADISÁK J., SORÓCZKI PINTÉR É., HAJNAL É. & ZÁMBÓNÉ DOMA Zs., 2005. A balatoni fitoplankton tér- és időbeli mintázata 2004-ben. In: MAHUNKA S. & BANCZEROWSKI J. (eds) A Balaton kutatásának 2004. évi eredményei. MTA, Budapest: 16-26.

- PADISÁK, J., G. BORICS, I. GRIGORSZKY & É. SORÓCZKI-PINTÉR, 2006. Use of phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index. *Hydrobiologia* **553**: 1-14.
- PADISÁK, J., É. HAJNAL, L. NASELLI-FLORES, M. T. DOKULIL, P. NÖGES & T. ZOHARY, 2010. Convergence and divergence in organization of phytoplankton communities under various regimes of physical and biological control. *Hydrobiologia* **639**: 205-220.
- PERISSINOTTO, R., 1992. Mesozooplankton size-selectivity and grazing impact on the phytoplankton community of the Prince Edward Archipelago (Southern Ocean). *Marine Ecology Progress Series* **79**: 243-258.
- PETCHEY, O. L. & K. J. GASTON, 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. *Ecology Letters* **9**: 741-758.
- REYNOLDS, C. S., 2006. The ecology of phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- REYNOLDS, C. S., V. HUSZAR, C. KRUK, L. NASELLI-FLORES & S. MELO, 2002. Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. *Journal of Plankton Research* **24**: 417-428.
- TILMAN, D., J. KNOPS, D. WEDIN, P. REICH, M. RITCHIE & E. SIEMANN, 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* **277**: 1300-1302.
- VÖRÖS, L. & J. NÉMETH, 1980. Changes in the structure of phytoplankton in Lake Balaton as a result of eutrophication. In: DOKULIL, M., H. METZ & D. JEWSON (eds) *Developments in Hydrobiology Vol. 3. Shallow Lakes - Contributions to their Limnology*. Dr. W. Junk b.v. Publishers, The Hague: 73-79.
- VÖRÖS, L. & J. PADISÁK, 1991. Phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* in some shallow lakes in central Europe. *Hydrobiologia* **215**: 111-119.
- VÖRÖS, L. & P. NAGY GÖDE, 1993. Long term changes of phytoplankton in Lake Balaton (Hungary). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* **25**: 682-686.
- WEITHOFF, G., 2003. The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – a new understanding of phytoplankton ecology? *Freshwater Biology* **48**: 1669-1675.
- WEITHOFF, G., N. WALZ & U. GAEDKE, 2001. The intermediate disturbance hypothesis – species diversity or functional diversity? *Journal of Plankton Research* **23**: 1147-1155.

Érkezett: 2011. május 10
Javítva: 2011. augusztus 22
Elfogadva: 2011. augusztus 26