



**XXXI. Országos Tudományos Diákköri
Konferencia
2013**



***Az *Aphanizomenon flos-aquae* vertikális elterjedése egy mély,
oligo-mezotróf tóban (Stechlin-tó, Németország)***

Készítette: Tapolczai Kálmán

Témavezető: Dr. Padisák Judit

Veszprém, Pannon Egyetem, Környezettudományi Intézet, Limnológia Intézeti Tanszék

Tartalomjegyzék

1 Bevezetés.....	1
1.1 A fitoplankton méretbeli és taxonómiai diverzitása	2
1.2 Cyanoprokarióták jellemzése	3
1.3 A kéalgák ökológiai jelentősége.....	4
1.4 Mélyrétegű klorofill maximum	6
1.5 A DCM kialakulásának lehetséges mechanizmusai	7
1.6 Steclin-tavi fitoplankton kutatások	11
1.7 Célkitűzés	13
2 Anyag és módszer	14
2.2 Mintavétel.....	17
2.3 Mennyiségi feldolgozás.....	17
3 Eredmények.....	19
3.1 Vertikális gradiensek	19
3.1.1 <i>Hőmérséklet</i>	19
3.1.2 <i>Oxigén</i>	21
3.1.3 <i>pH</i>	22
3.2 A fitoplankton közösség	24
3.2.1 <i>Biomassza és taxonómiai diverzitás</i>	24
3.2.2 <i>Vertikális eloszlások</i>	27
4 Eredmények értékelése.....	31
5 Köszönetnyilvánítás	36
6 Irodalomjegyzék.....	37

1 Bevezetés

A plankton észlelésére valószínűleg a legelső feljegyzés Charles Darwinhoz kötődik 1832-ből. Darwin a „*The Voyage of the „Beagle”*” c. naplójában leírja, hogy miközben Dél-Amerika partjai mentén hajóztak, különös jelenségre lett figyelmes az óceánban: a víz felszínén nagy kiterjedésű, vöröses-barnás mintázatokat fedezett fel. A jelenséget később több helyen is tapasztalta és megállapította, hogy ezek a sávok határozott szélességűek és határozott távolságban találhatók egymástól, így megfogalmazódott benne két fontos kérdés:

- „...hogyan tartanak össze azok a különféle testek, melyek a határozott szálú csíkokat képezik? A sáskaszerű rákoknál a mozgások annyira egyszerre történnek, mint akár a katonai csapatoknál; de a petéknél és moszatoknál szó sem lehet valami tudatos cselekvésről...” (Darwin, 2001)
- „...mi idézi elő a csíkok hosszú és keskeny mivoltát?...Ilyen körülmények között föl kell tennünk, hogy a szerves testek bizonyos kedvező helyeken jönnek létre és azután a víz vagy a szél elsodorja őket.” (Darwin, 2001)

A plankton kifejezést először azonban egy német biológus, Viktor Hensen használta. Hensen a XIX. század második felében kezdett kutatássorozatra, hogy megfigyelje az óceáni plankton elterjedését, gyakoriságát, összetételét. A plankton az alábbi módon definiálja: azon szervezetek, melyek szabadon, önkéntelenül lebegnek a nyílt vízben, a parttól és üledéktől függetlenül (Reynolds, 2006). A definícióból alapján a planktonszervezetek ki vannak szolgáltatva a víz mozgásának, az áramlásoknak. Külön csoportba soroljuk azon élőlényeket, melyek ugyancsak a nyíltvíz élővilágához tartoznak, de az áramlásokat, vízmozgásokat leküzdve aktív helyváltoztatásra képesek. Ez a csoport a nekton (Wetzel, 2001).

Hensen definíciója azonban nem teljesen helytálló, két hibás megállapítást is tartalmaz. Egy testet valamilyen közegben akkor tekinthetünk lebegőnek, ha a test és a közeg fajlagos tömege megegyezik. Ezzel szemben a planktonszervezetek fajlagos tömege általában nagyobb a vízénél, így süllyednek (Padisák és mtsi, 2003d). Tápanyagfelvétel szempontjából erre szükségük is van, mivel közvetlen környezetükből veszik fel a tápanyagokat, ami lebegés esetén azt jelentené, hogy egy idő után nem maradna tápanyag a körülöttük lévő vízben, amit felvehetnének (Wetzel, 2001). A süllyedés biztosítja az állandó tápanyagforrást. Érdekes megjegyezni, hogy a kéalgák a többi algafajhoz képest egyedülálló módon gázvezikulumokat, s azok csoportjaképp ún. aerotrópokat tartalmaznak (Lee, 2008). Ezen

aerotópok segítségével el tudják érni, hogy fajlagos tömegük kisebb legyen a víznél, azaz emelkedjenek a vízoszlopban. Az aerotrópok működése vázlatosan a következő: Az eufotikus zónában a fotoszintézis során cukor keletkezik, mely ozmotikusan aktív. Ez elkezd összenyomni a vezikulumokat, minek hatására a fajlagos tömeg megnő és a sejt/telep/fonal süllyedni kezd. Az afotikus zónába való süllyedéskor a fotoszintézis nem működik, az alga tápanyagokat vesz fel, a cukorból keményítő szintetizálódik. A keményítő ozmotikusan nem aktív, csökken az ozmotikus nyomás, így a keletkező gázvezikulumok újra felemelik a szervezetet. Ezt a folyamatot hívják lebegésregulációnak, melynek fontos szerepe van a kéalgák ökológiájában (Reynolds, 1984).

A klasszikus planktondefiníció másik megállapítása, miszerint az független a parttól és üledéktől, szintén nem teljesen igaz. Számos, a planktont alkotó faj ugyan életének nagy részében a nyíltvízben tartózkodik, azonban ontogenezisének egyes szakaszaiban az üledékhez kötött. Ezen fajok kitarthatósejtjei (spórák, akinéták) az üledékben vészlik át a számukra kedvezőtlen időszakot (Kiss, 1998).

Ezek után célszerű a plankton definícióját átfogalmazni, mely szerint a plankton azon autotróf és heterotróf szervezetek összessége, melyek alkalmazkodtak a nyílt vízi élethez és ki vannak szolgáltatva az áramlásoknak (Reynolds, 1984). Az autotróf egysejtű, telepeket, cönobiumokat, fonalakat képező algák alkotják a fitoplankton. Ezen kívül természetesen beszélhetünk bakterioplanktonról, mikoplanktonról, zooplanktonról, de még virioplanktonról is.

1.1 A fitoplankton méretbeli és taxonómiai diverzitása

A planktonikus algák csoportja mind taxonómiailag, mind filogenetikusan, mind morfológiailag nagyon diverz. A méretbeli változatosságok és arányok összehasonlíthatók az erdők növényközösségeivel, de a filogenetikus változatosság a fitoplankton esetében jóval nagyobb (Reynolds, 2006). A fitoplankton szervezetek méretüktől függően az alábbi csoportokba sorolhatók:

- pikoplankton (0,2 μm - 2 μm)
- nanoplankton (2 μm - 20 μm)
- mikropilankton (20 μm - 200 μm)
- mezoplankton (0,2 mm - 2 mm)
- makropilankton (2 mm - 20 mm)

Az algák rendszertana meglehetősen összetett és változatos. Először Linné (1753) rendszerezte azokat 14 alganemzetségbe, de ő még főleg a makroszkopikus algákat ismerte, mint (pl. *Ulva*, *Fucus*, *Chara*). Míg régebben a morfológiai bélyegek alapján történt a rendszerezés, ma az ultrastrukturális felépítését, egyedfejlődését, genomjának egyes szakaszai alapján törzsfejlődési helyét, evolúcióját is figyelembe veszik a különböző algáknak. Van de Hoek és Jahns (1995) rendszerezése a hagyományos morfológiai bélyegek helyett, illetve mellett, nagyobb hangsúlyt fektet a ultrastrukturális elemekre. Ez alapján rendszerük egy prokarióta és kilenc eukarióta algadivíziót foglal magába (1. táblázat).

1. táblázat Algák rendszere Van de Hoek és Jahns (1995) alapján

Regnum	Divízió
Prokariota	Eubacteria
	Cyanobacteria
	Chloroxybacteria
Eukariota	Glaucophyta
	Rhodophyta
	Heterocontophyta
	Haptophyta
	Cryptophyta
	Dinophyta
	Euglenophyta
	Chloroarachniophyta
	Chlorophyta

1.2 Cyanoprokarióták jellemzése

A Cyanophyta algák (szinonímák: kékalgák, cianoprokarióták, cianobaktériumok) alapvető jellemvonása, hogy prokarióták, azaz nem rendelkeznek sejtmaggal, illetve membránnal körülhatárolt sejtorganellumokkal sem. Fotoszintetikus pigmentjeik tilakoidlemezekben találhatók, a legfontosabb fotoszintetizáló színanyaguk a klorofill-*a*, de ezen kívül kiegészítő pigmenteket is tartalmaznak. Ezek a fikobiliproteinek makromolekulákká állnak össze, így létrehozva a fikobiliszómákat. Egyes fajok klorofill-*b*-t is tartalmaznak (pl. *Acaryochloris marina*). A cianobaktériumok négyféle fikobiliproteinnel rendelkezhetnek, melyek abszorpciós maximuma mind más és más hullámhosszon található. Ezek a C-fikocianin

($\lambda_{\max}=620$ nm), allofikocianin ($\lambda_{\max}=650$ nm), C-fikoeritrin ($\lambda_{\max}=565$ nm) és fikoeritrocianin ($\lambda_{\max}=568$ nm) (Lee, 2008). Csak ivartalan szaporodásuk ismert, melynek egyik módja az akinétaképzés. Ez egy vastag falú kitartóspóra, mely tápanyagokkal telítődik és kedvezőtlen körülmények között az aljzatra süllyed, és ott vészeli át a kedvezőtlen időszakot. Az akinéták akár több évig, évtizedig is csírázóképesek maradhatnak (Kiss, 1998). A kéalgák további jellegzetessége a gázvezikulum-képzés, mely a lebegésregulációt szolgálja és fontos ökológiai jelentősége van.

A cianoprokarióták csoportja egyike azon divízióknak, melyek az algákon belül is nagy morfológiai diverzitással rendelkeznek kezdve az apró, egysejtű pikoalgáktól a kötegekbe tömörülő hosszú fonalakig. A divízió alapvetően három rendbe sorolható (Kiss, 1998):

- **Chroococcales:** egysejtű, vagy kolóniákat képző fajok tartoznak ide. A kolóniákat gyakran kocsonyás burok veszi körül. Szaporodásuk osztódással, egyeseknél nanocitaképzéssel történik.
- **Oscillatoriales:** fonalas fajok, melyeknél a fonal sejtjei többé-kevésbé egyformák, ez alól a csúcsi sejt lehet kivétel. Sem akinétát, sem heterocitát nem képeznek.
- **Nostocales:** szintén fonalas formák, melyeken akinétát és heterocitát is találunk. Az egyes fonalak kocsonya kiválasztásával kötegekké állhatnak össze.

A cianobaktériumok rendszerezése korábban nagyrészt fenotípusos alapon történt, napjainkban azonban a molekuláris módszerekkel történő azonosítás révén taxonómiájuk jelenleg is változik (Komarek és mtsai., 2005; Komarková, 2010).

1.3 A kéalgák ökológiai jelentősége

A kéalgák megjelenése körülbelül 3,5 milliárd évvel ezelőttre tehető (Schopf, 1993), amit követően még nagyjából 1,5 milliárd évig a Föld domináns élőlényei voltak. Ez evolúciós skálán is elég hosszú idő ahhoz, hogy kiválóan alkalmazkodjanak szinte az összes, a Földön megtalálható víztípushoz. Előfordulnak hőforrásokban, brakkvizekben, alacsony vagy épp nagyon magas tápanyagtartalmú vizekben, változó pH mellett. Érdekes jelenség, hogy miközben a Cyanophyta csoport szinte mindenféle környezetben megtalálható, addig a csoporton belüli egyes fajok toleranciája a környezeti változók csupán kis tartományát fedik le. Ez az ún. „kéalga paradoxon”. A cianobaktériumoknál, mint fentebb említettem, ivaros szaporodás nem ismert, ami azt jelenti, hogy a genetikai fajdefiníciót nem lehet használni.

Ezért a cianobaktériumok evolúcióját szemlélhetjük úgy, mint egy folyamatos törzsszelekciót, melynek során izolált törzsek könnyen kifejlődnek. Emiatt, habár mindenhol találkozhatunk kékalgákkal, az egyes fajok jó indikátorfajoknak bizonyulnak (Reynolds, 2006).

A kékalgák okozta gyakori jelenség egyes, főleg eutróf tavakban a vízvirágzás. Vízvirágzás során a faj kiszorítva a többi, jelentős mennyiségben elszaporodik, dominánssá válik, a víz felszínén szemmel látható tömeges populációt hoz létre. Így nagy hatással van a zooplanktonra és a magasabb rendű élőlényekre (pl. halak) is. Az, hogy egy faj képes-e és mikor képes algavirágzást létrehozni, több tényezőtől függ (Sigeo, 2004):

- Az algák különböző fényadaptációs paraméterrel (I_k) rendelkeznek, mely azt mutatja meg, hogy a faj milyen fényintenzitás mellett éri el fotoszintetikus aktivitásának maximumát. Alacsony I_k érték esetén a faj kis fényintenzitásnál képes jól növekedni, nagyobb fényintenzitásnál fénygátlás lép fel. Ezen fajok nem okoznak felszíni vízvirágzást, viszont jellemző rájuk a mélyrétegű klorofill maximum létrehozása (DCM – **d**eep **c**hlorophyll **m**aximum). Típusfaj a *Planktothrix rubescens*. Nagyobb I_k értékkel rendelkező fajoknál fénylimitáció léphet fel, de mivel fénygátlás nincs, ezért hatalmas tömegben képesek elszaporodni a vízfelszínen. A jelenség sekély tavakban gyakori (Reynolds, 1984). Ilyenek a *Microcystis* fajok. A közepes I_k értékkel bíró fajok (*Anabaena*, *Aphanizomenon*) jó lebegőképességgel rendelkeznek, de ha nem süllyednek le gyorsan, akkor a felszíni magas fényintenzitás miatt fotooxidáció léphet fel. Felszíni vízvirágzást okozhatnak, változó trofitás mellett megtalálhatóak mind sekély, mind mély tavakban.
- A Nostocales rendbe tartozó kékalga fajok heterocitájuk segítségével képesek megkötni a beoldódó légköri nitrogént, így az alacsony N:P arányú vizekben kompetíciós előnyre tehetnek szert. Ez azt jelenti, hogy amikor más fajok számára nitrogénlimitálttá válik a környezet, ezek a kékalgák továbbra is növekedni tudnak, akár vízvirágzást létrehozva.
- A hosszú fonalakat képző fajok nagy méretüknél fogva ellenállnak a zooplankton legelésének is. A fonalak egyes esetekben kötegekké állnak össze (*Aphanizomenon* sp.), így a legelésből származó populációvesztést minimálisra csökkentik.

1.4 Mélyrétegű klorofill maximum

A tavak rétegzettségű időszakában egyes planktonikus szervezetek stabil populációt képesek kialakítani mélyebb rétegekben. Ez a jelenség főleg a mezotróf, oligotróf tavakra jellemző (Fee, 1976; Moll és Stoermer, 1982). Átkeveredési időszakban ez a mélyrétegű denzitásmaximum természetesen nem tud kialakulni, hiszen a víz áramlása, keveredése megakadályozza az organizmusok akkumulációját egy adott mélységben (Reynolds, 1994). A stabil rétegzettség beálltakor ez az akkumuláció már létrejöhet (Abbott és mtsai., 1984).

Mély mezo-, és oligotróf tavak esetében, a rétegzett időszakban az eufotikus mélység mélyebben húzódik, mint a keveredési mélység, azt eredményezve, hogy a fotoszintézishez elegendő fény jut le olyan mélységekbe (meta-, hipolimnion), ahol az epilimnionból kisüllyedő szerves törmelék lebomlásával keletkező tápanyagok is felhalmozódnak. Így beszélhetünk eufotikus meta-, illetve felső hipolimnionról (Reynolds, 1992). Ezen körülmények hatására létrejön egy olyan élettér, mely tökéletesen kedvez egyes planktonikus algafajoknak. A DCM kialakulásának feltétele a hosszan tartó stabil rétegzettség. Az itt populációt létrehozó fajok azonban olyan fiziológiai tulajdonságokkal kell rendelkeznie, melyekkel képes „megbirkózni” az ebben a mélységben levő erős fizikai, kémiai gradiensekkel, illetve az alacsony fényintenzitással. Továbbá képes kell legyen arra, hogy e rétegben megmaradjon (lebegésreguláció). Ha a faj ökológiai igénye még átfed ezen feltételekkel, valamint adaptáltsága erre alkalmas, akkor lehetséges kompetitorok hiányában könnyen monodominanciát alakíthat ki.

Több faj esetében dokumentáltak ilyen mélyrétegű maximumot, jellemzően a kovaalga (Fahnenstiel és Glime, 1983; Jackson és mtsai., 1990; Stoermer és mtsai., 1996; Camacho és mtsai., 2001a; Barbiero és Tuchman, 2001, 2004; Wolin és Stoermer, 2005), Cryptophyta (Kettle és mtsai., 1987; Rott, 1988; Carrick és Fahnenstiel, 1989; Arvola és mtsai., 1991; Jones, 1991; Gervais, 1997; Camacho és mtsai., 2001a) és Cyanoprokariota (Craig, 1987; Konopka, 1989; Lindholm, 1992; Konopka és mtsai., 1993; Callieri és Pinolini, 1995; Padisák és mtsai., 1998; Kasprzak és mtsai., 2000; Gervais és mtsai., 2003) csoportokból. Ez általában Észak-Amerika, Közép- és Észak-Európa mérsékelt égövi területeken fekvő tavaiban előforduló jelenség, de spanyolországi tavak esetében is ismert (Camacho, 2006).

A DCM szigorúan vett jelentése szerint a maximális klorofill-*a* koncentrációt jelenti egy meghatározott mélységben, általában a termoklinnél vagy a hipolimnion felső rétegében, jóval a felszín alatt. Megjegyzendő, hogy ez a klorofill maximum nem mindig reprezentálja a

klorofill-*a* koncentráció abszolút maximumát, illetve gyakran a vertikális profil mentén nem alakul ki szűk intarvallum-beli, éles csúcs. Ilyenkor a DCL (**d**eep **c**hlorophyll **l**ayer), azaz mélyrétegű klorofill réteg talán megfelelőbb kifejezés (Pilati és Wurstbaugh, 2003). Akár DCM-ről, akár DCL-ről beszélünk, kialakulásuk ugyanazon mechanizmusokra vezethetők vissza, melyek sokszor egymást kiegészítve hozzák létre a jelenséget. .

DCM-t mindig egy, vagy csak néhány faj alakít ki, melyek denzitása kimagaslóan magas az epilimnetikus abundanciához képest (Gasol és mtsai., 1992; Miracle és mtsai., 1992). A metalimnionban, ill. felső hipolimnionban erős fizikai és kémiai gradiens van jelen pl. a hőmérséklet, oldott oxigén-tartalom, fénymennyiség, szerves tápanyagok, pH, stb. tekintetében (Reynolds, 1992). A planktonszervezeteknek ezen gradienseket „leküzdve” kell stabil populációt kiépíteniük, így fiziológiai tulajdonságaik döntőek a DCM létrejöttének tekintetében (Camacho és Vicente, 1998; Gervais, 2001; Gervais és mtsai., 2003). Ugyancsak fontos szerepe van a tó morfológiájának és szélkitettségének, hiszen ezek hatással vannak a keveredési mintázatra (Wetzel, 2001). A mélyebb régiókban a predátorok hiánya, valamint metabolikus aktivitásuk hőmérsékletlimitáltsága szintén elősegíti a biológiai akkumulációt (Pedrós-Alió és mtsai., 1987; Gasol és mtsai., 1992; Massana és mtsai., 1996).

1.5 A DCM kialakulásának lehetséges mechanizmusai

A DCM-et kialakító tényezők közül a legfontosabbnak talán a vízoszlop stabilitását tekinthetjük, mivel ez alakítja ki az erős kémiai, fizikai gradienseket. Azokban a tavakban, ahol a píknoelin (azaz ahol a legerősebb a vízsűrűségi gradiens) nagyon mélyen van, vagy egyáltalán nincs, DCM nem volt megfigyelhető (Abbott és mtsai., 1984). Kutatások kimutatták, hogy a vízoszlop stabilitása (*S*) erősen korrelál a mélyrétegű klorofill-*a* koncentrációval (Camacho és mtsai., 2003a, 2003b)

DCM kialakulásának egyik formája a fitoplankton szervezetek *in situ* növekedése (Fahnenstiel és Glime, 1983; Gasol és mtsai., 1992; Miracle és mtsai., 1992), melynek oka az eufotikus és tápanyagban gazdagabb metalimnion, ill. felső hipolimnion (Thornton és mtsai., 1990). A termoklin környéki tápanyagtöbblet forrása lehet az epilimnionból való kiszűrés vagy az üledék szerves tápanyag-tartalmának visszaoldódása, mivel egyes foszfortartalmú anyagok oldódása más az enyhén savas, oxigénszegény hipolimnionban, mint az oldott oxigénben gazdagabb, magasabb pH-jú epilimnionban. Barbiero és Tuchman (2001)

bebizonyította, hogy a metalimnetikus szeszton kisebb C:P aránnyal rendelkezik, mint az epilimnetikus.

Az epilimnetikus tápanyaghiány megakadályozza az algák akkumulációját a felszínhez közeli régiókban, így több fény jut nagyobb mélységekbe. Ez a fény azonban más hullámhossz-tartománnyal rendelkezik a felsőbb régiókban való abszorpció miatt. A DCM-t kialakító fajnak/fajoknak olyan kiegészítő pigmentekkel kell rendelkezniük, melyekkel az ilyen mélységekbe lejutó hullámhosszú fényt tudják hasznosítani. A mélyebb rétegekbe lejutó fény hullámhossz-tartománya nagyjából a PAR (**photosynthetically active radiation**, 400-700 nm) tartomány közepét fedi le (kb. 550 - 630 nm) (Callieri és mtsai., 1996; Vila és mtsai., 1996). Ezt a tartományt remekül hasznosítják a fikoeritrinnel vagy fikocianinnal rendelkező fajok (Rowan, 1989; Gervais, 1997). Az alacsony fényintenzitás jó kihasználása mellett ezen fajoknak jó helyváltoztató képességgel is kell rendelkezniük a vertikális gradiens mentén, hiszen így képesek leküzdeni az erős fizikai, kémiai gradienseket. Jellemzően a Cryptophyta és Cyanophyta csoportok fajaira jellemzőek ezen képességek, így gyakran hoznak létre DCM-et (Stockner és mtsai., 2000; Camacho és mtsai., 2001b; Camacho és mtsai., 2003a). A kovaalgák DCM képzése átmeneti jelenség, a tó rétegzettségének beállása utáni tömeges süllyedés okozza (Padisák és mtsi., 2003c).

A tó felszínhez közelebb és alsóbb régiói közt a predációs nyomás tekintetében is különbségek vannak, így ez a tényező szintén a DCM kialakulásának okaként szerepelhet (pl. Pedrós-Alió és mtsai., 1987; Pilati és Wurtsbaugh, 2003). Ha a metalimnionban a predációs nyomás jóval kisebb, mint a felszínhez közelebbi régióban és a növekedési ráta különbségei a két rétegben elhanyagolhatóak, a predáció hiánya elősegíti a DCM-et kialakító planktonszervezetek akkumulációját (Christensen és mtsai., 1995). Sok esetben ez nem kizárólagos, csupán csak kiegészítő oka a jelenség létrejöttének. Előfordul például, hogy a zooplankton éppen a metalimnetikus DCM kialakulásának helyén ér el magas abundanciát (pl. Adrian és Schipolowski, 2001). A zooplankton szervezetek viszonylag hatékony vertikális mozgásra is képesek és nagy szerepük van a vertikális irányú anyagforgalomban (Vanni, 2002). Egyes, rétegzett tavakban gyakori Crustacea fajok képesek huzamosabb ideig a metalimnionban tartózkodni (Lampert és Grey, 2003) és itt a fitoplankton populációt legelni (Christensen és mtsai., 1995; Williamson és mtsai., 1996; Adrian és mtsai., 2001). Ehhez azonban el kell hagyniuk a magasabb hőmérsékletű epilimniont, cserébe a nagyobb mennyiségű tápanyagért az alsóbb régiókban (Lampert és Grey, 2003, Kessler és Lampert,

2004). Bizonyított, hogy a mélyebb régiókban levő tápanyagforrás ugyanolyan profitábilis, mint a fentebbi régiókban levő (Winder és mtsai., 2003), azonban itt mennyiségük sokkal nagyobb. Habár van azt bizonyító kutatás, mely szerint ezen tápanyagforrás kevésbé jó minőségű (Cole és mtsai., 2002), későbbi tanulmányok ezt nem igazolták (Winder és mtsai., 2003). Tény, hogy pl. a *Cryptomonas* fajok jó minőségű tápláléknak számítanak a zooplankton számára (Barone és Naselli-Flores, 2003). A fitoplankton közvetlen legelése azonban nem az egyetlen tápanyagforrás a zooplankton részére ezekben a régiókban. Bizonyított, hogy a DCM-et kialakító fitoplankton populáció által kibocsátott szerves anyagokon (extracelluláris produkció) élő bakteriális közösség is megfelelő tápanyag a zooplankton részére (Auer és Powell, 2004).

Harmadik lehetséges mechanizmusa a mélyrétegű biomassza csúcs kialakulásának a süllyedési sebesség megváltozása a vertikális irány mentén (Cullen, 1982; Jackson és mtsai., 1990). Rétegzett tavaknál a víz hőmérséklete a mélységgel csökken, illetve ennek eredményeként a vízsűrűség nő. Az epilimnionból kisüllyedő algák süllyedési sebessége lassul, mivel fajlagos tömegük és a víz fajlagos tömege közti különbség csökken (Davey és Heaney, 1989; Jackson és mtsai., 1990). Ha ez a különbség eltűnik és a fajlagos tömegek megegyeznek, az algasejt süllyedése megszűnik, lebegni fog. A folyamatnak köszönhetően az algák akkumulálódni tudnak a mélyebb rétegekben, DCM-et létrehozva. Olyan fajknál lehet ez magyarázat, melyek nem rendelkeznek se lebegésregulációval, sem ostorral vagy más aktív helyváltoztatást szolgáló képlettel. Wetzel (2001) áttekintette a diatóma fajok süllyedési sebességével foglalkozó tanulmányokat. Ez a sebesség 0,1 és 2 m nap⁻¹ között változott, mely természetesen nagyban függött a tóban levő turbulens mozgásoktól. Ez a fajta DCM abban különbözik a fentebb említettektől, hogy a populáció nem *in situ* növekedett, hanem az epilimnionban fejlődött ki (Fahnenstiel és Glime, 1983). A Cadagno-tóban Camacho és mtsai (2001a) azt találta, hogy a DCM felső részét diatóma populáció alakította, mely fotoszintetikusan aktív volt. Azt azonban meg kell jegyezni, hogy fotoszintetikus aktivitásuk kisebb volt, mint a DCM alsóbb rétegét képező *Cryptophyta* populációé, melyek fotoszintetikus aktivitásuk maximumát ezen mélységben érték el.

Egy negyedik mechanizmusa a mélyrétegű maximum kialakulásának szimbiotikus interakcióból származik. Az egysejtű alga a fotoszintézis segítségével energiát termel, az állati egysejtű pedig szerves tápanyagot, védelmet és az aktív helyváltoztatás lehetőségét nyújtja szimbionta társának. Az Andokban található tavakban kimutatott mélyrétegű klorofill

maximumot *Chlorella* zöldalga és csillós protozoa szimbiotikus együttese alkotta (Queimallinos és mtsai., 1999; Modenutti és mtsai., 2004, 2005). A csillós egysejtűek egyébként is nagyon gyakoriak rétegzett tavak oxikus-anoxikus határrétegében (Finlay és mtsai., 1991; Esteban és mtsai., 1993; Massana és Pedrós-Alió, 1994), és szintén gyakran élnek endoszimbiotikus kapcsolatban algafajokkal (Esteve és mtsai., 1988; Finlay és mtsai., 1991). Következésképp azokban a tavakban, ahol nagy abundanciával fordul elő protozoa populáció a mélyebb rétegekben, és ezekből sok szimbiotikus kapcsolatban él algákkal, ott DCM kialakulása lehetséges.

Cullen (1982) és más szerzők szerint létezik egy ötödik folyamat, melynek oka a mély rétegekben a fitoplankton szervezetek fotoakklimatizációja, mely szerint sejtenként nagyobb mennyiségű klorofill-*a* színanyagot tartalmaznak (Berner és mtsai., 1989), ami pedig megnövekedett klorofill-*a* koncentrációt jelent biomassza növekedés nélkül. Fennel és Boss (2003) modellezte ezt a hatást és arra következtetett, hogy a biomassza és klorofill-*a* maximum vertikálisan elkülönül, mivel az előbbi mennyiségét a növekedés-pusztulás egyensúlya szabja meg, utóbbiét a fotoakklimatizáció. Ezt a vertikális szegregációt több tóból is jelentették (pl. Felip és Catalán, 2000). Habár a fotoakklimatizáció jelensége sokszor releváns magyarázata lehet egyes tavakban a DCM kialakulására, számolnunk kell azzal a ténnyel, hogy a felszínre érkező fény hullámhossz tartománya a mélységgel arányosan megváltozik, szelektálódik, a klorofill-*a* számára nehezebben hasznosítható lesz. Ez a folyamat a trofitási szinttel szoros kapcsolatban áll, hiszen a magas szerves anyag-tartalmú vizekben a kék és vörös hullámtartományok hamarabb kioltódnak köszönhetően a fitoplanktonnak, szesztonnak, víztestnek, oldott szerves komponenseknek. Általában azonban a metalimnionban, felső hipolimnionban stabil populációkat létrehozó fajok rendelkeznek kiegészítő pigmentekkel, mint pl. a fikoeritrin, mellyel más hullámhosszúságú fénytartományt tudnak hasznosítani fotoszintézisükhöz (Camacho és mtsai., 2003a, 2003b). Érthető, hogy ebben az esetben a klorofill-*a* mennyiség növelése nem jelentene előnyt.

Konklúzióként megállapítható, hogy a fentebb felsorolt mechanizmusok gyakran együttesen, változó mértékben járulnak hozzá a DCM kialakulásához egy-egy tóban. Minden eset természetesen más és más, így az egyes víztestek egyedi jellemzőitől (tápanyag-tartalom, morфомetria, keveredési sajátosságok, stb.) függően az egyes mechanizmusok jelentősége egyedi mértékben változik, sokszor szinte csak egy folyamat játszik közre, sokszor több folyamat interakciója során alakul ki mélyrétegű maximum.

1.6 Stechlin-tavi fitoplankton kutatások

A Stechlin-tó fitoplankton kutatása viszonylag régre nyúlik vissza, hiszen már 1959-től folynak többé-kevésbé rendszeres vizsgálatok. Az 1973-ból és 1975-ből származó eredményeket Kuchler publikálta (Kuchler, 1981, 1982), azonban az 1959-1962, 1963-1964 és az 1969-1972 időszakra vonatkozó adatokról Casper (1985) munkájában olvashatunk, mely a Stechlin-tó akkori algaflórájának fajlistáját tartalmazza.

Rendszeres, a fitoplankton flórát kutató vizsgálatok 1994 óta folynak a tavon. Évről évre felméri és vizsgálják a fitoplankton közösség összetételét, szukcesszióját, ökológiai jellemzőit. Az 1994-1995 év fitoplankton szukcesszióját Padisák és mtsai. vizsgálták (1998). Ebben a két évben összesen 142 taxont találtak, melynek többsége gyakori a mély, oligotróf tavakban. A fitoplankton szezonális növekedése összeegyeztethető az oligotróf, mérsékelt égövi tavakra jellemző PEG modellel, azaz a legnagyobb csúcsot a magas tavaszi diatóma biomassza okozza, ezt követi egy kisebb nyári biomassza csúcs. Az éves átlagos összes biomassza legnagyobb részét az autotróf piko-cianobaktériumok adják. A tavaszi populáció már február- márciusban növekedésnek indul, majd ez a növekedés a rétegzettség beálltakor áll meg, amikor elkezdődik a kovaalgák epilimnionból való kisüllyedése. A piko-fitoplankton, különösen a *Synechococcus* sp. a felső hipolimnionban hozott létre stabil populációt (Padisák és mtsai., 1998).

Ugyancsak vizsgálták a tavaszi diatóma populáció tér- és időbeli változásának mintázatát 1999-ben (Padisák és mtsai., 2003c). A diatóma szukcessziót a PEG modellel (Sommer és mtsai., 1986) összehasonlítva vizsgálták. Mint kiderült, azon tavak esetében, melyek mono- és dimiktikusak is lehetnek, a tavaszi kovaalga populáció kialakulásánál nem a trofitási állapot az elsődleges befolyásoló tényező, hanem sokkal inkább a jégtakaró jelenléte vagy hiánya, illetve az időjárási viszonyok.

A Stechlin-tóban rendszeres jelenség a felső hipolimnetikus klorofill maximum létrejötte. Mivel a tó eufotikus, és magasabb foszfáttartalmú felső hipolimnionnal rendelkezik, létrejön a mélyrétegű populációk kialakulásának lehetősége (Padisák és mtsai., 2003a), mint ahogy az ismert a *Planktothrix rubescens* (Konopka, 1982; Feullaide és Davies, 1984, Padisák és mtsai., 2003a) és a *Cyanobium* sp. (Padisák és mtsai., 1998; 2003a) esetében. E két faj együttes DCM kialakítása is ismert 1998. júniusából, amikor a *Cyanobium* sp. 15 m, a *P. rubescens* 20-25 m mélységben ért el biomassza maximumot (Padisák és mtsai., 2003a). A két faj koegzisztenciája az eltérő limitáló faktorok miatt volt lehetséges, hiszen míg a piko-

cioanobaktérium populációt a fény limitálta, addig a *Planktothrix* populációt az elérhető foszfát mennyisége.

Egy 2003-ban megjelent cikk a tó fitoplankton közösség variabilitását foglalja össze 1994-től a 2000-es évig (Padisák és mtsai., 2003b). A monitoring során megfigyelt változások okai a következő tényezőkre vezethetők vissza:

- a jéggel való borítottság hossza,
- vízoszlop stabilitása,
- fő tápanyagok koncentrációja,
- zooplankton mennyisége.

A vizsgálat során 193 algataxont találtak, melyből 165 jellemzően planktonikus forma. A hét éves kutatási periódus alatt addig két, a szokásostól eltérő jelenséget regisztráltak. Az egyik a *Planktothrix rubescens* 1998 évi tömeges megjelenése, mely nagy hatással volt az anyagforgalomra. A másik az *Aulacoseira islandica* nagy mennyiségben való megjelenése 2000-ben.

A legfrissebb összefoglalás a Stechlin-tavi fitoplanktonról 2010-ben jelent meg (Padisák és mtsai., 2010). Ez a 15 éves periódus alatt történt florisztikai változásokat elemzi, értékeli. Speciális esetként említi az *Aphanizomenon flos-aquae* megjelenését, mely ezeddig csak sekély, eutróf, hipertróf tavakban, tározókban volt jellemző. Németországban több, Berlin közeli sekély, hipertróf állóvízben dokumentálták már megjelenését (Teubner és mtsai., 1999; Dokulil és Teubner, 2000; Preußel és mtsai., 2009). Ezekben a tavakban az *Aphanizomenon flos-aquae* nyáron, a felszínen okoz vízvirágzást, ahol a viszonylag magas fényintenzitás mellett jól növekszik populációja. A Stechlin-tavi elterjedése azonban váratlan felfedezésnek számít. Először a 2001-es mintákban jelent meg, majd 2006-tól rendszeres tagja a fitoplanktonnak, nyári biomassza csúcsot létrehozva. 2009-ben magas, nyári biomassza értékkel jelentkezett a faj, majd egy kisebb visszaesés után, télen jég alatti vízvirágzást okozott $920 \mu\text{g l}^{-1}$ biomassza értékkel és 2010 februárjában még mindig az összes biomassza 85%-át alkotta.

1.7 Célkitűzés

A Stechlin-tó fitoplankton flóráját 1994 óta kutatják rendszeresen, vizsgálva a fitoplankton szukcesszióját, fajösszetételét, ökológiáját. A tóban ismert jelenség a DCM, melyet rendszeresen okoz a *Cyanobium* sp. piko-cianobaktérium, illetve egyes években a *Planktothrix rubescens* fonalas kékalga, de az *Aphanizomenon flos-aquae* DCM létrehozását korábban senki nem dokumentálta.

Váratlan eseménynek számított a Stechlin-tóban az *A. flos-aquae* megjelenése. Először 2000-ben jelent meg nagyon alacsony biomassza értékkel, 2009-ben azonban nagy mennyiségben, téli felszínközeli vízvirágzást okozott. Ismert, hogy a faj áttelelhet a felszínhez közel fonalas formában is, ha a téli időszakot megelőzően kellően magas biomasszát produkált (Yamamoto és Nakahara, 2007), de eutróf tavakban, és igen alacsony biomasszával. Hipotézisem ezért az, hogy a Stechlin-tó esetében a fonalas formában történő áttelelés egyik oka, hogy a nyári időszakban a vízoszlopban igen jelentős biomasszával volt jelen a faj. Másik hipotézisem, hogy az *A. flos-aquae* megfelelő körülmények között DCM kialakítására is képes. Annak megállapítására, hogy a kellően magas biomassza mikor és milyen rétegekben alakult ki, célul tűztem ki a 2009. évi havi rétegminták elemzésével a fitoplankton szukcessziójának nyomon követését, különös tekintettel az *Aphanizomenon flos-aque-re*, illetve annak megállapítását, hogy létrehozott-e mélyrétegű maximumot.

2 Anyag és módszer

2.1 A vizsgált tó bemutatása

A Stechlin-tó Németország északkeleti részén helyezkedik el, a mecklenburgi tóvidék déli határán, az északi szélesség $53^{\circ}10'$ és a keleti hosszúság $13^{\circ}02'$ -nél, nagyjából Berlintől 100 km-re északra.

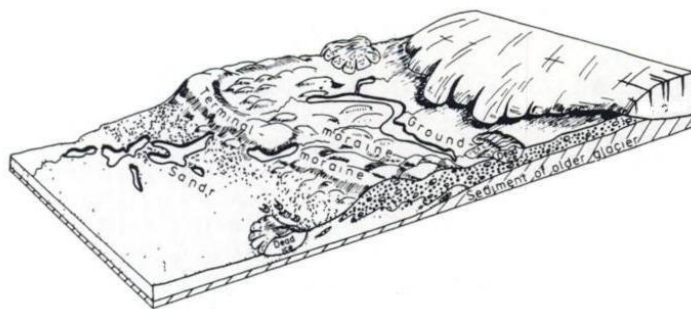
A tóvidék jégkorszaki eredetű. Észak- és Közép Európa nagy részét a negyedidőszaki skandináv eljegesedés alakította. Ezen időszakban a jéghatár többször változtatta pozícióját, ezzel több jégkorszaki üledéklerakódást eredményezve. A gleccserek nagy mennyiségű földet, követ, kavicsot, homokot, stb. szállítottak, majd ezek leülepedésével jöttek létre a morénák, talajmorénák, vagy a gleccser haladása közben oldalra lerakott oldalmorénák. Az olvadó jég hatására lezúduló víztömeg hozta létre a nagy kiterjedésű, finom üledékű síkságot. Ugyancsak a víz erodáló hatására jöttek létre az olvadékvíz csatornák, illetve völgyek (Krausch és Zühlke, 1974).

A Stechlin- tavat és környékét is a legutóbbi eljegesedési időszak (a Weichsel) alakította. A frankfurti morénák jelzik az egykori, jégkorszaki gleccserek déli peremét, ezen terminális morénák alakították ki a terület déli határát. A jég viszonylag gyors olvadása és visszahúzódása eredményezte az ún. „holtjég” visszamaradását és *in situ* olvadását az előző jégtevékenység során kialakított vájatokban, mélyedésekben. Ezek morénáin, melyek most is jól láthatóak Fürstenberg déli részén, egy új jégsegély alakult ki (Fürstenberger Staffel), mintegy 1000 évvel a frankfurti jégsegély kialakulása után. A holtjéggel kitöltött mélyedést betakarta a kimosódott üledék (Rheisenberg-medence), és az olvadékvíz létrehozta a „Rheisenberg Kapu”-t a terminális moréna áttörésével (Marcinek, 1981). A befedett holtjég jégtömbök olvadásával létrejött a ma is látható, változékony, tavakkal és lápokkal tarkított terület.

A nagyszámú öböllel rendelkező Stechlin-tó és a közelében levő Nehmitz-tó kialakulása is ezen folyamatok eredménye. A jégkorszak során visszamaradt jégtömbök olvadása, illetve az olvadékvizes csatornák eróziós hatása (kombinált „Beckensee”, Marcinek és Nitz, 1973) együtt érvényesül ezen tavaknál. Pontosabban a jég eróziója, illetve későbbi olvadása során olvadékvizes csatornák vagy holtjég kockákkal feltöltött völgyek keletkeztek. Utóbbiakat az olvadékvíz hordaléka befedte, így egy időre megóvva őket az olvadástól. A késő jégkorból az utójégkorba fordulva következett be ezen holtjég kockák olvadása és az iszaptakaró

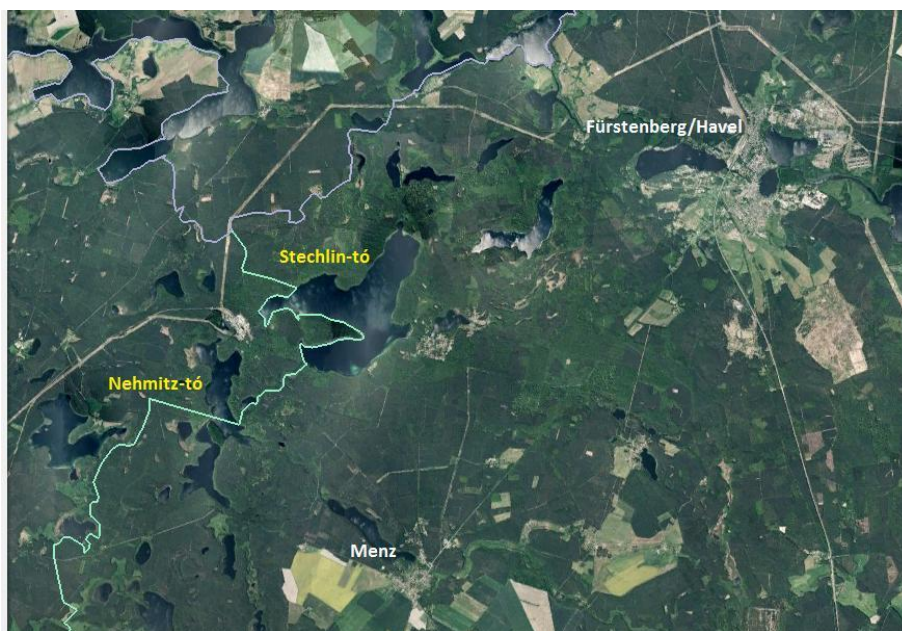
lesüllyedése. Üregek alakultak ki, melyekben aztán a talajvíz által táplált tavak és mocsarak keletkeztek a vízzáró alattalaj felett.

Más jégkorszakban keletkezett területekhez hasonlóan, a Stechlin-tó térsége nem rendelkezik természetes felszíni tengeri lefolyással (Treichel, 1957; Driescher, 1983). A régióban ez a legnagyobb lefolyástalan terület (1. ábra) (Heitmann és Schubert, 1965; Schumann, 1968; Heitmann és mtsai., 1969; Marcinek, 1981).



1. ábra Vázlatos ábra a Stechlin-tó térségéről a legutóbbi eljegesedés alatt (Casper, 1985)

1745 és 1750 között építették a Polzow csatornát. A csatorna segítségével a Stechlin, Nehmitz (2. ábra), Roofen és a Wentow tó vizét összekötötték a Havel folyórendszerrel, a tavak vizét így az Északi-tengerbe vezetve. Ennek következményeként mind a Stechlin-tó, mind a Nehmitz-tó vízszintje jelentősen csökkent és a parti zóna is megváltozott. A Polzow csatorna megépítése előtt (1750) felszíni be- vagy kifolyás nem létezett (Krausch, 1962). Ma a korábbi partvonal és litorális zóna még mindig észrevehető.



2. ábra A Stechlin-tó és térsége (Google Earth)

A Stechlin-tó területe $4,25 \text{ km}^2$, maximális mélysége 68 m. Nyugati-délnyugati irányban homoksíkság terül el a tengerszint feletti 70-80 méteres magasságban. A síkságot kelet felől talajmoréna határolja (Heitmann és Schubert, 1965). A tó természetes vízgyűjtő területe $12,36 \text{ km}^2$, melynek 80 %-a erdővel borított. A vízszint tengerszint feletti 59,67 méteren van, 1750 előtt 60,7 méteren volt. A Stechlin-tó környékének legmagasabb pontja, a Fenchelberg (84,5 m tfm.), mely közvetlenül a tó északkeleti partján található. A tó legmélyebb pontja, mely a felszínhez képest 68 méter mélyen található, 8,5 méterrel a tengerszint alatt van.

A tó négy medencére tagolható. Egy északi, ami egyben a tó legmélyebb része is (68 m), egy viszonylag sekély központi medence (59 m), egy nyugati medence (41 m), melyet egy körülbelül 1,2 km széles félsziget választ el a déli medencétől (35 m). A medencék relatív mélységei (azaz a mélység hány százaléka a közepes átmérőnek) rendre 3,5%, 5,4%, 3,1%, 5,2%, így a medencék a mély tavak kategóriájába tartoznak relatíve kicsi felszínnel.

A tó átlagos mélysége kb. 26 méter, térfogata hozzávetőleg $97 \cdot 10^6 \text{ m}^3$, a négy medence térfogata az alábbiak szerint alakul:

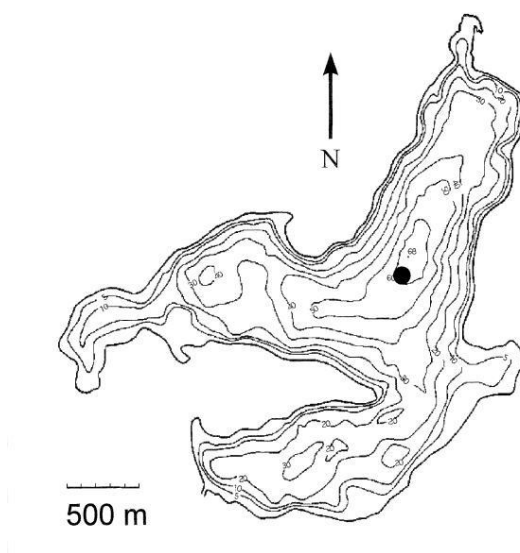
1. nyugati medence: $19 \cdot 10^6 \text{ m}^3$
2. északi medence: $37 \cdot 10^6 \text{ m}^3$
3. déli medence: $13 \cdot 10^6 \text{ m}^3$
4. központi medence: $28 \cdot 10^6 \text{ m}^3$

A Stechlin-tó partvonalát egy vegyes összetételű, főleg fenyőből, bükkből, fűzből és égerből álló erdő alkotja. Mivel a fák a szelet nem tudják lényegesen lefogni, az uralkodó és legerősebb szél NY, NY-DNY, É és É-ÉNY irányú, ez megegyezik a tó hossz tengelyének irányával.

A tó egyetlen tápanyagterhelését kizárólag a vízgyűjtő területről érkező avarbemosódás jelenti (levelek, gallyak, virágpor, magok, termékek). A vízgyűjtő terület 80%-a erdővel borított, így az egyéb helyről érkező szervesanyag-terhelés elhanyagolható. A tó életébe egyszer történt nagyobb antropogén beavatkozás, mikor is 1966-ban atomerőművet létesítettek a területen. A létesítmény a hűtővizét a közeli Nehmitz-tóból vette, majd a felmelegedett vizet egy csatornán keresztül a Stechlin-tóba vezették. Ez egyszerre okozott hőszennyezést, tápanyagterhelést és változást a tó hidrológiai viszonyainak stabilitásában (retenciós idő). 1989-ben bezárták az erőművet, de a beavatkozás hatásai még később is érzékelhetők voltak (Koschel és mtsai., 2002).

2.2 Mintavétel

A vizsgálathoz szükséges rétegmintákat Van Dorn mintavevővel, a tó legmélyebb pontján vették a Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries munkatársai. A vízmintákat az egész vízoszlopot mintázva, öt méterenként vették, azaz 0m, 5m, 10m, 15m, 20m, 25m, 30m, 35m, 40m, 45m, 50m, 55m, 60m, 65m-es mélységekből. A mintavételi időpontok 2009. április 15., május 6., június 26., július 9., augusztus 18., szeptember 17., október 15. A mintákat Lugol-oldattal tartósították, majd a Pannon Egyetem Limnológia Intézeti Tanszékre való szállításuk után hűvös, fénytől elzárt helyen tároltuk azokat. A Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries intézet által mért terepi mérési adatok ugyancsak rendelkezésemre álltak.



3. ábra A Stechlin-tó batimetrikus térképe, jelölve a mintavételi pont (Schulz, 2003)

2.3 Mennyiségi feldolgozás

A fitoplankton minták mennyiségi feldolgozását az Utermöhl-féle módszerrel (Utermöhl, 1958) fordított mikroszkóp segítségével (Alpha XDS-2) végeztem. A lugol oldattal tarósított, tömörítés nélküli homogenizált minta ismert térfogatát számlálókamrába öntjük, majd ülepedni hagyjuk. A vízmintában levő fitoplankton szervezetek denzitásától függően különböző térfogatú ülepítő feltéteket használhatunk. Mivel a Stechlin-tó egy oligo-mezotróf tó, így a planktonszervezetek mennyisége viszonylag kicsi, 50 ml térfogatú ülepítőhenger-feltétet helyeztem az amúgy 2 ml, egyes esetekben 5 ml térfogatú kamrákra. Egy 2 ml-es kamra esetében a teljes ülepedéshez elég 1 óra, nagyobb térfogatnál az ülepedés sebességének

4 óra/cm-t adunk meg, így az 50 ml-es feltét esetében kb. 1 napig hagytam ülepedni a mintát, mielőtt elkezdtem volna a mikroszkópos analízist. Az ülepedés végeztével a feltétet eltávolítottam, majd az ülepítőkamrára üveglemezt helyeztem.

A mikroszkópos vizsgálat során 10-szeres nagyítású okulárral, illetve nagyobb szervezetek számolásánál 40-szeres objektívvel, kisebb szervezetek számolásánál 100-szoros objektívvel dolgoztam. A biomassza számolás során az ülepítőkamra átmérőjével megegyező hosszúságú sávokat számoltam le. A sávok szélességét az objektív mikrométer segítségével pontosan lemértem. A szokásos eljárás a minimum 400 ülepedési egység (a változatos kolóniák, cönóbiumok, fonalak miatt az egyed fogalma az algológiában nem teljesen tisztázott) leszámolása, ami azt jelenti, hogy teljes transzekteket, sávokat kell átvizsgálni, de ha megvan a minimális 400 egység, akkor már nem kell újat kezdeni. A biomassza becslés volumetrikus módszerrel történt, azaz minden algához hozzárendeltem a hozzá legjobban hasonlító mértani testet/testeket, így számoltattam ki térfogatukat. Az algák fajsúlya közel 1, így a leszámolt algák össztömege is kiszámolható. Az ösztömeg és a leszámolt térfogat alapján megadható a koncentráció, avagy a biomassza, melyet $\mu\text{g L}^{-1}$ -ben fejeztem ki. A biomassza számolást nagyban leegyszerűsítette az Opticount biomassza-számláló számítógépes szoftver használata (Hepperle, 2000). A mélyebb rétegekből származó mintáknál nem tudtam betartani a minimális 400 egyed leszámolására vonatkozó feltételt az igen kicsi algasűrűség miatt. Ugyenezen oknál fogva azonban ez a hiba az értékelésnél nem releváns.

3 Eredmények

3.1 Vertikális gradiensek

3.1.1 Hőmérséklet

Az év kezdetén, február, március hónapban a tóban izoterm állapot uralkodott, a hőmérséklet a vertikális gradiens mentén állandó, 3-4 °C-os volt. Az év előrehaladtával a felső régió felmelegedett, kialakult egy hőmérsékleti gradiens, a tó rétegzetté vált. Az áprilisban-májusban kialakult erős gradiens (termoklin) kitartott egészen a hűvösebb hónapok beköszöntéig (szeptember-október), amikor a lehülés következtében a vízoszlop újra izoterm állapotba került. A termoklin, azaz ahol a legnagyobb a hőmérséklet-különbség, a rétegzett időszak során 8-10 m mélyen húzódott (6. ábra).

A különböző vízhőmérsékletekhez rendelt sűrűségértékekkel számolva megadható a vízoszlop relatív stabilitása, melyet RWCS értéknek nevezünk (Welch, 1992), és az alábbi módon számolhatunk ki (5. ábra, 2. táblázat):

$$RWCS = (D_b - D_s) / (D_4 - D_5), \text{ ahol}$$

D_b : közvetlenül az üledék feletti vízréteg sűrűsége

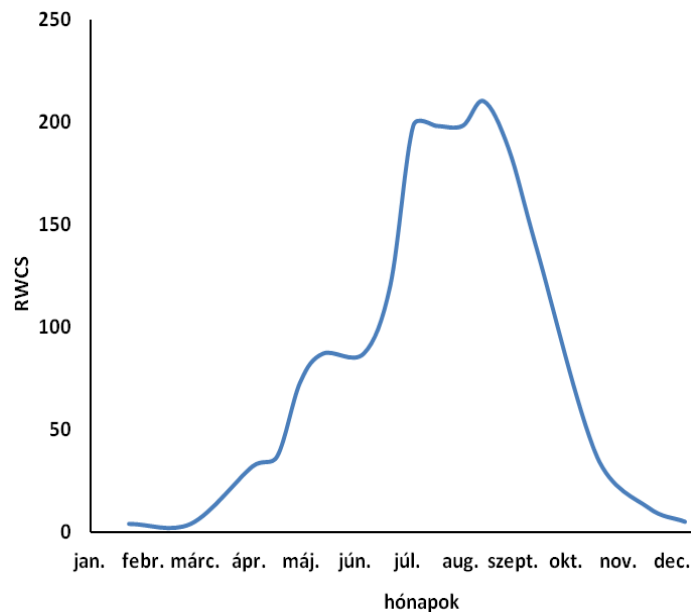
D_s : felszíni vízréteg sűrűsége

D_4, D_5 : A 4 és 5 °C-os víz sűrűsége

2. táblázat RWCS értékek a különböző mintavételi időpontokban

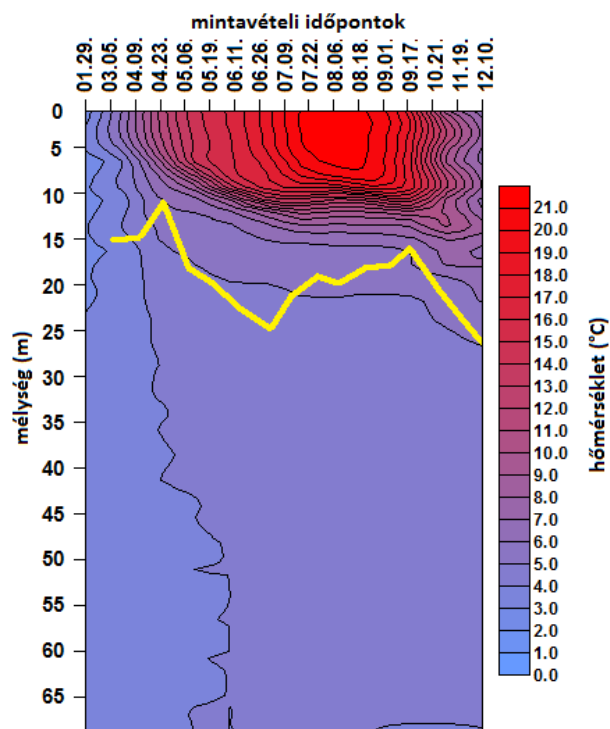
időpontok	01.29.	03.05.	04.09.	04.23.	05.06.	05.19.	06.11.	06.26.	07.09.
RWCS	4	4	32	37	73	87	87	120	198

időpontok	07.22.	08.06.	08.18.	09.01.	09.17.	10.21.	11.19.	12.10.
RWCS	198	198	210	187	138	37	12	5



5. ábra: A vízoszlop relatív stabilitási értékének (RWCS) változása a 2009. év során a Stechlin-tóban

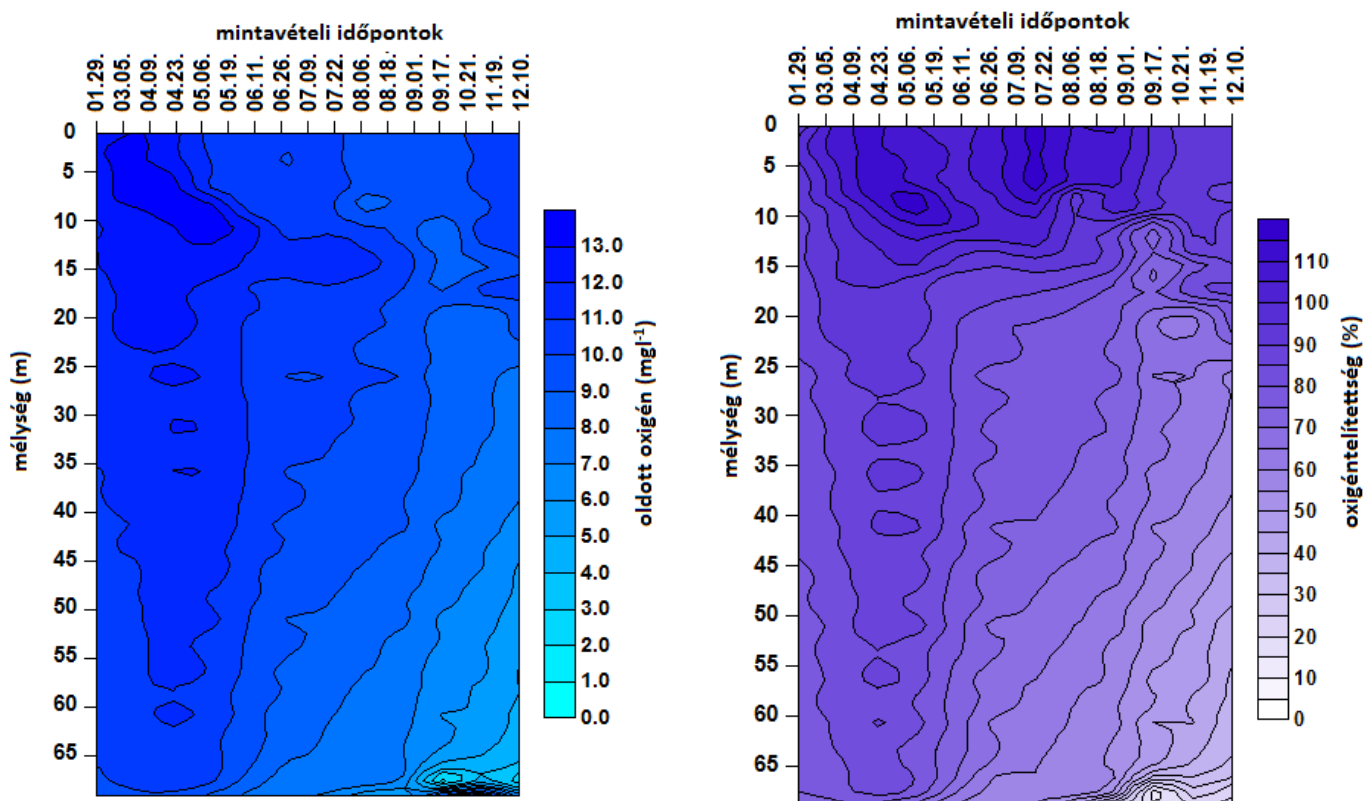
Láthatjuk, hogy a vízoszlop stabilitása nyáron, július, augusztusban volt a legerősebb. Ekkor az RWCS érték 210 körüli volt.



6. ábra A hőmérséklet és az eufotikus réteg változása a 2009. év során. Sárga vonal jelöli az eufotikus réteget

A 6. ábrán sárga vonallal jelöltem az eufotikus mélységet, azt a határt ahova a felszínre érkező fény mennyisége 1%-a még lejut. Az eufotikus mélység megállapítása a Secchi-korong által mért Secchi mélységből történt. Ez ökológiai szempontból azért fontos, mert ennél a fény mennyiségnél egyes algáknál még lehetséges nettó fotoszintézis. Az eufotikus mélység az izoterm, átkeveredési időszakban húzódott a felszínhez a legközelebb, köszönhetően a felkevert vízoszlopnak, mely által a víz szerves és szervetlen komponensein a fény hamar abszorbeálódott. Ekkor 10-15 m-es mélységben mértük az eufotikus mélységet. Az év előrehaladtával, és a rétegzettség beálltával az epilimnionból a szerves, szervetlen anyagok kisüllyedtek, a víz áttetszőbbé vált, az eufotikus mélység a nyár folyamán 20-25 m-en húzódott.

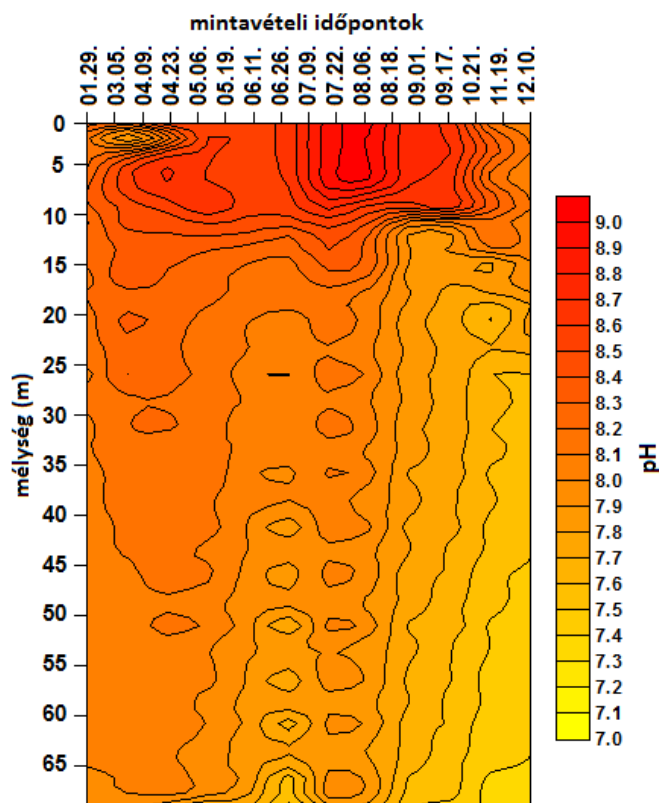
3.1.2 Oxigén



7. ábra Az oldott oxigéntartalom (bal) és az oxigéntelítettség (jobb) változása a 2009. évben a Stechlin-tóban

Az oldott oxigéntartalom abszolút értékében számottevő változás nem látható a vertikális profil mentén (7. ábra). A felsőbb régiókban mindvégig 10-13 mg l⁻¹ érték körül volt a koncentráció, a nyári hónapokban valamivel alacsonyabb értékkel bírt a magasabb hőmérséklet miatt. Nagyon alacsony értéket az év vége felé, a hipolimnionban mértek. Ekkor az üledék közelében közel 0 mg l⁻¹ értéket tapasztaltak. Mivel a víz oldott oxigéntartalma a hőmérséklet függvénye, értékelés szempontjából az oxigéntelítettséget érdemes figyelembe venni. A mért oxigéntelítettségi adatok alapján látható, hogy a keveredési időszakban az oxigéntelítettség is közel homogén elrendeződést mutatott (7. ábra). A rétegzettség beálltával a termoklin környékén az oxigéntelítettségben is gradiens alakult ki, a felső 10-15 m oxigéntelítettségi adatai magasabbak a hipolimnionban mértnél. Ugyancsak megjegyzendő, hogy a hipolimnion oxigéntelítettsége időbeni csökkenést is mutatott, a késő őszi időszakban az alsóbb régiókban a telítettség 50% alá is esett, az üledékközeli vízréteg pedig szinte anaerob volt.

3.1.3 pH



8. ábra A pH változása a 2009. év során a Stechlin-tóban

A víz kémhatása (pH) a már említett tényezőkhez hasonló eloszlást mutatott (8. ábra). A pH gradiens kb. 10 m-es mélységben alakult ki. A tóban mért pH értéke 7 és 9 között mozgott. A magasabb értékeket egész évben a felső 10 m-es rétegben mérték, a legerősebb gradiens augusztus-szeptember környékén alakult ki. Amíg tavasszal a vertikális irányú pH csökkenés kismértékű volt, addig az év vége felé a hipolimnionban mérték a legalacsonyabb, 7-es értéket. A felső régiókban továbbra is a 9-es körüli érték volt a jellemző.

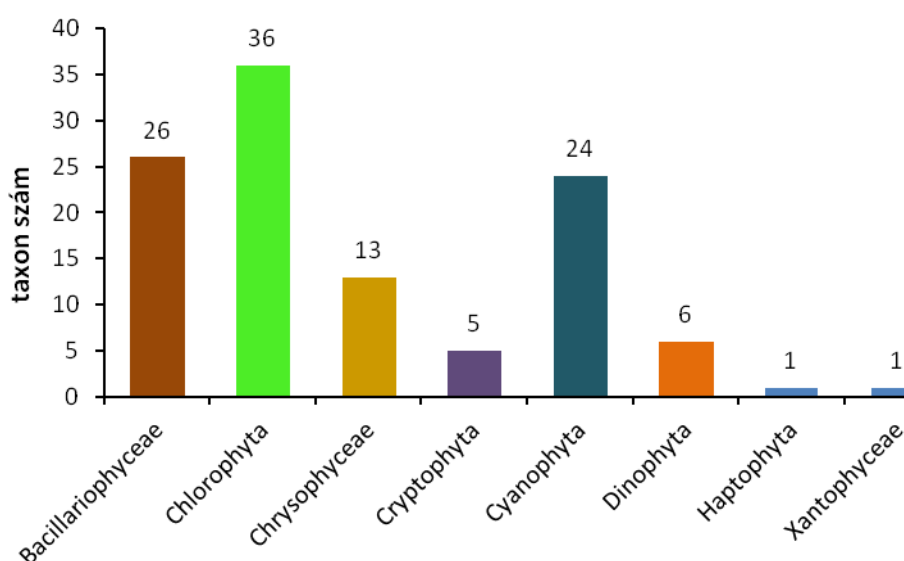
3.2 A fitoplankton közösség

3.2.1 Biomassza és taxonómiai diverzitás

A mikroszkópos analízis során összesen 112 fajt határoztam meg, melyek 8 nagyobb algacsoportba tartoznak, melyek a következők voltak:

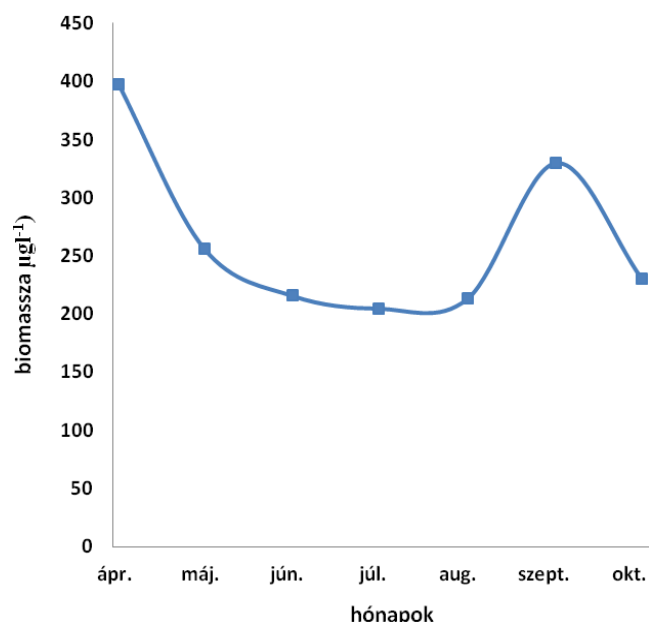
- Heterokonthophyta:
 - Bacillariophyceae
 - Chrysophyceae
 - Xantophyceae
- Chlorophyta
- Cryptophyta
- Cyanophyta
- Dinophyta
- Haptophyta

A különböző algadivíziókba tartozó taxonok számát mutatja a 9. ábra. A legtöbb taxont a Chlorophyta divízió tartalmazta (36), így ezt tekinthetjük a legdiverzebb csoportnak. A kovaalgák és a kékalgák csoportjai rendre 26, ill. 24 taxont tartalmaztak, ez a két csoport érte el egyébként a legmagasabb biomassza értékeket is. A Chrysophyceae 13, a Dinophyta 6, a Cryptophyta 5, a Haptophyta és Xantophyceae csoportok pedig 1-1 taxonnal képviseltették magukat.



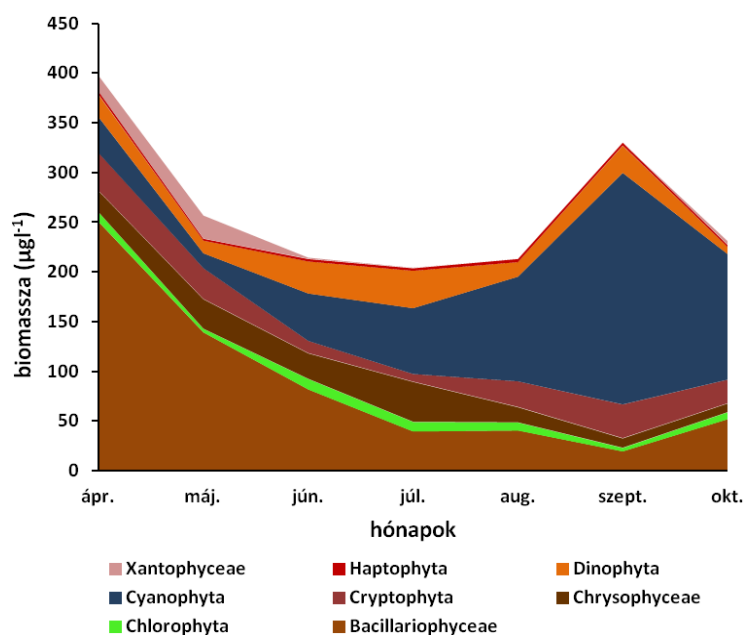
9. ábra A talált taxonok megoszlása a különböző nagyobb algacsoportokban

A 10. ábra mutatja a rétegminták alapján számolt átlagos éves biomassza eloszlást. A legnagyobb érték áprilisban mutatkozott a tavaszi átkeveredés során ($400 \mu\text{gl}^{-1}$). Az idő előrehaladtával a biomassza értéke visszaesett, majd az őszi hónapokban (szeptember, október) ért el egy újabb, az előzőnél kisebb csúcsot ($350 \mu\text{gl}^{-1}$).



10. ábra A biomassza éves eloszlása 2009-ben a Stechlin-tóban

Külön ábrázoltam az egyes hónapokban a különböző algadivíziók arányát a biomassza tekintetében (11. ábra).



11. ábra A különböző algadivíziók biomasszájának megoszlása az egyes hónapokban 2009-ben a Stechlin-tóban

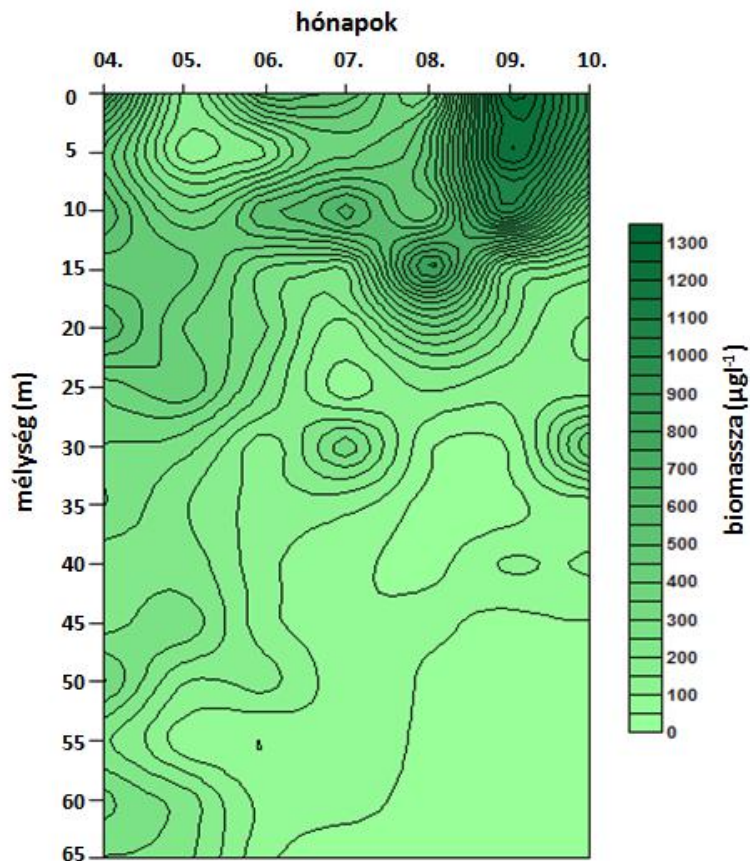
Az 11. ábráról leolvasható, hogy a legnagyobb arányban előforduló algacsoportok a Bacillariophyceae és a Cyanophyta. A kovaalgák tavasszal, az átkeveredési időszakban jelentkeztek nagy mennyiségben és arányban, később a rétegzett időszak beálltával arányuk lecsökkent. Ebben az időszakban a kovaalga populáció összetétele is megváltozott. Míg tavasszal a Centrales rendbe tartozó fajok vannak többségben, addig a később a nagyobb alakrezisztenciával rendelkező fajok (*Fragilaria crotonensis*, *Asterionella formosa*, *Cymatopleura solea*) képviselték a csoportot.

A második legnépesebb algadivíziót a kékalgák alkották. Arányuk az év korai szakaszában nem volt jelentős, azonban nyáron megnőtt mennyiségük, az őszi időszakra pedig jelentős mennyiségben és arányban váltak a fitoplankton részévé. A Cyanophyta divíziót képviselték pl. a Chroococcales rendbe tartozó *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Chroococcus* sp. fajok, de a jelentősebb biomassza mennyiséget elérő tagjai a Nostocales rendből kerültek elő, úgy, mint az *Anabaena flos-aquae*, *Anabaena circinalis*, *A. lemmermannii*, *Aphanizomenon flos-aquae*.

Jelentős arányt el nem érő csoportok voltak még a Dinophyta, Cryptophyta, Chlorophyta, Chrysophyceae, Xanthophyceae, Haptophyta divíziók, de ezek nem befolyásolták jelentősen a teljes biomasszát.

3.2.2 Vertikális eloszlások

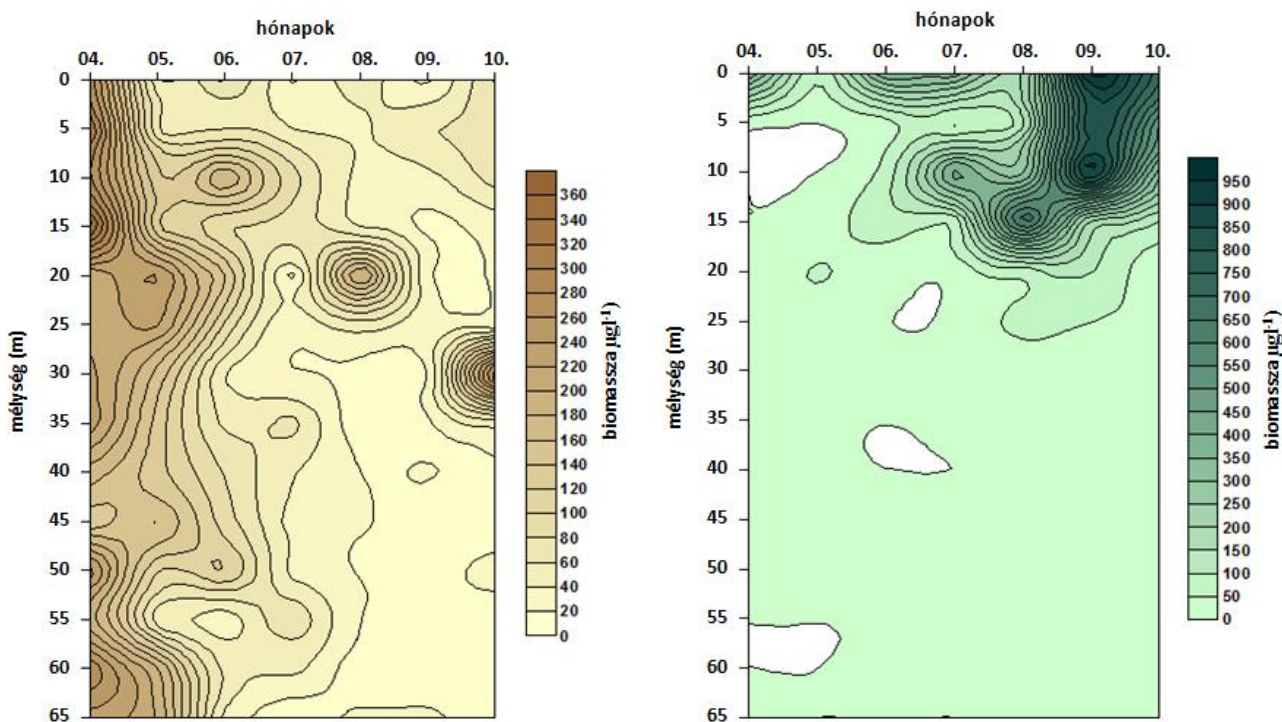
A teljes biomassza vertikális elrendeződését ábrázolva az idő függvényében kaptam a 12. ábrát.



12. ábra A teljes biomassza réteges elrendeződése a 2009. évben a Stechlin-tóban

Április és május hónapban a fitoplankton közel homogénen oszlott el a vízoszlopban annak teljes keveredése miatt. Ezután rétegződést tapasztalhattunk, a biomassza nem homogén módon rendeződött el, sőt nyáron nagy mennyiségben koncentrált a 10-15 m-es mélységben. Szeptember-októberben a felsőbb régiókban akkumulálódott a biomassza.

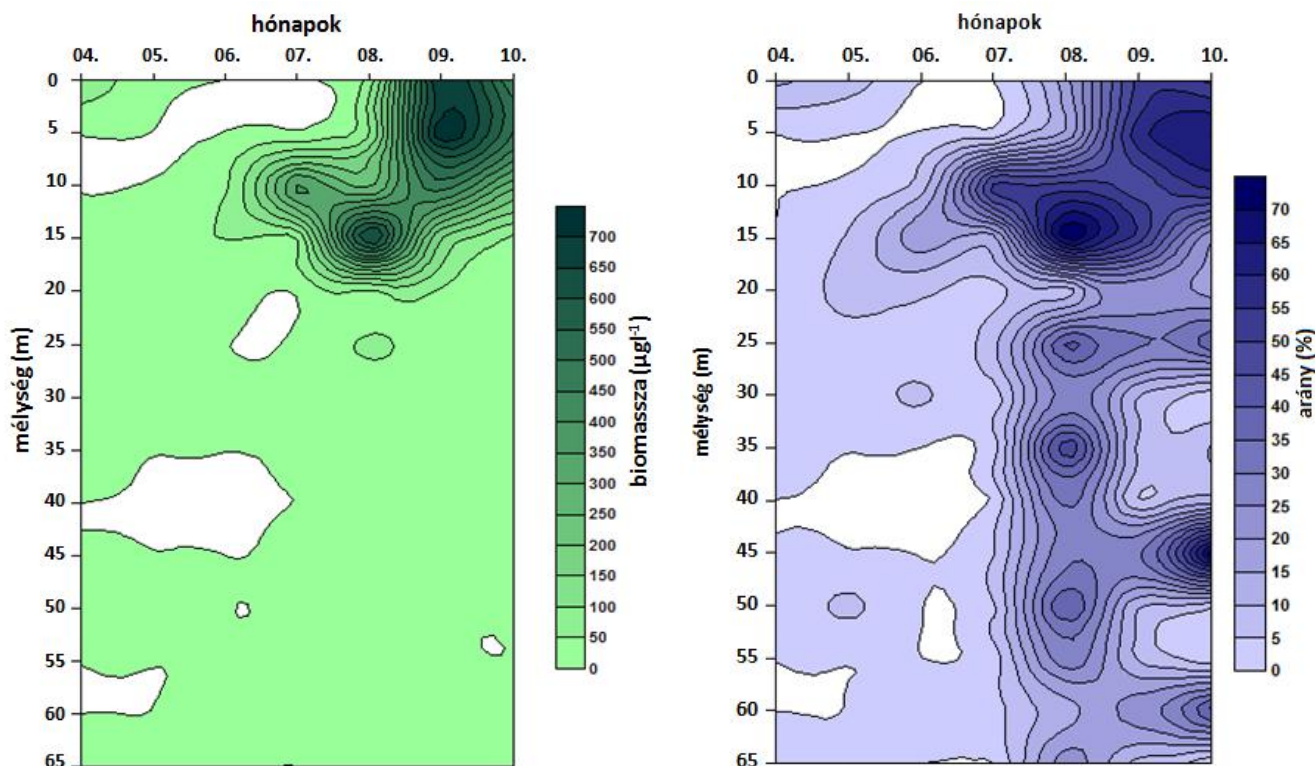
Mivel a teljes biomassza mennyiséghez legnagyobb súllyal a Bacillariophyceae és Cyanophyta fajok járultak hozzá, ábrázoltam ezen csoportok időbeli, mélységi elrendeződését (13. ábra).



13. ábra Diatóma fajok (bal) és a Cianoprokarióta fajok (jobb) megoszlása 2009-ben a Stechlin-tóban

A 13. ábrán jól látszik, hogy az izoterm vízoszlopban a diatóma populáció egyenletesen oszlott el, majd a vízoszlop stabilitásának beálltával mennyiségük lecsökkent és csak adott mélységekben találhattunk kisebb akkumulációt. A kékalga fajok eloszlása teljesen másfajta tendenciát mutatott. A tavaszi hónapokban csupán alacsony biomassza értékkel mutatkoztak. Először július hónapban fejlődött ki stabil populáció a metalimnionban, 10 m-es mélységben, majd augusztusban 15 m mélyen figyeltünk meg akkumulációt. A cianoprokarióták legnagyobb mennyiségüket az őszi időszakban érték el a felsőbb rétegekben.

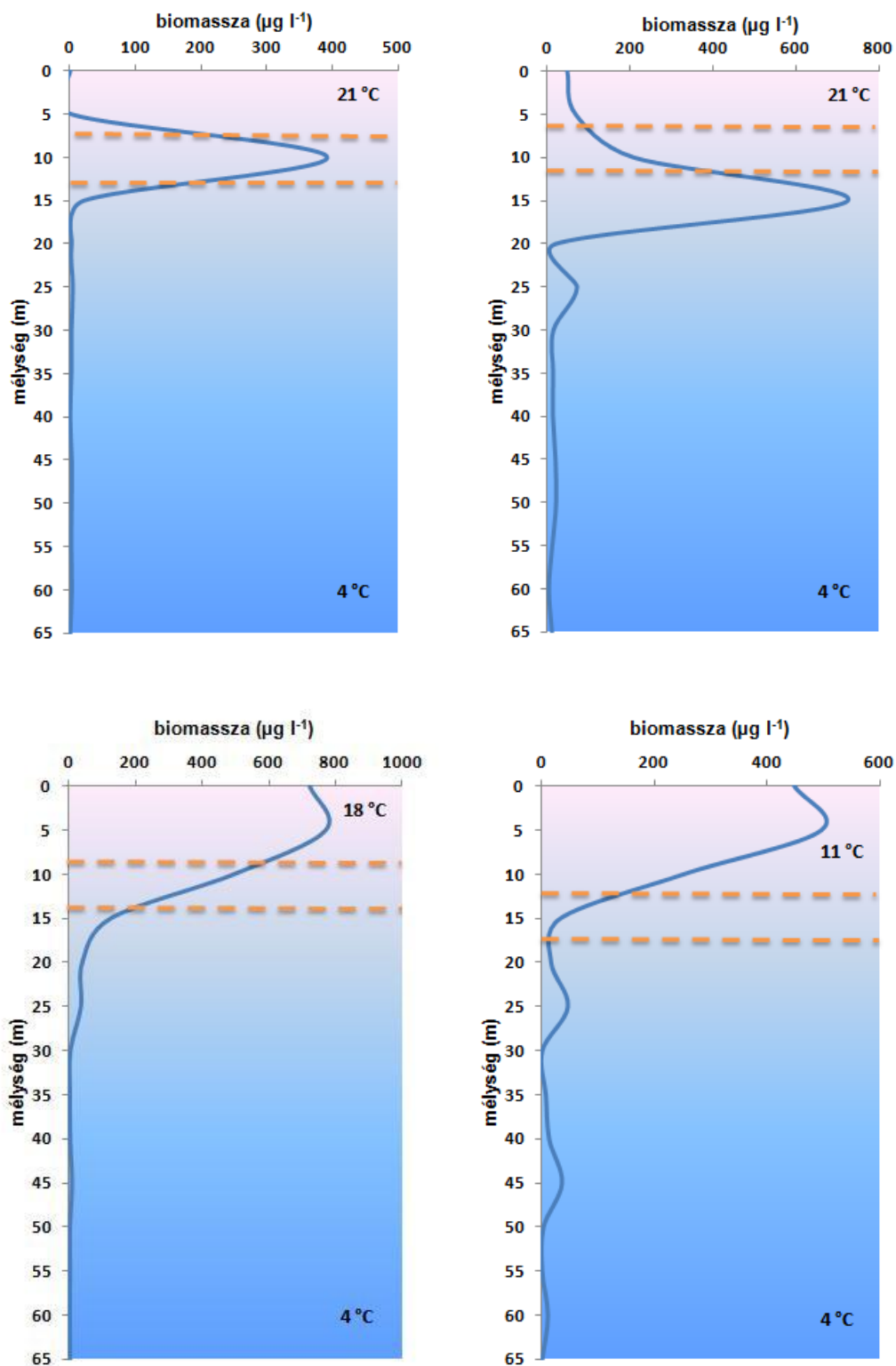
A cianoprokarióta fajok közül az *Aphanizomenon flos-aquae* nagy biomassza mennyiségben és arányban fodult elő, a faj vertikális megoszlását mutatja a 14. ábra.



14. ábra Az *A. flos-aquae* vertikális megoszlása (bal) és biomassza aránya 2009-ben a Stechlin-tóban

Az *A. flos-aquae* stabil populációt júliusban épített ki 10 m-en, a metalimnionban, majd augusztusban 15 m mélyen. A faj egyes mélységekben vizsgált arányát nézve a teljes biomasszához képest (14. ábra) látható, hogy a nyári metalimnetikus, felső hipolimnetikus mélységben dominánsnak számított. Míg júliusban a teljes fitoplankton biomassza 50%-át tette ki, augusztusban a fitoplankton populáció 78%-át alkotta. Az őszi, nagyrészt Cyanophyta fajokból álló fitoplanktonnak szintén nagy hányadát (>50%) adta az *A. flos-aquae*.

A faj eloszlását a jellemző hónapokban külön-külön is ábrázoltam (15. ábra). Július és augusztus hónapban jól definiálható mélyrétegű populációt hozott létre az *A. flos-aquae*. Júliusban közel $400 \mu\text{g l}^{-1}$, augusztusban több, mint $700 \mu\text{g l}^{-1}$ biomassza értéket ért el a metalimnionban, illetve a felső hipolimnetikus rétegben. Szeptember hónapra ez a DCM megszűnt, a faj a felső rétegekben (0-5 m) érte el maximum denzitását, mintegy $800 \mu\text{g l}^{-1}$ biomasszával. Októberben ugyancsak az epilimnionban, a felszíni rétegekben volt a populációmaximuma, ekkor valamivel kevesebb ($500 \mu\text{g l}^{-1}$) biomasszával. A 15. ábrán a szaggatott sárga vonal jelöli a metalimnetikus réteget.



17. ábra Az *A. flos-aquae* vertikális eloszlása júliusban (bal felső), augusztusban (jobb felső), szeptemberben (bal alsó) és októberben (jobb alsó) 2009-ben a Stechlin-tóban

4 Eredmények értékelése

A 2009-ben, a Stechlin-tavi mintákból meghatározott 112 taxon összhangban van az 1994 óta folytatott vizsgálatok során talált éves adatokkal. Az éves fajszaám a 15 éves periódus alatt mindvégig 100-120 között mozgott (Padisák és mtsai., 2010), ebben a tekintetben a 2009 év sem mutat eltérést. A fitoplankton szukcesszió a korábbi években tapasztaltakhoz eltérően nem követi teljesen az oligotróf tavakra jellemző PEG-modellt. A modell megértéséhez szükséges ismerni az év során fellépő limitáló tényezőket. A téli időszakban limitáló faktor a kevés beérkező fénymenyiség, illetve az alacsony hőmérséklet. Ilyen körülmények között az ezen fizikai faktorokat jól toleráló kovaalgák szaporodnak el és válnak domináns tagjává a tavaszi fitoplankton közösségnek. A Stechlin-tóban minden évben ekkor jelentkezik a legmagasabb biomassa produkció (Padisák és mtsai., 2010), mint ahogy ez a 2009 évben is így volt. A homogén, izoterm vízoszlopnak köszönhetően a diatóma populáció is a teljes vízoszlopban homogénen oszlott el. A szezonális szukcesszió következő lépése a rétegzettség beállta. Ekkor a vertikális profil mentén létrejön egy erős hőmérséklet-gradiens, melynél más fizikai, kémiai gradiensek is keletkeznek. A vízoszlop ezáltal rétegzetté válik, felül elhelyezkedő epilimnionra és az alatta található hipolimnionra tagolódik, melyek közt az átmeneti réteg a metalimnion. A tavaszi kovaalga csúcs ekkor letörik, a kovavázuknál fogva nagy fajsúllyal rendelkező kovaalgák kisüllyednek a hipolimnionba (Padisák és mtsai., 2003d). A kovaalgák tömeges süllyedése jól látható a 13. ábrán. Nyáron tápanyaglimitáció lép fel, mely megakadályozza a magas biomassa kialakulását és létrejön egy ún. tiszta vizes fázis. A vizsgált időszakban ez a visszaesés érzékelhető ugyan, mégsem olyan erős, mivel ekkor már elkezdi kialakulni a Cyanophyta populáció. Késő nyárra, őszre alakul ki a második biomassa csúcs. Más oligotróf tavaknál ekkor a Dinophyta, Chlorophyta fajok jellemzőek (Grigorszky és mtsai., 2000), esetünkben azonban erős Cyanophyta dominancia jelentkezett.

A Bacillariophyceae összetételére az előző évekhez hasonlóan tavasszal a Centrales fajok voltak jellemzőek. Általában jellemzőek erre az időszakra, később, mikor a rétegzettség beáll, a nagyobb alakrezisztenciával rendelkező, változatos morfológiájú fajok válnak gyakoribbá. Ilyen a *Fragilaria capucina*, *F. construens*, *F. crotonensis*, *Asterionella formosa*. Ezek, hasonlóan a korábbi évekhez, állandó tagjai a késői diatóma populációnak.

Az utóbbi években nagy mennyiségben jelennek meg az adott víztípusra egyébként nem jellemző kékalga fajok, mint például a *Anabaena mendotae*, *A. macrospora*, *A. spiroides*, *A.*

flos-aquae, illetve az *Aphanizomenon flos-aquae* (Padisák és mtsai., 2010). A 2009-es őszi kékalga-robbanás az *Aphanizomenon* hatalmas mennyisége mellett ezekből a fajokból állt.

A Cyanophyta fajok terjedése és inváziója egyre kutatottabb (pl. Mehnert és mtsai., 2010) és figyelmet érdemlő terület, hiszen az agresszívan terjedő fajok rendkívül nagy mennyiségben képesek elszaporodni, vízvirágzást létrehozni, így a vízi ökoszisztémára jelentős hatással vannak (pl. Maeda és mtsai., 1992; Barco és mtsai., 2004; Falconer, 2006; Hawkings és mtsai., 1985). Hazánkban a Balatonban a *Cylindrospermopsis raciborskii* okozott vízvirágzást (Padisák és Reynolds, 1998).

Az *Aphanizomenon flos-aquae* azonban egy különleges esetet képvisel a tó történetében. Első, 2001. évi megjelenése után évekig csupán szórványosan jelent meg, majd 2006-tól rendszeres késő nyári populációmaximumot hozott létre (Padisák és mtsai., 2010). Nem várt eseménynek számított azonban 2009-es nagy tömegben való megjelenése, illetve téli vízvirágzása a jég alatt. A Stechlin-tóhoz legközelebb levő tavak, ahol dokumentálták a faj megjelenését, Berlin közeli állóvizek, melyek azonban teljesen más jellegűek. A német fővárostól délkeletre kb. 10-15 km-re található a Müggelsee, mely a Spree és Dahme folyók alkotta folyórendszerhez tartozik. Hipertróf tó és rendszeres vízvirágzást okoz az *A. flos-aquae/Microcystis* spp. együttes (Teubner és mtsai., 1999). A Müggelsee-vel egy folyórendszerhez kapcsolódó tó a Langer See, mely az előzőtől délre, 1-2 km-re fekszik. Ugyancsak hipertróf, sekély tó, melyben az előzőhöz hasonlóan *A. flos-aquae/Microcystis* spp. vízvirágzás jellemző (Mischke és Nixdorf, 2003). A faj előfordulására példa még a Melangsee és a Heiliger See, amik ugyancsak sekély, magas trofitású tavak (Preußel és mtsai., 2009; Mischke és Nixdorf, 2003). Érdemes megemlíteni az *A. flos-aquae* szalinitástűrő képességét, mely lehetővé teszi, hogy a faj a Balti-tenger partvidéki területein is elterjedjen (Wasmund, 1997; Barker és mtsai., 2001). Tömeges produkciója mindenképp érdekes, hiszen a Stechlin-tavi körülmények eddigi ismereteink alapján nem megfelelőek a fajnak. Maximális populációnövekedése 20 °C fölött van, valamint a sekély, magas trofitású vizeket kedveli (Yamamoto, 2009). Habár vannak adatok arról, hogy egyre magasabb szélességi körökön jelenik meg (Yamamoto, 2009; Mehnert és mtsai., 2010) és hogy alacsony hőmérsékleten is képes populációt létrehozni, a jég alatti *in situ* növekedése figyelemre méltó. Annak ellenére, hogy az *Aphanizomenon flos-aquae* hőmérsékletoptimuma magas, nagy toleranciahatárral bír (Yamamoto, 2009). Fiziológiai flexibilitását bizonyítja az a laboratóriumi vizsgálat, mely során kiderült, hogy a faj változó hőmérsékleten más és más fényadaptációs paraméterrel bír,

így alacsony hőmérsékleten, kisebb fényintenzitásnál érte el fotoszintézise aktivitásának maximumát (Üveges és mtsai., 2011).

A téli vízvirágzás csak úgy jöhetett létre, ha előtte nagy biomasszával képviseltette magát a tóban. Ez meg is történt, az év során először júliusban jött létre nagyobb populáció, majd augusztusra megnőtt a biomassa mennyiség. Szeptemberben érte el a maximum mennyiséget, majd egy kisebb visszaesés után, télen egy még nagyobb biomassa csúccsal jelentkezett, jég alatti vízvirágzást hozva létre. Hasonló dinamikát megfigyeltek már más tavakban, például a Biwa-tóban, ahol ugyancsak júliusban indult meg a populációfejlődés, augusztusban érte el a maximumot, majd ősze visszaesett a mennyisége és januárra újra dominánssá vált (Yamamoto, 2009). Ez azonban egy teljesen más adottságokkal rendelkező, eutróf tó, magasabb téli hőmérséklettel.

Ami viszont teljesen új felfedezés a fajjal kapcsolatban, az a vertikális eloszlása, azaz a metalimnetikus, felső hipolimnetikus populációmaximum létrehozása. Habár a mélyrétegű klorofill maximum létrehozására számos faj képes (Padisák és mtsai., 2003a), az *Aphanizomenon flos-aquae* DCM létrehozására ezeddig nem volt példa. A cianobaktériumok közül az Oscillatoriales rendbe tartozó *Planktothrix agardhii* (Edmondson, 1970; Klemer, 1976; Lindholm, 1992; Konopka és mtsai., 1993), *P. rubescens* (Konopka, 1982; Feulliade és Davies., 1984), *Planktolynghia limnetica* (Reynolds és mtsai., 1983), *Lymnothrix rosea* (Meffert, 1989) fajok hoztak létre mélyrétegű maximumot. Jellemző a DCM az aktív mozgásra képes fajoknál. A *Cryptomonas* sp. (Miracle és mtsai., 1992) vagy az *Ochromonas* sp. (Bird és Kalff, 1989) fajok is gyakran tartózkodnak a mélyebb rétegekben.

A Stechlin-tóban DCM-t a *Planktothrix rubescens* és a *Cyanobium* sp. piko-cianobaktérium hozott létre korábban (Padisák és mtsai., 2003a). A *P. rubescens* 1997/1998-ban hozott létre jelentős populációt. 1998 júniusában éles hipolimnetikus maximumot hozott létre 20-30 m-es mélységben, ami mélyebben húzódott, mint az *Aphanizomenon* általi DCM. Ugyanebben az időben jelentkezett a *Cyanobium* sp. nagyobb mélyrétegű biomasszával, a két populáció azonban térbelileg szegregálódott. A *Cyanobium* 15 m mélyen hozta létre a populációját (Padisák és mtsai., 2003a), ami közel megegyezik a 2009-es *Aphanizomenon flos-aquae* által létrehozottal. A Stechlin-tó relatív stabilitás értéke nyáron 220-350 között változik, ez a 2009 évben is 220 körüli volt a nyári hónapokban. A különbség a felszíni és hipolimnetikus hőmérséklet között elérte a 16-18 °C-t, erős stabilitást kölcsönözve a vízoszlopnak. A stabil és hosszan tartó rétegzettség fontos feltétele a mélyrétegű maximum

kialakulásának (Chicote, 2004). A Stechlin egy alacsony trofitású tó, melyben az oldott reaktív foszfor mennyisége egész évben az alalitikai méréshatár alatti, de mindenképp kevesebb, mint $10 \mu\text{gl}^{-1}$ (Padisák és mtsai., 1998). Az oldott NO_x formák az izoterm periódusban az egész vízoszlopban $40\text{-}70 \mu\text{gl}^{-1}$ érték körül mozognak, azonban rétegzett állapotban az epilimnionban közel 0-ra csökken a koncentráció. Ez azt jelenti, hogy a rétegzett időszakban az epilimnion N-limitált lehet. A nitrogénlimitáltság pedig kedvez a heterocitás kéalgáknak, melyek képesek a beoldódott légköri nitrogén megkötésére (Reynolds, 1984). A tápanyagtöbblettel rendelkező meta-, illetve hipolimnion egy új életteret biztosít azon fajoknak, melyek jó helyváltoztatóképességgel rendelkeznek és képesek megbírkózni az erős gradiensekkel, továbbá árnyéktűrők, képesek nagy denzitással elszaporodni ezen rétegekben (Thornton és mtsai, 1990). Az *Aphanizomenon* helyváltoztatása (a többi cianobaktériumhoz hasonlóan) a lebegésreguláció miatt lehetséges (Reynolds, 1984). A lebegésreguláció az algasejtben levő gázvezikulumok segítségével történik (Walsby, 1978), melyek alacsony sűrűségükkel ($0,12 \text{ g cm}^{-3}$) ellensúlyozzák a sejt nagyobb denzitását (Oliver és Walsby, 1984). A lebegésregulációban pedig a beérkező sugárzásnak van kiemelkedő szabályozó szerepe (Walsby és Klemer, 1974; Walsby és Booker, 1980). Konopka (1989) a sugárzás és az oldott tápanyagok hatását vizsgálta az *Aphanizomenon flos-aquae* lebegésregulációján. Megfigyelte, hogy erős sugárzás hatására elveszti lebegőképességét és a fonal süllyedni kezd. KH_2PO_4 hatására azonban nagyobb sugárzás hatására kezdett csak el süllyedni a fonal. Ez bizonyítja azt a reguláló hatást, ami segít az algának abban a mélységben tartózkodnia, ahol elegendő tápanyag és a fotoszintézishez szükséges fény mennyiség áll rendelkezésére (Konopka, 1989). Ez a képesség mindenképp segített az *Aphanizomenon*-nak létrehozni a mélyrétegű maximumot. Anderson (1969) szerint a DCM okozója az algapopuláció adaptációja az alacsony fényintenzitáshoz. Herbland (1983) a tápanyagok vertikális elrendeződését tekinti a jelenség kialakulásának okaként. Esetünkben valószínűleg a két folyamat együttes hatása érvényesül. A hipolimnionetikus tápanyaglöklet és sugárzás vertikális karakterisztikája együttesen hozzák létre a DCM feltételeit (Ramiro és mtsai., 1992). Mind az *Aphanizomenon*, mind az 1998-as *Planktothrix rubescens* populáció mellett a *Cyanobium* is jelen volt. Hardin kompetitív kizárási elmélete szerint (1960) csak annyi faj képes egymás mellett megélni, amennyi a limitáló faktorok száma. A két faj együttélésének oka a morfológiai, ill. morfoökológiai különbségeikben rejlik. A *Planktothrix* egy fonalas faj, mely jó „fényantennaként” működik. A *Cyanobium* sokkal kisebb méretű, gömb alakú alga, így a fénykioltási koefficiense is nagyobb. Ennek köszönhetően nagyobb felszín/térfogat

aránnyal rendelkezik, mely során hatékonyabb a tápanyagfelvétele. A két faj együttélésének oka az eltérő limitáló tényezők, a *Cyanobium* kékalgát a fény, a *Planktothrix rubescens*-t a P-mennyiség limitálta (Padisák és mtsai., 2003a). Az *A. flos-aquae* limitáló tényezője valószínűleg szintén a P-tartalom hiszen morfológiailag is hasonlít a *Planktothrix*-re, mégis elterjedési mélysége a *Cyanobium* mostani mélységi populációmáximához képest júliusban feljebb volt (10 m, míg a *Cyanobium*-é 15 m), augusztusban megegyezett (15 m).

A Nostocales rend tagjai közül a *Cylindrospermopsis raciborskii*-ről vannak dokumentált adatok, hogy létrehozott mélyrétegű klorofill maximumot a braziliai Carioca- és Dom Helvécio-tóban (Padisák és mtsai., 2003a). A tavak trópusiak és sekélyebbek is a Stechlin-tónál, trofitásuk viszont hasonló. Habár sekély tavak, és a hőmérséklet különbség csupán kb. 8 °C a felső és alsó vízrétegek között, a rétegzett időszakban nagy stabilitással rendelkeznek. A Carioca-tóban 8 m-en, a Dom Helvécio-tóban 4,5 m-en húzódik a piknoklin. Az eufotikus mélység rendre 7,5 és 11 m mélyen helyezkedik el. Látható, hogy az eufotikus mélység itt is meghaladja a keveredési mélységet, így ugyanazon paraméterek működnek a DCM létrehozásánál, mint a mérsékelt övi, mély tavak esetében. A *C. raciborskii* egyébként a Carioca-tó esetében 7 m mélyen, a Dom Helvécio-tóban 8-9 m mélyen hozott létre DCM-ot (Padisák és mtsai., 2003a).

A cianoprokarióta algák által létrehozott DCM folyamata valószínűleg sokkal összetettebb, mint ahogy eddig gondoltuk, és hatása az ökoszisztémára még nem teljesen tisztázott. Bármilyen vízben előfordulhat, ahol teljesül az a követelmény, hogy az eufotikus réteg meghaladja a keveredési mélységet, így létrehozva egy olyan életteret, ahol a jó kompetitív képességekkel rendelkező fajok megélhetnek. Egy ilyen mélyrétegű populációnak fontos szerepe lehet a felső és mélyebb régiók közti anyagforgalomban, vagy esetleg éppen csapdaként működhetnek a tápanyagforgalmat illetően. Az *Aphanizomenon flos-aquae* viselkedése megmutatta, hogy mennyire törékenyek azok az ökológiai törvényszerűségek, melyeket felállítunk, és mennyire fontos ezen folyamatok további kutatása, megértése.

5 Köszönetnyilvánítás

Köszönettel tartozok témavezetőmnek, Dr. Padisák Juditnak, a dolgozat elkészüléséhez nyújtott szakmai segítségéért, támogatásáért. Ugyancsak köszönöm Dr. Üveges Viktóriának, hogy munkámat oly sokszor segítette, Abonyi Andrásnak a szintvonalas ábrák elkészítésében nyújtott segítségét és Zámbóné Doma Zsuzsannának, aki a miroszkópos analízis elsajátításában nyújtott segítséget. A terepi mintavételi adatokat köszönöm a Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries intézet munkatársainak, akik azokat rendelkezésemre bocsátották. Sokszor nyújtott önzetlen segítségét köszönöm családomnak és Lázár Diánának.

6 Irodalomjegyzék

- Abbott M., Denman K. L., Powell T. M., Richerson P. J., Richards R. C., Goldman C. R. (1984) Mixing and the dynamics of the deep chlorophyll maximum in Lake Tahoe. *Limnology & Oceanography* 29: 862-878.
- Adrian R., Schipolowski T. (2001) Bacterial and protozoan mass accumulation in the deep chlorophyll maximum of a mesotrophic lake. *Archiv für Hydrobiologie* 157: 27-46.
- Adrian R., Wickham S. A., Butler N. B. (2001) Trophic interactions between zooplankton and the microbial community in contrasting food webs: the epilimnion and deep chlorophyll maximum of a mesotrophic lake. *Aquatic Microbial Ecology* 24: 83-97.
- Anderson G. C. (1969) Subsurface chlorophyll maximum in the Northeast Pacific Ocean. *Limnology & Oceanography* 14: 386-391.
- Arvola L., Ojala A., Barbosa F., Heaney S. I. (1991) Migration behaviour of three cryptophytes in relation to environmental gradients: an experimental approach. *British Phycological Journal* 26: 361-373.
- Auer, M. T., Powell K. D. (2004) Heterotrophic bacterioplankton dynamics at a site off the southern shore of Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research* 30: 214-219.
- Barbiero, R. M., Tuchman M. L. (2001) Results from the EPA's biological open waters surveillance program of the Laurentian Great Lakes: II. Deep chlorophyll maxima. *Journal of Great Lakes Research* 27: 155-166.
- Barbiero, R. P., Tuchman M. L. (2004) The deep chlorophyll maximum in Lake Superior. *Journal of Great Lakes Research* 30: 256-268.
- Barco M., Flores C., Rivera J., Caixach J. (2004) Determination of microcystin variants and related peptides present in a water bloom of *Planktothrix* (*Oscillatoria*) *rubescens* in a Spanish drinking water reservoir by LC/ESI-MS. *Toxicon* 44: 881-886.
- Barker G. L. A., Konopka A., Handley B., Hayes P. K. (2001) Genetic variation in *Aphanizomenon* (Cyanobacteria) colonies from the Baltic Sea and North America. *Journal of Phycology*, 36: 947-950.
- Barone R., Naselli-Flores L. (2003) Distribution and seasonal dynamics of Cryptomonads in Sicilian water bodies. *Hydrobiologia* 502: 325-329.

- Berner T., Dubinsky Z., Whyman K., Falkowsky P. G. (1989) Photoadaptation and the “package effect” in *Dunaliella tertiolecta* (Chlorophyceae). *Journal of Phycology* 25: 70-78.
- Bird D. F., Kalff J. (1989) Phagotrophic sustenance of metalimnetic peak. *Limnology & Oceanography* 34: 155-162.
- Callieri C., Amicucci E., Berton R., Vörös L. (1996) Fluorometric characterization of two picocyanobacteria strains from lakes of different underwater light quality. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie* 81: 13-23.
- Callieri C., Pinolini M. L. (1995) Picoplankton in lake Maggiore, Italy. *Internationale Revue gesamten Hydrobiologie* 80: 491-501.
- Camacho A. (2006) On the occurrence and ecological features of deep chlorophyll maxima (DCM) in Spanish Stratified lakes. *Limnetica*, 25: 453-478.
- Camacho A., Erez J., Chicote A., Florin M., Squires M. M., Lehmann C., Bachofen R. (2001a). Microbial microstratification, inorganic carbon photoassimilation and dark carbon fixation at the chemocline of the meromictic Lake Cadagno (Switzerland) and its relevance to the food web. *Aquatic Sciences* 63: 91-106.
- Camacho A., Miracle M. R., Vicente E. (2003a). Which factors determine the abundance and distribution of picocyanobacteria in inland waters? A comparison among different types of lakes and ponds. *Archiv für Hydrobiologie* 157: 321-338.
- Camacho A., Picazo A., Miracle M. R., Vicente E. (2003b) Spatial distribution and temporal dynamics of picocyanobacteria in a meromictic karstic lake. *Archiv für Hydrobiologie—Algological Studies* 148: 171-184.
- Camacho A., Vicente E., Miracle M. R. (2001b). Ecology of *Cryptomonas* at the chemocline of a karstic sulphate-rich lake. *Marine & Freshwater Research* 52: 805-815.
- Camacho, A., Vicente E. (1998) Carbon photoassimilation by sharply stratified phototrophic communities at the chemocline of Lake Arcas (Spain). *FEMS (Federation of European Microbiological Societies) Microbiology-Ecology* 25: 11-22.
- Casper S. J., (1985) Lake Stechlin. A temperate oligotrophic lake. Dr. W. Junk Publ., Dordrecht, Boston, Lancaster.

- Chicote A. (2004) Limnología y ecología microbiana del Lago de Arreo (Álava, España). Ph. D. Thesis, Universidad Autónoma de Madrid, Cantoblanco, 296 pp.
- Christensen, D. L., Carpenter S. R., Cottingham K. L. (1995) Predicting chlorophyll vertical distribution in response to epilimnetic nutrient enrichment in small stratified lakes. *Journal of Plankton Research* 17: 1461-1477.
- Cole P. C., Luecke C., Wurstbaugh W. A., Burkart G. (2002) Growth and survival of *Daphnia* in epilimnetic and metalimnetic water from oligotrophic lakes: the effects of food and temperature. *Freshwater Biol.*, 47: 2113-2122.
- Craig S. R. (1987) The distribution and contribution of picoplankton to deep photosynthetic layers in some meromictic lakes. *Acta Academiae Aboensis* 47: 55-81.
- Cullen J. J. (1982) The deep chlorophyll maximum: comparing vertical profiles of chlorophyll a. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39: 791-803.
- Darwin C. (2001) Charles Darwin's Beagle Diary. Cambridge University Press.
- Davey M. C., Heaney S. I. (1989) The control of sub-surface maxima of diatoms in a stratified lake by physical, chemical and biological factors. *Journal of Plankton Research* 11: 1185-1199.
- Dolukil M. T., Teubner K. (2000): Cyanobacterial dominance in lakes. *Hydrobiologia* 438. 1-12.
- Driescher E. (1983) Historisch-geographische Veränderungen von Gewassereinzugsgebieten im Jungmoranegebiet der DDR. *Geograph. Ber.* 107: 103-118 dynamics of picocyanobacteria in a meromictic karstic lake. *Archiv für Hydrobiologie-Algological Studies* 148: 171-184.
- Edmondson W. T. (1970) Phosphorus, nitrogen and algae in Lake Washington after diversion of sewage. *Science* 196: 690-691.
- Esteban G., Finlay B. J., Embley T. M. (1993) New species double the diversity of anaerobic ciliates in a Spanish lake. *FEMS (Federation of European Microbiological Societies) Microbiology Letters* 109: 93-100.
- Esteve I., Mir J., Gaju N., Mchann H. I., Margulis L. (1988) Green endosymbiont of *Coleps* from Lake Cisó identified as *Chlorella vulgaris*. *Symbiosis* 6: 197-210.

- Fahnenstiel G. L., Glime J. M. (1983) Subsurface chlorophyll maximum and associated *Cyclotella* pulse in Lake Superior. Internationale Revue gesamten Hydrobiologie 68: 605-616.
- Falconer I. R. (2006) Tumor promotion and liver injury caused by oral consumption of cyanobacteria. Environmental Toxicology and Water Quality, 6: 177-184.
- Fee E. J. (1976) The vertical and seasonal distribution of chlorophyll in lakes of the experimental lakes area, north western Ontario: implications for primary production. Limnology & Oceanography 21: 767-783.
- Felip M., Catalán J. (2000) The relationship between phytoplankton biovolume and chlorophyll in a deep oligotrophic lake: decoupling in their spatial and temporal maxima. Journal of Plankton Research 22: 91-105.
- Fennel K., Boss E. (2003) Subsurface maxima of phytoplankton and chlorophyll: steady-state solutions from a simple model. Limnology & Oceanography 48: 1521-1534.
- Feuillade M., Davies A. (1984) Seasonal variations and long-term trends in phytoplankton pigments. Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie 41: 95-111.
- Finlay B. J., Clarke K. J., Vicente E., Miracle M. R. (1991) Anaerobic ciliates from a sulphide-rich solution lake in Spain. European Journal of Protistology 27: 148-159.
- Gasol J. M., Guerrero R., Pedrós-Alió C. (1992) Spatial and temporal dynamics of a metalimnetic *Cryptomonas* peak. Journal of Plankton Research 14: 1565-1580.
- Gervais F. (1997) Light-dependent growth, dark survival, and glucose uptake by cryptophytes isolated from a freshwater chemocline. Journal of Phycology 33: 18-25.
- Gervais F. (2001) Fine-scale analysis of a deep chlorophyll maximum. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 27: 932-935.
- Gervais F., Siedel U., Heilmann B., Weithoff G., Heisig-Gunkel G., Nicklisch A. (2003) Small-scale vertical distribution of phytoplankton, nutrients and sulphide below the oxycline of a mesotrophic lake. Journal of Plankton Research 25: 273-278.
- Grigorszky I., Nagy S., Krienitz L., Kiss Keve T., Hamvas M. T., Tóth A., Borics G., Máthé Cs., Kiss B., Borbély Gy., Dévai Gy., Padisák J. (2000) Seasonal succession of phytoplankton in a small oligotrophic oxbow and some consideration to the PEG model. Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 27: 152-156.

- Hardin G. (1960) The competitive exclusion hypothesis. *Science* 131: 1292-1297.
- Heitmann M. L., Richter, D. és Schumann, D. (1969) Der Wärme- und Wasserhaushalt des Stechlin- und Nehmitzsees. *Abh. Meteorol. Dienst. DDR* 96, Berlin. Akademie-Verlag.
- Heitmann M. L., Schubert H. (1965) Lake Stechlin – A hydrometeorological research area. Budapest. Publ. IASH 66: 429-440.
- Hepperle D. (2000). Opticount.
- Herbland A. (1983) Le maximum de chlorophyll dans l'Atlantique tropical orient: description, ecologie, interpretation. *Studies in Tropical Oceanography* 18: 295-318.
- Jackson L. S., Stockner J. G., Harrison P. J. (1990) Contribution of *Rhizosolenia eriensis* and *Cyclotella* spp. to the deep chlorophyll maximum of Sproat lake, British Columbia, Canada. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 128-135.
- Jones R. I. (1991) Advantages of diurnal vertical migrations to phytoplankton in sharply stratified, humic forest lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 120: 257-266.
- Kasprzak P., Gervais F., Adrian R., Weiler W., Radke R., Jager I., Riest S., Siedel U., Schneider B., Bohme M., Eckmann R., Walz N. (2000) Trophic characterization, pelagic food web structure and comparison of two mesotrophic lakes in Brandenburg (Germany). *International Review of Hydrobiology* 167–189.
- Kessler K., Lampert W. (2004) Fitness optimization of *Daphnia* in a trade-off between food and temperature. *Oecologia*, 140: 381–387.
- Kettle W. D., Moffett M. F., Denoyelles F. (1987) Vertical distribution of zooplankton in an experimentally acidified lake containing a metalimnetic phytoplankton peak. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44: 91-95.
- Kiss K. T. (1998) Bevezetés az algológiába. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.
- Klemer A. R. (1976) The vertical distribution of *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix*. *Archiv für Hydrobiologie* 78: 342-362.
- Komarek J., Hoffmann L. (2005) System of cyanoprokariotes (cyanobacteria) -state in 2004. *Algological Studies*, 117: 95-115.

- Komarková J., Jezberová J., Komarek O., Zapomelova E. (2010) Variability of *Chroococcus* (Cyanobacteria) morphospecies with regard to phylogenetic relationships. *Hydrobiologia*, 639: 69-83.
- Konopka A. (1982) Physiological ecology of metalimnetic *Oscillatoria rubescens* population. *Limnology & Oceanography* 27: 1154-1161.
- Konopka A. (1989) Metalimnetic cyanobacteria in hard-water lakes: Buoyancy regulation and physiological state. *Limnology & Oceanography* 34: 1174-1184.
- Konopka A., Klemer A. R., Walsby A. E., Ibelins B.W. (1993) Effect of micronutrients upon buoyancy regulation by metalimnetic *Oscillatoria agardhii* in Deming Lake, Minnesota. *Journal of Plankton Research* 15: 1019-1034.
- Koschel R. H., Gonsiorczyk T., Krienitz L., Padisák J., Scheffler W. (2002) Primary production of phytoplankton and nutrient metabolism during and after thermal pollution in a deep, oligotrophic lowland lake (Lake Stechlin, Germany). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 569-575.
- Krausch H. D. (1962) Nachrichten über Abfluß- und Seespiegelveränderungen des Stechlinsee- Gebietes. *Limnologica* 1: 211-215.
- Krausch H. D., Zühlke D. (1974) Das Rheinsberg-Furstenberger Seengebiet (Werte unserer Heimat Bd. 25). Berlin, Akademie-Verlag.
- Kühler L., (1981) Phytoplanktonuntersuchungen im Stechlinseegebiet in den Jahren 1973-1975. *Limnologica*, Berlin 14: 231-241.
- Kühler L., (1982) Phytoplanktonuntersuchungen im Stechlin und im Nordbecken des Nehmitzsees. *Limnologica*, Berlin 14: 231-241.
- Lampert, W., Grey J. (2003) Exploitation of a deep-water algal maximum by *Daphnia*: a stableisotope tracer study. *Hydrobiologia*, 500: 95-101.
- Lee R. E., (2008) *Phycology*. Cambridge University Press.
- Lindholm T. (1992) Ecological role of deep water maxima of phytoplankton. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 35: 33-45.
- Linné C. (1753) *Species plantarum*. Paris.

- Maeda H., Kawai A., Tilzer M. M. (1992) The water bloom of Cyanobacterial picoplankton in Lake Biwa, Japan. *Hydrobiologia*, 248: 93-103.
- Marcinek J. (1981) Kleiner Exkursionsfuhrer fur das Rheinsberger Beeken (Als Manuskript gedruckt) Leipzig.
- Marcinek J., Nitz B. (1973) Das Tiefland der DDR Gotha/Leipzig VEB Haack.
- Massana R., García-Cantizano J., Pedrós-Alió C. (1996) Components, structure and fluxes of the microbial food web in a small, stratified lake. *Aquatic Microbial Ecology Proceedings of the Conference* 11: 279-288.
- Massana R., Pedrós-Alió C. (1994) Role of anaerobic ciliates in planktonic food webs: abundance, feeding, and impact on bacteria in the field. *Applied and Environmental Microbiology* 60: 1325-1334.
- Meffert M. E. (1989) Biotope selection of *Limnotherix rosea* (Utermöhl) Meffert (Cyanophyta). *Archiv für Hydrobiologie* 117: 129-139.
- Mehnert G., Leunert F., Cirés S., Jöhnk K. D., Rücker J. Nixdorf B., Wiedner C. (2010) Competitiveness of invasive and native cyanobacteria from temperate freshwaters under various light and temperature conditions. *Journal of Plankton Research* 32: 1009-1021.
- Miracle M. R., Vicente E., Pedrós-Alió C. (1992) Biological studies of Spanish meromictic and stratified lakes. *Limnetica*, 8: 59-77.
- Mischke U., Nixdorf B. (2003) Equilibrium phase conditions in shallow German lakes: How Cyanoprokaryota species establish a steady state phase in late summer. *Hydrobiologia*, 502: 123-132.
- Modenutti B., Balseiro E., Callieri C., Queimalinos C., Bertoni R., (2004) Increase in photosynthetic efficiency as a strategy of planktonic organisms exploiting deep lake layers. *Freshwater Biology* 49: 160-169.
- Modenutti B., Balseiro E., Callieri C., Bertoni R., Queimalinos C. (2005) Effect of UV-B and different PAR intensities on the primary production of the mixotrophic planktonic ciliate *Stentor araucanus*. *Limnology & Oceanography* 50: 864-871.
- Moll, R. A., Stoermer E. F. (1982) A hypothesis relating trophic status and subsurface chlorophyll maxima of lakes. *Archiv für Hydrobiologie* 4: 425-440.

- Oliver R. L., Walsby A. E. (1984) Direct evidence for the role of light-mediated gas-vesicle collapse in the buoyancy regulation of *Anabaena flos-aquae* (cyanobacteria). *Limnology and Oceanography* 29: 879-886.
- Padisák J., Barbosa F., Koschel R., Krienitz L. (2003a) Deep layer cyanoprokaryota maxima in temperate and tropical lakes. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology* 58: 175-199.
- Padisák J., Hajnal É., Krienitz L., Lakner J., Üveges V. (2010) Rarity, ecological memory, rate of floral change in phytoplankton—and the mystery of the Red Cock. *Hydrobiologia*, 653: 45-67.
- Padisák J., Krienitz L., Scheffler W., Koschel R., Kristiansen J., Grigorszky I. (1998) Phytoplankton succession in the oligotrophic lake Stechlin (Germany) in 1994 and 1995. *Hydrobiologia*, 369/370: 179-197.
- Padisák J., Reynolds C. S. (1998) Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes. *Hydrobiologia*, 384: 41-53.
- Padisák J., Scheffler W., Kasprzak P., Koschel R., Krienitz L. (2003b) Interannual variability in the phytoplankton composition of lake Stechlin (1994-2000). *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology* 58: 101-133.
- Padisák J., Scheffler W., Sípós C., Kasprzak P., Koschel R., Krienitz L. (2003c) Spatial and temporal pattern of development and decline of the spring diatom populations in Lake Stechlin in 1999. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology* 58, p. 135-155.
- Padisák J., Soróczki-Pintér É., Rezner Zs. (2003d) Sinking properties of some phytoplankton shapes and the relation of form resistance to morphological diversity of plankton – an experimental study. *Hydrobiologia*, 500: 243-257.
- Pedrós-Alió C., Gasol J. M., Guerrero R. (1987) On the ecology of a *Cryptomonas phaseolus* population forming a metalimnetic bloom in lake Cisó, Spain: Annual distribution and loss factors. *Limnology & Oceanography* 32: 285-298.
- Pilati A., Wurtsbaugh W. A. (2003) Importance of zooplankton for the persistence of a deep chlorophyll layer: A limnocorral experiment. *Limnology & Oceanography* 48: 249-260.

- Preußel K., Wessel G., Fastner J., Chorus I. (2009): Response of cylindrospermopsin production and release in *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria) to varying light and temperature conditions. *Harmful Algae* 8: 645-650.
- Queimaliños C. P., Modenutti B. E., Balseiro E. G. (1999) Symbiotic association of the ciliate *Ophrydium naumanni* with *Chlorella* causing a deep chlorophyll a maximum in an oligotrophic South Andes lake. *Journal of Plankton Research* 21: 167-178.
- Ramiro A. V., Cruzado A., Tintoré J., Ladona E. G. (1992) Modelling the deep chlorophyll maximum: A coupled physical/biological approach. *Journal of Marine Research* 50: 441-463.
- Reynolds C. S. (1984) The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University press.
- Reynolds C. S. (1992) Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 35: 13-31.
- Reynolds C. S. (1994) The long, the short and the stalled: on the attributes of phytoplankton selected by physical mixing in lakes and rivers. *Hydrobiologia*, 289: 9-21.
- Reynolds C. S. (2006) Ecology of phytoplankton. Cambridge University Press.
- Reynolds C. S., Tundisi J. G., Hino K. (1983) Observations on a metalimnetic *Lyngbya* population in a stably stratified tropical lake (Lagoa Carioca, Eastern Brazil). *Archiv für Hydrobiologie* 97: 7-17.
- Rott E. (1988) Some aspects of the seasonal distribution of flagellates in mountain lakes. *Hydrobiologia*, 161: 159-170.
- Rowan K. S. (1989) Photosynthetic pigments of algae. Cambridge University Press. 334 pp.
- Schopf J. W. (1993) Microfossils of the Early Archean Apex Chert: new evidence of the antiquity of life. *Science* 260, 124.
- Schumann D. (1968) Zur Definition, Verbreitung und Entstehung der Binnenentwässerungsgebiete *Geograph. Ber.* 13: 22-32.

- Sigee D.C. (2004) Freshwater Microbiology: Diversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment. Chichester, UK, John Wiley és Sons, p. 524.
- Sommer U., Gliwicz Z. M., Lampert W., Duncan A. (1986) The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in freshwaters. *Archiv für Hydrobiologie* 106: 433-471.
- Stockner J. G., Callieri C., Cronberg G. (2000) Picoplankton and other non-bloomforming cyanobacteria in lakes. In: *The Ecology of Cyanobacteria*. Whitton B. A. & M. Potts (eds.): 195-231. Kluwer. Dordrecht.
- Stoermer E. F., Emmert G., Julius M. L., Schelske C. L. (1996) Paleolimnological evidence of rapid recent changes in Lake Eire's trophic status. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 1451-1458.
- Teubner K., Feyerabend R., Henning M., Nicklisch A., Woitke P., Kohl J. G. (1999): Alternative blooming of *Aphanizomenon flos-aquae* or *Planktothrix agardhii* induced by the timing of the critical nitrogen : phosphorus ratio in hypertrophic riverine lakes. *Archiv für Hydrobiologie Special Issues Advanced Limnology* 54: 325-344.
- Thornton K W., Kimmel B. L., Payne F. E. (1990) Reservoir limnology: Ecological perspectives. John Wiley & Sons, New York. 246 pp.
- Treichel F. (1957) Die Haupt- und Nebenwasserscheiden in Mecklenburg. Diss Math.-Nat. Fak. Univ. Greifswald.
- Utermöhl H. (1958) Zur Vervollkommnung der quantitativen Phytoplankton-Methodik. *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 9: 1-38.
- Üveges V., Krienitz L., Padisák J. (2011): Photosynthetic characteristics of winter phytoplankton dominated by *Aphanizomenon flos-aquae* in a deep oligo-mesotrophic lake , 16th IAP Workshop, Trento, Italy.
- van den Hoek C., Jahns H. M. (1995) *Algae. An introduction to phycology*. Cambridge University press, Cambridge.
- Vanni M. J. (2002) Nutrient cycling by animals in freshwater ecosystems. *Annual Review of Ecological Systems*, 33: 341– 370.

- Vila X., Dokulil M., García-Gil L. J., Abellà C. A., Borrego C. M., Bañeras L. (1996) Composition and distribution of phototrophic bacterioplankton in the deep communities of several central European lakes: the role of light quality. *Archiv für Hydrobiologie–Beiheft Ergebnisse der Limnologie* 48: 183-196.
- Walsby A. E. (1978) The gas vesicles of aquatic prokaryotes. *Symposia of the Society for General Microbiology* 28: 327-358.
- Walsby A. E., Booker M. J. (1980) Changes in buoyancy of a planktonic blue-green alga in response to light intensity. *British Phycological Journal* 15: 311-319.
- Walsby A. E., Klemer, A. R. (1974) The role of gas vacuoles in the microstratification of a population of *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix* in Deming Lake, Minnesota. *Archiv für Hydrobiologie* 74: 375-392.
- Wasmund N. (1997) Occurrence of cyanobacterial blooms in the Baltic Sea relation to environmental conditions. *Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, 82: 169-184.
- Welch E.B. (1992) Ecological effects of waste water. Chapman & Hall, London
- Wetzel R. G. (2001) *Limnology*. Academic Press. San Diego, CA. 1006 pp.
- Williamson C. E., Sanders R. W., Moeller R. E., Stutzman P. L. (1996) Utilization of subsurface food resources for zooplankton reproduction: Implications for diel vertical migration theory. *Limnology & Oceanography* 41: 224-233.
- Winder M., Buergi H. R., Spaak P. (2003) Seasonal vertical distribution of phytoplankton and copepod species in a high-mountain lake. *Archiv für Hydrobiologie* 158: 197-213.
- Wolin J. A., Stoermer E. F. (2005) Response of a Lake Michigan coastal lake to anthropogenic catchment disturbance. *Journal of Paleolimnology* 33: 73-94.
- Yamamoto Y. (2009) Environmental factors that determine the occurrence and seasonal dynamics of *Aphanizomenon flos-aquae*. *Journal of Limnology* 68: 122-132.
- Yamamoto Y., Nakahara H. (2007) Factors affecting the fluctuation of akinete and heterocyst numbers of *Aphanizomenon flos-aquae* (Cyanobacteria) population. *Algological Studies* 125: 79-96.