



A KLÍMAVÁLTOZÁS LEHETSÉGES HATÁSAINAK MODELLEZÉSE DUNAI FITOPLANKTON ADATSOR ALAPJÁN

Doktori (PhD) értekezés

Sipkay Csaba

Budapest

2010

A doktori iskola

megnevezése: Budapesti Corvinus Egyetem
Tájépítészeti és Tájökológiai Doktori Iskola

tudományága: Agrárműszaki

Vezetője: **Csemez Attila, DSc**
tanszékvezető egyetemi tanár
Budapesti Corvinus Egyetem
Tájtervezési és Területfejlesztési Tanszék

Témavezető: **Hufnagel Levente, PhD**
Tudományos főmunkatárs
MTA – BCE „Alkalmazkodás a klímaváltozáshoz”
Kutatócsoport

A jelölt a Budapesti Corvinus Egyetem Doktori Szabályzatában előírt valamennyi feltételnek eleget tett, az értekezés műhelyvitájában elhangzott észrevételeket és javaslatokat az értekezés átdolgozásakor figyelembe vette, ezért az értekezés védési eljárásra bocsátható.

..... ..
Az iskolavezető jóváhagyása

..... ..
A témavezető jóváhagyása

A Budapesti Corvinus Egyetem Élettudományi Területi Doktori Tanács 2010. december 7-i határozatában a nyilvános vita lefolytatására az alábbi bíráló Bizottságot jelölte ki:

BÍRÁLÓ BIZOTTSÁG:

Elnöke

Fekete András, DSc

Tagjai

Vermes László, DSc

Bozó László, CMHAS

Mészáros Zoltán, DSc

Gaál Márta, CSc

Opponensek

Ács Éva, DSc

Fodor Nándor, PhD

Titkár

Gergócs Veronika, MSc

TARTALOMJEGYZÉK

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITÚZÁS	1
1.1. A téma aktualitása, jelentősége	1
1.2. Célkítűzések	4
2. SZAKIRODALMI ÁTTEKINTÉS	5
2.1. A fitoplankton általános jellemzői és dunai kutatásának rövid összefoglalása	5
2.2. A klímaváltozás és annak várható általános hatásai az édesvizekre	9
2.3. A klímaváltozás várható hatásai az édesvízi közösségekre, különös tekintettel a planktonra	13
2.4. A kérdéskör vizsgálata modellező módszerek segítségével	15
2.4.1. A környezet megváltozásának modellezése	17
2.4.2. Speciális kérdések modelljei	18
2.4.3. Komplex megközelítések, ökoszisztéma modellek	20
2.5. A taktikai modellezés lehetőségei és saját kutatási előzmények	25
3. ANYAG ÉS MÓDSZER	33
3.1. A dunai fitoplankton adatbázis: a terepi és laboratóriumi előzmények és az adatbázis rendezése	33
3.2. A diverzitás és a cönológiai mintázatok hosszútávú elemzéséhez felhasznált adatelemzés módszerei	34
3.3. A modellezés módszerei	35
3.4. Felhasznált meteorológiai adatsorok és klímaváltozási scenáriók	36
3.5. Földrajzi analógiák	38
3.6. Indikátorok	39
3.7. Statisztikai módszerek a felmelegedés hatásainak elemzéséhez	40
4. EREDMÉNYEK	41
4.1. A dunai fitoplankton mennyiségének, diverzitásának és szezonális dinamikájának hosszútávú változásai 1979-2002. között	41
4.1.1. A dunai fitoplankton mennyiségi és konstancia viszonyai	41
4.1.2. A dunai fitoplankton Shannon diverzitásának változásai a vizsgált időszakban	46
4.1.3. Időbeli cönológiai mintázatok a fitoplankton közösségben	47
4.2. A Dunai Fitoplankton Növekedési Modell (DPGM) bemutatása	51
4.2.1. A DPGM alapjai	51

4.2.2. A DPGM módosítása két, eltérő környezeti állapotot feltételező időszak alapján: DPGM-sA és DPGM-sB	54
4.2.3. Az illeszkedés ellenőrzése	57
4.2.4. Az indikátorok és korrelációanalízisük eredményei	59
4.3. Esettanulmányok a felmelegedés hatásainak vizsgálatára a DPGM-sA és DPGM-sB felhasználásával	60
4.3.1. Klímaváltozási scenáriók összehasonlító elemzése	60
4.3.1.1. A Max Planck Institute hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell eredményei	60
4.3.1.2. A Hadley Centre hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell eredményei	62
4.3.1.3. A valós és a scenáriók kontrollhoz képest mér emelkedésével növelt hőmérsékleti adatsorokra futtatott modell eredményei	63
4.3.2. A lineáris hőmérsékletemelés hatása	67
4.3.3. Földrajzilag analóg területek eredményei	70
5. TÉZISEK	75
5.1. A dunai fitoplankton közösség hosszútávú változásai	75
5.2. A DPGM és szubmodelljeinek megállapításai	75
5.3. Esettanulmányok a felmelegedés hatásainak vizsgálatára a DPGM felhasználásával	76
6. MEGVITATÁS ÉS KITEKINTÉS	79
6.1. A dunai fitoplankton közösség hosszútávú változásai	79
6.2. A DPGM és szubmodelljei eredményeinek megvitatása	82
6.3. A felmelegedés hatásainak vizsgálatát célzó esettanulmányok eredményeinek megvitatása	87
6.4. Kitekintés	91
7. ÖSSZEFOGLALÁS	93
8. SUMMARY	95
9. FOGALMAK ÉS RÖVIDÍTÉSEK	97
10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	101
11. IRODALOMJEGYZÉK	103
MELLÉKLET 1: A beazonosított fitoplankton taxonok és kódjaik	119
MELLÉKLET 2: DVD-Melléklet	123

1. BEVEZETÉS ÉS CÉLKITŰZÉS

1.1. A téma aktualitása, jelentősége

A tudományos eredmények és megfigyelések alapján egyre nagyobb valószínűséggel állíthatjuk, hogy az egész Földet érintő melegedési folyamat az ipari forradalom korától kezdve jelentősen felgyorsult, amelyért az antropogén tevékenység is felelőssé tehető. Az 1850-es évek óta a globális átlaghőmérséklet 0,76 fokkal emelkedett. Az 1995 és 2006 közötti 12 évből 11 az 1850 óta mért legmelegebb 12 év közé tartozik. A tízéves átlagok tekintetében elmondhatjuk, hogy a mögöttünk lévő, 2009 évvel a legmelegebb 10 éves időszakot zártuk. A 2000-2009 periódus átlaga megközelíti a 11°C-ot, ezzel a műszeres megfigyelések kezdete óta mért tízéves átlagok legmelegebbjének tekinthető (WMO 2009).

A klímaváltozás várható alakulásának meghatározásához a feltételezett gazdasági-társadalmi fejlődési pályák alapján számolt emissziós scenáriókat használnak. Az eredmények szerint még a legkedvezőbb scenárió esetén is 2 °C körüli hőmérséklet-emelkedéssel kell számolni a XXI. században, míg a legrosszabb esetben a növekedés mértéke meghaladhatja az 5 °C-ot (IPCC 2007a).

A klímaváltozás különösen érzékenyen érintheti a vízi ökoszisztémákat és a vizes élőhelyeket. Az aszályos időszakok során mocsarak és lápok száradhatnak ki, a növekvő párolgás miatt számos kisebb tó felülete jelentősen csökken, esetleg kiszárad, a nagyobb tavak esetén számolhatunk már tendencia-jellegében alacsonyabb vízállással (Hufnagel et al. 2008). Az IPCC (2007, b) legújabb jelentésében is megerősítették azokat a korábbi következtetéseiket, miszerint az emelkedő hőmérséklet a tavak vízminőségét negatívan befolyásolja, elsősorban a hipolimnikus oxigén koncentráció csökkenésével, a foszfor üledékből való felszabadulásával, a felkeveredési mintázatok megváltozásával (McKee et al. 2003; Verburg et al. 2003; Winder & Schindler 2004, Jankowski et al. 2006). Az ismertetett alapvető, nagyléptékű folyamatokon túl, valamint az élőhelyek szűkülésén vagy teljes megszűnésén kívül azonban számos olyan hatása is lehet egy drasztikus felmelegedésnek, amelynek megismerése lehetetlen a vizeinkben élő közösségek és az időjárási tényezők, elsősorban a hőmérséklet összefüggéseinek mélyebb megértése nélkül.

Mínthogy a szezonális dinamikai folyamatok a klíma (elsősorban hőmérséklet) befolyása alatt állnak, a szezonális dinamikai adatsorok gyűjtése, időjárási tényezőkkel, főleg hőmérséklettel való kapcsolatának feltárása, valamint az adatsorok modellezése vihet leginkább közel a klímaváltozás hatásainak megértéséhez. A szezonális dinamika fogalma számos formában jelenik meg a nemzetközi tudományos irodalomban. Használják a „seasonal variation”, „seasonal changes”, „seasonal cycle” kifejezéseket is, értve ez alatt a fajok abundanciájában, biomasszájában vagy éppen a közösség összetételében bekövetkező változásokat. Leggyakrabban ezen fogalom alatt a vizsgált közösségek éven belüli, időbeli (mennyiségi és összetételbeli) változásait értjük.

A fitoplanktont alkotó algafajok igen kis méretűek (leginkább 20-200 μm), rövid generációs idővel jellemezhetők és magas szaporodási rátával bírnak. Egyes fajok akár naponta kétszer is képesek osztódni. Ezért az algafajok a környezeti befolyásoló tényezőkre – így a hőmérséklet változásaira is – igen gyorsan képesek reagálni. Egy szárazföldi vegetáció számára jelentéktelen időjárás változás a fitoplankton számára - a rövid generációidő miatt - klímaváltozással érhet fel (Sommer 1993). A fitoplankton ezen jellemzői miatt is indokolt a szezonális dinamikai folyamatainak hőmérséklettől való függésének sokoldalú vizsgálata és szimulációs modellezése.

A planktonikus szervezetekkel kapcsolatos munkák azért is jelentősek a globális felmelegedés problémája irányából, mert a fitoplankton a Föld klímájának alakításában, kontrollálásában jelentős faktornak számít (Charlson et al. 1987; Williamson & Gribbin 1991). Fotoszintetikus aktivitásuk és nagy tömegük révén a világ fitoplanktonja generálja az emberiség fennmaradásához szükséges oxigén mennyiségnek mintegy felét, és a szén-dioxid megkötésével jelentősen hozzájárul a globális felmelegedés alakulásához (Duinker & Wefer 1994).

A klímaváltozásról felhalmozódott hidrobiológiai ismeretek alapján már számos összefoglaló mű is született, amelyek jelentős része általánosságában taglalja a klímaváltozás vízi élőhelyeket érintő lehetséges következményeit (Carpenther et al. 1992, Schindler 1997). Az Egyesült Államokra vonatkozó széleskörű ismereteket a Pew Center (Poff et al. 2002) gyűjtötte össze, számos esettanulmányt bemutatva, a tengeri és édesvízi ökoszisztémák valamennyi meghatározó típusára is kitérve. A közösségökológiai értelemben is jelentős összefoglaló művek nagyobbik része azonban a limnobiológiai vonatkozásokat taglalja. A legrészletesebben Straile (2005) foglalja össze a klimatikus tényezők mérsékelt övi tavak táplálékhálózataira és elsősorban azok szezonális dinamikájára vonatkozó ismereteit, részletesen szólva – a planktonra fókuszáltnak – a várható klímaváltozás lehetséges hatásairól is.

Az összefoglaló művekből kiderül, hogy a jövőben valószínűsíthető klímaváltozás várható hatásait alapvetően négyféle megközelítésben vizsgálják:

1. Az egyik lehetőség elmúlt évtizedek időjárási eseményein és hosszú távú terepi adatsorokon alapul, a vízi ökoszisztémákban megfigyelt és a klíma megváltozására visszavezethető tendenciák leírásával. Az ilyen módon szerzett ismeretek alapján lehet következtetni a jövőben várható változásokra. Azonban a jövőben az elmúlt évtizedekben megfigyeltnél jóval drasztikusabb változás várható a klímában, amely a mértékéből kifolyólag a megfigyeltnél alapvetőbb hatásokat produkálhat, és számos nem várt folyamatot indíthat be (pl. Annville et al. 2002; 2007; Molinero et al. 2007, Rolinski et al. 2007, Wagner & Benndorf 2007).
2. Bár szemléletmódban nagyon hasonlítanak az előző csoporthoz, mégis külön kategóriába sorolhatók azok a művek, amelyek a földtörténeti múlt klímaváltozásai és paleolimnológiai leletek összefüggései alapján kísérelnek meg a jövőre vonatkozó sejtéseket megfogalmazni

(Quinlan et al. 2005, Larocque et al. 2001). A tavak üledékének kutatása különösen alkalmas annak vizsgálatára, hogy a múlt klímaváltozásai milyen változásokat generáltak tavi rendszerekben (Cohen 2003). Azonban a paleolimnológiai leletekből levonható ismeretek szűkre szabottak, és nem biztos, hogy bizonyos finomabb cönológiai folyamatok és a klímaváltozás összefüggéseinek megértésére alkalmasak. Másrészt a jövőben várható klímaváltozás az antropogén terhelés által is befolyásolt vizeket sújtja, így annak lefolyása sok tekintetben más lehet, mint a múltban.

3. Egy másik megközelítés alapján lehetséges hosszú távú kísérletekben, szinte laboratóriumi körülmények között szimulálni a felmelegedést, és a kísérletben résztvevő mesterséges élőlény-együttesek reakcióira koncentrálni. Ilyenek a mikrokozmosz (pl. McKee et al. 2002; 2003) és mezokozmosz (pl. Nougier et al. 2007) kísérletek. Ez a megközelítés leginkább részjelenségek magyarázatára vagy közösségek ismert komponenseit érintő hipotézisek tesztelésére lehet alkalmas. A kísérletek alapján lehetőség nyílik újabb hipotézisek felállítására vagy matematikai modellek megalkotására is (pl. De Senerpont Domis et al. 2007).
4. A negyedik irányt a modellező kutatások jelentik. Az alkalmassági feltételek teljesülése esetén modellek, szimulációs kísérletek segítségével tárhatók fel mindazok a jelenségek is, amelyek jelenleg sem kísérletesen, sem terepi összehasonlító vizsgálatokkal nem közelíthetők meg (pl. Blenckner et al. 2002, Peeters et al. 2007, Komatsu et al. 2007, Mooij et al. 2009).

A jövőben várható globális változások hatásainak feltérképezéséhez kétségkívül az egyik legkézenfekvőbb megoldás a modellezés módszereinek felhasználása. A klímaváltozási scénáriók adatsorainak felhasználása nagy lehetőséget jelent a vízi szervezetek esetében is a jövőben várható, felmelegedésnek tulajdonítható állapotok becslésére. A klímaváltozás vizsgálatának szempontjából is releváns eredményeket szolgáló, modellező kutatások módszertana mégsem tekinthető megoldottnak (Sipkay et al. 2009b). A probléma forrása a szintetizáló modellek hiányában illetve körülményes megvalósíthatóságában keresendő. Ez utóbbiakhoz ugyanis rengeteg információ szükséges, melyeknek még nem vagyunk feltétlenül a birtokában. Fel lehet állítani egy bonyolult modellt, de a paraméterekhez szükséges információt sok esetben még nem tudjuk megmérni a terepen. Ezért az összetett ökoszisztéma modellek helyett sokszor taktikai modelleket készítenek, melyek a lényeg megragadására koncentrálnak és sok, esetleg fontos információt elvesztenek. Mégis eredményesek lehetnek, ha az egész rendszer általános működését akarjuk megérteni. Ez többnyire egy legfontosabbnak tartott befolyásoló tényező kiemelésével és a többi folyamat elhanyagolásával valósulhat meg (pl. Hufnagel & Gaál 2005; Sipkay et al. 2008b; Sipkay et al. 2009a; Vadadi-Fülöp et al. 2008, 2009). A felmelegedés hatásainak vizsgálata szempontjából a hőmérséklet alapján történő modellezés tekinthető célszerűnek, azért is, mert a vízi szervezetek (elsősorban a fitoplankton) szezonális dinamikájának alakításában alapvető szerepet játszik.

1. Bevezetés és célkitűzés

Ahhoz, hogy a hőmérséklettől való függést realisztikus módon modellezzük, szükség van a vizsgált vízi szervezetek hosszú – lehetőleg több mint egy évtizedes – adatsoraira, továbbá az éven belüli változások lehető legrészletesebb nyomon követéséhez az is feltétel, hogy az adatok az egész év során nagy gyakorisággal vett mintákon alapuljanak. Ebből a szempontból kiemelkedőnek számít az MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomás 24 év hosszúságú, átlagosan hetenkénti gyakorisággal gyűjtött fitoplankton adatsora. Munkámban ismertetem ezen adatsor alapján a dunai fitoplankton mennyiségében, diverzitási viszonyaiban megfigyelhető hosszútávú változásait és a szezonális dinamikai mintázatait, valamint az adatsorok hőmérsékletfüggő taktikai modellezésének eredményeit, amelynek felhasználásával a felmelegedés lehetséges irányairól kaphatunk képet.

2.2. Célkitűzések

1. 24 év adatai alapján célul tűztem ki a dunai fitoplankton mennyiségének, diverzitásának és szezonális dinamikájának hosszú távú változásainak feltárását.
2. Céлом volt egy olyan taktikai modell készítése, amely a napi hőmérsékleti adatsorok, mint bemenő paraméterek alapján képes választ adni egy folyami fitoplankton közösség szezonális dinamikáját érintő kérdésekre.
3. A taktikai modell felhasználásával a felmelegedés legvalószínűbb lehetséges hatásait céloztam meg feltárni a vizsgált dunai fitoplankton közösségben. Ezt a célkitűzést három eltérő megközelítésben terveztem vizsgálni:
 - 3.1. A modellt nemzetközileg elfogadott klímaváltozási scenáriók hőmérsékleti adatsoraira futtatva választ kerestem arra, milyen irányú változások várhatók a dunai fitoplankton biomasszában kifejezett mennyiségében, fenológiájában, valamint arra, hogy az egyes scenáriók predikciói között milyen eltérések tapasztalhatók?
 - 3.2. Céлом volt annak megállapítása, hogy a fél fokonkénti lineáris hőmérsékletemelés milyen változásokat indukál a dunai fitoplankton esetén, a modell alapján? Ezzel az eltérő mértékű felmelegedés hatásairól kaphatunk információt.
 - 3.3. A felmelegedés hatásainak szélesebb körű megismerése révén a földrajzilag analóg területekhez tartozó városok hőmérsékleti adatsorai alapján is le kívántam írni a dunai fitoplankton modelljének válaszait. Az előző két megközelítéssel együtt, a modell alkalmazási feltételeit figyelembe véve komplex képet kaphatunk a dunai fitoplankton felmelegedésre adott lehetséges válaszairól.

2.1. A fitoplankton általános jellemzői és dunai kutatásának rövid összefoglalása

A plankton a vízben lebegő élőlények összessége, amelyeknek saját mozgása a víz áramlásához képest elhanyagolható (Felföldy 1981). A plankton terminus a görög planktosz, azaz „kóborló”, „sodródó” jelentésű kifejezésen alapul. A planktont lehet csoportosítani méret szerint is (femto-, pico-, nano-, micro-, meso-, macro- és megaplankton), de leggyakrabban az alkotó szervezetek nagy rendszertani csoportoknak megfelelő származása alapján fito- zoo- és bakterioplanktonként csoportosíthatunk. A fitoplankton egy- és többsejtű, esetleg telep- vagy cönóbiumképző különböző mértékben autotróf, fotoszintetizáló algák alkotják (Felföldy 1981).

A vízi rendszerekbe a napfény energiáját – a makrofiton és a fitobenton mellett – a fitoplankton élőlényei juttatják be fotoszintetikus képességük révén. Az így megkötött és szervezetükben tárolt energia aztán továbbadódik a tápláléklánc felsőbb szintjeire is. A fitoplankton fogyasztói (az „algivor” szervezetek) egyrészt a zooplankton részét képező protozoonok (leginkább algivor csillósok és nagy heterotróf ostorosok) és többsejtű gerinctelenek (pl. kerekesszék és a herbivor crustacea-k), másrészt gerincesek (halak) is lehetnek. A fitoplankton elpusztult szerves anyagait a vízi lebontó (főleg bakteriális) szervezetek hasznosítják. A zooplanktonnal karnivor crustacea-k ill. a halak táplálkoznak, melyekre még a ragadozó halak szintje is épülhet. A pelágikus régió táplálékhálózata igen összetett és annak struktúráját és dinamikáját a fitoplankton nagymértékben meghatározza (Straile 2005).

Az algafajok kutatásának gyökerei a 19. századból erednek. A német Victor Hensen által vezetett nagy oceanográfiai expedíció hatására a XX. század elején fellendültek a halászati kutatások. Az első idősor leírások a múlt század negyvenes-ötvenes éveiben készültek, ám a részletesebb vizsgálatokat, amik már vízkémiai- és zooplankton változókat is figyelembe vettek, csak a hatvanas években jelentek meg (pl. Nauwerck 1963). A fitoplankton mikroszkopikus mérete és jelentős tömegessége révén nehezebben vizsgálható élőlénycsoportot jelent a teresztris növénytársulásoknál.

A szárazföldi növénytársulások alapvetően a klímától függő, éven belüli változásai (pl. aszeptusok) és hosszú idejű szukcessziós folyamatai régóta és alaposan vizsgált témának számítanak az ökológiai irodalomban. Édesvízi, elsősorban tavi környezetben az algaközösségek szezonális szukcessziójának témaköre (értve ez alatt az egy év alatt hétről hétre bekövetkező változásokat) kevésbé ismert a szárazföldi rendszerekhez képest. Továbbá a vízi élőhelyeken nem ismertek olyan elkülöníthető szukcesszionális stádiumok, mint az alaposabban vizsgált szárazföldi táplálékhálózatokban. Az édesvízi planktonikus szervezetek szezonális szukcessziójának leírására elsőként kifejlesztett PEG (Plankton Ecology Group) modellben (Sommer et al. 1986) 24

szukcessziós állapotot különböztetnek meg, amelyekben az abiotikus hatások és biotikus interakciók relatív jelentősége eltérő. Az említett, mérséklet övi mély tavak planktonszukcessziójának leírására kifejlesztett modellben – mint az angolszász irodalomban általában – a szukcesszió fogalmát pusztán az időbeli folyamatok leírására használják.

A vízi rendszerekben zajló szezonális szukcesszió elsősorban az ott döntő szerepet játszó planktonikus szervezetek kis mérete miatt lehet kevésbé ismert. A fitoplankton társulások szárazföldi növénytársulásoktól való eltéréseinek további jellegzetességeiként foglalható össze az algafajok rövid generációs ideje, a nagy abiotikus változásokhoz képest rövid életidejük, továbbá, hogy nem szesszilisek (Padisák 1985). Azonban éppen a kis méret és a magas szaporodási ráta miatt kerül középpontba a plankton a szezonális dinamikai és szukcessziós folyamatok kutatásaiban, mert igen gyorsan képesek reagálni a direkt és indirekt hatásokra is (Straile 2005). A Dunában pl. az r-strategista Centrales fajok nyáron, kisvizes időszakban akár napi 1-2 osztódásra képesek, ami a fitoplankton gyors szaporodását, áradások utáni gyors regenerálódását eredményezi (Kiss 1986).

A kompetíciós kizárási elv szerint (ahol több faj versenyez ugyanazért a forrásért) a szukcessziós folyamat az alacsony diverzitású klimax felé tart (Hardin 1960). Mivel a mérsékelt övi fitoplankton ritkán limitálja egyidejűleg több, mint 1-3 alapvető forrás (tápanyagok, elsősorban P és N, fény), ezért a szukcesszió mindig 1-3 faj dominanciájával jellemzett ekvilíbrio felé tart. Ezzel szemben, gyenge stresszhatás esetén, tótípustól, égővtől, trofitástól függetlenül 80-140 faj kerül elő egy év során, vagyis sokkal több, mint azt a kompetitív kizárási elv alapján jósolnánk. Ezen elmélet és a tapasztalat ütközését „plankton paradoxonként” fogalmazta meg először Hutchinson (1961), ahol arra kereste a választ, hogyan élhet együtt egy folyamatosan változó homogén ökológiai környezetben néha száznál is több faj, ahol elméletileg egy kevésfajú társulás lehetne egyensúlyban.

Már Hutchinson (1961) is sejtette, hogy a megoldás a peremfeltételek gyors változásában rejlik, de ennek nevet először Richerson adott (Richerson et al. 1970): „contemporaneus disequilibrium”. Connel (1978) feltételezte, hogy a közepes gyakoriságú zavarások eredményezik a legnagyobb diverzitást, mert a különféle zavarások miatt a szukcesszió aligha juthat el a kevés fajjal jellemzett ekvilíbrio állapotba. Ez a feltételezés a „Köztes Diszturbancia Elméletben” (Intermediate Disturbance Hypothesis, IDH) fogalmazódik meg. A zavarásra az alábbi definíció adható: „A zavarások elsősorban abiotikus, sztochasztikus, események, melyek határozott és hirtelen társulásszerkezeti választ provokálnak, és amelyek interferálnak az ökológiai ekvilíbrio állapot felé tartó önszerveződés belülről irányított folyamatával (Reynolds et al. 1993).” A zavarás hatásának fontosságát a fitoplankton társulások szerkezetének alakításában egyéb esettanulmányok sora is igazolja (pl. Jacobsen & Simonsen 1993, Olrik & Nauwerck 1993, Sommer 1993, Kullberg 1995). Azonban a zavarás társulásszervező hatásának elhanyagolható szerepére is ismertek példák. Ilyen példát szolgáltat Eleoranta (1993) egy finn tó fitoplanktonjának vizsgálatával, ahol a zavarási

háttérmentázattól függetlenül nőtt a plankton strukturális komplexitása késő nyárig. Feltételezhető, hogy a rövid vegetációs idő olyan határozott társulásszervező erőnek bizonyul, hogy azt más események (amik, másol zavarásnak minősülnek) megzavarni nem képesek.

A fitoplankton kutatása központi szerepet játszik a vizek tápanyagterhelésének és ahhoz kapcsolatos az eutrofizáció problémáinak kutatásában. A hatvanas években ismerték fel először, hogy a eutrofizáció jelensége, a fitoplankton biomassza- és produkció meghatározásával igen pontosan nyomon követhető. Vollenweider ismertette először (Vollenweider 1968, Vollenweider & Kerekes 1982, Felföldy 1981), hogy a vizeket érő külső tápanyagmennyiség (legnagyobb hányadban a foszfor) növekedése az eutrofizáció oka. A legfontosabb szerves tápanyagok a szabad szén-dioxid (sok faj számára a HCO_3^- is, bár a magyarországi vizekben ez szinte soha nem limitál), a foszfor és a nitrogén. Az algasejt számára szükséges tápanyagoknak ökológiai jelentősége akkor van, ha azok limitáló tényezők az adott élőhelyen. A nagyobb folyóvizekben, például a Dunában a szerves tápanyagoknak nincsen, vagy csak időszakosan lehet limitáló szerepe, elsősorban azért, mert a rendelkezésre álló hasznosítható fény sokkal előbb limitál (Kiss 1994, Kiss 1996). A Dunában például a fotikus réteg alacsony vízállásnál a medertérfogatot illetően 80%-os, míg egy áradásnál a víz zavarossá válik, és a fotoszintetikus zóna a teljes medertérfogatnak csak mintegy 30%-a (Kiss 1994). Mindezek mellett a nagy biomasszájú időszakokban figyelembe kell venni az önárnyékoló hatást is.

A dunai fitoplankton magyarországi kutatása nagy múltra tekint vissza. A Duna magyarországi szakaszáról az első algológiai említések a XIX. század végéről származnak. A kutatások a Magyar Dunakutató Állomás létrejöttével lendültek fel. Azonban a hazai Duna-kutatás előzményének tekinthető a Magyarországon 1935-ben létrejött „Nemzetközi tudományos Duna-Kutató Bizottság”. Ez elsősorban magyar (Maucha Rezső, Unger Emil), osztrák és román tudósok munkája révén alakult meg. Ehhez kapcsolódott Dudich Endre is. A gazdasági válság miatt érdemi munka nem tudott kibontakozni, de 1944-ben egy újabb kísérlet történt a szervezett Duna-kutatás fellendítésére. Ekkor létesült Baján a Magyar Dunakutató Intézet, amely viszont a háborúban elpusztult. 1957-ben, a Nemzetközi Dunakutató Munkaközösség (IAD – International Association for Danube Research) megszervezésével kapcsolatban Dudich javaslatára az ELTE és a MTA új kutatócsoportot hívott életre. Az akkori tanszéki kutatócsoportok az MTA Magyar Dunakutató Állomás nevet kapták. Az Állomás 1977-től az MTA Ökológiai és Botanikai Kutatóintézet osztályaként működik. Itt kezdődtek először a magyar Duna-szakasz teljes, 417 km-es hossza mentén, alapállapot feltáró jellegű – többek között – fitoplankton vizsgálatok. A mai napig is tartó, rendszeres mérések 1964-től kezdődően zajlanak Gödnél, hetenkénti (illetve kéthetenkénti) vízkémiai és plankton mintavételekkel. Az első dunai folyókutatásról szóló összefoglaló mű 1967-ben jelent meg (Liepolt 1967), amelyhez munkájukkal a hazai kutatók is jelentősen hozzájárultak. A későbbiek során az

Állomás – már Berczik Árpád irányításával – az alapkutatási jelleg megőrzése mellett a környezetbiológiai problémák megoldására is nagy hangsúlyt fektetett, majd a 80-as évektől fokozott figyelmet kaptak a „long-term” szemléletű vizsgálatok is, amik a felismerhető változási tendenciákra koncentráltak. Szemes munkásságát követően 1979-től Gödnél a Duna fitoplanktonjának rendszeres vizsgálata kezdődött Kiss Keve Tihamér vezetésével.

Addig – elsősorban Szemes munkái nyomán – a Duna algaflórája kellő pontossággal ismertté vált (Szemes 1967), a hazai – elsősorban budapesti – szakaszról is részletes képet kapva (Szemes 1964, 1966, 1969, 1971). Noha a hazai algológia florisztikai, taxonómiai irányú kutatásokból fejlődött ki, a hatvanas években már jelentős volt az ökológiai szemléletű megközelítés, amely a planktonkutatásban a mennyiségi kutatások elterjedéséhez vezetett (Szemes 1969, 1971, Uherkovich 1971, Vörös 1984), annak ellenére, hogy az ilyen jellegű kutatásokhoz elengedhetetlen fordított planktonmikroszkópból akkoriban csak egyetlen darab állt rendelkezésre az egész országban.

A Duna trofitási szintjének emelkedéséről és kiváltó okairól ma már részletes ismeretek állnak rendelkezésre. A Szemes által 1957-1965 közötti algaszám adatokat összevetve a 1979-2000 közöttiekkel megállapítható, hogy mind az átlagos, mind a maximális egyedszámok 5-10-szeresükre emelkedtek a 70-es évek végére. Bár a Duna tápanyagszintje ez idő alatt a kétszeresére növekedett, a fő ok a 60-as években épült vízlépcsők okozta fényátersztő képesség növekedése (Kiss 1994). A tározókban ugyanis az áramlási sebesség csökken, a kiülepedés jelentős.

Az algák anyagforgalmi szerepének és táplálkozási kapcsolatainak témájában 1993-ra született meg az első összefoglaló munka (Tamás-Dhivally 1993), amelyben rámutatnak a fitoplankton meghatározó szerepére a Duna oxigénellátásában és szervesanyag termelésében. Az algák és az őket fogyasztó algivorok kapcsolatával Bothár és Kiss (1990) valamint Kiss Áron (Kiss, Á. 2007) foglalkozott. A bevonatlakó algákkal először Szemes (1961), később részletesen Ács (Ács & Kiss 1993, Ács et al. 2003) foglalkozott. A bevonatlakók vizsgálata alapján például kiderült, hogy a Duna német és osztrák szakaszán befolyó mellékfolyók jó, a magyar és szlovák szakaszok mellékfolyói közepes vízminőségűek (Ács et al. 2006).

A Duna fitoplanktonjának egyik legjelentősebb és egyben legtömegesebb csoportját képezik a Centrales fajok. A Centrales két nemzetsége (*Stephanodiscus*, *Skeletonema*), tömegességüket tekintve igen meghatározó elemnek tekinthetők a Duna hazai szakaszának fitoplanktonjában (az utóbbi csak a melegvízes időszakban).

A *Stephanodiscus* nemzetség jellemzői: korong vagy hordó alakú sejtek. A sejtek kerületén gyakran tüskesor fut, ezek általában egyszérűek. A sejt felszíne csészealjszerű, de nem különül el határozottan a sejt közepe a szélétől, folyamatos az átmenet. Több fajt eutróf indikátorként tartanak számon. A Duna gödi szakaszán fellelhető *Stephanodiscus* spp. Néven szerepeltetett fajcsoport

Stephanodiscus, *Cyclotella*, *Thalassiosira*, *Discostella* és *Cyclostephanos* fajokat jelent, amiket fénymikroszkópos technikával nem lehetett egymástól jól elkülöníteni, így ez a név többnyire 9-12 közel rokon fajt takar (Kiss Keve Tihamér, szóbeli közlés).

A *Skeletonema* nemzetség jellemzői: nagyon vékony, törékeny, hengeres sejtek, átmérőjük általában nem éri el a 10 µm-t, annyira gyengén kovásodottak a vázak, hogy a hagyományos tisztítási eljárások során általában összetöredeznek (Kiss et al. 1994).

Részletesen vizsgált Centrales fajok: *Actinocyclus normanii* (Kiss et al. 1990), *Cyclotella caspia* (Kiss et al. 1988), *C. delicatula*, *C. distinguenda* (Kiss et al. 2007b), *C. ocellata* (Kiss et al. 1996, 1999a), *C. scaldensis* (Kiss & Ector 2000), *Pelagodictyon fritzii*, *P. spinosum*, *P. tenue* (Genkal & Kiss 2000), *Stephanodiscus invisitatus* (Kiss 1988, Genkal & Kiss 1991), *Thalassiosira gessneri*, *T. guillardii*, *T. lacustris*, *T. pseudonana*, *T. weissflogii* (Kiss 1984, Kiss et al. 1984, 1999b).

2.2. A klímaváltozás és annak várható általános hatásai az édesvizekre

Napjainkban a klímaváltozás kérdése a tudományos érdeklődés homlokterében álló téma lett. Mind a nemzetközi, mind a regionális politika is kiemelten kezeli ezt a területet. Világossá vált ugyanis, hogy az utóbbi két és fél évszázadban bekövetkezett éghajlati változás nemcsak természetes okokra vezethető vissza. A legtöbb tudományosan megalapozott szakvélemény szerint az antropogén hatások jelentős mértékben járulnak hozzá a napjainkban is megfigyelhető időjárási változásokhoz. Az 1850-es évektől kezdve az egyre fokozódó ipari termelés és az ezzel járó környezet átalakítás (többnyire a környezeti erőforrások kizsákmányolása) olyan folyamatokat indított el a globális környezetben, melyek következményeként az éghajlati változások szinte biztosra vehetők. Az antropogén hatások közül a legjelentősebbek az ún. üvegházhatású gázok légkörbe történő kibocsátásának folyamatos növekedése a XVIII. század közepe óta. A szén-dioxid, a metán és a dinitrogén-oxidok mennyisége a többszörösére nőtt az említett időszak óta, köszönhetően a fosszilis üzemanyagok egyre intenzívebb felhasználásának és a mezőgazdasági termelés fokozódásának. Az üvegházhatású gázok kibocsátása mellett egyéb antropogén hatások is hozzájárultak a földi klíma megváltozásához. Ilyen hatások még az ózonképző vegyületek kibocsátása, a metánból származó légköri vízgőz mennyiségének növekedése, aeroszolok kibocsátásának emelkedése és a halogénezett szénhidrogének megjelenése a légkörben.

Mindezen hatások eredményeként egyértelműen megfigyelhető az éghajlati rendszer melegekedése. Ez a globálisan átlagolt levegő- és óceán-hőmérséklet emelkedését, a hó- és jégtakaró kiterjedt olvadását és a globális átlagos tengerszint emelkedését jelenti. Kontinentális, regionális és óceánmedence léptékben számos hosszútávú változást figyeltek meg az éghajlatban. Ide tartoznak az arktikus térségek hőmérsékletének és jégkiterjedésének, a csapadék mennyiségének, az óceánok sótartalmának, a szélmintázatoknak és az olyan extrém időjárási jelenségeknek a széles körű

változásai, mint az aszályok, erős esőzések, hőhullámok és trópusi ciklonok intenzitása (IPCC, 2007b). A hőmérséklet legnagyobb mértékű emelkedését az északi félgömb magas szélességi fokú, valamint a szárazföldek területeire becsülik. A hőmérséklet emelkedése várhatóan minden évszakra jellemző lesz, bár eltérő mértékkel (IPCC 2007a).

A Kárpát-medence hőmérséklete is egyértelműen és nagymértékben növekedő tendenciát mutat az előrejelzések szerint. Éven belül a legnagyobb mértékű hőmérséklet emelkedés nyáron várható (Bartholy et al. 2007).

A klímaváltozás nem pusztán a hőmérséklet emelkedését jelenti, nagy változások várhatók a csapadékviszonyokban is. Globálisan a csapadék mennyisége nettó értelemben növekedni fog a klímaváltozásnak köszönhetően, ugyanakkor a legújabb klímamodellek szerint a nagyobb szélességi köröknél és a trópusokon fog a több csapadék hullani, a szubtrópusokon ezzel szemben csökkenni fog a csapadék mennyisége. A mérsékelt övben a hőmérséklet minden évszakban emelkedni fog, a csapadék szezonális eloszlása eltérő mértékben változik majd: a téli időszakban növekvő, a nyári időszakban csökkenő tendenciával. Vagyis a klímaváltozás következményeként megváltozik a csapadék szezonális eloszlása/variabilitása. Kimutatták pl., hogy Európában a csapadékos napok száma csökkenő tendenciát mutat, ami a száraz időszak hosszának növekedését jelenti, ugyanakkor a csapadékos napokon a csapadék mennyisége növekszik (Georgi & Pal. 2004).

Hazánkban a várható csapadékváltozást csekély mértékű negatív tendencia jellemzi, amely jelentősebb csökkenést jelent a nyári félévben, valamint enyhébb emelkedést a téli félévben (Bartholy et al. 2007).

Az éghajlatváltozásnak két fontos hatása van vízi ökoszisztémákra: i) a hőmérséklet emelkedése eredményeként a vízhőmérséklet is növekedni fog, ii) a csapadék szezonális mintázatában bekövetkező változás a vízi rendszerek hidrológiai viszonyait is megváltoztatja. Mindkét eset hatással van az adott közösség fajkompozíciójára és a vízi ökoszisztémák produktivására (Poff et al. 2002). Elmondható továbbá, hogy a vízi ökoszisztémák különösen érzékenyen reagálnak a klímaváltozásra és ezt csak tovább fokozzák az emberi tevékenységből származó terhelések. Éppen ezért a jövőre nézve nagyon fontos, hogy lehetőleg minél többet tudjunk a rendszer szerkezetéről és működéséről.

A vizek hőmérsékletének emelkedése egyrészt közvetlen élettani hatással bír a benne élő szervezetekre a hőmérsékleti toleranciájukon keresztül. Ez a többnyire fajspecifikus hatás nagyobb veszélyt jelent egy ún. sztenoterm, igen szűk termális toleranciájú fajra (pl. a *Salvenius alpinus* szajblingfaj), mint egy ún. euriterm, széles termális toleranciatartománnyal bíró faj (pl. a ponty, *Cyprinus carpio*) esetében (Ficke et al. 2007). A halak példájánál maradva, azok fiziológiai folyamatai, mint: növekedése, reprodukciója és aktivitása, közvetlenül befolyásolt a hőmérséklet által (Schmidt-Nielsen 1990). A megváltozott környezetre a fajok migrációval vagy

akklimatizációval válaszolhatnak. Az endémikus fajok és a fragmentált élőhelyek fajai, vagy a kelet-nyugati orientációjú rendszerek kevésbé képesek követni a hőmérséklet drasztikus emelkedésének köszönhető élőhelyváltozást (Ficke et al. 2007). Amellett a megváltozó hidrológiai állapotokat jobban tolerálni képes invazív fajok terjedése is valószínűsíthető (Baltz & Moyle 1993). Daufresne et al (2009) szerint a vízi szervezetek esetén a globális felmelegedés harmadik általános hatása a fajok areájának a sarkok irányába való eltolódása és az életciklusban megfigyelhető szezonális elmozdulás mellett a testméret csökkenése lehet, amely összhangban áll a testméret és hőmérséklet közti ökológiai összefüggésekkel (pl. Bergmann szabály).

Másrészt a felmelegedés számos további változást indukál a vizek fizikai és kémiai jellemzőiben. Ilyen közvetett hatások az oldott oxigén szintjének csökkenése, a toxicitás változásai (többnyire fokozódása), valamint változások a trofitásban (amelyek a legtöbb jel szerint az eutrofizáció irányába mutatnak) és a termális rétegzettségben.

A biológiailag hozzáférhető (oldott) oxigén (DO, mint „dissolved oxygen”) mennyisége kapcsolatban áll a víz hőmérsékletével. Az oxigén egyrészt diffúzió útján (pl. szél általi felkeveredés) másrészt biológiai úton, a fotoszintézis révén juthat a vízbe. A növényi, állati és mikrobiális légzés csökkenti a DO-t, különösen éjszaka, amikor a fotoszintézis okozta oxigén felszabadulás szünetel. Ha az oxigén koncentrációja 2-3 mg/l alá süllyed, az már hypoxia-t jelent. Az oxigén vízben oldhatósága inverz kapcsolatban áll a víz hőmérsékletével. A hőmérséklet emelkedésével a DO csökken, azzal párhuzamosan viszont a biológiai oxigénigény (BOD, mint „biological oxygen demand”) növekszik (Kalff 2000). Így ez a folyamat a legtöbb rendszerben kettős negatív hatást jelent a vízi szervezetekre. Az eutróf folyók mellékágaiban a nagytömegű fitoplankton a termelés-lebontás „természetes” folyamatára is kedvezőtlen hatású. Erre figyelmeztet a szigetközi és gemenci mellékágak esete is, ahol, ha nagy tömegű volt a fitoplankton, a felszínen oxigén túltelítettség, a mélyebb rétegekben akár teljes oxigénhiány is kialakult (Kiss et al 2007b).

Számos kísérlet vizsgálta a hőmérséklet hatását a toxicitásra. Általában a hőmérsékletfüggő toxicitás az idővel csökken (Nussey et al. 1996). Másrészt a szennyezőanyagok toxikussága a hőmérséklet emelkedésével fokozódik (Murty 1986.b). Továbbá a hőmérséklet emelkedése és a toxikus szennyezőanyagok felvétele között pozitív korreláció ismert (Murty 1986.a). Poikilotherm élőlények (pl. halak) metabolizmusa a hőmérséklet emelkedés hatására gyorsul, amely közvetetten a toxikus anyagoktól való tisztulás folyamatát gyorsítja (MacLeod & Pessah 1993). Amellett viszont a mérgező anyagok vízi élőlényekben történő akkumulációja is gyorsul a magas hőmérséklettel (Köck et al. 1996). Mindezek alapján a hőmérséklet emelkedése a szennyezőanyagok toxicitásának fokozódását okozza.

Ábbár a belföldi vizek eutrofizációja alapvetően a tápanyagterhelésre vezethető vissza, a globális felmelegedés a vízhőmérséklet emelkedésén és a rétegzettségi mintázatok megváltozásán keresztül

közvetett hatást gyakorolhat a belföldi vizek trofikus állapotára és a primer produkcióra, különösen lenitikus élőhelyeken (Lofgren 2002). A bakteriális metabolizmus, a tápanyag körforgásának rátája és az algák mennyiségi növekedése a hőmérséklet emelkedésével fokozódik (Klapper 1991). Ámbár a felmelegedés és az eutrofizáció közötti összefüggések feltárása meglehetősen összetett és bonyolult kérdéskör, a legtöbb tanulmány alapján általánosságban elmondható, hogy a klímaváltozás inkább az eutrofizáció erősödését eredményezi (Allan et al. 2005), ez a hatás pedig az antropogén szennyezéshez kapcsolatan különösen érzékenyen érintheti az édesvizek trofikus állapotát (Klapper 1991; Adrian et al. 1995). Másfelől viszont a klímaváltozásnak egy ellenkező irányú hatása is elképzelhető, amennyiben a rétegzettség kifejezettségének és időtartamának növekedése a tápanyagok hipolimnionba történő viisszaszorulását eredményezheti, ahol azok elérhetetlenné válnak a primer producensek számára (Magnuson 2002). Természetesen mindez valódi, mély tavak esetén lehet igaz, ahol világosan elkülöníthető az afotikus, trofolitikus réteg.

A globális légköri modellek előrejelzései szerint a klímaváltozás azonban nem pusztán hőmérséklet emelkedését jelenti. A csapadék szezonális mintázata és azzal összefüggésben az áradások is változni fognak. A szélsőséges időjárási események gyakorisága a vízi rendszerekben is fokozódhat (Magnuson 2002). A vízi organizmusok populációi közvetve érzékenyek lehetnek az extrém csapadékhullási események gyakoriságára, időtartamára és időzítésére is, ide értve az extrém száraz vagy bővizű időszakok eseményeit. A szárazság és a száraz időszakok hosszabbodása hatással lehet a fajkompozícióra, amellet számos populáció hanyatlását is okozhatja (Matthews & Marsh-Matthews 2003). Ezek mellett a hóolvadás szezonális elcsúszása változást gyakorol a folyók fizikai viselkedésére, amely számos vízi élőlény reprodukciós időszakának elmozdulását okozhatja (Poff et al. 2002). A jégtáblák olvadásának köszönhető tengervízszint-emelkedés szintén negatív hatással lehet a folyótorkolatok közösségeire, az erózió fokozódását eredményezve a torkolatvidékeken (Wood et al. 2002). Amellet a tengervíz folyókba történő beáramlása fokozódhat a tengervízszint emelkedése miatt, ráadásul a folyamatot a szárazság tovább erősíti, mert annak következtében a folyók áramlása lassul.

A klímaváltozás az ultraibolya sugárzás fokozódását okozhatja. Az UV-B sugárzás befolyásolhatja a primer producensek túlélését, és az oldott szerves szén biológiai elérhetőségét. Az acidifikáció vagy szennyeződés, UV-B sugárzás és eutrofizáció közötti összefüggések azonban kevésbé ismertek, annak ellenére, hogy jelentős hatással lehetnek a tavi rendszerekre (Magnuson 2002; Allan et al. 2005).

2.3. A klímaváltozás várható hatásai az édesvízi közösségekre, különös tekintettel a planktonra

A klíma utóbbi évtizedekben megfigyelt változásai, melegedése és a vízi táplálékhálózatok összefüggéseivel foglalkozó munkák (Schindler et al. 1990, Livingstone 2003, Straile et al. 2003) elengedhetetlenül fontosak a várható felmelegedés lehetséges hatásainak feltérképezéséhez. Elsősorban tavak planktonikus közösségeinek változásai esetén mutattak ki egyértelmű összefüggéseket a már megfigyelt felmelegedéssel, más környezeti tényezők – mint tápanyagterhelés változásai – mellett (Annaville et al. 2002; 2007; Molinero et al. 2006). Gyllsrröm et al. (2008) európai sekély tavakban mutatta ki a klíma központi szabályozó szerepét a zooplankton közösség formálásában, 81 tó adatainak részletes feldolgozásával. A klímától való függés legerősebben a pelágikus plankton esetén jelentkezik, a bentikus és perifitikus taxonok legfőképp a makrofítón borítás által befolyásoltak. Bizonyos tanulmányok a klimatikus hatások specifikus vonatkozásait domborítják ki, mint amilyen a téli jégborítás időtartama vagy a tavaszi felkeveredés mértéke (Rolinski et al. 2007), mások általánosabban a hőmérséklet hatásait helyezik előtérbe (Wagner & Benndorf 2006). Tavak esetén, a klímaváltozással kapcsolatban további jellemző kutatási irányok a víz hőmérséklet változásán túl a jégborítás időtartamának, a tavaszi fitoplankton csúcstermelésnek, a tiszta víz fázisnak, a hal abundanciának és a préda-predátor interakcióknak változásait vizsgálni (Magnuson et al. 1990; Schindler et al. 1990; Scheffer et al. 2001; Winder & Schindler 2004; Blenckner 2008; Mooij et al. 2005).

A klíma melegedése többféle módon hathat a vízi táplálékhálózatokra. Okozhatja a szukcesszionális stádiumok időzítésének és időtartamának megváltozását (Straile 2005), de okozhatja a táplálékhálózat struktúrájának módosulását is, a különböző szukcesszionális stádiumokban (Wehenmeyer et al. 1999). Továbbá az egyes fajok életmenetében is változások történhetnek: például a hosszú életű fajok reprodukciós időszakának időzítése megváltozhat, vagy a Copepoda fajok metamorfózisának időzítése, a diapauza kezdetének és végének időbeli elcsúszása az egész táplálékhálózat struktúrájában változást, elmozdulást okozhat (Straile 2005).

A vizek gyorsabb és drasztikusabb felmelegedése értelemszerűen a fitoplankton tömegtermelés korábbi megjelenését hozhatja magával. Több tanulmány is korábbi maximumokat prediktál az alga biomasszában, amely a biomassza növekedésével jár együtt (Flanagan et al. 2003), különösen a téli félévben (Thackeray et al. 2008). Az invazív cianobaktériumok esetén is – mint amilyen a vízvirágzásokban gyakorta központi szerepet játszó *Cylindrospermopsis raciborskii* – az időzítés megváltozása rendszerint a korábbi megjelenés irányába mutat (Wiedner et al. 2007).

Annak következtében, hogy a tavak táplálékhálózatában igen erős szezonális dinamika mutatkozik, a klíma hatása erősen szezonspecifikus. Ezért nem szabad elhanyagolni a kutatásokban az alacsonyabb biológiai aktivitás miatt kevesebb teret kapott téli félév eseményeit sem, amelyek a

mérsékelt övi tavakban különös jelentőséggel bírnak. A XX. században észlelt felmelegedés ugyanis erősen megnyilvánult a téli félév meteorológiai jelenségeiben. Erre a tavak fizikailag érzékenyen reagálnak. Változik a jéggel borított időszak hossza (Adrian et al. 1999, Weyhenmeyer 1999), de – ezzel kapcsolatban – változik a téli, szél általi felkeveredések intenzitása és időzítése is (Geadke et al. 1998), amely a fitoplankton tavaszi tömeggyarapodásának formációjára erős hatással van.

A téli időszakban a felkeveredési periódusnak alapvető szerepe van a később kialakuló fitoplankton csúcsprodukció lefutására, ezért e periódus vizsgálata alapvető jelentőségű a klíma megváltozásával kapcsolatos kutatásokban. A felkeveredési periódus („mixing period”) az óceánok és mély tavak esetében a terméketlen, sivár földek vízi analógiái (Reynolds 1997). A téli felkeveredési periódusban a primer produkció limitált egyrészt az alacsony hőmérséklet, továbbá a beeső sugárzás éves minimuma és a vízfelszínről való visszaverődés éves maximuma révén. Amint ezek a feltételek az év során változni kezdenek (növekvő hőmérséklet, a napsugárzás növekvő beesési szöge, stb.) a fitoplankton produkció növekedésnek indul. Ennél fogva fontos feladat a fitoplankton virágzás megindításának folyamatát megérteni és prediktálni, így a klímaváltozás (és más környezeti változások) várható irányairól is jelentős információhoz juthatunk (Peeters et al. 2007). Dunai mellékágakban, holtágakban télen, jég alatt is kialakulhat nagy abundanciájú fitoplankton, melyben hidegtűrő Centrales és Cryptophyta, Volvocales fajok szaporodhatnak el (Kiss & Genkal 1993).

A kérdéskör vizsgálatában a tavi rendszerek között a sekély tavak számos munkában kiemelt szerephez jutnak, mert direkter módon reagálnak a változó időjárási állapotokra, mint a mélyebb víztesttel rendelkezők (Gerten & Adrian 2001). Esetükben a víz átlátszósága alapvető tényező. Ezzel összefüggésben és az alternatív stabil állapotok koncepciójának elfogadásával (Scheffer et al. 1993) beszélhetünk a makrofiton dominanciájával jellemezhető tiszta víz fázisról és a fitoplankton által dominált turbid fázisról. A két fázis között váltás lehetséges a külső tápanyagterhelés kritikus szint felé emelkedésével. De a fitoplankton uralta tavak bizonyos időszakában is megjelenhet a tiszta víz fázis, jellemzően a tavasz végén, a zooplankton általi fitoplankton fogyasztás fokozódása miatt (Gulati et al. 1982; Sommer et al. 1986). A klímaváltozás feltételezhetően negatívan befolyásolja majd a sekély tavak áttetszőségét: destabilizálja a makrofiton uralta tiszta állapotot és stabilizálja a fitoplankton uralta turbid állapotot (Mooij et al. 2005). Ezen alapvetően negatív hatást (amelyet hollandiai sekély tavak esetén demonstráltak) számos tényező alapján valószínűsítik a kutatók. A téli csapadék növekedése és csapadékhullás extrém eseményei a tavak P-terhelésének növekedését okozzák (Mooij et al. 2005). A hőmérséklet emelkedése belső tápanyag emelkedést okoz (Jensen & Andersen 1992; Liikanen et al. 2002).

Ezen állítások önmagukban is az eutrofizáció erősödésének fokozott veszélyét valószínűsítik. Ezek mellett a felmelegedés további, egymásból következő folyamatokat indíthat be. Számos szerző szerint a magas hőmérséklet a cianobaktériumoknak különösen kedvez, amelyek kevésbé hatékony tápanyagot jelentenek a zooplankton számára (Dawidowicz et al. 1998; Gliwicz & Lampert 1990). A halak zooplankton fogyasztása ugyanakkor növekedhet, a halak téli mortalitásának csökkenésével (Mooij 1996; Mehner et al. 1995; Mooij & Van Nes 1998; Nyberg et al. 2001). Az alacsonyabb tavaszi zooplankton növekedés miatt a legelők kisebb nyomást jelentenek a fitoplanktonra, amely – a magas hőmérséklet mellett – ugyancsak a fitoplankton tavaszi növekedésének serkentése irányában hatnak. A kiülepedett tápanyagok visszaoldódásának („sediment resuspension”) szél általi növekedése várható (Schelske et al. 1995). Mindezek a megállapítások elsősorban hollandiai sekély tavak esetein alapulnak, de hasonló megállapításokra jutott Jeppensen et al. (1990) is, dániai sekély tavak vizsgálata alapján. Eredményeik szerint a klímaváltozás az eutrofizáció hatását „utánozza”.

A folyókban a különféle halegyüttesekkel jellemezhető szinttájak – mint pisztráng, pénzes pér, márna és dévérkeszeg szinttájak – szempontjából is érdekes kérdés a klímaváltozás. A folyók és szakaszainak bizonyos „hal zónákkal” való jellemzése nagy múltra tekint vissza (Fritsch 1872). Thienemann (1925) különített el eleinte hat zónát („szinttájat”) és Huet (1949) tett kísérletet először ezeket a zónákat abiotikus tényezőkkel összefüggésbe hozni, mint amilyen a víz esése és a folyó mélysége. A legfontosabb környezeti paraméternek a folyó hossziránya mentén kialakult halegyüttesek, és így a szinttájak kialakítása szempontjából a hőmérséklet tekinthető (Flebbe et al. 2006; Pont et al. 2006). Így a vizek melegedése e szinttájak átrendeződését, elcsúszását okozhatja. A jelenleg megfigyelhető biogeográfiai korlátozó tényezők figyelembevételével már tettek kísérletet halegyüttesek eloszlásának várható hőmérsékletemelkedés hatására bekövetkező megváltozását megjósolni (Eaton & Scheller 1996; Rahel 2002).

A jövőben viszont a jelenleginél is drasztikusabb felmelegedés valószínűsíthető, amely olyan változásokat is generálhat vízi rendszerekben, amelyeknek talán még jelei sem fedezhetők fel az utóbbi évtizedekben tapasztalt melegedés során. A téma jelentőségét mutatja O'Reilly et al. (2003) Tanganyika tavon végzett kutatásai, miszerint a klímaváltozás negatív hatása jelentősebb lehet a lokális antropogén aktivitás vagy a túlhalászás hatásainál is.

2.4. A kérdéskör vizsgálata modellező módszerek segítségével

A jövőben várható globális változások hatásainak feltérképezéséhez kétségkívül az egyik legkézenfekvőbb megoldás a modellezés módszereinek felhasználása. Napjainkban rendelkezünk az éghajlati rendszer globális (egész Földet lefedő) számszerű modelljeivel, amelyek – tükrözvén a gazdasági fejlődés és szennyezőanyag-kibocsátás optimista és pesszimista változatait – különböző

kibocsátási forgatókönyveken alapulnak. A globális skálájú modellek („General Circulation Model”, GCM) outputjainak kisebb térségekre történő leskálázása céljából regionális cirkulációs modellfuttatások (RCM) is készültek. Ezek a modellek viszonylag pontosan képesek rekonstruálni a múlt éghajlatát, mindezek alapján pedig a jövőben várható éghajlat alakulásáról számszerű predikciókat tudnak adni. A regionális klímamodellek jövőre vonatkozó adatsorainak felhasználása nagy lehetőséget jelent a vízi szervezetek esetében is a jövőben várható állapotok becslésére.

A vízi szervezetek modellezése nagy múltra tekint vissza. A XX. sz. első felében, a halászati kutatások fellendülésének idején a halállomány dinamikájának leírásához már matematikai modelleket is használtak, valamint a biológiai, fizikai faktorokkal és az emberi beavatkozással összefüggő kapcsolatait vizsgálták (Cushing 1975; Gulland 1977; Steele 1977). Másrészt a fitoplankton produktivitás modellezése is megkezdődött, elsősorban Fleming (1939), Ivlev (1945), Riley (1946) és Odum (1956) munkáin alapulva. Jellemző kutatási irány volt a fitoplankton virágzás zooplankton általi kontrollja, amely először Fleming (1939) munkájában jelent meg, egy differenciálegyenletet használva a fitoplankton biomassa időbeli dinamikájának leírására. A modellezési munkák sok esetben használták fel Lotka (1925) és Volterra (1926) préda-predátor interakcióinak egyenlőségeit a fito- és zooplankton közötti trofikus kapcsolatok leírására (Segel & Jackson 1972; Dubois 1975; Vinogradov & Menshutkin 1977; Mimura & Murray 1978).

A múlt század első fele óta eltelt időben számos irányzat különült el a modellezésben, sokféle eltérő szemléletmód és közösségökológiai hipotézis mentén, sokszor olyan speciális kérdések köré is kihegyezve, mint amelyek a térben inhomogén plankton közösségek dinamikájának hátteréül szolgáló folyamatok megértését is szolgálhatják, kevés fajból álló, préda-predátor interakción alapuló modell alapján (Medvinsky et al. 2001).

Napjainkban két eltérő modellezési irányzat látszik elkülönülni vízi rendszerek esetén (Peeters et al. 2007). Az egyik a fitoplankton válaszaire fókuszál minimalista modellek alapján (Gagnani et al. 1999; Huisman et al. 2002; Huppert et al. 2002). Ez a kutatási irány speciális kérdésekre koncentrál a témán belül. A modellek ebben az esetben nincsenek terepi adatokkal közvetlen összefüggésben, mindamellettt céljuk alapvető betekintést biztosítani ökológiai folyamatokba. A másik irányzatot képviselik a komplex ökológiai modellek, amelyek alapvetően planktonikus szervezetek és a tápanyagok modellezésére épülnek, terepi adatsorok alapján, figyelembe véve fizikai, kémiai és biológiai tényezőket. Alapvetően ezek a modellek veszik célba a környezet hosszútávú változásainak – mint az antropogén terhelés következményeinek és a klímaváltozás hatásainak – prognosztizálását. Jellemzően rengeteg komponensből állnak: ezek egyrészt számos biotikus modellezendő egységet jelentenek a fitoplankton elkülönült csoportjain keresztül zooplanktonikus szervezeteken át magasabb fogyasztói szintekig, másrészt abiotikus terepi adatsorok alapján is több alapvető paraméterrel számolnak. Ráadásul az adott víztér meglehetősen alapos ismeretét és

kutatottságát igénylik. A komplex ökológia modellekben a paraméterek nagy száma sok nehézségeket okozhat (Omlin et al. 2001).

A klímaváltozás szempontjából érdekes modelleket szintén két nagy részre célszerű bontani:

1. A modellek jelentős része fizikai alapú, hidrológiai modelleket ill. modellrendszereket használ fel, sok esetben kémiai tényezők kombinálásával. Együttes jellemzőjük, hogy az élőhely megváltozását kísérelik meg modellezni, és csak azon keresztül magyarázzák a benne élő közösségek megváltozását (pl. Hostetler & Small 1999; Blenckner et al. 2002; Gooseff et al. 2005; Andersen et al. 2006).
2. Egy másik megközelítést jelent, amikor egy élőhely adott populációjának, vagy a közösség bizonyos elemeinek mennyiségi változásait (is) modellezik. Ebben az esetben leggyakrabban a fitoplanktont veszik alapul, gyakran szétbontva több csoportra, mint pl. diatóma, cianobaktérium, zöldalga (Mooij et al. 2007). A komplexitás és az érvényesség körének szélessége alapján további alkategóriákat is elkülöníthetünk:
 - 2.1. Gyakran bizonyos részletkérdések köré csoportosulva – amelyek lehetnek alapvető jelentőségűek is – egyszerűbb modelleket alkotnak. Maguk a modellek önmagukban lehetnek viszonylag komplexek is, számos bemenő paraméterrel működtetve, de érvényességi feltételeik szűkre szabottak, vagy a modellezett jelenség speciális volta, vagy a speciális környezetre való vonatkoztatásuk révén (pl. Matulla et al. 2007; Hartman et al. 2006; Peeters et al. 2007)
 - 2.2. A modellek akár összetett modellrendszereket vagy komplex ökoszisztéma modelleket is képezhetnek, amelyekbe gyakran számos környezeti befolyásoló tényezőt (mint tápanyagok, fény) építenek be, és fizikai modellel is kombinálhatják (pl. Elliott et al. 2005; Mooij et al. 2007; Komatsu et al. 2007; Malmaeus & Håkanson 2004; Krivtsov et al. 2001).
 - 2.3. Egy előzőeknél jóval nagyobb bizonytalansággal jellemezhető irányzatot jelent a számos alapvető befolyásoló tényező elhanyagolásán alapuló taktikai modellezés. Ezek a modellek a lényeg megragadására koncentrálnak és számos alapvető folyamatot figyelmen kívül hagynak, mégis hasznosak lehetnek a rendszer általános működésének megértésében. A hangsúly nem a matematikai műveletek biológiai értelmezhetőségére, hanem a modell prognosztikai használhatóságára tevődik (pl. Hufnagel & Gaál 2005; Sipkay et al. 2008b; Sipkay et al. 2009a; Vadadi-Fülöp et al. 2008, 2009).

2.4.1. A környezet megváltozásának modellezése

Azok a modellek, amelyek a klíma várható változásának (mint: hőmérsékletemelkedés, csapadékviszonyok változása) következtében az édesvizek fizikai állapotában bekövetkező történéseket kívánják számszerűen leírni, jó alapot nyújtanak az ökológiai változások irányainak

felvázolására. Jó példa erre a PROBE-tómodell (Blenckner et al. 2002), amely a klímaváltozás svédországi Erken tó ökológiai állapotára kifejtett hatásainak megismeréséhez biztosított alapot. Ez a harminc éves terepi adatsorok alapján sikeresen tesztelt fizikai tómodell alkalmasnak tűnik előrejelezni a fizikai változásokat és azok mértékét. A változásokat a vízhőmérséklet jelentős emelkedésén kívül a jégborítás időtartamának egyértelmű csökkenése és a teljes jégborítással jellemezhető napok számának csökkenése, valamint a felkeveredési rezsim megváltozása jelenti. Amennyiben ezek a változások bekövetkeznek, az a kutatók eddigi ismeretei szerint fokozott tápanyag körforgást és produktivitást eredményezhet.

A klímaváltozás általánosabb hatásait kísérel meg leírni Hostetler & Small (1999) fizikai alapú tómodellje. A modell Észak-Amerika tavainak fizikai válaszaival (mint: hőmérséklet, felkeveredés, jégborítás, párolgás) foglalkozik, számszerűen jellemezve azok térbeli mintázatát. A modellt különböző térbeli elhelyezkedésű, mélységű és áttetszőségű teoretikus tavakra futtatja. Eredményei a hőmérséklet vészes emelkedését mutatják (bizonyos esetekben 30 °C-nál is magasabb nyári vízhőmérsékletekkel), amelyek a vízi ökoszisztémák jelentős diszturbanciáját jelentik.

Folyóvizek hőmérsékletnövekedésének prediktálására is készültek modellek. Ilyen Gooseff et al. (2005) numerikus folyó modellje, amely a klíma várható melegedésének egy sekély amerikai víztározó (Lower Madison River. Montana, USA) vízhőmérsékletére kifejtett potenciális hatás mértékét hivatott előrejelezni. A tanulmány felhívja a figyelmet arra, hogy a vízhőmérséklet kritikus tényező a halak szempontjából, így annak várható jelentős fokozódása a halpopulációkat erősen stresszeli.

Bizonyos tanulmányok a környezet megváltozását olyan modellrendszerrel kísérelik meg leírni, amely nem pusztán a hőmérséklet emelkedése és a csapadékviszonyok megváltozása hatásait veszi figyelembe egy adott víz esetén, hanem mindezekkel összefüggésben a kémiai komponensek megváltozását is vizsgálja akár egy egész vízrendszer esetén. Ilyen a Mike 11-TRANS modellrendszer (Andersen et al. 2006), amely a Gjern nevű dániai folyónak és vízgyűjtőjének hidrológiai- és tápanyagviszonyainak megváltozását hivatott prediktálni, A2 típusú klímaváltozási scenárió alapján (2071-2100 évek). A modellrendszer az említett RCM-en kívül tartalmaz egy ún. „csapadék-elfolyás” modellt és egy „statisztikai tápanyagvesztés” modellt, amelynek segítségével számszerű predikciókat tudnak adni a folyó vízgyűjtőjén várható hidrológiai és tápanyagviszonyokban bekövetkező változásokra, százalékosan, szezonális jellemzőkkel. Eredményeik alapján pl. az átlagos éves TN (Total Nitrogen) export mintegy 7,7 %-kal fokozódhat.

2.4.2. Speciális kérdések modelljei

Lényegében szintén a környezet megváltozásának modellezését jelenti Matulla et al. (2007) egy felső alpin folyó halegyütteseinek klímaváltozás következtében várható megváltozásának leírását

célzó modellje, mert alapvetően a folyó hőmérsékletének emelkedését kívánták modellezni és az alapján következtetni a halegyüttesek változásaira. Azonban az egyes zónákat halfaunisztikai szempontból jellemző index modelljét is létrehozták, amelynek felhasználásával a modell képes számszerű adatokat generálni a halegyüttesek várható megváltozásáról is, így ez a megközelítés egy speciális terület modellezését jelenti. Ugyanakkor a folyószakaszokat jellemző egyes szinttájakra vonatkozó halfaunisztikai adatok révén ez a megközelítés képes átfogóbb képet adni az élőhely várható megváltozásáról. A vizsgálat helyszínéül Ausztria egyik legjelentősebb folyóját, a Mur-t választották, ahol a szinttájak világosan elkülöníthetők. A modellt több részből építették fel: először a vízhőmérsékletet modellezték a léghőmérséklet alapján, figyelembe véve az áramlási sebességet is. A jövőbeli állapotok becslésére a 2027-2049 évekre vonatkozó, mintavételek területére skálázott klímaváltozási scenáriók hőmérsékleti és csapadék adatsorait használták fel. A halfauna modellezésére Schmutz et al. (2000) által meghatározott Hal Zóna Indexet (FiZI) használták, amely az egyes szinttájának többé-kevésbé megfeleltethető hét biocoenotikus régió (Illies & Botosaneau 1963) mellé rendel számokat egytől hétig. Meghatároztak egy fajspecifikus hal-indexet (FI_{sp}), amely az egyes halfajok preferenciáit jelzi a folyó menti szinttájához. A FP_{sp} felhasználásával pedig a FiZI értékét határozták meg, ami már az egyes halfajok kompozíciójára utal. Eredményeik szerint a vízhőmérséklet emelkedésének és az áramlási sebesség éves ciklusának megváltozása a halközösségek mintegy 70 m-es áthelyeződését is okozhatja. A cyprinid fajok (pontyfélék) előtérbe kerülnek a salmonid fajokkal (pisztrángfélék) szemben. A hyporhithal zóna – amely a pér szinttájának feleltethető meg – a márna szinttájának megfelelő epipotamal zónával cserélődhet fel. Ezek által a Mur karakterisztikus halfajai, mint a pénzes pér (*Thymallus thymallus*) és a dunai galóca (*Hucho hucho*) veszélyeztetett más fajok előretörése által. A várható változások kedvezőtlennek tekinthetők, többek között a sporthorgászatilag igen értékes salmonid fajok háttérbe szorulása miatt.

A halfajok ill. halegyüttesek térbeli mintázatainak kialakítását meghatározó klimatikus faktorok révén, klímaváltozási scenáriók felhasználásával már mások is megkíséreltek modelleket használni a jövőbeli állapotok becsléséhez (pl. Flebbe et al. 2006), jól mutatva, hogy az utóbb ismertetett megközelítés sem tekinthető teljesen egyedülállónak.

A komplex ökoszisztéma modellek nehéz megvalósíthatósága és a minimalista modellek specifikus volta miatt olyan modellezési irányzatok is megjelennek, amelyek járható utat keresnek a két irányzat között. Ilyen Peeters et al. (2007) által használt mechanisztikus fitoplankton modell, amely nem kívánja az egész szezont során a teljes táplálékhálózat viselkedését leírni, hanem pusztán a téli és tavaszi állapotokra koncentrál, de figyelembe veszi az ekkor ható valamennyi lényeges befolyásoló tényezőt. Ebben az időszakban a fitoplankton alapvetően a fény által limitált, a tápanyagok nem számítanak, továbbá a táplálékhálózat sem annyira összetett, mint a nyári félévben.

2. Szakirodalmi áttekintés

A modell maga nem a klímaváltozás kérdéseinek megválaszolására fejlesztették ki, de meteorológiai tényezőktől függése révén ebben a témában is fontos jelentőséggel bír. A fitoplankton növekedésének beindítását, az időzítés évek közti variációit kísérelték meg szimulálni. A modellt a Bodeni-tó egy meghatározott részén (Upper Lake Constance) vett minták alapján készítették el. A vizsgálat helyszínéül szolgáló igen nagy és mély (átlagosan 102 m mélységű) perialpin tó a múlt évszázadban az eutrofizáció és reoligotrofizáció folyamatain ment keresztül. A jelenség biológiai háttereiről nagy mennyiségű tudásanyag áll rendelkezésre, a tó ugyanis részletesen kutatott területnek számít (Bäuerle & Gaedke 1998). A modell az 1979-1994 időszak terepi adatai alapján állították fel. Figyelembe vettek számos meteorológiai tényezőt (mint: szélsébség, szélirány, léghőmérséklet, napsugárzás, csapadék, jégborítás), valamint biotikus tényezőket, értve ezalatt elsősorban fito- és zooplanktonikus adatsorokat. Egy dimenziós (1-D) mechanisztikus fitoplankton modellt kombináltak 1-D hidrodinamikus modellel. A mechanisztikus fitoplankton modell alapvetően az a-klorofill produkciójának és veszteségének vertikális vízoszlopra vonatkozó modelljét jelenti, nagyszámú paraméter beépítésével. Számos paramétert (mint például a respirációs ráta, 10 °C-ra vonatkozó maximális specifikus produkció rátája) konstans értéken tartottak, így bizonyos időben bekövetkező jelenségek (pl. akklimatizáció, változások a közösség struktúrájában) el lettek hanyagolva. Viszont beépítették a különböző zooplankton csoportok legelésének hatását is a modellbe. Az 1-D hidrodinamikus modell révén pedig sikeresen demonstrálták a hőmérsékleti rétegzettséget a tóban. Az eredmények szerint a fitoplankton virágzás beindítása alapvetően a vízoszlop felkeveredésétől („turbulent mixing”) függ. A többi tényező, amelyet számba vettek a jelenség kialakításában (mint pl. a fotoszintetikusan aktív sugárzás vagy a vízhőmérséklet), nem tekinthető lényegesnek. Mindez a klímaváltozás szempontjából is jelentős megállapítás, mert az évek közötti felkeveredési dinamika eltérései alapvetően meteorológiai tényezőkkel hozhatók összefüggésbe. A klíma téli és tavaszi időszakra vonatkozó megváltozása így alapvetően megváltoztathatja a fitoplankton virágzás időzítését. A munka tehát ugyancsak az alacsony biológiai aktivitással jellemezhető téli félév jelentőségére hívja fel a figyelmet.

2.4.3. Komplex megközelítések, ökoszisztéma modellek

A több különféle vízterületre egyaránt vonatkoztatható, általános érvényű folyamatok modellezésén alapuló munkákat érdemes kiemelten kezelni a csak meghatározott, sokszor speciális vízi élőhelyekre (pl. egy bizonyos tóra) érvényesíthető modellekkel szemben. Jellemzők az olyan modellek, amelyeket eredetileg nem feltétlen a globális felmelegedés vizsgálata céljából készítettek, hanem egy összetett tavi rendszer tápanyagokkal és egyéb környezeti tényezőkkel is összefüggő folyamatainak leírását is célul tűzik ki.

Jó példa erre a sekély tavakra kifejlesztett PCLake ökoszisztéma modell, amelyet elsősorban az eutrofizáció kérdéskörében használták (Janse et al. 1992; Janse & Liere 1995), de később a klímaváltozás hatásainak vizsgálatára is alkalmazták (Mooij et al. 2007, 2009). A hőmérséklet emelkedésének hatását kívánták modellezni biotikus és abiotikus komponensekre, valamint a klímaváltozás más következményeivel (pl. téli csapadékmennyiség növekedése) is foglalkoztak, hollandiai sekély tavak esetén. A modellt több mint 40 sekély tó (tápanyag, áttetszőség, klorofill és vegetációs) adatai alapján a tápanyagterhelés és a táplálékhálózati dinamika szimulálása céljából készítették, majd 4 hőmérsékleti szcenárió alapján vizsgálták a felmelegedés várható hatásait. Meghatározták a kritikus tápanyagterhelés szintjét az eutrofizáció során tapasztalható tiszta víz állapotról turbid állapotra váltás esetén, valamint a (re)oligotrofizáció esetén tapasztalható ellentétes irányú folyamat esetén. A modell összetettségét mutatja a bemenő paramétereinek széles köre és magas száma. Főbb bemenő paramétereit jelentik a víz hozzáfolyás, beszivárgási és elszivárgási ráta, tápanyagterhelés (N, P), hőmérséklet, fény dimenzió (tó mélysége és mérete), a mocsári szegélyzóna mérete és a terhelés története (kezdeti kondíciók). Összesen 14 hőmérséklettől függő komponenst építettek a modellbe (1. táblázat), amely 6 abiotikus és 8 biotikus részt jelent. Az abiotikus folyamatokat egyszerű exponenciális függvénnyel vezették be, a biotikus komponenseket Gauss-görbékkel írták le, meghatározva a hőmérsékleti optimumukat. A makrofíton esetén is optimum függvényt használtak, amelyekben a respirációhoz magasabb Q_{10} érték tartozik, mint a produkcióhoz.

1. táblázat: Hőmérséklettől függő komponensek és paramétereik a PCLake ökoszisztéma modellben

(Mooij et al. 2007 nyomán)

Abiotikus folyamatok	Hőmérsékleti koeficiens c_i	
Denitrifikáció	1,07	
Diffúzió	1,02	
Mineralizáció az üledékben és a vízben	1,07	
Nitrifikáció	1,08	
Légkörbe visszakerülés	1,024	
Szedimentáció	1,01	
Biotikus komponensek	Hőmérsékleti optimum	Hőmérsékleti optimum
	$T_{opt,i}$	szélesség $T_{sigma,i}$
Kovaalgák	18 °C	20 °C
Zöldalgák	25 °C	15 °C
Cianobaktériumok	25 °C	12 °C
Zooplankton	25 °C	13 °C
Zoobentosz	25 °C	16 °C
Plankton- és bentoszfogyasztó halak	25 °C	10 °C
Halragadozó halak	25 °C	10 °C
Makrofíták	$Q_{10,prod} = 1,2$	$Q_{10,resp} = 2,0$

Egy kontroll és további három hőmérsékleti scenáriót használtak: az egyik egész éves hőmérsékletemelkedéssel számol (3°C), a másik csak a téli, a harmadik csak a nyári hőmérséklet emelkedésének esetét mutatja.

A PCLake ökoszisztéma modell és a scenáriók alapján a klíma melegedése határozottan negatív hatást jelent a mérsékelt övi sekély tavak állapotára. A kérdéses tavak nagyobb valószínűséggel váltanak tiszta víz állapotból turbid állapotba. Mindezt számos mechanizmus együttes bekövetkezése eredményezi: a külső terhelés fokozódása, az eutrofizáció (-hoz szükséges) kritikus tápanyagszintjének alacsonyabb szintre kerülése. Mindezekkel kapcsolatosan a fitoplankton magasabb növekedési rátája, valamint a magasabb nyári mineralizációnak és magasabb hőmérsékletnek köszönhető a P elérhetőség fokozódása alapvető hatásnak számít. A magasabb vízhőmérséklet nyertese a fitoplankton, azon belül elsősorban a cianobaktériumok. A cianobaktériumok fokozódó dominanciája önmagában is a veszélyek növekedésére figyelmeztet. Továbbá úgy tűnik, hogy a téli hőmérséklet kiemelkedő jelentőségű. A legnagyobb változást a meleg telű scenáriók alapján detektálták, míg a meleg nyarú scenárió eredményei a kontrolléhoz hasonlóak. A folyamatot tovább erősítik a táplálékhálózat más szintjein bekövetkező változások is: például a planktonevő halak meleg időszakok esetére jóslt abundancianövekedése erősebb predációs nyomást jelent a zooplanktonra. A munka jól szemlélteti, hogy egy összetett fizikai-biológiai ökoszisztéma modell jól használható a klímaváltozás várható hatásainak feltérképezésére, és felhívja a figyelmet a változások negatív irányára (Mooij et al. 2007, 2009).

A modellek predikciói nagyon hasonló képet festenek. Szintén erősebb tavaszi fitoplankton virágzást jósol a cianobaktériumok erősödő dominanciájával Elliot et al. (2005) fitoplankton közösségi modellje (PROTECH) egy északnyugat-angliai tóból (Bassenthwaite Lake) származó terepi adatok és a térségre skálázott RCM-ek alapján. Azonban a nyári virágzás hamarabb lecseng a fokozott tavaszi növekedéssel magyarázható tápanyaglimitáció miatt. így összességében a produktivitás nem változik.

Az ökoszisztéma modellek kapcsán észrevehető, hogy többségük kis méretű, sekély tavakra vonatkozik. Nagy tavak vonatkozásában – amelyek lehetnek nagyon sekély, eutróf állapotú, vagy igen mély, oligotróf tavak is – már kevesebb munkát találhatunk (Blenckner 2008). A nagy tavak lassabban reagálnak külső hatásokra, elsősorban a víz hosszabb tartózkodási ideje miatt (Tilzer & Bossard 1992), így a klímaváltozás hatása sem lehet minden tekintetben összevethető kis tavakra vonatkozó modellek eredményeivel.

A különféle közép-svédországi tavak területére készült fizikai tómodellel kombinált mechanisztikus foszfor-modell (LEEDS) is jó példa a szélesebb körben is érvényes, összetett modellekre (Malmaeus & Håkanson 2004; Malmaeus et al. 2005). A jövőbeli állapotok becslésére regionális klímaváltozási scenáriókat használtak. A szimulációk során kiderült, hogy a kisebb

Erken tó sokkal érzékenyebb a felmelegedésre a tavaszi oldott foszfor koncentráció erőteljes növekedése miatt, mint a másik két svédországi tavi mintaterület, amely Svédország harmadik legnagyobb tavának, a Mälaren-nek két medencéjét jelenti.. Mindez a belső folyamatok jelentőségét hangsúlyozza. Az Erken tó fitoplankton biomasszája foszfor-limitált. Ezek az eredmények igaznak bizonyulnak más, hasonló tavakra is, ahol a víz tartózkodási ideje hosszú, újból rámutatva arra a problémára, hogy a klímaváltozás révén az eutrofizáció számos helyen komoly gondokat okozhat a jövőben.

További példákat is találhatunk szélesebb körben használható modellekre. Ilyen a LakeWeb (Håkanson & Boulion 2002) és a Rostherme modell (Krivtsov et al. 2001).

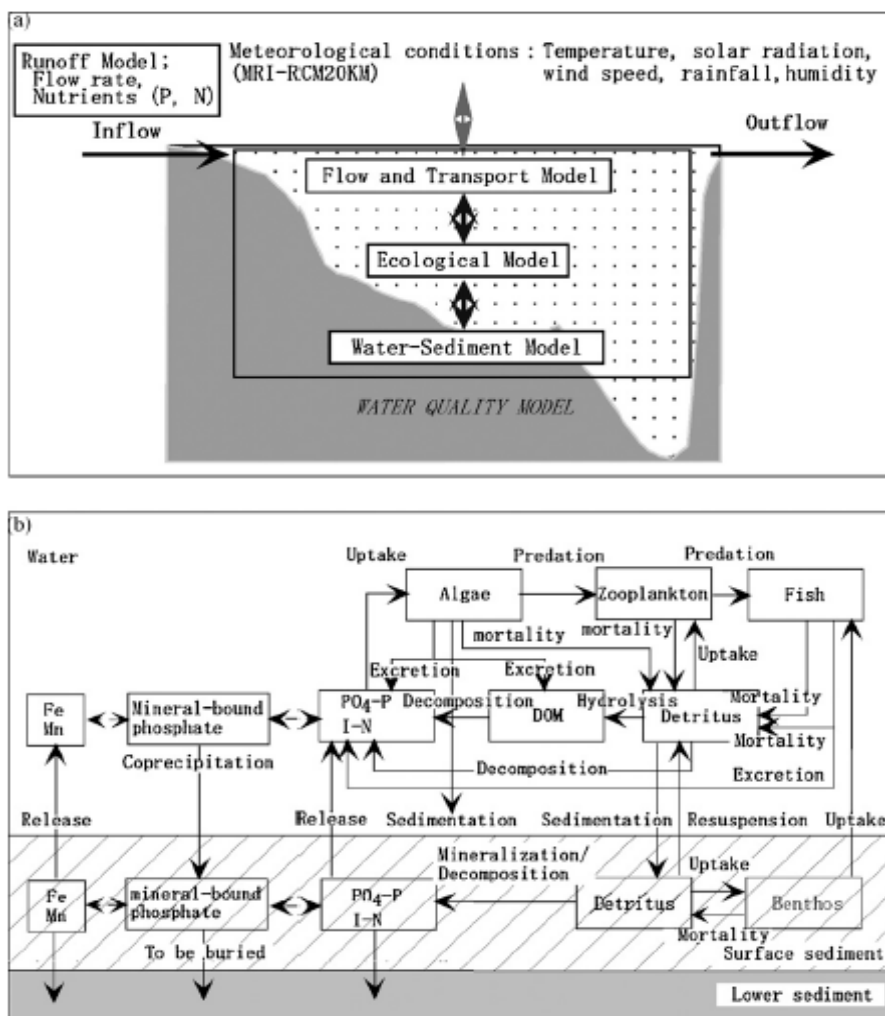
Több munka is felhívja a figyelmet a folyamatszemplétű modellek hiányára (Blenckner 2008; Komatsu et al. 2007), értve ezalatt azokat a modelleket, amelyek magukba foglalják a definiált entitások közötti interakciók (időbeli) dinamikáját (Minns 1992). Pedig ezek a modellek jelenthetik a megoldást a jövőbeli változások prediktálására, szemben a statisztikai modellekkel, amelyek alkalmatlanok az aktuális hatáskörükön túl (Klepper 1997). Folyamatszemplétű modellnek tekinthető Hosomi et al. (1996) vízhőmérséklet-ökoszisztéma modellje (WT-ECO), amely azonban nem használ GCM scenáriókat a klímaváltozás hatásainak felméréséhez, csak egyszerű hipotézissel él a léghőmérséklet mintegy 2-4 °C-os emelkedésére. A LEM matematikai tó eutrofizáció modell (Hassen et al. 1998), amely inputként atmoszférikus, kémiai és hidrológiai paramétereket használ vertikális eloszlásban, a fitoplankton növekedési rátát és az oldott oxigén koncentrációt eredményezve outputként, már használ klímaváltozási scenáriókat, viszont a klímaváltozás hosszútávú hatásait mégsem képes leírni.

A klímaváltozás vízminőségre kifejtett hosszútávú hatásainak vizsgálata céljából fejlesztettek ki egy igen összetett modellrendszert a Japán nyugati területén fekvő Shimajigawa víztározón (Komatsu et al. 2006; 2007). A várható jövőbeli klímák leírására A2 GCM scenárión alapuló regionális klímamodelleket (RCM) használtak a 2091-2100 évek időszakára vonatkoztatva, kontrollként az 1991-2001 időszakot véve. A modellrendszer két nagy részből épül fel. Az egyik egy összetett vízminőségi modell, amely magába foglal egy víz-üledék modellt, egy transzport modellt és egy önmagában is igen sok paraméterből táplálkozó ökológiai modellt. A másik nagy részt az elfolyási („runoff”) modell jelenti, amely a tározóba befolyó vizek befolyásának mennyiségét, a felszínre hulló csapadékmennyiséget és az elfolyást veszi számításba. A komponensek és köztük lévő kapcsolatok nagy száma (1. ábra) a vízterület alapos kutatottságát és nagy mennyiségű hozzáférhető terepi adatsort feltételez.

A modell a trofitás emelkedését prediktálja a hőmérséklet emelkedésének hatására, újabb példát szolgáltatva arra, hogy a klímaváltozás elsősorban a fitoplankton növekedés serkentését eredményezve negatív irányú folyamatokat indukálhat vízi rendszerekben. A hőmérséklettel

2. Szakirodalmi áttekintés

összefüggő több folyamat együttese eredményezi az erősebben eutróf állapotot. Ilyen a termálisan rétegzett periódus kiterjedése, az aerob dekompozíció fokozódó oxigén igénye, a foszfor elősegített felszabadulása az üledékből, majd koncentrációjának növekedése a hipolimnionban.



1. ábra: Egy Nyugat-Japán víztározóra kifejlesztett elfolyási modellel kombinált vízminőségi modell komponensei (a), valamint annak részét képező ökológiai modell (b) kompartmentjei és összefüggései (Komatsu et al. 2007)

Mint a fenti példából látható, az ökoszisztéma modellek az alapvető összefüggések számszerű leírása révén részletekbe menően képesek leírni a hőmérséklet emelkedésének meghatározott édesvízi rendszerekre kifejtett hatásait. Azonban az ilyen modelleknek más vízterekre történő alkalmazhatósága még hasonló élőhely esetén is komoly nehézségekbe ütközik. A legalapvetőbb problémát az adathiány, ill. az adatok elérhetősége okozza a modellezés számára (Porter et al. 2005). Egyrészt a meglévő adatok hozzáférhetősége sok esetben problémákba ütközik, másrészt a különféle vizek hosszú idejű adatsorait sokszor nem ugyanolyan metodológia alapján végezték. Ráadásul az összetett modellek sok olyan adatot is igényelnek, amelyek számos vízterület esetén

hiányoznak. Az esetek nagy részében ez jelenti az okát annak, hogy az általános jelenségeket leíró modellrendszerek mégsem alkalmazhatók számos fontos vízi élőhelyen.

2.5. A taktikai modellezés lehetőségei és saját kutatási előzmények

Tudományos pályafutásomat balatoni makrogerinctelen élőlény együttesek szezonális dinamikai folyamatainak vizsgálatával kezdtem (Sipkay 2004, Sipkay & Hufnagel 2006a, 2006b, Sipkay et al. 2005). Így a klímaváltozás kérdései szempontjából is érdekes modellezési munkáim eleinte balatoni makrogerinctelen szervezetek adatain alapultak (Sipkay & Hufnagel 2007, Sipkay et al. 2008a). Szerzőtársaimmal azonban más vízterek makrogerinctelenjeinek szimulációs modellezésének munkáiban is részt vettem (Vadadi et al. 2007, 2008a, 2008b), majd hosszú idejű dunai planktonikus adatsorok alapján is modellezési tanulmányok készültek (Sipkay et al. 2007, 2008b, 2009a). A modellezés során a legfontosabb irányvonalnak a klímaváltozási scenáriók felhasználási lehetőségeit tekintettük, így olyan taktikai modellek fejlesztése volt a cél, amelyek a hőmérsékleti adatsorok alapján képesek leírni a terepi adatok alapján tapasztalt mintázatot. Igen egyszerű matematikai formulák alapján igyekeztünk a terepi adatokhoz jól illeszkedő modelleket előállítani. Az egyes matematikai lépések konkrét biológiai értelmezhetőségénél lényegesebb szempont volt a modell prognosztikai használhatósága. Ezzel a megközelítéssel éppen a sok környezeti háttérinformációt magába építő, komplex ökoszisztéma modellekkel szemben egy lényegesen egyszerűbb alternatíva felmutatása volt a cél. Az így létrejövő modellek a felmelegedés hatásainak vizsgálatában hatékonyan hasznosíthatók lehetnek.

A taktikai modellezés egyetlen, vagy kevés számú befolyásoló tényező kiemelésén alapul, a figyelembe nem vett hatótényezőket pedig úgy tekintjük, hogy azok a kiemelt változóba építetten, vagy rejtve fejtik ki hatásukat. A klímaváltozás vizsgálata céljából praktikus szempont a hőmérsékletet tekinteni a legfontosabb befolyásoló tényezőnek. Felvetődik a kérdés, hogy mennyiben tekinthető jogosnak a hőmérséklet kiemelése vízi szervezetek szezonális dinamikai folyamatainak leírásakor?

A vízi szervezetek esetén a hőmérséklet mellett több hatótényezőt is fel lehet sorolni, amelyek igen fontosak lehetnek a szezonális dinamikai folyamatok alakításában. Amennyiben közösségökológiai szempontból is releváns eredményeket szolgáló modellek felállítását célozzuk, a legtöbb esetben nem tekinthetünk el a trofikus kapcsolatokról, de igen fontos lehet a fény elérhetősége is. Egy vízi közösséget alapul véve ez esetben a táplálékhálózatok bazális szintjét képező algatársulásokat érdemes a kiindulás alapjául venni. Tavakban a téli időszakban az algák primer produkcióját a fény elérhetősége szabja meg, ami a mélyebb rétegek felkeveredésétől és/vagy a jégborítottságtól függ. Ebben az időszakban a herbivorok aktivitása alacsony, így az kevésbé befolyásol (Reynolds 1997). A primer produkció mértéke limitált, egyrészt az alacsony

hőmérséklet, másrészt a napsugárzás beesési szögének éves minimuma miatt. Dunai mellékágakban, holtágakban télen, jég alatt is kialakulhat nagy abundanciájú fitoplankton, melyben hidegtűrő Centrales, Cryptophyta és Volvocales fajok szaporodhatnak el (Kiss & Genkal 1993). A tavaszi hóolvadással és a mély tavak rétegzettségének kialakulásával indul meg az algavirágzás, amit időben később követ a herbivorok populációjának növekedése. Rövid időn belül aztán a herbivorok elszaporodása visszaveti az alga növekedését és kialakul az ún. „tisztá víz fázis” (clear-water phase), melyben a víz átlátszósága a téli időszakra jellemző magas értéket veszi fel (Lampert 1978). A nyári időszakban aztán a herbivorokra egyrészt az őket fogyasztó halak predációs nyomása, valamint a kedvezőtlen „körülmények” (pl. a nagyméretű, tüskés algák elszaporodása) fejthetnek ki kedvezőtlen hatást (Sommer 1989). A vízi táplálékhálózat a kora tavaszi egy szintűről fejlődik a nyári 3-4 szintűre, ami télre ismét összeomlik. A Föld tavainak nagy részében a primer produkciót a tápanyagok, nevezetesen a P és az N limitálja (Padisák 2005), így azoktól eltekinteni az éven belüli vagy hosszútávú mennyiségi változásainak leírásában nem lehet. Azonban léteznek olyan élőhelyek, ahol a tápanyaglimitáltság kivételnek számít. Ilyen élőhelynek tekinthető a folyóvizek nagy része. Egy korai elmélet szerint ez azért lehet így, mert a turbulens áramlásoknak önmagában tápanyagdúsító hatása van, és a perifiton (az élőbevonat szinonimájaként is használják, de szűkebb értelmezésben a növényeken rögzült algákat jelent) tápanyagfelvételét diffúziós barrier nem akadályozza (Ruttner 1963). Újabb feltételezések szerint a jelenség oka az, hogy a folyóvizek nem tekinthetők a tavakhoz hasonló, „zárt” rendszernek, amelyben egy konstansnak tekinthető tápanyagkészletet reciklizál a rendszer, hanem a felsőbb szakaszokról folyamatos tápanyagutánpótlást kapnak. Így még jelentős tápanyagterhelés nélkül sem számíthat egy folyóvízi rendszerben a tápanyag limitáló tényezőnek, nem is beszélve a nagy, eutróf („hipertróf”) folyóvizekről. Ehhez hozzájárulhat – különösen alsóbb szakaszokon – a folyamatos áramlás, felkeveredés és nagy mennyiségű hordalék okozta zavarosság is, ami miatt a produkciót a tápanyagok helyett a fény limitálja. Az éven belül a megvilágítottság mértéke nagy vonalakban szinuszgörbe alapú modellel jól leírható, kifejezve a nappalok hosszúságának és a fény beesési szögének változásait. Ennek figyelembe vétele mellett a hőmérséklet fő hatótényezőként való kiemelése folyóvízi algaközösségek modellezése esetén indokolt. Természetesen a fény hatása még így sincs tökéletesen figyelembe véve, mert a víz zavarosságának és a felhők árnyékoló hatásának adat formájában nehezen elérhető tényezőit elhanyagoltuk. Ugyanúgy nem vesszük figyelembe a herbivorok hatását. Azonban a taktikai modellezéssel a rendszer alapvető működését, a felmelegedés szempontjából érdekes válaszreakciók főbb irányainak felvázolását célozzuk.

A hőmérséklet kiemelése a szezonális dinamikai folyamatok legfontosabb szabályozójaként nem pusztán a zavaros és eutróf folyóvizek fitoplanktonjának modellezésekor indokolt. Számos szerző hívja fel a figyelmet a hőmérséklet, mint fő szabályozó tényező fontosságára. Különböző vízi

élőhelyek (víztározók, folyóvizek) esetén a hőmérséklet és a fitoplankton kompozíció között erős összefüggést mutattak ki (del Giorgio et al. 1991, Komárková et al. 2003). A fitoplankton összetétele és a környezeti változók (mint: fény, oldott tápanyagok, hidrológiai változók) összefüggéseinek vizsgálatában a hőmérséklet éves ciklusát találták a legmeghatározóbbnak (Grover & Chrzanowsky 2005). Azonban nem csak a primer producensek szintjén lehet a hőmérséklet alapvető befolyásoló szerepét kiemelni. Christou & Moraitou-Apostolopoulou (1995) szerint a hőmérséklet a legfontosabb faktor, ami a mezozooplankton időbeli variabilitásáért felelős. Hasonló eredményre jutottak Iguchi (2004), valamint Dippner et al. (2000). A hőmérséklet pozitívan vagy negatívan korrelált szinte az összes Copepodával, ez a korreláció a faj ökológiai igényeitől függött (Christou 1998). Sok Copepoda faj hosszú távú egyedszámbeli változásai a hőmérséklettel és sóssággal voltak összefüggésben (Viitasalo et al. 1990; Meise-Munns et al. 1990; Baranovic et al. 1993). Észak-európai tavak és folyók makrozoobentikus közösségeinek hosszú idejű adatait analizálva Burgmer et al. (2007) arra a következtetésre jutottak, hogy az átlagos hőmérséklet trendje tekinthető alapvetőnek a fajkompozíció kialakításában. Mindezek alapján lehetségesnek látszik a hőmérséklet, mint fő befolyásoló tényező kiemelése. A modell ismert hibáit és érvényességi feltételeit figyelembe véve így megkísérrelhető a klímaváltozás hatásának legvalószínűbb lehetséges forgatókönyveinek feltárása (Hufnagel & Gaál 2005, Ladányi et al. 2003).

Azon hipotézis mellett, miszerint a hőmérséklet az egyetlen befolyásoló tényező, alapesetben egy matematikailag igen egyszerű modell állítható fel, amelynek lényege, hogy napi felbontásban megkaphatók az egyedszámok az előző napi egyedszám és egy hőmérsékleti függvény szorzatával. A képlet általános formában a következő:

$$N_{t+1} = N_t R_t,$$

ahol N_{t+1} a vizsgált populáció mennyisége (leggyakrabban egyedszámban megadva) a t -edik időpont után egy nappal, N_t a populáció mennyisége a t -edik időpontban, R_t pedig hőmérsékleti függvény (hőmérséklettől függő szaporodási ráta). Az N értéke jelenthet a vízi táplálékhálózatokban fontos szerepet betöltő jelentős, tömeges csoport (pl. összes zooplankton) mennyiségét (Vadadi et al. 2008, 2009), de kifejezhetjük vele egyetlen domináns faj egyedszámát vagy biomasszáját is (Sipkay & Hufnagel 2006a, Sipkay et al. 2008a, Vadadi et al. 2007). Egy másik megközelítési módot jelent valamely összevont cönológiai mutató szezonális dinamikájának modellezése (Sipkay & Hufnagel 2007).

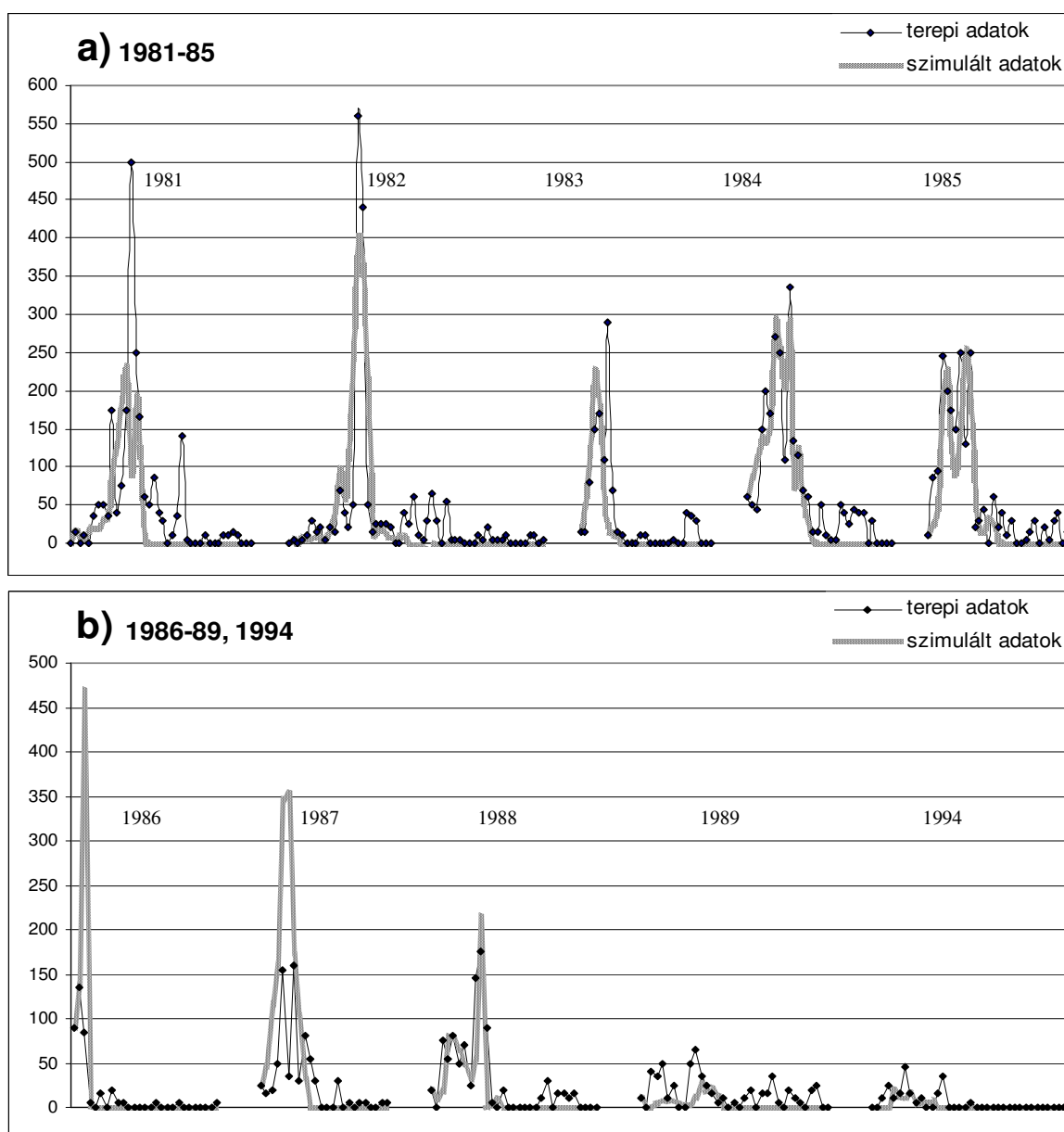
Az R_t értékét legegyszerűbb esetben hőmérsékleti intervallumokhoz tartozó konstansok határozzák meg (Sipkay & Hufnagel 2007; Vadadi et al. 2007). Ezek a konstansok jelentik a modell paramétereit, amelyek a szimulált adatok valós terepi adatokhoz való illesztése során az MS Excel

Solver segédprogramjával optimalizálhatók. Megoldható, hogy az R_t nem csupán a hőmérséklet hatásait fejezze ki. Egy részletesen tanulmányozott balatoni makrogerinctelen közösség (Sipkay 2005; Sipkay et al. 2005) egy jelentős fajának (*Limnomysis benedeni*) szezonális dinamikáját hőmérséklettől és napi vízállás értékektől függő modellel sikerült leírni (Sipkay & Hufnagel 2006a, 2008a). Minthogy a mintavételek egy olyan időszakban (2002-2004 évek) történtek, amikor a mintavételi helyen a vízállás igen szélsőségesen változott, feltételezhetjük, hogy a hőmérséklet mellett a vízoszlop magassága is igen fontos faktornak számíthat. Ebben az esetben a modell célja annak vizsgálata, hogy a napi középhőmérséklet és vízszint szezonális alakulása okozhat-e a terepi adatokhoz hasonló szezonális cönológiai állapotváltozási mintázatot. Azonban a klímaváltozás vizsgálatában ez a megközelítés nem alkalmazható, csak egy modellezési kísérleti iránynak tekinthető.

A mindössze 3 éves hosszúságú balatoni makrogerinctelen adatsorok modellezési célú felhasználhatósága nem csak az adatsorok rövidege, hanem egy nagy természetes élőhely kiragadott pontjából történő, reprezentatívnak nem tekinthető kis méretű mintái miatt is kifogásolható, ezért az eddig ismertetett próbálkozások a modellezés kísérleti fázisát jelentették. A szezonális dinamikai folyamatok időjárási tényezőkkel való kapcsolatának minden eddiginél pontosabb feltárására és modellezésére a legalkalmasabb környezetet mesterséges kistavak jelenthetik, a külső befolyásoló tényezők minimálisra redukálásával. Ez a megközelítés átmenetet jelent a laboratóriumi körülmények közti kísérletek és a természetes környezetben történő megfigyelések között. Ilyen vizsgálatok történnek a Budapest 18. kerületében lévő, kertes házhoz tartozó mesterségesen kialakított kísérleti medencében. A vizsgálatok a tó fitoplankton, zooplankton és makrogerinctelen közösségeire irányulnak, azok rendszeres, rövid (egy vagy két hetes) időközönként történő (kvantitatív vagy szemikvantitatív) mintavételezése alapján. A több különböző élőlénycsoport párhuzamos, összehangolt vizsgálatai alapján megoldható a táplálékhálózati modell felállítása is. Ennek első próbálkozása (Vadadi et al. 2008, 2009) során a fitoplankton mennyiségét a hőmérséklet mellett zooplanktonikus csoportoktól és egy domináns makrogerinctelen fajtól tették függővé. Amennyiben, ha pontosan nem is értjük az okát, de elfogadjuk a hőmérséklet központi szabályozó szerepét, a modell scenáriók adatsoraival történő futtatásával predikciók tehetők a 2050, ill. a 2070-2100 évek körüli időszak egyedszámára vonatkozóan. Az eredmények alapján a klímaváltozás hatása az algáknál hasonló képet mutat, mint a zooplankton esetében: csökkenő egyedszámok, korábbi maximumok.

Az eddig ismertetett modellek egyik hibájának róható fel, hogy kevés számú év terepi adatai alapján nem sikerült kellőképpen megbízható modelleket előállítani. Az ismertetett módszert azonban Magyarország egy dunai szakaszáról származó hosszú idejű terepi adatsorok alapján is alkalmaztuk (Sipkay & Hufnagel 2008). Elsőként az MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomás

adatbázisából 1981-től 1994-ig rendelkezésre álló, gödi zooplankton adatsorok alapján az egyik, egész évben jelen levő, tömeges cyclopoid faj szezonális dinamikáját leíró modell készült el (Sipkay et al. 2007, Sipkay et al. 2008b). A *Cyclops vicinus* szezonális dinamikáját leíró szimulációs modelljében (2. ábra) a hőmérséklettől függő szaporodási rátát az eddig ismertetett megoldástól eltérően fejeztük ki. A hőmérsékleti intervallumok sokszor nehezen értelmezhető eloszlása helyett egy könnyebben értelmezhető lehetőséget jelent, ha feltételezzük, hogy a hőmérsékleti reakciógörbének optimum görbék összegeként kell előállnia, mert az egyes fajoknak és azok különböző fejlődési alakjainak, esetleg más-más szubpopulációinak hőmérsékleti optimumgörbéi együttesen összeadódnak. Az R_t értéke ez esetben a napi hőmérsékleti értékektől függő folytonos függvénnyel meghatározott érték.



2. ábra: A *Cyclops vicinus* egyedszámának (ind/m^3) és a modell által szimulált mennyiségének szezonális változásai az 1981, 1982, 1983, 1984 és 1985 évek során (a), valamint az 1986, 1987, 1988, 1989 és 1994 év során (b) (Sipkay et al. 2007).

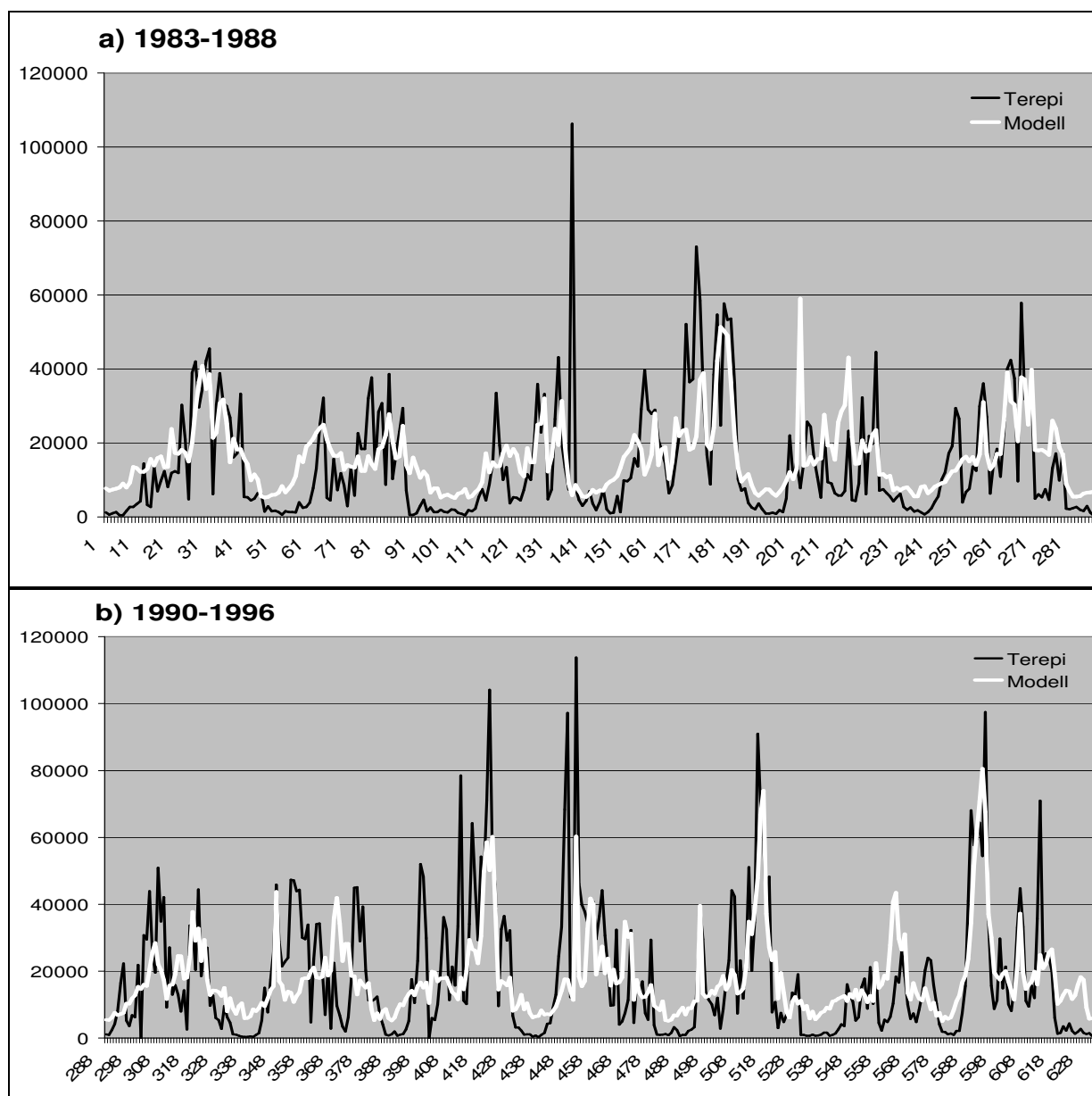
A modellt az OMSZ által szolgáltatott napi hőmérsékleti adatsoraira történt illesztés után klímaváltozási scenáriók adatsoraira futtattam. Az IPCC által ajánlott A2 és B2 scenáriókon alapuló, 2070-2100. időszakra vonatkozó három napi hőmérsékleti adatsorait használtam fel. Ezeket egyrészt a PRUDENCE EU projekt (Christensen, 2005) adatbázisából a Hadley Centre (HC) által futtatott HadCM3 klímaváltozási modell A2 és B2 scenárióit jelentik. Másrészt az A2 scenárióra a Max Planck Institute (MPI) futtatási eredményei jelentik a harmadik adatsort.

A *Cyclops vicinus* szezonális dinamikájára készített modell maximális értéke bekövetkezésének napjára vonatkozóan végzett egytényezős ANOVA eredményei alapján az egyes scenáriók között szignifikáns különbségek vannak ($p = 0,000283$). A páronkénti összehasonlításra alapuló tesztek eredményei alapján az egyes scenáriók között sincs szignifikáns különbség, viszont a scenáriók szignifikánsan különböznek a valós adatoktól. A Hadley Centre A2 és B2 scenáriója között nagyobb fokú egyezés mutatható ki, mint a két intézet A2 scenárióra végzett futtatása között. Az eredmények alapján a maximális mennyiség elérésének időpontja az évben egy-másfél hónappal előbbre tolódik. Ez a jelenség a vizek gyorsabb felmelegedésével könnyen magyarázható.

A korábban beinduló mennyiségi növekedés az adott faj életmenetében bekövetkező időbeli eltolódást is jelenthet, amelyet Copepoda fajok esetén a klímaváltozás egy valószínű következményeként várható (Straile 2005). Az évenkénti összes mennyiség alapján azonban nem tapasztalható szignifikáns eltérés a scenáriók és a valós adatok között, eszerint a faj mennyiségének sem növekedése, sem csökkenése nem várható.

A leghosszabb és legnagyobb (hetes) gyakorisággal gyűjtött adatsor kétségkívül a dunai fitoplanktonról érhető el, hiszen 1979 óta folyamatos mintavételezések történnek a Dunakutató Állomáson. Első esetben egy 13 év hosszúságú, 1983-tól 1996-ig (az 1990 év kivételével) tartó, egyedszámon alapuló (ind/ml) adatsor állt rendelkezésünkre. Ezt az adatsort azért is tekintettük jelentős előrelépésnek a modellezésben, mert a táplálékhálózat bazális szintjét jelentő csoport hőmérséklettől való függése az eddig szóba került példaszervezeteknél közvetlenebb, és kevesebb egyéb befolyásoló tényező hatásaival kell számolni. A fentebb ismertetett általánosságok mellett, amely a folyóvizek esetén taglalja a primer producensekre ható tényezők szerepét, megállapítván, hogy tápanyagok limitáló szerepe nem jellemző, a Duna esetén kijelenthető, hogy tápanyaglimitáció az algák irányába nincs (minthogy egy tápanyagban rendkívül gazdag folyamról van szó), a hőmérsékleten kívül csak a fény játszhat döntő szerepet a fitoplankton szezonális dinamikájának alakításában (Kiss 1994). A fitoplankton modellben így ezen két befolyásoló tényező hatását kellett figyelembe venni. Első próbálkozásaink során a dunai fitoplankton egyedszámban (ind/ml) kifejezett mennyiségét összesen 12 „elméleti populáció” optimumgörbéjének lineáris kombinációjával sikerült leírni a TEGM (Theoretical Ecosystem Growth Model, Drégelyi &

Hufnagel 2009a, 2009b) elnevezésű, tisztán elméleti, stratégiai modell valós terepi adatokra adaptálásával (Sipkay et al. 2009a).



3. ábra: A fitoplankton egyedszámának (ind/l) és a modell által szimulált mennyiségének szezonális változásai az 1983 - 1988. évek során (a), valamint az 1990 - 1996. évek során (b). X tengely: a mintavételi napok sorszámai a 13 éves időszakban (Sipkay et al. 2009a)

Az elméleti populációk optimumai a Kelvin fokban felvett hőmérsékleti skálán helyezkednek el, 271,1 és 305, 5 K között (azaz $-2,05^{\circ}\text{C}$ és $+32,35^{\circ}\text{C}$ között). A dunai fitoplankton modellje komplexebbnek tekinthető a korábban bemutatott próbálkozásoknál, mert itt már a fény szerepét is a modellbe építettük. Minimumfüggvény határozza meg, hogy a hőmérséklettől függő szaporodási ráta, vagy a nappalok hosszának éves alakulását szinuszfüggvényként magába foglaló, fénytől függő szaporodási ráta befolyásol (mindig, amelyikből kevesebb érhető el). A környezet eltartóképeségéért értelmezhető, a fény elérhetőségét szimbolizáló szinuszgörbe paramétereit

irodalmi adatok alapján állítottuk be. Felföldy (1985) alapján figyelembe vettük a lehető legkisebb és legnagyobb fitoplankton mennyiség között eltérések nagyságrendjét, valamint azt, hogy a nyári és téli maximumok közötti eltérés két nagyságrendnyi lehet (Vörös & Kiss 1985). Feltételeztük, hogy az egyes fajok eltérő sebességgel szaporodhatnak, így egy sebességi hatványt is beépítettünk a modellbe. A modellbe építettünk egy ún. „spóraszámot” kifejező, 0,01 nagyságú értéket, a populációk kihalásának megakadályozására. A fitoplankton összes mennyiségét az egyes elméleti populációk lineáris kombinációjával kapjuk meg. A modell illeszkedése a terepi adatokra elfogadhatónak tekinthető (3. ábra).

A modell a már ismertett klímaváltozási scenáriók adatsoraira történő futtatása alapján predikciók tehetők az évszázad végére bekövetkező változásokra. Indikátorként az évenkénti összes mennyiséget tekintve elmondható, hogy nincsenek szignifikáns különbségek az egyes scenáriókra és valós adatokra futtatott adatsorok között. A páronkénti összehasonlításra alapuló (Tukey) tesztek eredményei alapján megállapítható, hogy az egyes scenáriók egymáshoz nagymértékben hasonlítanak, azonban a valós adatok esetén kisebb mértékű az egyezés. Az átlagos fitoplankton mennyiségeket tekintve azonban az abundancia növekedése tűnik a felmelegedés valószínűbb irányának. A szimulációs kísérlet elemzése során megvizsgáltuk az évek közötti szórások viselkedését is, ezzel kapcsolatban megállapítható, az évek közötti szórás mértéke (évek közötti variabilitás) drasztikusan és szignifikánsan megnő. Ez alapján az is valószínűsíthető, hogy a klímaváltozás várhatóan nem a sok évi átlagok vonatkozásában, mint inkább az évek közötti változékonyság sokkal nagyobb mértékében fog kitűnni.

A dunai fitoplankton ismertett modellje azonban több kérdést is felvetett. Az illeszkedést a 3. ábrán szemlélve egy szisztematikus hiba is felfedezhető, ami a téli értékek rendszeres felülbecslésében nyilvánul meg. Feltételezéseink szerint ezt a problémát a téli csökkent beesési szögből adódó korrekciós tényező beépítésével lehet megoldani. A fitoplankton mennyiségét egyedszámok helyett biomasszában több szempontból is szerencsésebb kifejezni. Az „egyed” fogalma ugyanis az algológiában nehezen tisztázható. Az egysejtű fajoknál az egyedszám egyenlő a sejtszámmal, de például egy fonalas algafaj esetén a sejtszám a néhánytól a több százig változhat. Továbbá az egyes algafajok mérete (testtérfogata) rendkívül variábilis lehet, ami az egyes vizek fitoplankton-tömegének összehasonlítását nagyban megnehezíti.

A modell illeszkedésének kifogásolható részei megértéséhez más környezeti változók átvizsgálása, ill. valamilyen formában a modellbe való beépítése is lehetséges, amely realisztikusabbá teheti a fitoplankton szimulációt. Minthogy a Dunakutató Állomáson a fitoplankton mintavételezés 1979 óta folyamatos, hosszabb idejű adatsorok feldolgozása mindenképpen erősen növelheti a modell értékét. A klímaváltozás hatásainak szélesebb körű megismeréséhez több indikátor kifejlesztése is szükséges, amelyre a modell jó közelítést ad.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. A dunai fitoplankton adatbázis: a terepi és laboratóriumi előzmények és az adatbázis rendezése

A fitoplankton mintavételezések a gödi Duna szakaszon (1669 fkm) történtek heti rendszerességgel, az 1979. évtől kezdődően. Jelenleg 24 év hosszúságú adatsor áll a rendelkezésünkre (1979-2002), sodorvonalból merített minták alapján. Jelen dolgozatban ezt a fitoplankton adatbázist rendeztük, majd felhasználtuk mintázatléíró és modellező munkák során.

Az adatbázis háttérül szolgáló terepmunkáról és a laboratóriumi adatfeldolgozásról a következőket érdemes tudni. A Duna áramlási sebessége a mintavételezések helyszínén 1 - 1,5 m/s közötti, vízhozama 50-100 m³/s-nél nagyobb. A relatíve gyors áramlás következtében, a turbulencia miatt a fitoplankton többé-kevésbé homogén eloszlású, kivéve a part közeli részeket. Amennyiben eltekintünk a part menti sáv eltérő jellegétől, a folyó sodorvonalából merített egyetlen vízminta már reprezentatívnak tekinthető. Ezt az egyetlen mintát időbeli eltolással gyűjtik, percenként egy liter felszín közeli vizet merítve egy 5 literes vödörbe. Ebből az átlagmintából 1-2 litert vesznek a vizsgálatokhoz, amely egy kb. 500-600 méternyi folyószakaszból származó, homogénnek tekinthető mintának felel meg (Kiss et al. 2007a).

A rendelkezésünkre álló, 24 év hosszúságú adatsor hetes gyakoriságú mintavételezéseken alapul, ritkábban telt el két hét a gyűjtések között (főleg a téli periódusban). A mintavételek gyakoriságának meghatározása rendkívül fontos a fitoplankton gyűjtések esetében, ugyanis a fajok többsége egy-két nap alatt – vagy még annál rövidebb idő alatt is – képes osztódni. Ennek következtében már egy hét alatt jelentős mennyiségi és fajösszetételbeli változások történhetnek. A mennyiségi változásokat tekintve a dunai tapasztalatok azt mutatták, hogy a kéthetes gyakoriságú mintavétel átlagosan 10%-os hibahatáron belüli pontosságot eredményez. Ennél ritkább mintavétel a hibahatár jelentősen növekszik (Kiss et al. 1996).

A minták rögzítése Lugol oldattal történt. A kvantitatív mérésekhez Utermöhl módszert volt alkalmazva (Utermöhl 1958). A végeredményt víztérfogatra vonatkoztatva fejezték ki, mint individuum/ml (ind/ml).

Jelen munkához egységes adatbázist hoztunk létre a rendelkezésre álló fitoplankton adatsorból. Ehhez első lépésben a korábban érvényben lévő taxonómiai elnevezéseket aktualizáltuk, amelynek során korábban külön kezelt csoportok összevonása is megtörtént, Prof. Dr. Kiss Keve Tihamér útmutatása alapján. A következő lépést az egyedszámokon alapuló adattáblázat átalakítása volt biomasszában alapuló táblázattá.

3. Anyag és módszer

Az individuum (egyed) algák esetén nehezen értelmezhető fogalma (sejtszám vs egyedszám), valamint az egyes fajok között létező jelentős térfogatbeli eltérések miatt célszerűbb az egyedszámokból biomasszát becsülni. Az egyes fajok biomasszáját az egyedszámok és az egyedi testtérfogatuk ismeretében lehet kiszámítani (megbecsülni). A végeredményt leggyakrabban – mint jelen munkában is – mg/l egységben szokás kifejezni. A biomasszabecslés megbízhatóságát bizonyítja az a tény, hogy amíg az egyedszám és az a-klorofill koncentráció között csak laza összefüggés mutatható ki, addig a becsült biomassza és az a-klorofill koncentráció között 0,7-0,9 közötti r-érték tapasztalható (Kis 1998).

Jelen munkában az egyes fajok biomasszája az egyedszámok és az egyedi testtérfogatuk ismeretében lett kiszámítva (becsülve). A számítások során helyzetspecifikus (szezontól és vízjárási állapottól függő) korrekciós faktorokat is alkalmaztunk, amelyre a jelentős biomasszát kitevő *Stephanodiscus spp* fajcsoport miatt volt szükség. Ez a fajcsoport ugyanis mintegy 9-12 közel rokon fajt foglal magába, amelyeket fénymikroszkópos technikával nem lehet egymástól jól elkülöníteni. Mivel a fajösszetétel a szezon során változik, a *Stephanodiscus spp* biomasszája havonként változó nagyságú szorzó alapján kapható meg. Ez azonban nem veszi figyelembe azt, hogy az áradások után a kisebb testméretű fajok tudnak gyorsabban regenerálódni, ezért – konstans havi *Stephanodiscus spp* szorzóval – irreálisan magas biomassza értékeket kapnánk. A probléma megoldására bevezettünk egy korrekciós faktort, amely az áradások utáni irreálisan magas *Stephanodiscus spp* biomassza értékeket csökkenti. Így a modellezés során is a korrigált fitoplankton biomassza értékeket vettük alapul.

3.2. A diverzitás és a cönológiai mintázatok hosszú-távú elemzéséhez felhasznált adatelemzés módszerei

A diverzitást a leggyakrabban használatos diverzitási index, a Shannon index alapján számítottam, amely a közösség „entrópiájáról” ad információt.

$$\text{Shannon index: } H = -\sum_i p_i \cdot \ln p_i$$

Ahol p_i az adott elem aránya az összes elemhez képest. A Shannon index előnye az, hogy ez számításba veszi a vizsgált elemek számát és azok egyenletességét. Az index értékét növelik a további egyedülálló elemek, vagy a nagyobb egyenletesség.

A hagyományos ábrázolási módszerekkel készült grafikonok, amelyek az éves adatokat, illetve a szezonális változását külön-külön tartalmazzák, nem nyújtanak hathatós segítséget a változások összevetésében, ugyanis az éves tendenciákból nem tudunk következtetéseket levonni a szezonális változásokról, illetve a szezonális változásokból sem kapunk információt az éves tendenciákra. A háromdimenziós ábrázolás azonban lehetőséget ad az éves és a havi (szezónális) adatok együttes

bemutatására. Ezért a fitoplankton denzitásának, a diverzitásának, valamint a legtömegesebb taxon denzitásának a vizsgált időszakban mutatott éves és szezonális változásait Gimesi László módszereivel készített (Gimesi 2008, 2009) háromdimenziós ábrákat használtam.

Az időbeli mintázatokat többváltozós statisztikai módszerek felhasználásával vizsgáltam. Hierarchikus osztályozásokat (cluster analízis) és nem-metrikus több dimenziós skálázás (NMDS) módszerét alkalmaztam, Euklideszi távolság alapján. Az NMDS nem feltételez valamilyen nevezetes eloszlást az adatokról, ezért szélesebb körben alkalmazhatók más ordinációs módszereknél. Az elemzéseket a Past program 1.55-ös verziójával készítettem (Hammer et al. 2001).

A biomassa értékeket tartalmazó adatmátrixon végzett elemzések mellett transzformált adatok alapján is elvégeztem az elemzéseket. Ehhez az összes taxont tartalmazó adatmátrixot logaritmus függvényrel transzformáltuk, az egyes taxonok nagyságrendbeli különbségeinek eltüntetésére, a domináns fajok meghatározó erejének csökkentésére. Azonban az alapesetben javasolt megoldáshoz képest, mikor minden értékhez hozzáadunk egyet, az esetünkben csak az abszencia adatokat növeltük eggyel, mivel az egyes taxonok biomassa adatait ez túlságosan eltorzította volna (az erősen jobbra ferde eloszlásból, erősen balra ferde eloszlást készítettünk volna).

3.3. A modellezés módszerei

A gyakori mintavételezések alkalmassá teszik adataink időjárásfüggő szimulációs modellezésre való felhasználását. A dunai fitoplankton szezonális dinamikáját diszkrét időszemléletű, determinisztikus modellel kíséreltük meg leírni.

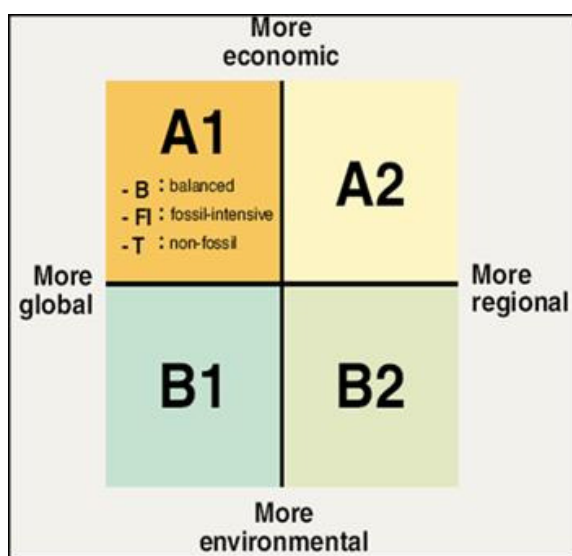
A kiindulásként felhasznált stratégiai modell, az ún. „TEGM” – Theoretical Ecosystem Growth Model (Drégelyi & Hufnagel 2009a, 2009b) egy elméleti algaközösség modellje, amely 33 elméleti faj hőmérsékleti optimumgörbéjével fedi le a lehetséges hőmérsékleti spektrumot. Az elméleti fajok a hőmérsékleti toleranciatartomány szélessége alapján a következőképpen osztályozhatók: 2 szupergeneralista, 5 generalista, 9 átmeneti és 17 specialista.

Az elméleti algaközösség stratégiai modelljét valós terepi (dunai) adatokra adaptáltuk. Taktikai modellezés eredményeként így jött létre a „Danubian Phytoplankton Growth Model” (DPGM). Az illesztéshez az MS Excel Solver optimalizációs segédprogramját használtuk.

3.4. Felhasznált meteorológiai adatsorok és klímaváltozási scenáriók

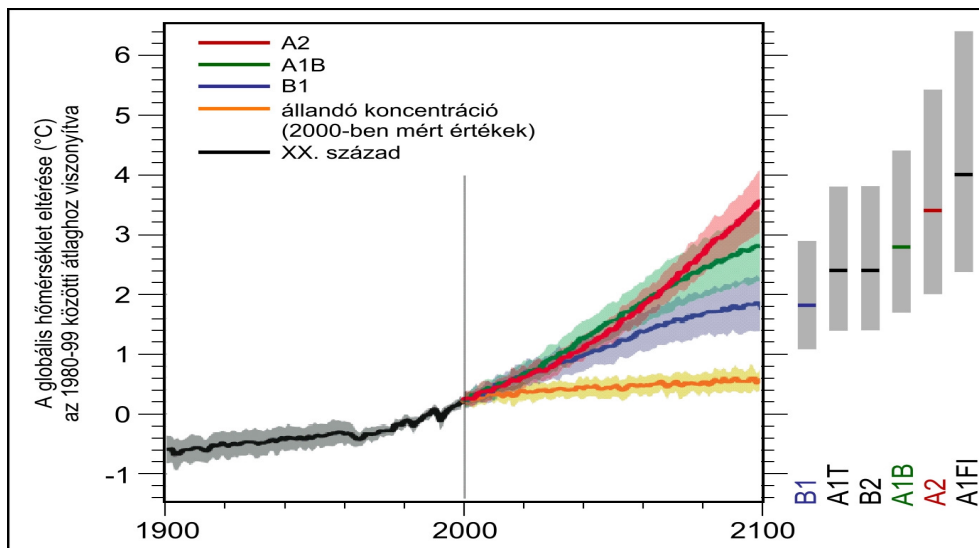
A modell illesztéséhez az Országos Meteorológiai Szolgálat (OMSZ) által szolgáltatott, 1979-2002 évek közötti időszak napi hőmérsékleti adatait használtam. A jövőben várható hőmérsékleti állapotokról klímaváltozási scenáriók adatait használtam fel.

A Föld globális éghajlatát számszerűen leíró modelljei az ún. Globális Cirkulációs Modellek (GCM). Ezek olyan, egymástól különböző kibocsátási forgatókönyveken alapulnak, melyek tartalmazzák a lehetséges jövőbeli gazdasági fejlődés és szennyezőanyag-kibocsátás eltérő változatait. Az IPCC által lefektetett alapelvek alapján a forgatókönyvek négy csoportba oszthatók (A1, A2, B1 és B2), melyek alternatív fejlődési útvonalakat feltételeznek a jövőre nézve (4. ábra).



4. ábra. Scenárió családok (IPCC 2007b)

Ezek az útvonalak az eltérő demográfiai, gazdasági és technológiai „hajtóerők” erősségében, valamint az üvegházhatású gázok kibocsátásának mértékében különböznek. Ez a hatás legfőképp a klímascenáriók által mutatott várható globális hőmérsékletváltozásban figyelhető meg (5. ábra). Látszik, hogy az évszázad végére ezek között nagy különbségek figyelhetők meg, de az idő előrehaladtával ezek bizonytalansága is nő. Az évszázad végére 1,4 és 5,8 °C hőmérsékletemelkedésre számíthatunk. A változás a Kárpát-medencében ettől jelentősebb lehet (Bartholy et al. 2007).



5. ábra: A hőmérséklet lehetséges változása a különböző scenárióknál (IPCC, 2007b)

Leggyakrabban az A2 és B2 scenáriókat használják a modellezésekhez. Az A2 scenárió egy nagyon heterogén világot ír le, amit gyors népességnövekedés, lassú gazdasági és technológiai fejlődés jellemez. A B2 scenárió szerint a világban közepes népesség- és gazdasági növekedés várható, ahol nagy hangsúlyt kap a gazdasági, a szociális és a környezeti fenntarthatóság lokális megoldási lehetőségeinek megvalósulása (IPCC, 2007b). A GCM-ek kisebb térségekre történő leskálázásával kapják az ún. regionális klímamodelleket (RCM). Ezek segítségével lehetőségünk van arra, hogy egyfajta képet kapjunk arról, hogy egy adott térség klímája milyen változáson mehet keresztül a jövőben.

Az IPCC által ajánlott A2 és B2 scenáriókon alapuló, 2070-2100. időszakra vonatkozó, PRUDENCE EU projekt (Christensen 2005) adatbázisából származó három napi hőmérsékleti adatsorai kerültek felhasználásra. Ezeket egyrészt a Hadley Centre (HC) által futatott HadCM3 klímaváltozási modell A2 és B2 scenárióit jelentik. Másrészt az A2 scenárióra a Max Planck Institute (MPI) futtatási eredményei jelentik a harmadik adatsort. Minden scenárió 31 futási évet tartalmaz. Az egyes intézetek scenárióit saját bázisidőszakukkal lehetséges összevetni. A bázisidőszakot az 1960-1990 évek hőmérsékleti állapotára vonatkozó, ún. „kontroll” futtatások jelentik. A két intézet (Max Planck Institute és Hadley Centre) scenárióit elkülönítve kezeltem, és saját kontrolljaikkal összehasonlítva vizsgáltam.

Annak érdekében, hogy az egyes scenáriókat egymással és a valós (1979-2002 közötti) hőmérsékleti adatokkal is össze tudjam hasonlítani egy vizsgálat keretében, mindkét intézet saját kontrolljának és scenárióinak hőmérsékleti különbségét vettem alapul. A rendelkezésre álló, 24 év hosszúságú valós adatokkal való összehasonlítás végett 24 elemű mintákat vettem az egyes intézetek scenárióinak és kontrolljainak 31 ismétlést jelentő éveiből. Megvizsgáltam, hogy az adott intézet kontrolljához képest mennyivel magasabb hőmérsékleteket jelez a scenáriója (a scenárió

és a kontroll hőmérsékleti értékeinek különbségét képeztem). Majd a 24 éves, valós hőmérsékleti adatokhoz hozzáadtam a Max Planck Institute A2 scenáriójának (saját kontrolljához képest vett) növekményét, valamint a Hadley Centre A2 és B2 scenáriójának növekményeit. Az így előállt adatsorok annyival változtatják meg (többnyire növelik) a valós OMSZ hőmérsékleti adatokat, amekkora változást (növekedést) jósolnak a saját kontrolljaikhoz képest. Ezeket az adatsorokat (ill. az ezekre futtatott modellek eredményeit) egy harmadik kísérletben a valós adatokkal és egymással is összevetettem.

A scenáriók mellett a lineáris hőmérsékletnövelés hatását is megvizsgáltuk. Ehhez a 24 éves valós hőmérsékleti adatsor minden egyes értékét első esetben 0,5, majd 1, 1,5 és 2 fokkal megnöveltük, és az így előállt hőmérsékleti adatsorokra is lefuttattuk a modellt.

3.5. Földrajzi analógiák

Földrajzi analóg területeknek azokat a területeket nevezzük, amelyek jelenleg olyan klimatikus adottságokkal rendelkeznek, amilyen az adott területen a jövőben várható, azaz amilyet a klímaszenárió jósol. Horváth et al. (2007) meghatározták a földrajzi analógnak tekinthető területeket, amelyek mostani klímája (1961-1990) leginkább hasonlít a klímaváltozási scenáriók szerint Magyarország egyes városainak (Debrecen, Budapest) a következő néhány évtizedre, az évszázad közepére és végére várható klímájához. Eredményeik alapján az analóg régiók 2011-2040 időszakban a Vajdaságban, Dél-Romániában és Észak-Bulgáriában, az évszázad közepére (2041-2070) Közép-Bulgáriában és Észak-Görögországban találhatók. Az évszázad végére (2071-2100) olyan mértékű változást mutatnak a klímaszenáriók, hogy Európában nem található analóg terület, csak Észak-Afrikában. Az földrajzi analógokat a CLIMEX módszer (Sutherst 1998) segítségével határozták meg a Debrecenre vonatkozó scenáriókra (Horváth et al. 2007, Horváth 2008).

Budapesten kívül összesen 6 város hőmérsékleti adatsorát használtam fel, amelyek a földrajzi analógnak megfelelő régióba esnek. Két dél-romániai város – Bukarest és Calarasi – esetén 1961. és 1990. közötti hőmérsékleti adatsorok állnak rendelkezésre. Ezen területek klímája tehát a következő néhány évtized (2011-2040) várható klímájára hasonlít. A további 4 város már távolabbi terület (Észak-Afrika), amelyek klímája hazánknak az évszázad végére (2071-2100) várható klimatikus állapotokhoz hasonlítható: Algir, Algéria fővárosa a Földközi-tenger partján fekszik, Kairo, Egyiptom fővárosa, a Nílus mentén található, Rabat, Marokkó fővárosa az Atlanti-óceán partján, Bou Regreg folyó bal partján fekszik, és végül Tunisz, Tunézia fővárosa pedig a Tuniszi-öböl partján található. Ezen négy város esetén 1995. és 2007. közötti hőmérsékleti adatsorokkal rendelkezünk. Az összehasonlíthatóság végett választottam 1995. és 2007. közötti budapesti adatsort, valamint ugyanilyen hosszúságú (13 éves) adatsort az 1961-től 1973-ig. A romániai városok 40 éves adatsorából is az első 13 évet használtam fel (1961-1973).

Ilyen módon 8 különböző, valós hőmérsékleti adatsort használtam, amelyre a modellt lefuttattam: Budapest esetén 1961-1973 közötti és 1995-2007 közötti, Bukarest és Calarasi esetén 1961-1973 közötti, Algir, Kairo, Rabat és Tunisz esetében pedig 1995-2007 közötti hőmérsékleti adatsorok.

3.6. Indikátorok

Az éves össz-biomassza, bizonyos fenológiai jelenségek, valamint az év egyes szakaszai jellemzésére különböző mutatókat (indikátorokat) fejlesztettem ki (2. táblázat). Az éves össz-biomasszát legegyszerűbben úgy kaphatjuk meg, ha minden egyes gyűjtési időponthoz tartozó értéket összeadjuk (b). Mivel nem pontosan ugyanannyi mintavételi esemény történt minden évben, ezért jobban összehasonlítható mutatót kapunk, ha az egyes hónapokra átlagolunk (az egy hónapban gyűjtött össz-biomasszát elosztjuk az adott hónap mintavételeinek számával), majd az év 12 hónapjának értékét összesítjük (b/h).

Az egy évben elérhető maximális biomassza mértékét legegyszerűbben az évben mért legmagasabb biomassza értékével fejezhetjük ki (m). Pusztán a legmagasabb biomassza érték megállapítása az esetenkénti kiugró csúcsok mértékét mutatná, mint extrém értéket, ezért a maximumot a havi átlagok alapján is kiszámítottam (a legmagasabb havi biomassza átlag, hmax).

Fenológiai indikátornak nevezhetők azok a mutatók, amelyek az időzítéssel kapcsolatos kérdésekben használhatók. Amennyiben arra vagyunk kíváncsiak, mikor éri el a fitoplankton a fejlődése maximumát, a legkézenfekvőbb megoldásnak a maximális érték bekövetkezésének időpontját (napját) venni (mh). Azonban a kiugró, extrém fitoplankton csúcsok egy évben többször is előfordulhatnak, az év különböző szakaszaiban, közöttük akár egészen kis mértékű lehet a nagyságrendbeli eltérés, ezek közül minden évben a legmagasabb értékhez tartozó időpontot kiválasztva a 24 év során nagyon tág időtartamban szóródó értékeket kapnánk. Ennek elkerülése végett az összeggörbe alapján is meghatároztam a fenológiai indikátorokat. Az éves biomassza összeg 50 %-ának elérési időpontja (50%) a fitoplankton nyári tetőzésével állítható összefüggésbe. Ez az indikátor azt fejezi ki, hogy az év hányadik napján éri el a fitoplankton az éves biomassza összegének 50 %-át? Mivel az évnek csak azon napjairól van információnk, amikor mintavétel történt, így ez az indikátor az év napjainak sorszáma helyett a mintavétel sorszámával fejezhető ki. Mivel nincsen nagy eltérés az egyes évek mintaszámai között, az évek között az azonos időpontok nagyjából ugyanannak az időtartamnak feleltethetők meg. Ugyanígy alapon fejeztem ki az éves biomassza összeg elérésének 10 és 25 %-át (10%, 25%). Ezen két mutató a fitoplankton biomassza gyarapodásának év eleji beindulásával hozhatók összefüggésbe.

Az indikátorok harmadik csoportjába az év egyes szakaszait (évszakokat vagy hónapokat) jellemző mutatók sorolhatók. Az egyes időszakokat a hozzájuk tartozó átlagos fitoplankton

3. Anyag és módszer

biomasszával fejeztem ki. A nyugalmi periódusnak tekinthető téli időszakra nem hoztam létre indikátort, az őszi időszakra nézve pedig a modell nem mutatott jó korrelációt. A tavasz (Tav) és a nyár (Nya), valamint a március (Mar) és július (Jul) időszakokhoz tartozó átlagos fitoplankton biomasszákat indikátorként kezeltem.

Az ismertetett mutatók mellett számos további indikátort is fejlesztettem, azonban a nem megfelelő korreláció miatt azok használatától eltekintettem.

2. táblázat: A felhasznált indikátorok ismertetése. Az átlagos vagy összesített fitoplankton biomassza (mg/l) értékeken alapuló indikátorok mellett időzítéssel kapcsolatos fenológiai indikátorok is vannak, amelyek egysége a mintavételi időpont sorszámában van kifejezve (egy évben átlagosan 49 mintavételi esemény történt)

Jel	Az indikátor megnevezése és ismertetése	egység
b	Összbiomassza: az év összes mintájának fitoplankton biomassza összege	mg/l
m	Maximum mértéke: az év legmagasabb biomassza értéke	mg/l
mh	Maximum helye: a legmagasabb biomassza érték napja	mintavétel sorszám
10%	10 % helye: az éves összbiomassza 10 %-ának elérése az év hányadik mintájában	mintavétel sorszám
25%	25 % helye: az éves összbiomassza 25 %-ának elérése az év hányadik mintájában	mintavétel sorszám
50%	50 % helye: az éves összbiomassza 50 %-ának elérése az év hányadik mintájában	mintavétel sorszám
b/h	Összbiomassza hónapok alapján: hónapokra átlagolt biomassza értékek összege	mg/l
hmax	Havi maximumok mértéke: legmagasabb havi biomassza átlagérték	mg/l
Mar	Március: márciusi átlagos fitoplankton biomassza	mg/l
Jul	Július: júliusi átlagos fitoplankton biomassza	mg/l
Tav	Tavasz: tavaszi (március-április-május) átlagos biomassza	mg/l
Nya	Nyár: nyári (június-július-augusztus) átlagos biomassza	mg/l

3.7. Statisztikai módszerek a felmelegedés hatásainak elemzéséhez

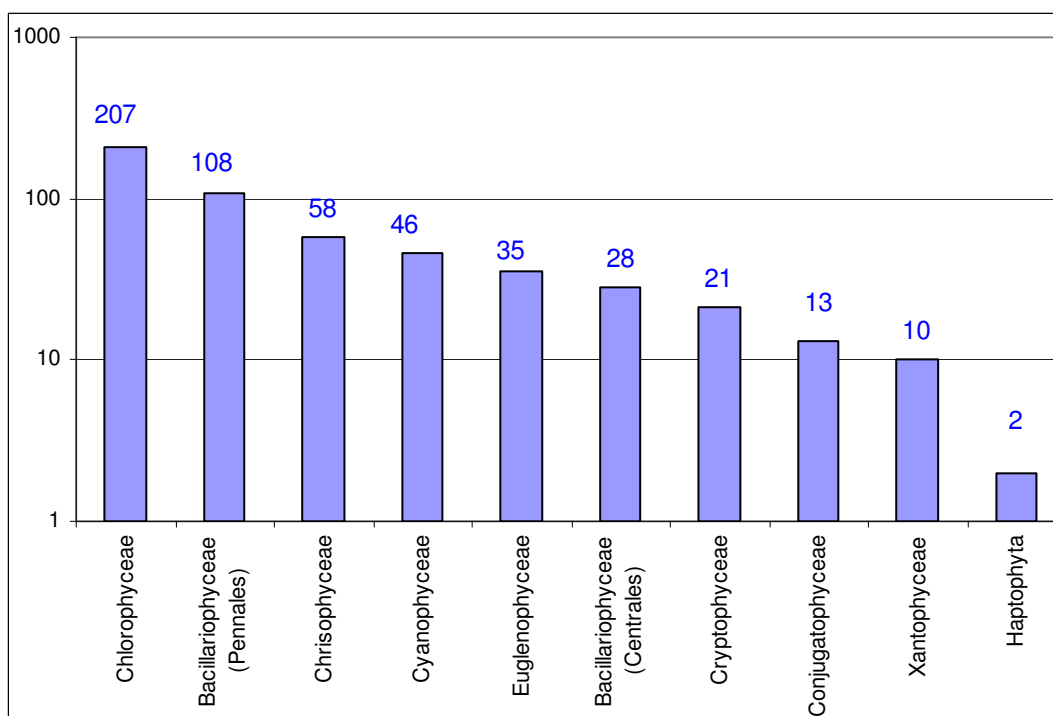
Egytényezős ANOVA-val ellenőriztük, hogy várható értékeiket tekintve az egyes modellfuttatások között van-e különbség. Annak eldöntésére, hogy mely csoportok között lehet lényeges különbség, a post-hoc Tukey tesztet alkalmaztuk, a homogenitást pedig Levene tesztrel ellenőriztük. A szórások összehasonlítását Welch-féle F-próbával végeztük.

4. EREDMÉNYEK

4.1. A dunai fitoplankton mennyiségének, diverzitásának és szezonális dinamikájának hosszú-távú változásai 1979-2002. között

4.1.1. A dunai fitoplankton mennyiségi és konstancia viszonyai

A vizsgált 1979-2002 időszakban Gödnél 528 taxont sikerült kimutatni. A legtöbb taxon a Chlorophyceae és a Bacillariophyceae osztályokba tartozik (6. ábra). A tömegességi viszonyokat is figyelembe véve nagy eltéréseket tapasztalunk. A legabundánsabbnak tekinthető Chlorophyceae osztályba tartozó 207 taxon mindössze 5,8 %-át teszi ki a fitoplankton összes biomasszájának. A Bacillariophyceae osztály két csoportja (Pennales és Centrales) teszi ki az összbiomassza 92,1 %-át. A mindössze 28 taxont magába foglaló Centrales-ek az összes fitoplankton biomassza 89,9 %-át teszik ki.

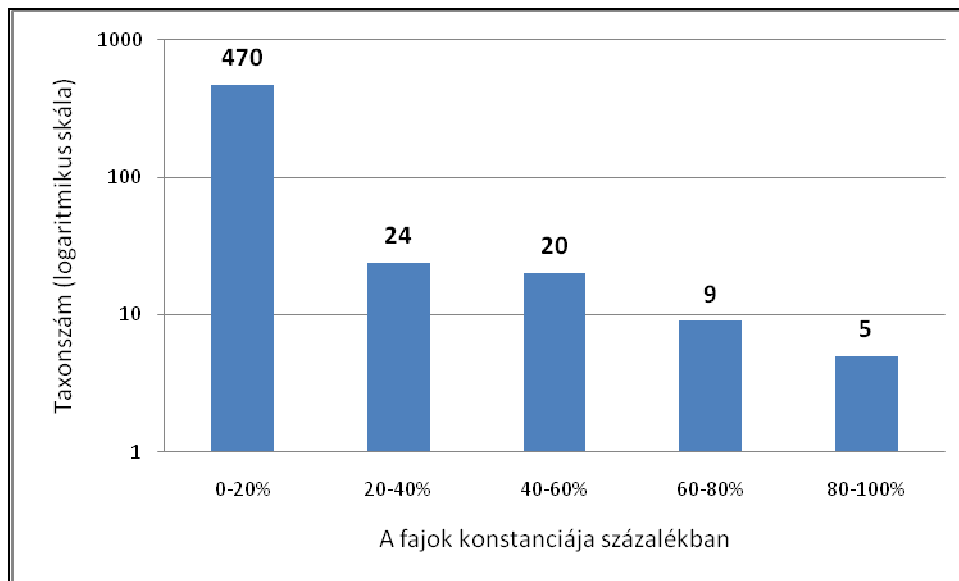


6. ábra: A fő fitoplankton csoportok taxonszáma 1979-2002 között

A konstancia viszonyokat áttekintve megállapítható, hogy a közel 530 taxon előfordulása és egyedszámuk közel sem egyenletes. Csak igen kevés olyan faj fordul elő, amelyik egy év minden szakában előfordul. A vizsgált 24 év során csak a fajok elenyésző százaléka tekinthető állandóan jelenlévőnek, ellenben rengeteg a színező faj, amelyekkel évente, esetenként több évente csak egyszer lehet találkozni. A taxonokat 5 csoportra osztottam az előfordulási gyakoriságuk alapján és az egyes csoportok taxonszámát logaritmikus skálán ábrázoltam (7. ábra). Látható, hogy igen nagy azon taxonok aránya, amelyek a minták csak maximum 20 százalékban fordulnak elő, ide tartozik a beazonosított taxonok 89%-a (470 taxon). E között és a következő csoportok között – ahol az algák

4. Eredmények

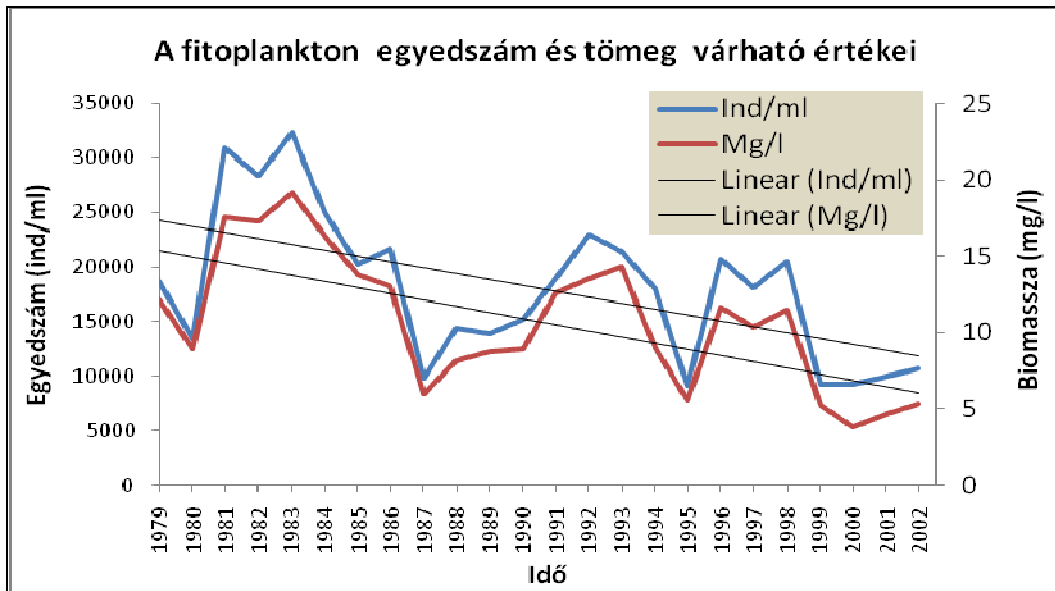
a minták legalább 1/5-ében előfordulnak – igen nagy az ugrás, a gyakoribb csoportok (legalább 60-80%-os vagy még gyakoribb előfordulás) között a különbség már jóval kisebb. A fajok kevesebb, mint 1%-a (összesen 5 taxon) volt megtalálható a minták legalább 80 százalékában.



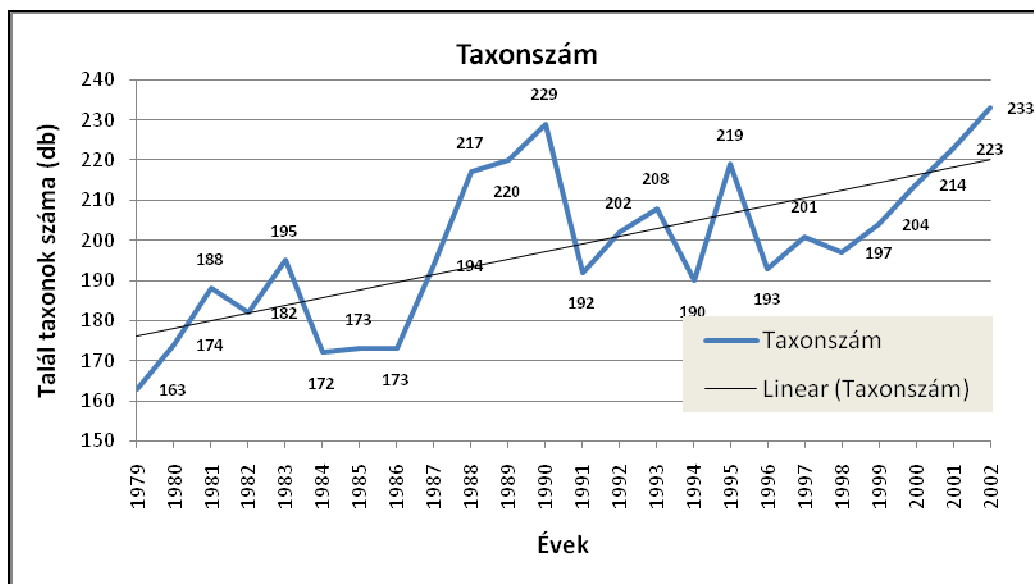
7. ábra: A vizsgált évek során a Duna Göd melletti szakaszáról gyűjtött mintákban előforduló algataxonok előfordulásának valószínűségei, öt csoportra osztva.

A fitoplankton mennyiségének hosszútávú változásait egyedszámban (ind/ml) és biomasszában (mg/l) számolt mennyiségei alapján elemeztem (8. ábra). A 80-as évek elején van egy néhány évig tartó periódus (1981, 1982, 1983), amikor 30000 ind/ml-es átlagos egyedszám, 17-19 mg/l-es biomassza értékek is előfordulnak, ezt egy 1987-ig tartó visszaesés követ. A 90-es évekre is jellemző két magasabb fitoplankton mennyiségekkel jellemezhető időszak, de ekkor már csak 20000 ind/ml-es és 11-14 mg/l-es maximumokat tapasztaltam. A vizsgálat utolsó éveiben a fitoplankton mennyisége alacsony volt, kevesebb, mint 10000 ind/ml vagy 5 mg/l. A trendvonalak jól mutatják, hogy a fitoplankton mennyisége a vizsgált 24 év során csökkenő tendenciát mutat.

Ezzel szemben az egyes évekre jellemző taxonszám (9. ábra) az évek többségében növekedést mutat. A 80-as évek végéig 200-nál kevesebb taxont sikerült azonosítani, a 90-es évektől pedig ez a szám 200 fölötti az évek döntő többségében. Ez önmagában azt feltételezi, hogy a biológiai sokféleségnek is nőnie kellett. Jobban megvizsgálva ezt a két ábrát, feltűnhet a nagyjából 10 éves periodikus változás az évek során, amit a mennyiségi adatoknál is láthatunk. Az 1990-ben és az utolsó években tapasztalhatók a legmagasabb, 220 feletti fajszámok.

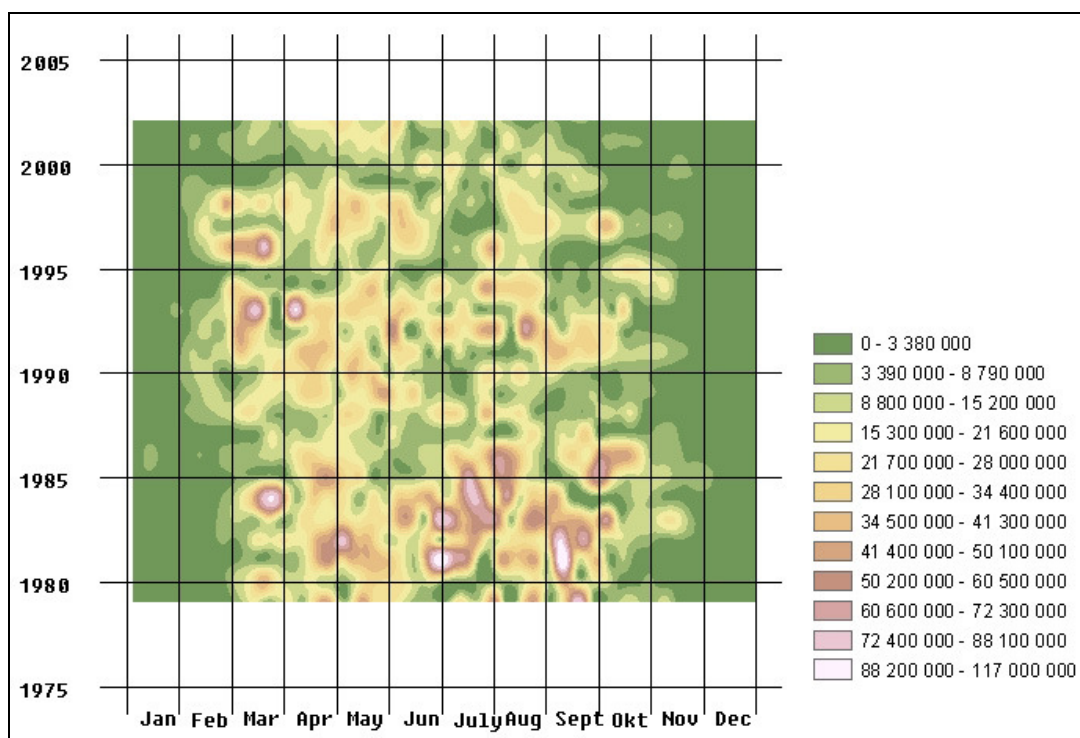


8. ábra: A fitoplankton ind/ml egyedszámának és biomasszájának (mg/l) várható értékei az egyes években Gödnél, a trendvonalak feltüntetésével

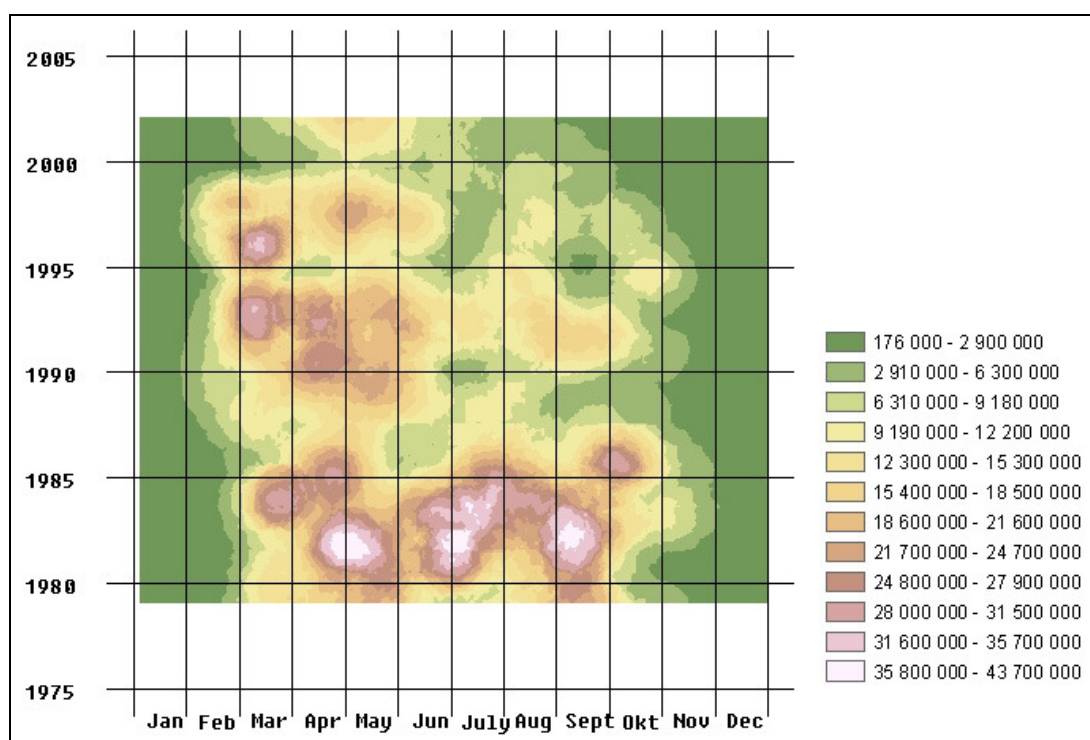


9. ábra: Az egyes években beazonosított alga taxonok száma Gödnél.

A fitoplankton hosszú-távú változásait 3-D ábrákon szemlélve lehetőség nyílik a mennyiségi változásokban mutatkozó jellegzetességek felismerésére (10. ábra). Látható, hogy a kezdeti időszakban (különösen 1981-1985 között) nagyon magas fitoplankton abundancia tapasztalható nyáron és ősz elején, és kisebb tartományban kora tavasszal is. A későbbiek során (1990-2000) már csak a kora tavaszi tömegtermelés érhető tetten, a nyári nagy abundancia nem jellemző. Az időszak legvégén pedig az év egészében elmaradnak a nagy abundanciával jellemezhető időszakok.



10. ábra: A fitoplankton mennyiségi változásának három dimenziós ábrázolása 1979 és 2002 között. Az x tengelyen a hónapok, az y tengelyen az évek vannak feltüntetve. A színek a fitoplankton abundanciát (ind/l) reprezentálják, kódjai az ábra jobb oldalán láthatók.



11. ábra: A *Stephanodiscus* spp. abundancia 1979 és 2002 között 3D ábrázolásban. Az x tengelyen a hónapok, az y tengelyen az évek vannak feltüntetve. A színek a vizsgált csoport abundanciáját (ind/l) reprezentálják, kódjai az ábra jobb oldalán láthatók.

A legtömegesebbnek tekinthető *Stephanodiscus spp.* csoportot külön szemlélve (amely mintegy 9-12 rokon fajt tartalmazhat, *Stephanodiscus*, *Cyclotella*, *Thalassiosira* és *Cyclostephanos* genusokat is magába foglalva) nagyon hasonló megállapításokat tehetünk (11. ábra). Az 1980-1985 között tapasztalt nyári algavirágzások elmaradása a későbbi évek folyamán meghatározottabban látszik. A 90-es években a *Stephanodiscus spp.* csúcsok még jobban a tavasz eleji időszakra korlátozódnak. A fajcsoport szezonális mintázata az évek között közel sem egyenletes.

A 10. és 11. ábra összevetéséből levonható, hogy a dunai fitoplankton összmennyiségének alakításában a domináns *Stephanodiscus spp.* fajcsoport meghatározó szerepet játszik.

Minden évben megvizsgáltam, hogy az 528 taxonból a tömegességük alapján melyek kerülnek az első 20 helyre (3. táblázat). 1979 és 2002 között összesen 63 taxon került az első 20-ba, amelyek sorrendje – az első helyen álló *Stephanodiscus spp.* fajcsoportot (481-es kód) leszámítva – változik az évek során. A második helyen leggyakrabban a *Skeletonema potamos* (467 kód), amit csak néha szorít a harmadik helyre a *Stephanodiscus neoastraea* (1979-ben; 466 kód – ez a faj fénymikroszkópos technikával is elkülöníthető a *Stephanodiscus spp.* fajcsoporttól), *Stephanodiscus binderanus* (1980-ban; 480 kód), *Pandorina morum* (1985-ben; 393 kód), *Coelastrum microporum* (1993-ban; 129 kód).

3. táblázat: 1979 és 2002 között a 20 legtömegesebb taxon sorrendje. A táblázat cellái a taxonok kódjait tartalmazzák, ld Mellékletek, M1.

	1979	1980	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989	1990	1991	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002
1	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481	481
2	466	480	467	467	467	467	393	467	467	467	467	467	467	467	129	467	467	467	467	467	467	467	467	467
3	467	466	480	449	129	129	467	129	129	129	129	129	129	129	467	129	129	480	129	129	129	480	480	130
4	129	467	129	480	130	393	129	393	250	393	250	130	419	12	393	419	46	129	419	393	43	129	43	129
5	43	43	320	129	449	363	130	130	43	250	43	3	480	393	12	130	393	12	480	43	419	419	129	250
6	86	449	130	130	480	130	43	167	130	130	419	224	393	419	419	46	130	393	250	349	393	393	224	419
7	363	393	518	503	167	167	449	363	363	419	320	320	403	130	130	403	224	130	224	130	12	12	320	58
8	320	86	503	393	320	224	167	250	167	320	130	167	43	224	43	393	250	46	43	403	130	130	130	320
9	148	129	363	363	393	86	363	58	58	480	363	363	12	43	224	224	419	349	12	419	487	58	419	224
10	46	215	186	320	374	43	20	480	320	43	403	58	224	400	320	320	43	224	320	58	58	167	58	480
11	176	130	167	86	46	320	58	20	393	21	258	250	130	320	487	108	480	419	130	12	353	46	363	108
12	58	320	86	43	186	215	374	374	86	167	58	21	216	363	46	216	58	487	46	224	250	403	85	363
13	20	363	22	167	86	366	86	86	215	363	167	85	58	167	400	58	108	403	58	167	363	108	108	43
14	91	487	20	374	363	181	22	401	374	22	85	374	363	20	20	250	320	58	349	363	224	320	167	167
15	167	503	46	58	522	186	88	65	22	85	20	342	401	216	363	363	209	43	167	108	320	25	251	46
16	304	58	58	366	43	58	366	366	176	20	21	393	46	46	58	43	363	108	108	250	167	490	12	393
17	22	173	374	224	58	20	320	46	366	374	22	176	20	58	216	167	487	468	363	487	85	363	250	487
18	503	20	181	46	143	374	445	88	224	58	86	43	167	21	353	20	216	353	400	85	108	85	487	85
19	395	374	91	486	22	176	108	186	85	176	181	20	108	401	22	21	353	400	85	374	22	65	46	374
20	487	181	366	186	445	151	145	108	216	487	176	108	250	374	172	316	3	342	374	214	374	487	353	22

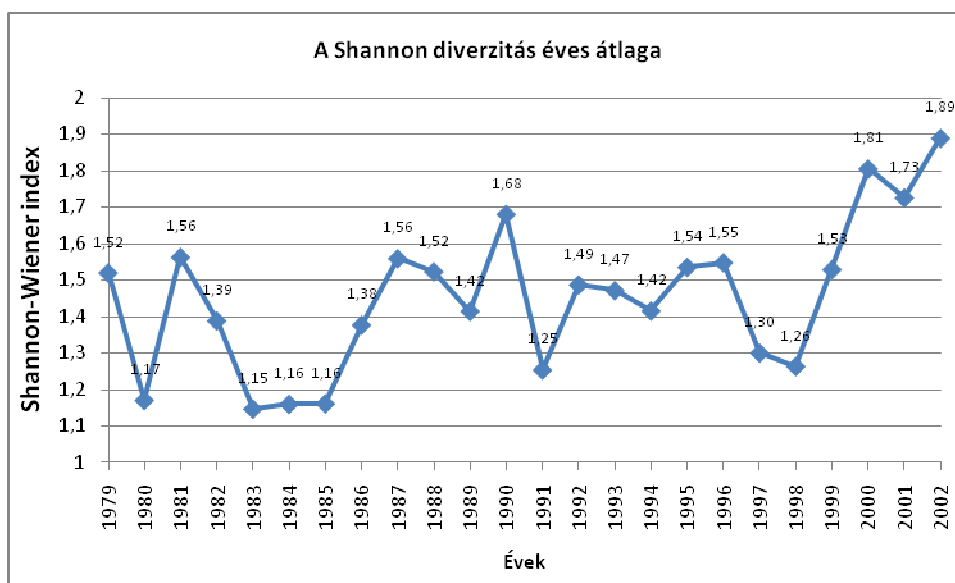
4. Eredmények

Továbbá jól látható, hogy a *Coelastrum microporum*.(129 kód) az egész időszakban jelentős mennyiségben fordul elő, végig a 2.-5. hely között található. Az *Oocistis borgei* (374 kód) a nyolcvanas években többnyire jelentős „helyezést” ér el, a kilencvenes években azonban háttérbe szorul. A *Skeletonema neoastraea* (466 kód) 1979-80-ban igen jelentősnek számít, a későbbiekben azonban eltűnik a legtömegesebb 20 taxon listájáról. Hasonlóképpen a *Stephanodiscus hantzschii* (449 kód) és a *Trachelomonas volvocina* (503 kód) csak az időszak elején sorolható a 20 legtömegesebb taxon közé, a *Chlamydomonas sp* (86 kód) kód pedig a nyolcvanas években, 1987-ig. A *Fragilaria ulna* (224 kód) viszont éppen a nyolcvanas években szerepel csak ritkán jelentős helyen, előretörése inkább a kilencvenes évekre jellemző. Hasonlóan viselkedik az *Aulacoseira subarctica* (12 kód), azzal a különbséggel, hogy a nyolcvanas években egyáltalán nem is szerepel az első 20 faj között. A *Planktothrix aghardii* (419 kód) pedig csak 1988-ban jelenik meg a domináns fajok között (hetedik helyen), onnantól kezdve viszont – 1990 kivételével – végig jelentős helyen szerepel. A *Stephanodiscus binderanus* (480 kód) az időszak elején és végén szerepel a legdominánsabb első 5 taxon között, az időszak közepén szorul valamelyest háttérbe.

A kódokhoz tartozó taxon neveket ld. Mellékletek, M1.

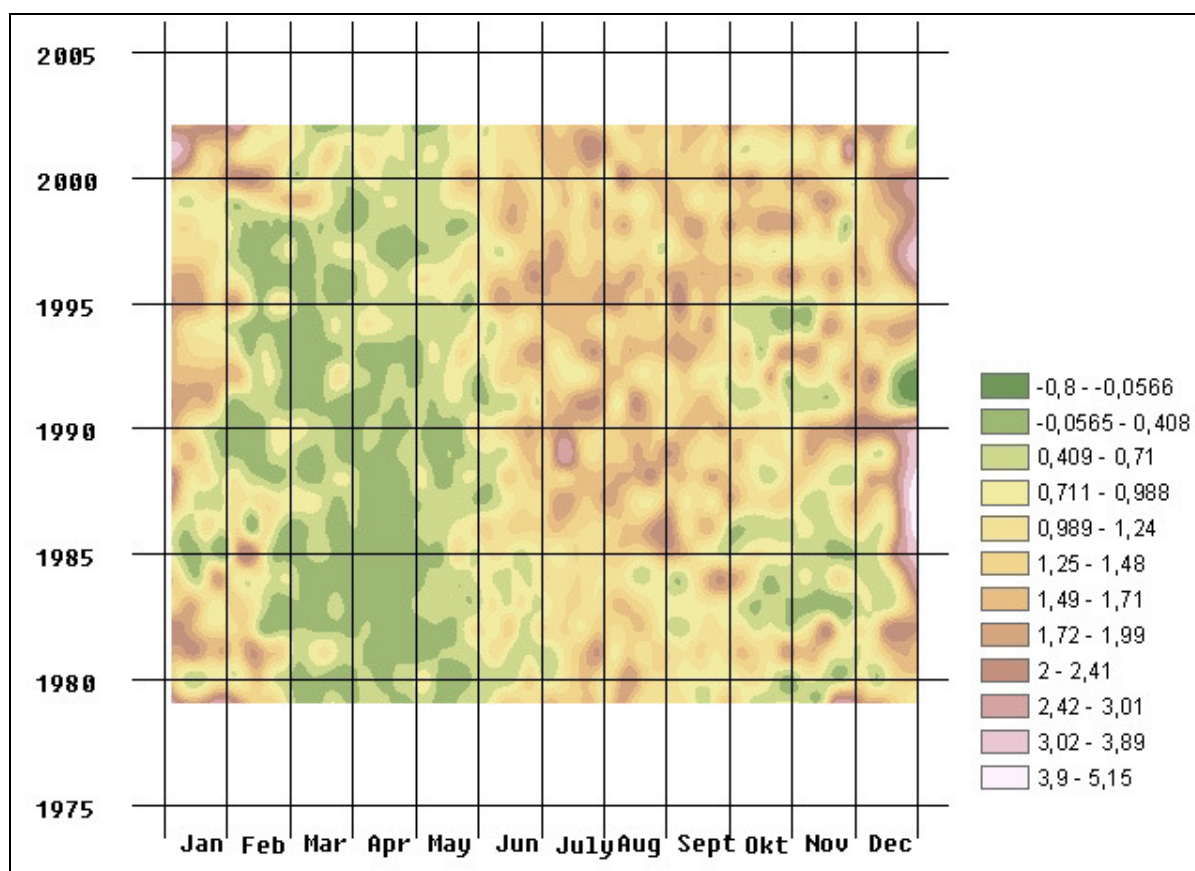
4.1.2. A dunai fitoplankton Shannon diverzitásának változásai a vizsgált időszakban

A 24 éves időszak során a Shannon diverzitás növekvő tendenciát mutat (12. ábra). Az időszak első szakaszában erősen ingadozó diverzitású éveket látunk, majd 1983-1985 években viszonylag alacsony értékek tapasztalhatók, majd egy valamivel kisebb oszcillációjú átmeneti időszak következik. 1999-től kezdődően a diverzitás egyenletesen erősödik a 24 év során mért 1,8-1,9-es átlagos maximum értékekig.



12. ábra: A Dunában az egyes évekre jellemző Shannon féle diverzitás várható értékének alakulása a vizsgált időszakban (1979-2002).

A Shannon diverzitás hosszútávú változásainak részletesebb vizsgálatára ad alkalmat a 3D ábrázolás (13. ábra). A legalacsonyabb diverzitással a tél végi-kora tavaszi időszak jellemezhető. Ennek az alacsony diverzitású időszaknak a kezdete az évek során változik: a korai (1979-1984) időszakban a kezdet február végére tehető, majd 1985-ben egy korábbi alacsony diverzitású időszak is megjelenik. A későbbiek során (1988-1999 között) az alacsony diverzitású időszak már egész februárban jellemző. A magas diverzitású időszak egyrészt az alacsony fitoplankton mennyiségeket produkáló téli időszak közepére (december vége, január eleje), másrészt a nagy abundanciájú nyári-ősz eleji időszekra is.



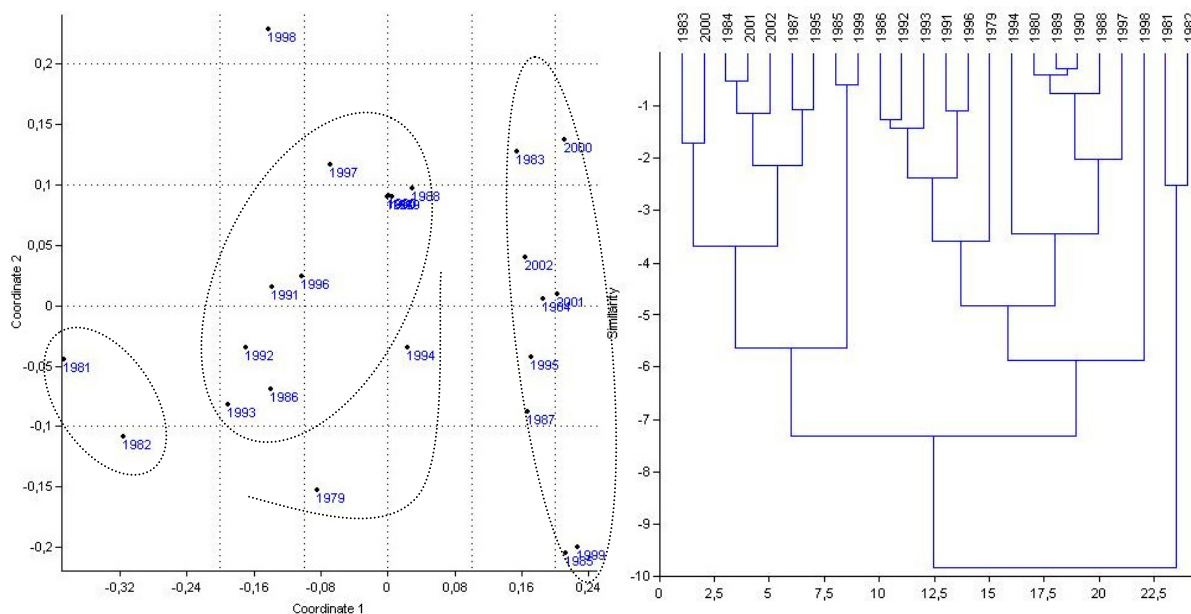
13. ábra: A dunai fitoplankton Shannon diverzitás változása 1979 és 2002 között 3D ábrán. Az x tengely a hónapokat, az y tengely az éveket reprezentálja. Az ábra jobb oldalán található a Shannon diverzitás értéktartományainak megfelelő színkód.

4.1.3. Időbeli cönológiai mintázatok a fitoplankton közösségben

Az első vizsgálatban az egyes éveket kezeltem objektumként, az egyes taxonok biomasszában (mg/l) kifejezett mennyiségét változóként. Az ordináció és hierarchikus osztályozás eredményei megfeleltethetők egymásnak (14. ábra).

4. Eredmények

Feltételezésem szerint a minden évben nagy tömegben jelen lévő domináns fajoknak lehet meghatározó szerepe a mintázat kialakításában, ezért a domináns fajok sorrendje alapján készített 2. táblázat alapján értelmeztem a látható mintázatot, adott esetben figyelembe véve a tömeges taxonok mennyiségét is, az alapadatokat tartalmazó táblázat alapján.



14. ábra: A vizsgált évek ordinációja NMDS módszerrel, euklidészi távolság alkalmazásával és dendrogramja az összes taxonra

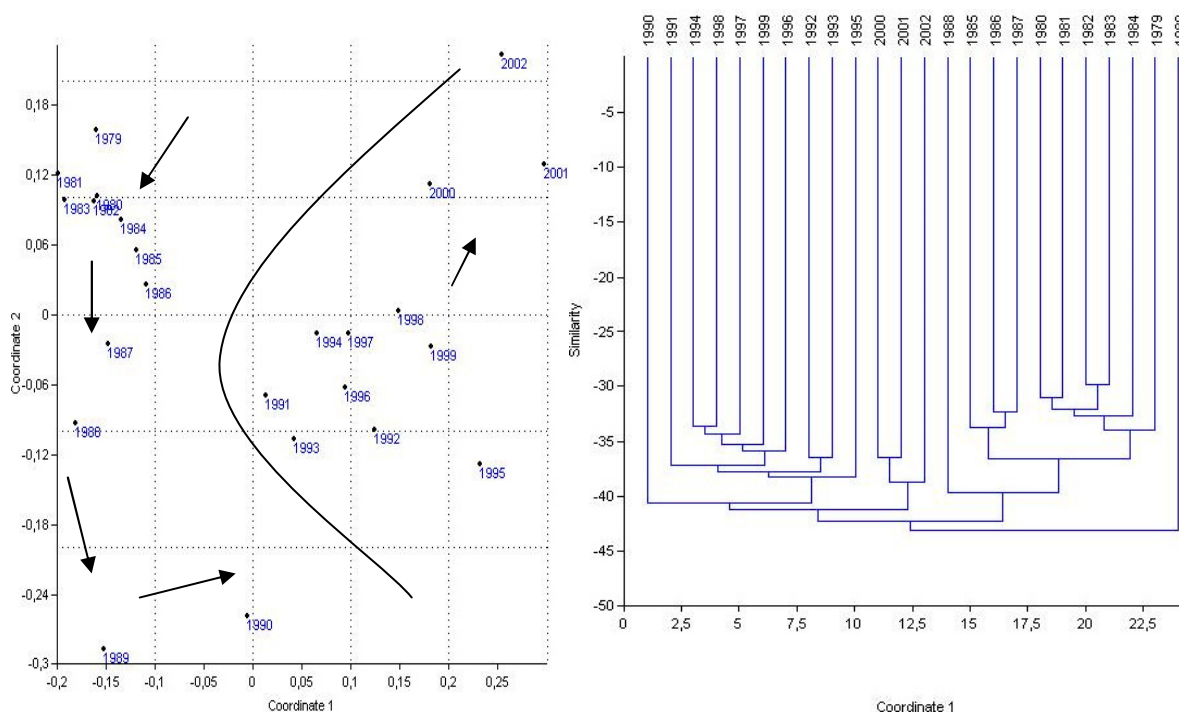
Az ordinációs síkon nem fedezhetők fel egyértelműen elkülönülő csoportosulások. A dendrogram alapján láthatóan az 1981 és 1982-es év válik el legkorábban a többi évtől. 1981 és 1982-ben ugrik meg a *Skeletonema potamos* biomasszája, és kerül a második helyre a rangsorban. Ugyanekkor van az első *Stephanodiscus spp.* csúcs is (1980-hoz képest kétszeresére nő a biomassa) ez jól nyomonkövethető a 13. ábrán.

Az ordinációs sík közepén látható nagyobb csoportban elszórtan találunk a '80-as és '90-es évekből néhányat. Kissé elkülönülten ide sorolható az 1979 év is. Ebben az évben a *Stephanodiscus spp.*-nek nincs nagy csúcsa még, viszont a *Stephanodiscus neoastraea* kerül második helyre a rangsorban, olyan magas biomasszával, amire később nincsen példa, csak a *Skeletonema potamos* esetében. A csoport többi évében is kisebb biomassa jellemzi a *Stephanodiscus spp.*-t, de a többi faj biomasszája is csökken. Ezek mellett az 1994-es év alkot egy önálló alcsoportot, amikor a *Skeletonema potamos* kiugróan magas biomasszát produkál.

Az utolsó csoportba a 2000-es évek mérései, 1995, 1999, 1983, 1984 és 1985 tartozik. Ezekben az években habár a *Stephanodiscus spp.* és a *Skeletonema potamos* van a rangsor elején, összbiomasszájuk jelentősen alacsonyabb az előző csoportokhoz tartozó évekhez képest. Ekkor a

többi domináns faj biomasszája is kisebb. Az 1985-ös és 1999-es év hasonlóságát és a többitől való különbözőségét a fajlista és a domináns fajok alapján nem lehet magyarázni, egyedül a *Pandorina morum* elszaporodásával találkozunk (1985-ben második a rangsorban).

Az eddigi vizsgálatok alapján kimondhatjuk, hogy a bemutatott elemzések eredményeit alapjaiban a legtömegesebb taxonok mennyiségi viszonyai alapján értelmezhetők. Az egyes taxonok nagyságrendbeli különbségeinek eltüntetésére, a domináns fajok meghatározó erejének csökkentésére az összes taxont tartalmazó adatmátrixot logaritmus függvényvel transzformáltam, az így végzett többváltozós analízisek eredményei a 15. ábrán láthatók.



15. ábra: A vizsgált évek NMDS ordinációja és dendrogramja az összes faj log transzformált biomassza adatok alapján. Az ordinációs síkon feltüntetett nyilak az időbeliség megjelenését demonstrálják, továbbá vonallal hangsúlyoztam a két fő időszak elkülönülését

Így már sokkal egyértelműbben elkülöníthetők az időbeli mintázatok. Jól tetten érhető egyfajta időbeli trend a csoportokon belül. Az egyes évek egymást követik az ordinációs térben a 80-as évek végéig, ahol nagy változás sejthető a fitoplankton összetételében. Az ordinációs síkon egyértelműen tetten érhető, hogy az időszak első fele (1979-1990) határozottan elkülönül az időszak második felétől (1991-2002). A '90-es évek fordulóján egyértelmű változás állhatott be a fitoplankton közösségben.

Az időszak első felében (1979-1990) a két utolsó, 1989-es és 1990-es év elkülönül a többitől, amely a rangsor illetve a mennyiségi adatok alapján nem értelmezhető. Ezekben az években (ld. fajsám ábra) a legmagasabb a beazonosított fajok száma. A logaritmikus transzformáció után ezen

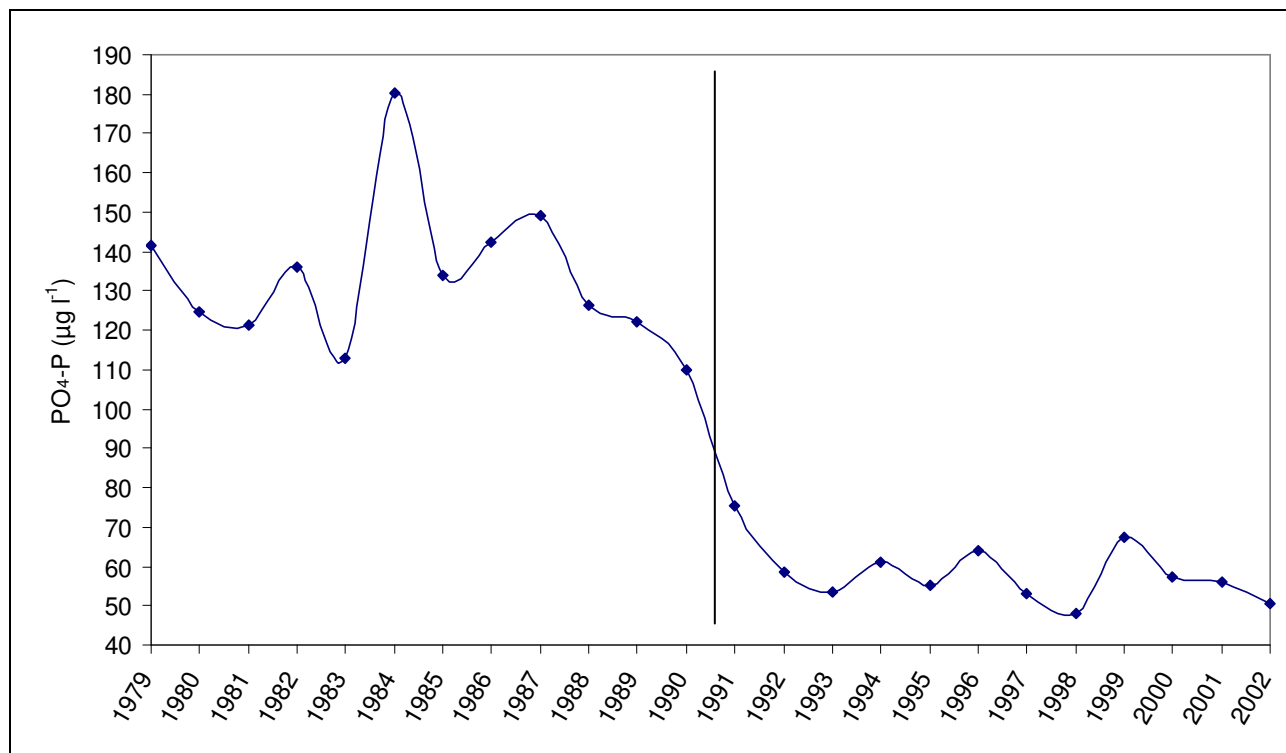
4. Eredmények

plusz fajok megjelenése az ordinációban erős hangsúlyt kaphatott. Az egyes évek taxonómiai összetételét megvizsgálva állítható, hogy 1990-ben 70 olyan taxon fordul elő, ami 1991-ben már nem találtak, míg 1991-ben 1990-hez képest csak 33 új taxon került a mintákba. A '80-as és '90-es évek fordulóján tehát egyértelmű változások történhettek a vizsgált fitoplankton közösségben. Ebben az időszakban nagyon világosan nyomon követhető egy időbeli trend megléte: az egyes évek egymás utáni sorrendben láthatók az ordinációs síkon.

A későbbi időszakban (1991-2002) az időbeli trend nem látszik olyan egyértelműen, de a '90-es évek nagyjából egy csoportba tartoznak, attól a magas fajszámú 2000-es évek valamelyest elkülöníthetők. Kis mértékben elkülönül a többi évtől az 1995-ös év, ami egy szokatlanul fajgazdag év volt.

A fitoplankton biomassa maximumainak csökkenése, az NMDS eredményei alapján a korai és későbbi évek elkülönülése és az évek egymásutániségában megnyilvánuló trend egy fokozatosan változó környezeti háttérváltozó létét valószínűsíti. Ez a trendszerűség a legjobban a $\text{PO}_4\text{-P}$ adatokkal alátámasztható tápanyag túlkínálat mértékében érhető tetten.

A Környezetvédelmi Felügyelőség Nemzeti Monitoring Adatbázisa alapján a $\text{PO}_4\text{-P}$ terhelés mértéke 1990-ig tekinthető igen magasnak, majd 1991-től kezdve egy jóval alacsonyabb szint jellemző (16. ábra).



16. ábra: A duna évi átlagos $\text{PO}_4\text{-P}$ terhelésének mértéke (µg/l) 1979-2002. között, hetes gyakoriságú nagytétényi minták évekre átlagolt értékei alapján. A terhelés 1990-ig lényegesen magasabbnak bizonyult

4.2. A Dunai Fitoplankton Növekedési Modell (DPGM) bemutatása

4.2.1. A DPGM alapjai

Az optimalizáció során 21 elméleti populáció lineáris kombinációjával sikerült a legjobb illesztést elérni az összes fitoplankton biomasszájának szimulációjában. A Duna vizsgált szakaszán több mint 500 planktonikus algafaj él, így az elméleti populációk a létező fajok hőmérsékleti igényeik alapján létrejövő kombinációjaként értelmezhetők. Az egyes elméleti populációk biomasszában (mg/l) kifejezett mennyisége megkapható az előző napi biomassza és egy hőmérséklettől vagy a fénytől függő érték szorzataként. Minimumfüggvénnyel határoztuk meg, hogy adott esetben a hőmérséklettől, vagy a fénytől való függés befolyásol.

$$N_{i,t} = \min(R_T; R_L)^v \cdot N_{i,t-1} + 0,005$$

ahol $N_{i,t+1}$ az i -edik elméleti populáció biomasszája a t -edik időpont után egy nappal, $N_{i,t}$ az i -edik elméleti populáció biomasszája a t -edik időpontban, „ v ” egy sebességi tényező (az egyes elméleti populációk eltérő sebességgel szaporodhatnak), a 0,005 konstans az ún. „spórát” szimbolizálja (egy minimális biomassza, amely a populáció kihalásának megakadályozása végett építettünk a modellbe). R_T a hőmérsékleti függvény (hőmérséklettől függő szaporodási ráta, amely normál eloszlás sűrűségfüggvényével írható le), R_L pedig a fénytől függő szaporodási ráta. Ez utóbbi a következő összefüggéssel írható le:

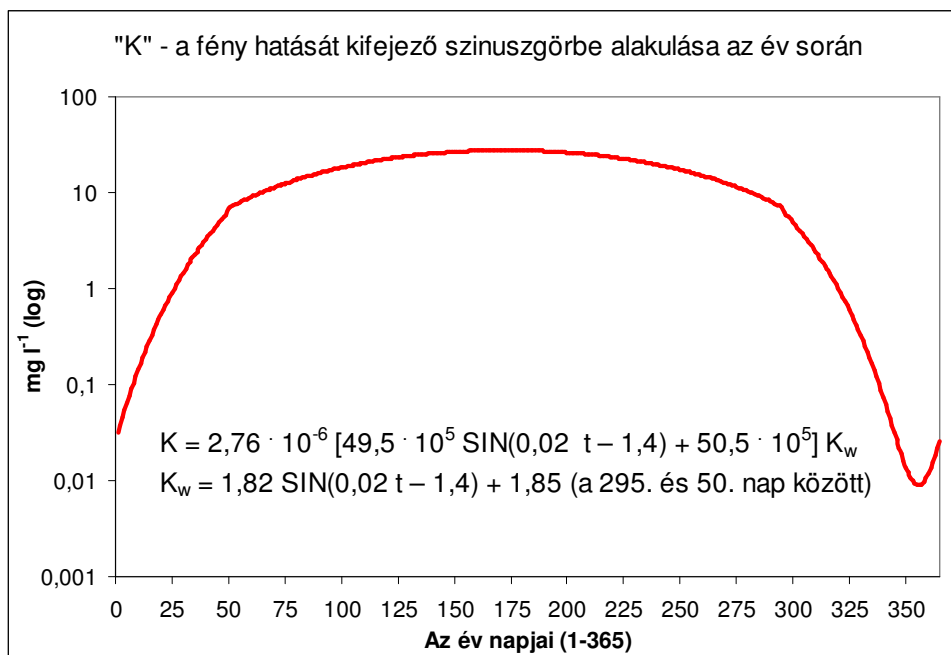
$$R_L = a^{1-(\sum N_i/K)^c}$$

ahol „ a ” jelenti a maximális szaporodási rátát, a K szimbólum pedig a környezet eltartó képességére utal, ami a fény hatását fejezi ki. A K egy szinuszgörbét rajzol ki (17. ábra), amelynek paramétereit irodalmi adatok alapján állítottuk be:

$$K = 2,76 \cdot 10^{-6} \cdot [49,5 \cdot 10^5 \cdot \sin(0,02 \cdot t - 1,4) + 50,5 \cdot 10^5] \cdot K_w,$$

ahol t az év napja (sorszám). Felföldy (1981) alapján figyelembe vettük a lehető legkisebb és legnagyobb fitoplankton mennyiség között eltérések nagyságrendjét, valamint azt, hogy a nyári és téli maximumok közötti eltérés két nagyságrendnyi lehet (Vörös & Kiss 1985). A $2,76 \cdot 10^{-6}$ konstans szorzóra azért volt szükség, hogy az egyedszámmra beállított TEGM alapmodellt átskálázzuk biomasszára. A pontos szám optimalizáció eredménye. A képletben szereplő K_w szorzó csak az év 50. napja előtt és a 295. nap után hat (azaz a téli időszakban), amikor a csökkent beesési szög miatt az algák jóval kevesebb fényt tudnak hasznosítani (Felföldy 1981). A módosító szinuszgörbe az alábbi módon fejezhető ki:

$$K_w = 1,82 \cdot \sin(0,02 \cdot t - 1,4) + 1,85$$



17. ábra: A fitoplankton biomasszájának fényfüggő elméleti alakulása egy év során, log skálán (az év 50. napja előtt és a 295. nap után a téli „ K_w ” is befolyásol)

Végül a fitoplankton összes mennyiségét az egyes elméleti fajok lineáris kombinációjával kapjuk meg:

$$N_{\text{sum}} = \sum (c_i \cdot N_i)$$

A képletben a c fajspecifikus konstans szorzót jelent, amely az egyes elméleti populációk fényhasznosítási képességének ill. méretének szerepét szimbolizálja.

Alapesetben a modell 1979 január 1. kezdettel, 0,01 mg/l kezdő értékkel indul. Az MS Excel „Solver” program felhasználásával végzett optimalizáció során változtatható paraméterként az egyes elméleti populációk várható értékei és szórásai, a sebességi hatvány (v), valamint a populációk lineáris kombinációi során használt fajspecifikus szorzók (c) lettek megadva (4. táblázat). A kiindulást jelentő TEGM 33 elméleti populációjából (Drégelyi-Kiss & Hufnagel 2009a) összesen 21 elméleti populáció elegendőnek bizonyult az elérhető legjobb illesztéshez. Továbbra is a leginkább generalista „0” és „1” jelű elméleti populációk bírnak a legszélesebb toleranciatartománnyal, és a generalista populációk (G1-G5) szintén nagyobb szórással jellemezhetők, a közepes („K” jelű) populációk szórásai pedig rendszerint magasabb értékek a specialista („S” jelű) populációkénál. Azonban ez utóbbiak közt előfordul olyan faj is, amelynek toleranciatartomány szélessége alapján inkább a „K” jelű csoportba lenne illeszthető (S14). A

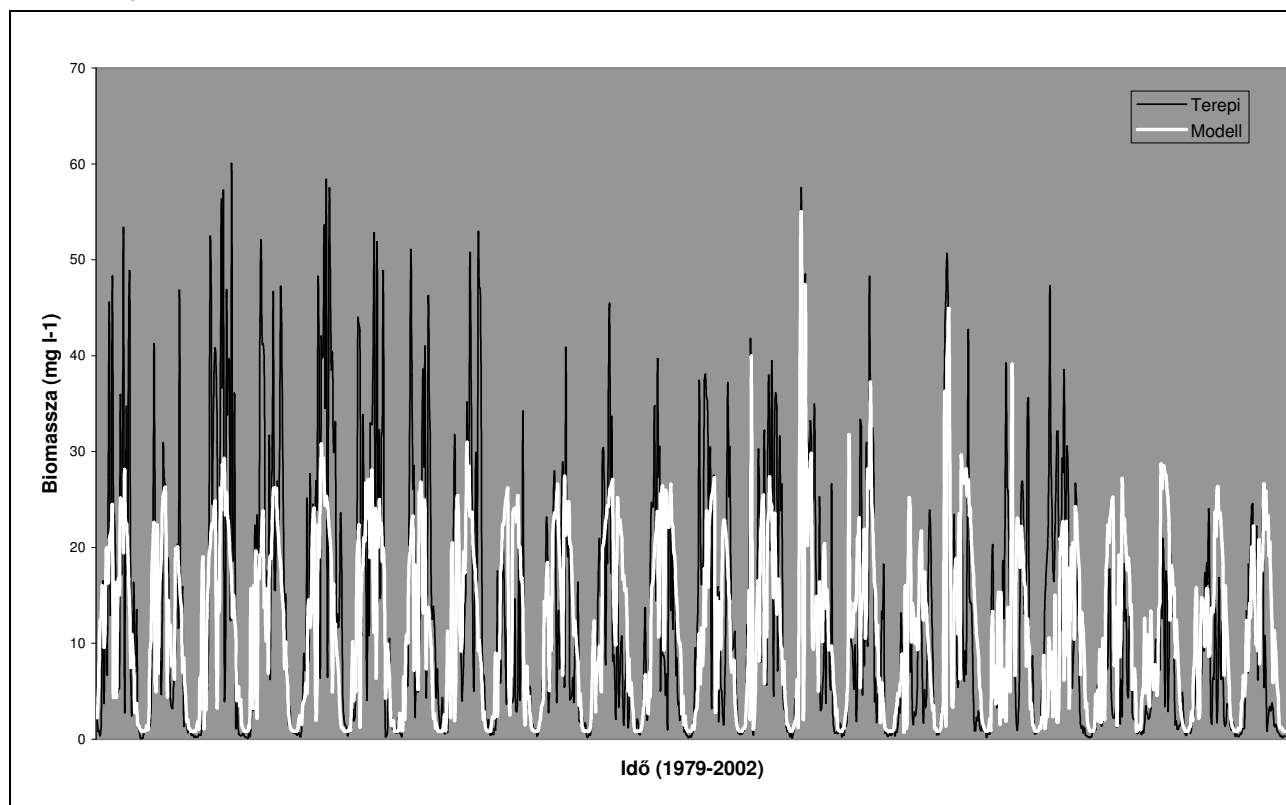
lineáris kombináció során használt fajspecifikus szorzók értéke olyan módon lett beállítva, hogy a legkisebb és a legnagyobb érték közti különbség ne legyen nagyobb a valós alfafajok méretbeli eltérésének mértékétől, az egyes fajokhoz tartozó, biomassza számítása során használt, méretet reprezentáló szorzók alapján.

4. táblázat: A DPGM illesztése során optimalizált paraméterek értékei. c: fajspecifikus szorzó az elméleti populációk lineáris kombinációja során; v: sebességi hatvány; E: az egyes elméleti populációk várható értékei; S: az egyes elméleti populációk szórásai. A sorok az elméleti populációkat tartalmazzák, a kiindulási állapotnak megfelelő, TEGM modellben alkalmazott jelölést (Drégelyi-Kiss & Hufnagel 2009a) meghagyva.

	c	v	E	S
0	0.95	1.14	285.79	6.71
1	1.01	1.22	293.38	8.35
G1	0.57	1.34	268.75	3.15
G2	1.49	1.21	276.41	4.05
G3	0.68	1.16	281.86	4.12
G4	0.4	1.19	293	2.99
G5	0.25	1.12	278.65	4.52
K2	0.05	1.31	274.27	1.79
K3	4.77	1.17	273.77	1.86
K4	1.34	1.17	281.8	2.22
K7	0.12	1.22	291.83	3.54
S1	7.95	1.34	270.3	0.91
S3	1	2.4	273.67	0.22
S5	30	1.25	278.56	0.64
S7	19.12	2.23	280.65	0.28
S9	9.23	1.29	282.47	0.75
S10	2.33	1.2	292.24	1.13
S12	60	1.51	295.69	0.34
S13	10.84	0.94	296.61	1.35
S14	1.24	1.04	289.04	2.32
S16	16.38	1.21	300.23	1.09

A hőmérsékleti optimumgörbék alapján (20./A ábra,) látványosabban bemutatatható a 21 elméleti populáció közti különbség. Ezek alapján négy rendkívül széles hőmérsékleti tartományon létező, generalista populációt, valamint három nagyon szűk tartományon létező, specialista populációt lehet elkülöníteni, a köztük lévő 14 populáció pedig átmenetinek tekinthető.

A 21 elméleti populáció alapján, kizárólag a napi hőmérsékleti értékektől függően, de a megvilágítottságot korlátozó tényezőként is figyelembe véve, az éven belüli változatosságot többnyire jól követő illesztést sikerült előállítani (18. ábra). Azonban jól látszik, hogy a modell nem követi a 24 év során a terepi adatokban megmutatkozó, határozott csökkenő tendenciát. Az időszak első felében alulbecslés jellemző, az utolsó négy évben viszont inkább felülbecslés figyelhető meg.



18. ábra: A DPGM illesztése 1979-2002. évek terepi adataira.

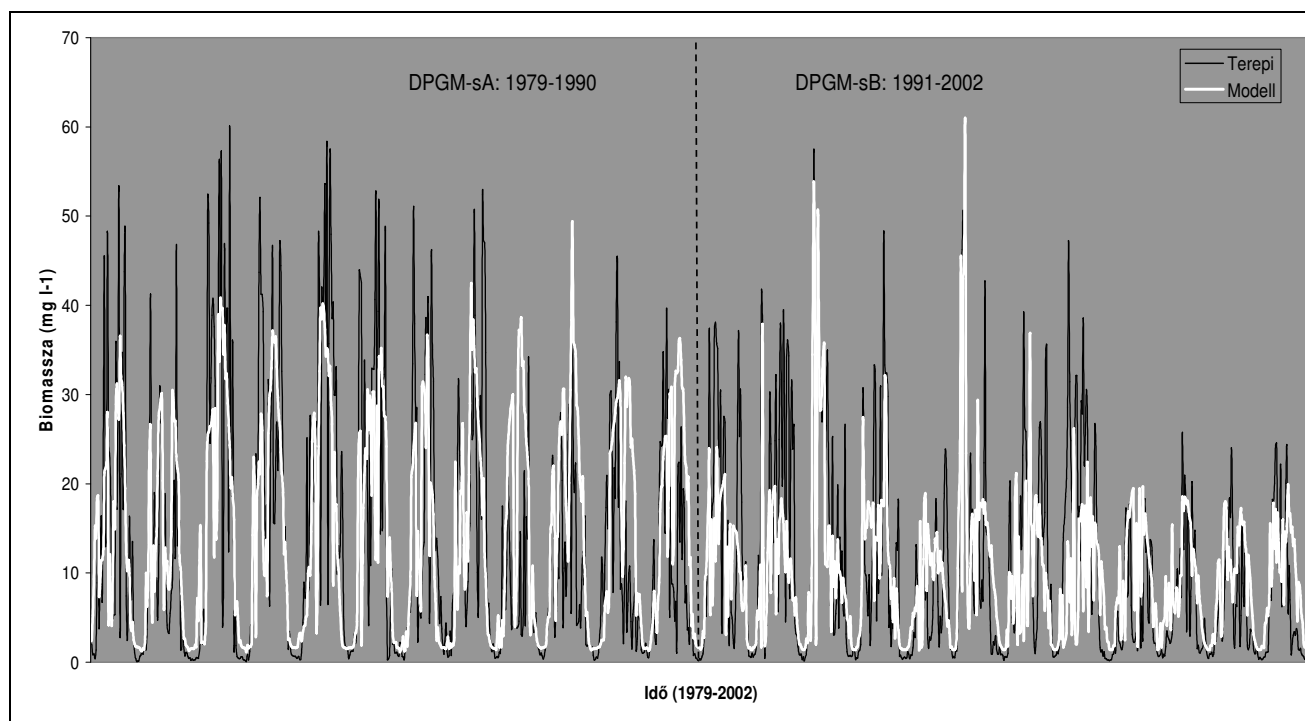
4.2.2. A DPGM módosítása két, eltérő környezeti állapotot feltételező időszak alapján: DPGM-sA és DPGM-sB

A DPGM hiányosságainak kiküszöbölése érdekében a továbbiakban figyelembe vettem, hogy az időbeli cönológiai mintázatok eredményei (15. ábra) és a $\text{PO}_4\text{-P}$ mennyiségével kifejezett tápanyagterhelés alapján (16. ábra) a vizsgált időszak két részre bontható. Így a jelentős tápanyag-túlkínálattal jellemezhető, 1979-1990. időszakra és a kevésbé túlterhelt, 1991-2002. időszakra újraillesztettem a modellt, két szubmodellt eredményezve: „A” jelű szubmodell, DPGM-sA az első 12 évre illesztve, és „B” jelű szubmodell, DPGM-sB a második 12 évre illesztve. Mindkét szubmodell 20-20 elméleti populáció lineáris kombinációjával írható le. A két verzió között csak kis mértékű eltérések vannak a hőmérsékleti reakciógörbék paramétereiben (középérték és szórás) (20. ábra, B és C). Jelentősebb eltérések a szűkebb hőmérsékleti toleranciatartománnyal rendelkező fajok esetén érzékelhetők. A 24 évet leíró taktikai modell a két verzió egyesítéséből áll össze: DPGM-sAB (19. ábra).

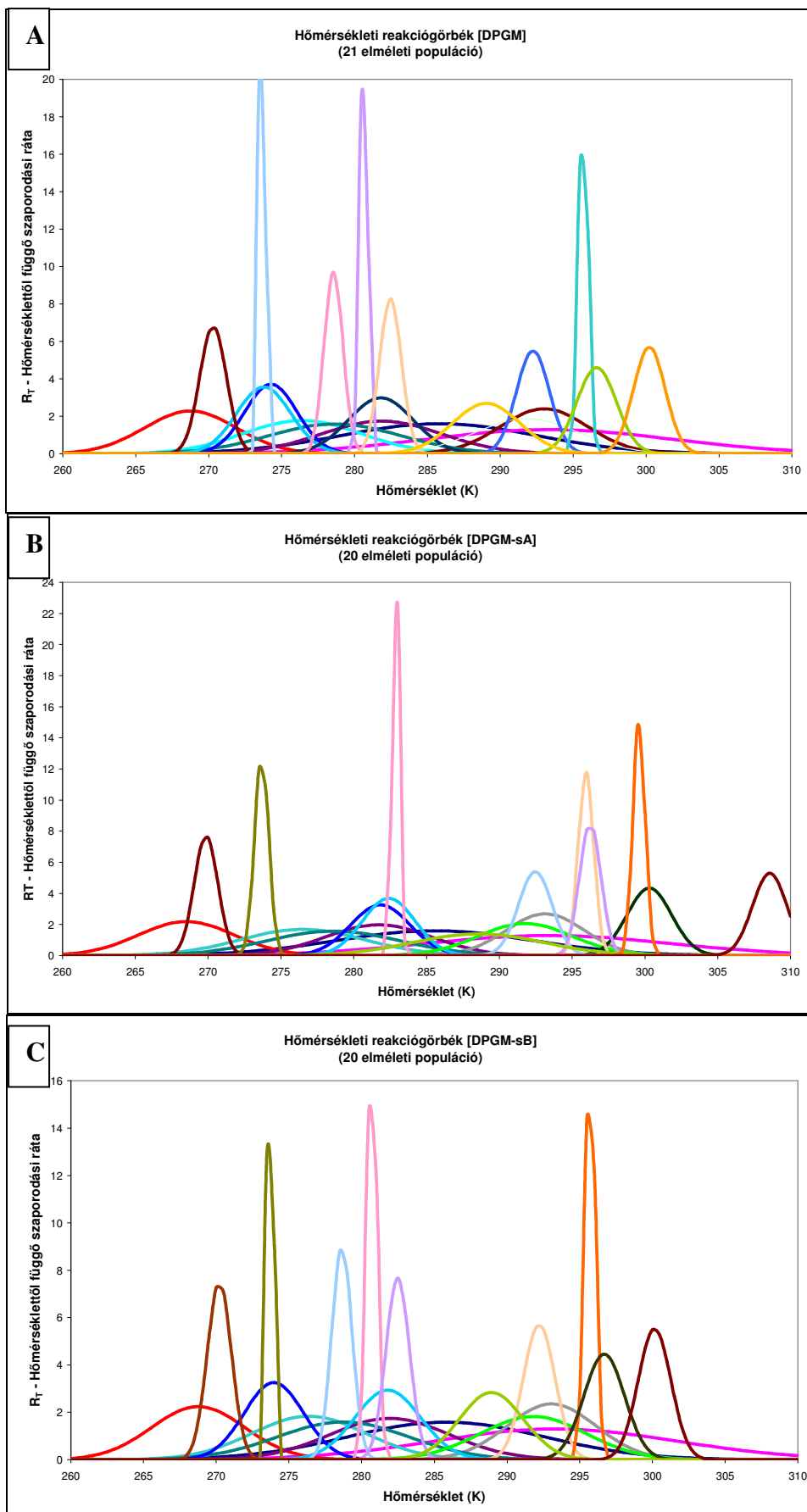
A 33 kiindulási populációból (Drégelyi-Kiss & Hufnagel 2009a) összesen 20 elméleti populáció maradt mindkét szubmodell esetén (5. táblázat). Az elméleti populációkról hasonló megállapítások tehetők, mint a DPGM alapmodell esetén. Az S14 jelű faj mindkét esetben (különösen DPGM-sA esetén) szélesebb toleranciatartománya miatt nem tekinthető specialistának.

5. táblázat: A DPGM-sA és DPGM-sB illesztése során optimalizált paraméterek értékei a 20-20 elméleti populáció esetében. Jelölések ld. 4. táblázat

DPGM-sA					DPGM-sB				
	c	v	E	S		c	v	E	S
0	1.04	1.16	285.56	6.74	0	0.70	1.12	285.80	6.79
1	1.35	1.19	293.35	8.32	1	0.62	1.21	293.34	8.29
G1	0.08	1.31	268.51	3.29	G1	3.02	1.37	268.76	3.20
G2	1.80	1.25	276.49	4.26	G2	0.97	1.20	276.37	3.92
G3	0.47	1.12	281.71	3.62	G3	0.89	1.15	281.94	4.12
G4	0.28	1.10	293.15	2.68	G4	0.42	1.22	293.06	3.05
G5	0.41	1.32	278.61	4.57	G5	0.32	1.13	278.73	4.52
K4	0.76	1.13	281.84	2.03	K3	4.97	1.21	273.97	2.04
K5	0.41	1.27	282.41	1.80	K4	1.81	1.16	281.80	2.26
K7	0.01	1.19	291.78	3.22	K7	0.16	1.24	291.80	3.64
K9	26.06	0.81	300.30	1.53	S1	6.93	1.26	270.22	0.83
S1	16.78	1.22	269.86	0.81	S3	76.64	0.72	273.73	0.15
S3	0.64	2.37	273.68	0.48	S5	25.68	1.20	278.64	0.69
S9	10.00	2.71	282.88	0.24	S7	24.29	2.09	280.69	0.37
S10	1.35	1.31	292.47	1.16	S9	9.46	1.23	282.48	0.81
S12	1.41	1.85	295.95	0.53	S10	2.76	1.19	292.21	1.09
S13	90.00	0.86	296.24	0.73	S12	90.00	1.43	295.70	0.37
S14	3.21	2.15	288.58	4.47	S13	10.66	0.84	296.68	1.40
S16	68.04	2.85	299.59	0.41	S14	1.72	1.07	288.92	2.20
S17	7.13	0.00	308.57	1.18	S16	18.48	1.16	300.14	1.13



19. ábra: A DPGM-sA és DPGM-sB egyesítésével létrejött DPGB-sAB illesztése

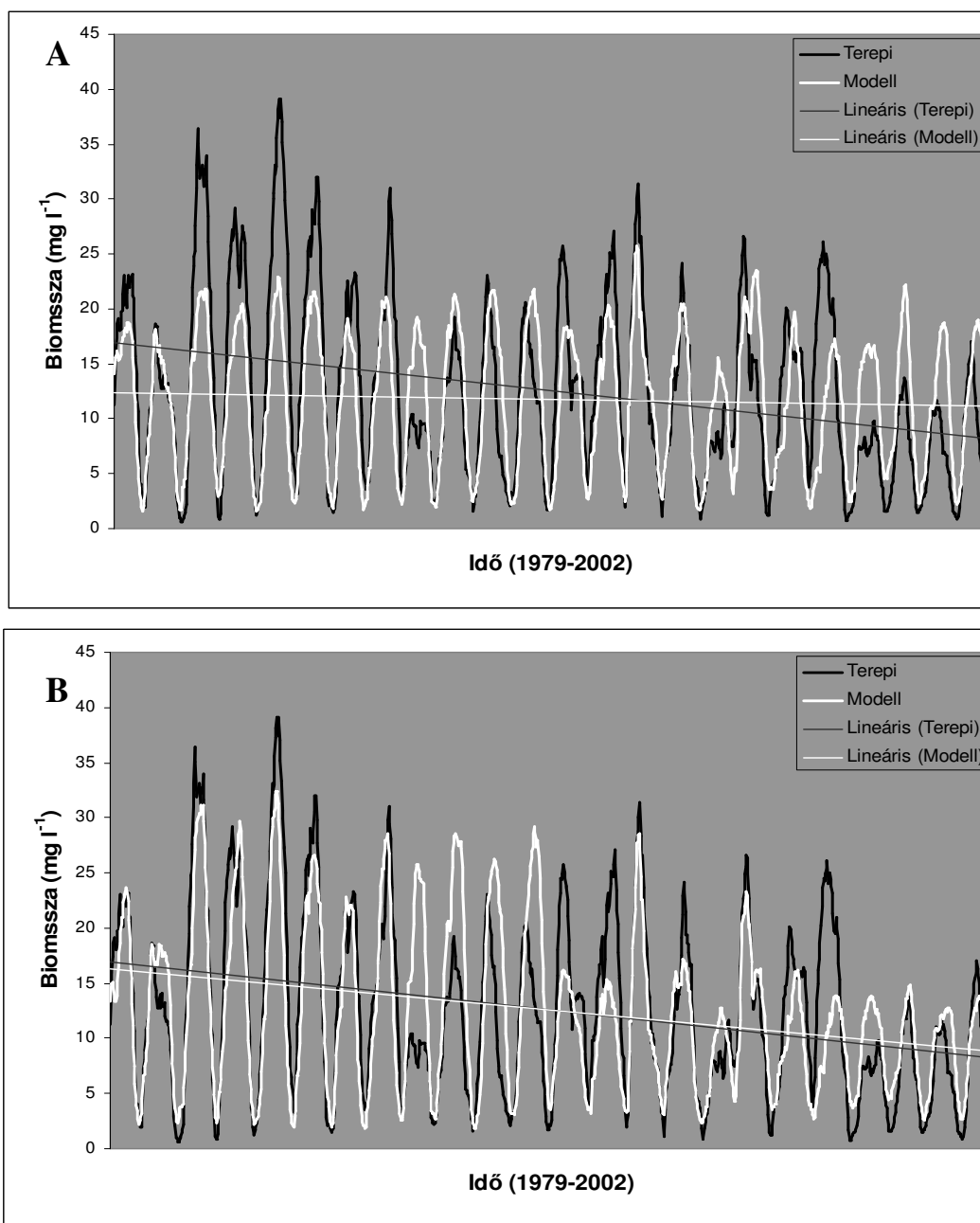


20. ábra: A DPGM 21 elméleti populációjának (A), a DPGM-sA (B) és a DPGM-sB (C) 20-20 elméleti populációjának hőmérsékleti optimumgörbéje Kelvin skálán

A DPGM-sA szubmodell jelentősen javította az első nyolc évet magába foglaló, rendszeres alulbecslő szakasz illesztését, a DPGM-sB pedig az utolsó négy év felülbecslését szüntette meg. A két szubmodell együttesen életszerűbben írja le a 24 év fitoplankton biomasszájának változásait, az időszak során észlelhető abundancia csökkenést is láthatóvá téve.

4.2.3. Az illeszkedés ellenőrzése

A DPGM alapmodell esetén a 24 év során a fitoplankton mennyiségében megfigyelhető trendszerű változás nem mutatkozik meg (21/A ábra), azonban a DPGM-sAB esetén ez a trend egyértelműen láthatóvá vált (21/B ábra).

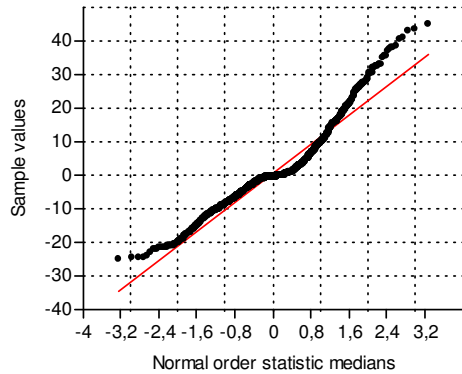


21. ábra: A DPGM (A) és a DPGM-sAB (B) illeszkedésének bemutatása 15 napos csúszóátlaguk alapján, a trendvonalak felvételével.

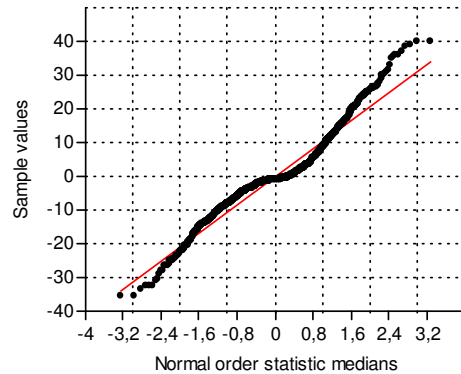
4. Eredmények

A DPGM alapmodell sem a magas, sem a túl alacsony biomassza értékeket nem tudta megfelelően követni (22./A ábra), a feljavított DPGM-sAB verzió esetén ez a probléma sokat javult (22./B ábra).

A

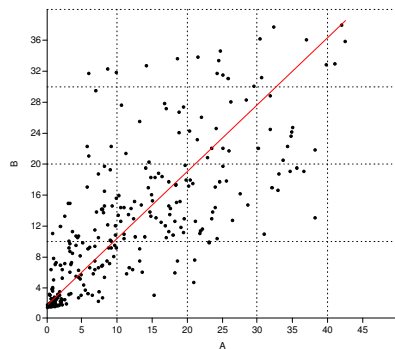


B

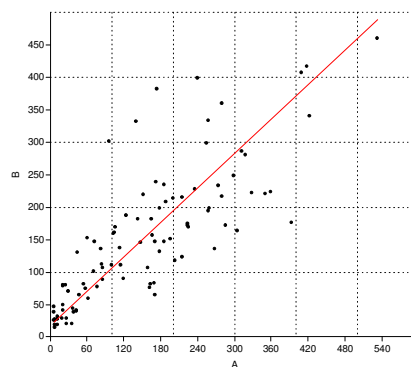


22. ábra: Normal probability plot a DPGM alapmodell esetén (A) és a DPGM-sAB esetén (B)

A



B



23. ábra: Az a DPGM-sAB lineáris korrelációja a terepi adatokra a hónapokra átlagolt értékek alapján (A) és az évszakokra átlagolt értékek alapján (B). Tengelyek: A – terepi; B – modell által generált értékek

A rendelkezésünkre álló 24 év terepi adataira illesztett modell végső verziójának a DPGM-sAB változatot tekintjük, amely figyelembe veszi a két, eltérő tápanyag-terheltségű időszakot.

Amennyiben az egyes évek mintavételi időpontjai helyett az egyes hónapok átlagait tekintjük, a modell illeszkedése megbízhatónak minősíthető. A hónapokra átlagolt értékek alapján a korreláció (23/A ábra) mértéke $r=0,82$ ($p<0,01$). Továbbá az egyes évszakok vonatkozásában a modell

még nagyobb megbízhatósággal alkalmazható (23/B ábra), ugyanis ekkor a korrelációs együttható értéke $r=0,85$ ($p<0,01$).

4.2.4. Az indikátorok és korrelációanalízisük eredményei

Az indikátorok eredményeit a 6. táblázatban foglaltam össze, a 24 év alapján számított középértékek és szórásuk alapján. Ugyanitt a terepi adatok alapján és a DPGM-sAB modell alapján számított értékeket összevethetők. Az év egyes időszakaira vonatkozó indikátorok (mikor éri el az évben mért legmagasabb biomassa értéket, vagy az évi termelés 10, 25 és 50 %-át) a mintavételi időpont sorszámaiban lettek kifejezve. Egy évben átlagosan 49 mintavétel volt. Az egyes mintavételi időpontokhoz tartozó értékek összegével állítottam elő az éves összeggörbét. Az eredmények alapján azt láthatjuk, hogy az éves összeggörbe alapján számított 10 %-ot nagyjából március második felében éri el a fitoplankton populáció, a 25 %-ot április közepétől május elejéig terjedő időszakban, az 50 %-ot pedig júniusban. Az egyes indikátorok korrelációs együtthatóinak értékét és a szignifikancia teszt eredményét ugyancsak a 6. táblázat tartalmazza.

6. táblázat: Az egyes indikátorok (ismertetésüket ld 1. táblázat) megfigyelt és modell által szimulált átlagai és szórásai a 24 év mintái alapján, valamint lineáris korrelációjának eredményei a DPGM-sAB alapján (korrelációs együttható és a korreláció szignifikanciája).

Jel	egység	Megfigyelt		DPGM-sAB		Korreláció	
		átlag	szórás	átlag	szórás	r	p
Összbiomassa	mg/l	606,28	214,15	605,38	149,13	0,58	<0,05
Maximum mértéke	mg/l	42,59	12,07	34,21	11,18	0,72	<0,05
Maximum helye	minta sorszám	23	9,64	24	7,18	0,59	<0,05
10 % helye	minta sorszám	11	2,35	11	2,64	0,63	<0,05
25 % helye	minta sorszám	15	3,09	16	2,92	0,65	<0,05
50 % helye	minta sorszám	23	3,71	24	2,93	0,59	<0,05
Összbiomassa hónapok alapján	mg/l	140,45	48,36	142,27	33,35	0,58	<0,05
Havi maximumok mértéke	mg/l	28,80	9,00	27,01	8,22	0,65	<0,05
Március	mg/l	15,02	10,59	12,16	7,94	0,82	<0,05
Július	mg/l	17,84	11,51	22,04	9,78	0,65	<0,05
Tavaszi	mg/l	239,54	93,76	201,132	65,76	0,7	<0,05
Nyár	mg/l	219,95	111,25	257,16	99,23	0,64	<0,05

4.3. Esettanulmányok a felmelegedés hatásainak vizsgálatára a DPGM felhasználásával

4.3.1. Klímaváltozási scenáriók összehasonlító elemzése

4.3.1.1. A Max Planck Institute hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell eredményei

A modellt lefuttattam a Max Planck Institute 1960-1990 évek időszakának hőmérsékleti állapotát leíró kontroll adatsorára, valamint a Budapestre leskálázott, A2 típusú scenáriójának 2070-2100 körüli hőmérsékleti állapotot jellemző adatsoraira. Az Intézet kontroll időszakára és A2 scenáriójának hőmérsékleti adatsoraira történő futtatások között az egy utas ANOVA alapján szignifikáns eltérések vannak a biomassa mennyiségére utaló indikátorok esetén (b/h esetén $p < 0,001$; b, m, hmax esetén $p < 0,05$). A fenológiai indikátorok közül a maximum helyét jelző esetet leszámítva (m, $p > 0,05$) erős szignifikáns eltérést tapasztalunk (10%, 25 % és 50 % esetén $p < 0,001$). Az év egyes szakaszait jelző indikátorok között nincs szignifikáns eltérés, csak a nyári hónap esetén (Nya, $p < 0,05$).

A Levene teszt alapján csak egyes indikátorok esetén tapasztalható homogenitás (25%, 50%, Mar, Jul, Tav; $p > 0,05$). A Welch-féle F teszt eredményei szerint a szórások számos indikátor esetén (b, m, 10%, 25%, 50%, hmax) szignifikánsan különböznek, kivéve az mh, Mar, Jul, Tav, Nya indikátorokat ($p > 0,05$) és a b/h indikátort ($p > 0,001$).

A Tukey-teszt eredményei alapján (7. táblázat) a biomassa mennyiséget jelző indikátorok nem, vagy alig találnak szignifikáns eltérést az adatsorok között, azonban az egyes modell típusok önmagukkal egyeznek ($p = 1$), tehát a hőmérsékleti változás hatása nem mutatható ki. A maximumot jelző indikátorok is hasonlóan viselkednek, itt azonban csak a B szubmodell esetén tapasztalható erős egyezés.

7. táblázat: a Tukey-teszt összesített eredményei a Max Planck Institute hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell esetén. A sorok a páronkénti összehasonlításokat mutatják. Az „sA” a DPGM-sA, az „sB” a DPGM-sB szubmodellt jelenti, mellette zárójelben a hőmérsékleti adatsorra utaló kód:

K, mint kontroll, A2 a scenárió

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Nya	Tav
sA(K) - sA(A2)	1		1			1	1					
sA(K) - sB(K)				***	***	***		*	1		1	*
sA(K) - sB(A2)	*	*		***	***	***		*			1	**
sA(A2) - sB(K)				***	***	***						
sA(A2) - sB(A2)				***	***	***			1			
sB(K) - sB(A2)	1	1	1			1	1	1		1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

A fenológiai indikátorok esetén elmondható, hogy amennyiben szignifikáns eltérések tapasztalhatók, azok a szubmodellek között vannak (10%, 25%, 50%), az egyes szubmodelleken belül akár egyezések is tapasztalhatók (m, 50%).

Az év egyes szakaszait jellemző indikátorok esetében alig találunk szignifikáns eltéréseket (csak Nya esetén), az egyezések jóval gyakoribbak.

8. táblázat: A DPGM 2 szubmodelljét a Max Planck Institute hőmérsékleti adatsorokra futtatva, az indikátorok (ld 2. táblázat) átlagai (a) és szórásai (b). Az oszlopok fejlécében a hőmérsékleti adatsorra utaló kódok (Kontroll, A2 Szenárió) láthatók

a)	DPGM-sA		DPGM-sB	
	K	A2	K	A2
b	1845272	1684906	466128	400675
m	983044	835105	48826	64306
mh	210	211	171	171
10%	132	138	59	66
25%	166	170	94	104
50%	203	205	167	165
b/h	60078	55446	15597	13450
hmax	42316	35469	4858	5909
Mar	1477	850	1419	946
Jul	26274	6677	2199	194
Tav	1340	2405	1162	1175
Nya	16092	8716	1386	932

b)	DPGM-sA		DPGM-sB	
	K	A2	K	A2
b	3294592	2750103	542790	569393
m	1915145	1591889	114733	143186
mh	55	43	106	101
10%	66	56	33	33
25%	48	46	41	48
50%	25	44	53	58
b/h	107031	90098	18006	19105
hmax	87858	60687	7730	12852
Mar	2969	1410	2206	1503
Jul	80419	26060	7499	404
Tav	1719	6447	1355	1381
Nya	32132	18443	2912	3433

A statisztikai analízis alapján tehát kevés esetben várható szignifikáns változás a hőmérséklet változásának hatására. A lehetséges irányokról a középértékek és szórások (8/A és B táblázat) sejtéseket fogalmazhatunk meg. A biomassza éves mennyiségét vagy maximumát jelző indikátorok szerint a DPGM-sA egyértelműen nagyobb biomasszát ér el, de a jövőben jelentős változás nem sejthető. Azonban a szórások igen jelentősek. A fenológiai indikátorok alapján a DPGM-sA szubmodell későbbi értékeket produkál, a jövőben pedig kis mértékű, további eltolódás

4. Eredmények

valószínűsíthető. Az év egyes szakaszait jelző indikátorok esetén a szórások rendkívül nagy mértéke szembeötlő.

4.3.1.2. A Hadley Centre hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell eredményei

A Hadley Centre kontroll időszakára, valamint A2 és B2 típusú scenárióinak hőmérsékleti adatsoraira történő futtatások között az egy utas ANOVA alapján erős szignifikáns eltérések vannak a fenológiai indikátorok többsége esetén (10%, 25%, 50%, $p < 0,001$). Szignifikáns eltérések tapasztalhatók a biomassa mennyiségét jelző indikátorok körében (b, m, b/h, hmax; $p < 0,05$). Azonban nem mutatható ki eltérés az összes többi indikátor esetén.

A Levene teszt alapján a varianciák homogenitása csak az 50% és az év egyes szakaszait jellemző indikátorok esetén teljesül. A Welch-féle F teszt alapján a legtöbb esetben a szórások szignifikánsan eltérőnek bizonyulnak. Ez alól kivételt képeznek az év egyes szakaszait jellemző indikátorok és az mh indikátor.

9. táblázat: a Tukey-teszt összesített eredményei a Hadley Centre hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell esetén. A sorok az a páronkénti összehasonlításokat mutatják. Az „sA” a DPGM-sA, az „sB” a DPGM-sB szubmodellt jelenti, mellette zárójelben a hőmérsékleti adatsorra utaló kód: K, mint kontroll, A2 és B2 scenárió

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sA(K) - sA(A2)			1									1
sA(K) - sA(B2)				1				1				
sA(K) - sB(K)		1		***	**						1	
sA(K) - sB(A2)			1	***	***	*			1		1	
sA(K) - sB(B2)			1	***	*						1	
sA(A2) - sA(B2)				1					1			
sA(A2) - sB(K)		*		***	***					1		
sA(A2) - sB(A2)	*	**	1	***	***	*	*	*			1	
sA(A2) - sB(B2)	*	**	1	***	***		*	*	1		1	
sA(B2) - sB(K)				***	***	**						1
sA(B2) - sB(A2)				***	***	***				1		
sA(B2) - sB(B2)				***	***	**			1	1		
sB(K) - sB(A2)		1		1	1			1				
sB(K) - sB(B2)		1		1	1	1						
sB(A2) - sB(B2)	1	1	1	1			1	1		1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

A Tukey teszt eredményei szerint (9. táblázat) a biomassa mennyiségében nincsenek, vagy alig lelhetők szignifikáns eltérések. Az mh esetében is hasonló a kép, de még több a nagyfokú egyezés. A többi fenológiai indikátornál jellemző, hogy a modell típusok között találunk erős szignifikáns eltérést, azonban a szubmodelleken belül sok egyezés tapasztalható, különösen a DPGM-sB esetén.

Az év egyes szakaszait jellemző indikátorok esetén egyáltalán nem találunk szignifikáns eltéréseket, viszont sok az egyezés.

Az átlagok és szórások figyelembevételével (10/A és B táblázat) a biomassza mennyiségében való eltérések szerint a DPGM-sA modell biomasszája inkább növekszik (különösen A2 esetén), DPGM-sB inkább csökken a jövőben. A fenológiai indikátoroknál a felmelegedéssel vagy kis mértékű későbbre tolódás várható, vagy a tendencia nem deríthető ki. Az eddig ismertett indikátoroknál is nagyon nagy szórások tapasztalhatók, de az év egyes szakaszait jellemző indikátoroknál ez meghatározottabban feltűnik.

10. táblázat: A DPGM 2 szubmodelljét a Hadley Centre hőmérsékleti adatsorokra futtatva, az indikátorok (ld 2. táblázat) átlagai (a) és szórásai (b). Az oszlopok fejlécében a hőmérsékleti adatsorra utaló kódok (Kontroll, A2 és B2 scenárió) láthatók

a)	DPGM-sA			DPGM-sB		
	K	A2	B2	K	A2	B2
b	590412	992483	655366	451368	184152	191639
m	218881	791992	431864	83940	37904	25888
mh	184	196	211	157	189	197
10%	117	129	124	64	57	62
25%	143	157	168	95	87	99
50%	188	179	202	150	139	150
b/h	19415	32983	21685	15052	6185	6388
hmax	12180	27352	15534	6957	2612	1932
Mar	1262	637	648	1750	1214	812
Jul	4510	2376	426	2082	6	11
Tav	1247	783	2180	1417	864	862
Nya	2760	2739	1204	1007	28	89

b)	DPGM-sA			DPGM-sB		
	K	A2	B2	K	A2	B2
b	836584	1919265	1156146	639077	202790	221443
m	485662	1804481	1060050	202770	96264	60914
mh	81	67	64	91	108	94
10%	67	74	60	32	25	23
25%	61	69	58	47	30	43
50%	45	60	55	49	60	48
b/h	27518	63849	38302	21129	6776	7415
hmax	24317	60533	35805	14774	3967	2594
Mar	2391	801	945	2856	2349	1333
Jul	13750	12207	1256	8669	10	26
Tav	1530	934	5624	1734	1060	1141
Nya	5418	9300	3712	2983	36	219

4.3.1.3. A valós és a scenáriók kontrollhoz képest mér emelkedésével növelt hőmérsékleti adatsorokra futtatott modell eredményei

Ebben a kísérletben a modellfuttatásokhoz egyrészt a 24 éves, valós hőmérsékleti adatsorokat vettem alapul, másrészt a valós hőmérsékleti adatsorokat változtattam meg az egyes intézetek (Max

4. Eredmények

Planck Institute, Hadley Centre) scenáriói szerint. Ez utóbbi esetben a valós adatokhoz az egyes intézetek saját kontrolljukhoz képest vett eltérését adtam hozzá.

Az egy utas ANOVA alapján a legtöbb indikátornál nem mutatható ki szignifikáns eltérés. Ez alól csak a 10% és 25 % a kivétel, ahol $p < 0,001$, valamint az éves biomassa mennyiségét kifejező két indikátor és a március hónap indikátora, ahol $p < 0,05$.

A varianciák homogenitása (Levene teszt alapján) a biomassa mennyiségére vonatkozó négy indikátornál, és az év egyes szakaszait jellemző indikátornál teljesül, de csak a medián alapján. A Welch-féle F teszt eredményei szerint a szórások majdnem minden esetben szignifikánsan eltérnek, ez alól csak két indikátor kivétel (mh és Mar).

A Tukey tesztek eredményei is (11 táblázat) – eltekintve néhány fenológiai indikátortól – szintén igen kevés párosítás esetén mutatott ki szignifikáns eltérést, igen sok az egyezés. A biomassa mennyiségek alapján elmondhatjuk, hogy DPGM-sA valós adatokra futtatva egyezik DPGM-sB-vel, amely nem reagál a felmelegedésre (önmagával végig egyezik). A fenológiai indikátorok közül csak a korai időszakokra vonatkozók esetében (10% és 25%) találunk erős szignifikáns eltéréseket, ott is alapvetően a modell típusok között.

Az átlagok és szórások alapján (12/A és B táblázat) már egyértelműbb állítások tehetők a biomassa mennyiségéről: a DPGM-sA mindenképpen határozottabban reagál a felmelegedésre a biomassa emelkedésével, azonban a szórások mértékében még annál is nagyobb emelkedés tapasztalható. A fenológiai indikátorok alapján általánosságban megállapítható, hogy mindkét szubmodellnél a valós adatokra futtatva következik be leghamarabb ugyanazon időpont (a maximum, a 10 vagy 25 %), és DPGM-sA reagál később. A jövőre vonatkozóan nehéz bármiféle irányt felvázolni (az 50 % kivételével inkább kis mértékű későbbre tolódás várható).

11. táblázat: a Tukey-teszt összesített eredményei a valós és a scenáriók kontrollhoz képest mért emelkedésével növelt hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell esetén. A sorok az a páronkénti összehasonlításokat mutatják. Az „sA” a DPGM-sA, az „sB” a DPGM-sB szubmodellt jelenti, mellette zárójelben a hőmérsékleti adatsorra utaló kód: V, mint valós, A2HC és B2HC a Hadley

Centre 2 scenáriója, A2MPI a Max Planck Institute A2 scenáriója

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sA(V) - sA(A2HC)				**		1			1		1	
sA(V) - sA(B2HC)			1	**		1			1	1		
sA(V) - sA(A2MPI)			1						*	1		
sA(V) - sB(V)	1	1					1	1	1	1	1	1
sA(V) - sB(A2HC)	1	1					1	1	1	1	1	1
sA(V) - sB(B2HC)	1	1	1				1	1	1	1	1	1
sA(V) - sB(A2MPI)	1	1	1				1	1		1	1	1
sA(A2HC) - sA(B2HC)	1	1	1	1	1	1	1	1	1			
sA(A2HC) - sA(A2MPI)	1	1			1		1	1				
sA(A2HC) - sB(V)			*	***	***				1		1	
sA(A2HC) - sB(A2HC)			1	***	***				1		1	
sA(A2HC) - sB(B2HC)			1	***	**				1		1	
sA(A2HC) - sB(A2MPI)				***	***						1	
sA(B2HC) - sA(A2MPI)	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1
sA(B2HC) - sB(V)				***	***				1	1		
sA(B2HC) - sB(A2HC)			1	***	***				1	1		
sA(B2HC) - sB(B2HC)			1	***	***				1	1		
sA(B2HC) - sB(A2MPI)			1	***	***					1		
sA(A2MPI) - sB(V)				**	***	1			*	1		
sA(A2MPI) - sB(A2HC)				**	***					1		
sA(A2MPI) - sB(B2HC)					**	1				1		
sA(A2MPI) - sB(A2MPI)			1	**	***					1		
sB(V) - sB(A2HC)	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(V) - sB(B2HC)	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1
sB(V) - sB(A2MPI)	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1
sB(A2HC) - sB(B2HC)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(A2HC) - sB(A2MPI)	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
sB(B2HC) - sB(A2MPI)	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

4. Eredmények

12. táblázat: A DPGM 2 szubmodelljét a valós és a scenáriók kontrollhoz képest mér emelkedésével növelt hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell adatsorokra futtatva, az indikátorok (ld 2. táblázat) átlagai (a) és szórásai (b). Az oszlopok fejlécében a hőmérsékleti adatsorra utaló kódok (V, mint valós, A2HC és B2HC a Hadley Centre 2 scenáriója, A2MPI a Max Planck Institute A2 scenáriója) láthatók

a)	DPGM-sA				DPGM-sB			
	V	A2-HC	B2-HC	A2-MPI	V	A2-HC	B2-HC	A2-MPI
b	5422	292218	295810	309115	3711	18804	25828	40111
m	194	216575	168248	244025	128	2405	6146	9291
mh	172	203	192	174	130	198	186	179
10%	96	137	142	118	71	75	84	77
25%	141	159	166	157	108	109	114	107
50%	195	193	186	178	166	156	167	161
b/h	177	9482	9636	10079	122	619	868	1346
hmax	40	7342	7589	8757	21	313	462	566
Mar	11	67	62	362	13	42	77	189
Jul	34	2223	209	473	16	14	45	23
Tav	15	240	1883	2126	15	125	81	191
Nya	29	2174	1056	739	15	22	54	35

b)	DPGM-sA				DPGM-sB			
	V	A2-HC	B2-HC	A2-MPI	V	A2-HC	B2-HC	A2-MPI
b	1121	641406	905682	854901	560	28105	38721	53919
m	342	558043	536740	810682	219	5590	13108	14418
mh	52	65	52	69	72	108	100	113
10%	12	59	41	54	8	35	43	39
25%	15	50	45	46	12	42	47	48
50%	9	52	51	50	13	60	71	75
b/h	36	20707	29385	27659	18	921	1306	1762
hmax	24	18187	25560	26705	7	512	860	706
Mar	7	144	239	939	5	85	196	421
Jul	13	7425	342	1255	3	45	173	32
Spr	4	322	8331	9009	4	216	127	338
Sum	11	6118	4125	2291	3	58	169	68

4.3.2. A lineáris hőmérsékletemelés hatása

A szubmodelleket a 24 éves valós (OMSZ) hőmérsékleti adatsorára futtattam, valamint a valós adatsorok minden egyes értékét 0,5, 1, 1,5 és 2 fokkal megnöveltem, és az így előállt hőmérsékleti adatsorokra is lefuttattam a szubmodelleket.

A legtöbb indikátor esetén az egy utas ANOVA eredményei alapján erősen szignifikáns eltéréseket tapasztalunk ($p < 0,001$).

Március esetén $p < 0,01$, tavasz esetén pedig nincs szignifikáns eltérés ($p > 0,05$). A varianciák homogenitása csak az 50%, a Mar és Tav indikátorok esetén teljesül (Levene teszt, $p > 0,05$). A Welch F-tesztek alapján a szórások között szinte minden indikátor esetén erősen szignifikáns eltéréseket tapasztalunk ($p < 0,001$, m és Mar esetén $0,001 < p < 0,01$), az egyetlen kivételt a Tav jelent, ahol nincs szignifikáns eltérés ($p > 0,05$).

A páronkénti összehasonlításra alapuló Tukey-teszt alapján (13. táblázat) legtöbb indikátor esetében nagyobb eltéréseket tapasztalunk a kétféle szubmodell között, mint egy szubmodell esetén a lineáris hőmérsékletemelés hatására. A DPGM-sB szubmodellek egymás közt erősen egyeznek. Számos indikátor esetén a szubmodellek között figyelhetők meg a legnagyobb eltérések, nem pedig ugyanazon modell eltérő hőmérsékleteken futtatott változatai között. Ilyen az mh, 10 %, 25 % és az 50 % indikátorok. A hőmérsékletemelés hatása leginkább a DPGM-sA szubmodell esetén érhető tetten, akkor is magas hőmérsékletkülönbség esetén. Azon belül pedig a biomassza mennyiségére vonatkozó indikátoroknál (b, b/h, hmax), a nyári biomasszát mutató indikátoroknál (Nya, Jul) tapasztalható eltérés. Ez esetekben jellemző, hogy a 2 fokos hőmérsékletemelés hatására a DPGM-sA szubmodell adatsora minden egyéb adatsortól szignifikánsan eltér.

4. Eredmények

13. táblázat: a Tukey-teszt összesített eredményei. A sorok az a páronkénti összehasonlításokat mutatják. Az „sA” a DPGM-sA, az „sB” a DPGM-sB szubmodellt jelenti, mellette zárójelben a lineáris hőmérsékletemelés mértéke (°C).

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sA(0) - sA(0,5)	1	1	1		1	1	1	1		1	1	1
sA(0) - sA(1)			1			1					1	
sA(0) - sA(1,5)			1	*		1				1	1	
sA(0) - sA(2)	***	***	1	***		1	***	***		*	1	***
sA(0) - sB(0)		1		***	***	***		1		1	1	
sA(0) - sB(0,5)		1		***	***	***		1		1	1	
sA(0) - sB(1)		1		***	***	***		1	1	1	1	
sA(0) - sB(1,5)		1		***	***	***		1	1	1	1	
sA(0) - sB(2)		1		***	***	***		1	1	1	1	
sA(0,5) - sA(1)			1		1	1			1		1	
sA(0,5) - sA(1,5)			1		1	1			1	1	1	
sA(0,5) - sA(2)	***	***	1	*		1	***	***	1	*		***
sA(0,5) - sB(0)		1		***	***	***		1		1	1	
sA(0,5) - sB(0,5)		1	*	***	***	***		1		1	1	
sA(0,5) - sB(1)		1	*	***	***	***		1		1	1	
sA(0,5) - sB(1,5)		1		***	***	***		1		1	1	
sA(0,5) - sB(2)		1		***	***	***		1	1	1	1	
sA(1) - sA(1,5)	1		1	1	1	1	1		1	1	1	1
sA(1) - sA(2)			1			1			1		1	
sA(1) - sB(0)	*		*	***	***	***	*				1	
sA(1) - sB(0,5)	*		*	***	***	***	*				1	
sA(1) - sB(1)	*		***	***	***	***	*				1	
sA(1) - sB(1,5)	*		*	***	***	***	*				1	
sA(1) - sB(2)	*			***	***	***	*				1	
sA(1,5) - sA(2)			1			1			1		1	
sA(1,5) - sB(0)	***		*	***	***	***	***	*			1	**
sA(1,5) - sB(0,5)	***		*	***	***	***	***				1	**
sA(1,5) - sB(1)	***		***	***	***	***	***	*			1	**
sA(1,5) - sB(1,5)	**		*	***	***	***	**				1	**
sA(1,5) - sB(2)	***			***	***	***	***		1		1	**
sA(2) - sB(0)	***	***		***	***	***	***	***		***		***
sA(2) - sB(0,5)	***	***	*	***	***	***	***	***		***		***
sA(2) - sB(1)	***	***	*	***	***	***	***	***		***		***
sA(2) - sB(1,5)	***	***		***	***	***	***	***		***	1	***
sA(2) - sB(2)	***	***		***	***	***	***	***	1	***	1	***
sB(0) - sB(0,5)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(0) - sB(1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(0) - sB(1,5)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(0) - sB(2)	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1
sB(0,5) - sB(1)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(0,5) - sB(1,5)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(0,5) - sB(2)	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1
sB(1) - sB(1,5)	1	1	1	1	1	1	1	1	1			1
sB(1) - sB(2)	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1
sB(1,5) - sB(2)	1	1		1	1	1	1	1		1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

14. táblázat: Az egyes indikátorok (ld 1. táblázat) átlagai (A) és szórásai (B) a lineáris hőmérsékletemelés hatására, a DPGM 2 szubmodellje esetén (DPGM-sA és DPGM-sB). 0; 0,5; 1; 1,5; 2: a lineáris hőmérsékletemelés mértéke ($^{\circ}\text{C}$).

a)	DPGM-sA					DPGM-sB				
	0	0,5	1	1,5	2	0	0,5	1	1,5	2
b	5417,4	5586,2	7384,5	8162,2	10304,1	3710,7	3702,1	3619,7	3804,0	3686,5
m	194,3	353,7	1450,2	2224,7	3369,4	127,7	152,7	122,0	250,3	285,5
mh	172	176	180	181	176	129	126	121	130	151
50%	96	102	110	114	121	71	71	70	72	72
25%	141	144	148	149	157	108	106	105	104	110
10%	195	194	193	191	192	166	164	164	162	165
b/h	177,3	182,9	241,4	267,7	336,3	121,9	121,7	119,1	125,2	121,4
hmax	39,5	45,1	96,7	124,7	182,1	20,5	23,2	22,1	28,5	27,3
Mar	11,1	9,0	8,4	9,1	9,1	12,9	13,4	12,3	12,2	10,3
Jul	33,8	34,4	70,7	60,7	129,3	15,6	17,2	17,1	16,3	15,8
Tav	15,2	14,7	15,3	15,0	16,5	14,8	14,8	14,4	16,3	14,9
Nya	29,4	31,8	50,9	60,0	81,9	15,4	15,3	14,9	14,8	14,9

b)	DPGM-sA					DPGM-sB				
	0	0,5	1	1,5	2	0	0,5	1	1,5	2
b	1121,7	1518,6	6092,2	5699,8	7433,7	559,7	457,1	427,6	865,3	826,1
m	342,3	856,1	4131,4	4728,5	4215,0	218,8	195,4	133,5	453,9	524,9
mh	52,1	45,3	26,4	35,0	39,3	72,5	70,2	53,9	58,9	63,7
50%	12,2	13,4	22,5	27,8	32,3	8,4	10,2	11,8	14,2	12,1
25%	15,2	17,3	19,7	23,4	25,7	12,0	15,6	15,7	16,1	10,9
10%	9,2	13,5	13,7	15,1	14,6	12,7	15,5	14,8	15,9	16,2
b/h	36,3	49,5	197,4	188,5	240,2	18,3	15,0	14,1	28,6	27,5
hmax	23,6	32,0	175,6	176,4	243,0	6,8	8,4	8,2	24,5	26,4
Mar	7,2	3,9	3,8	3,7	3,4	5,2	7,3	6,6	6,8	4,3
Jul	13,2	20,2	163,3	77,5	245,2	2,9	5,5	4,2	4,1	3,7
Tav	4,0	3,5	3,3	3,6	6,6	3,6	4,0	3,6	8,9	8,4
Nya	10,5	16,1	66,1	63,3	83,3	2,7	3,0	2,5	2,9	4,3

A változások irányairól a 14/A és B táblázat alapján fogalmazhatunk meg állításokat: a biomassza mennyisége (a DPGM-sA szubmodell esetén) határozottan növekszik a felmelegedéssel (b, b/h). A maximumok mértéke (m, hmax) szintén növekszik a felmelegedéssel, azonban a szórások sokkal drasztikusabban nőnek: ez esetben a felmelegedés hatására nagyobb évek közötti változatosság valószínűsíthető. Nyáron, különösképpen júliusban hasonló a helyzet: erős felmelegedés hatására nagyobb biomassza, de jelentős szórással. Az éves biomassza mennyiség 10 % elérésének időpontját tekintve a felmelegedés hatására folyamatos későbbre tolódás figyelhető meg, a 25 % esetén ez a trend ismét megjelenik, de kevésbé határozottan, azonban az 50 % és a maximum helye esetén nincs lényeges elmozdulás.

4.3.3. Földrajzilag analóg területek eredményei

A szubmodelleket Budapest és azzal földrajzilag analógnak tekinthető városok hőmérsékleti adatsoraira futtatva megállapítható, hogy az egy utas ANOVA az indikátorok döntő többsége esetén szignifikáns eltéréseket mutatott ($p < 0,001$). Kivételt a március (Mar) jelent, ahol nincs szignifikáns eltérést, valamint a tavasz (Tav), ahol $p > 0,001$, azonban $\alpha = 0,05$ esetén már az eltérés szignifikánsnak tekinthető ($p < 0,05$). A Levene-teszt alapján a varianciák homogenitása csak egyes indikátorok esetében teljesül: a medián alapján a maximum helye (mh), az 50 %, a március (Mar) és a Tav (tavasz) indikátorok esetén, a medián és az átlag alapján pedig a 25 % esetén ($p > 0,05$). A Welch teszt alapján a szórások minden esetben szignifikánsan eltérnek ($p < 0,001$).

A Tukey-teszt eredményei (15. táblázat) szerint az összbiomasszán alapuló indikátorok (b, m, b/h, hmax) egymáshoz nagyon hasonlóan viselkednek (de a nyári és a júliusi indikátor is majdnem pontosan ugyanazt az eredményt mutatja). A leginkább hasonló eredményeket az éves összbiomassza indikátorai (b, b/h) valamint a nyári időszak indikátorai (Jul, Nya) esetén tapasztalhatunk.

Ezek esetében Budapest két időszora (1961-1973 és 1995-2007), valamint Bukarest és Calarasi minden esetben teljesen egyezik ($p = 1$), mindkét szubmodell esetén. Azonban a Budapesttől távolabbi városok közül Algír, Kairó és Tunisz adatsorai DPGM-sA esetén minden további adatsortól eltérően viselkednek. Rabat pedig Budapesthez és a két román városhoz hasonlít ($\alpha = 1$) de Algírtól, Kairótól és Tunisztól szignifikánsan eltér. A DPGM-sB esetén az egyes városok között erős egyezések tapasztalhatók. A leginkább eltérően viselkedő városok esetén drasztikus biomassza növekedés tapasztalható (16/A táblázat), különösen Kairó esetében. Amennyiben a maximum mértékét jelző indikátorokat vizsgáljuk (max, mmax), úgy a fent vázolt képtől csak apró eltéréseket tapasztalunk: Az „m” indikátor esetében Budapesthez közeli, román városok esetén inkább kisebb maximális mennyiségeket tapasztalhatunk, azonban ez az eltérés nem tekinthető szignifikánsnak.. Algír, Kairó és Tunisz esetén jóval magasabb maximumok várhatók.

A fenológiai indikátorok esetén (mh, 10%, 25 %, 50%) Budapest adatsora a legtöbb esetben szintén nagymértékben egyezik Bukarest és Calarasi adataival, szignifikáns eltérés soha nincsen közöttük.

15. táblázat: a Tukey-teszt összesített eredményei a földrajzilag analóg városok esetén. A sorok a páronkénti összehasonlításokat mutatják. A szubmodell kódja mellett a városok nevéből (Bp: Budapest, Buc: Bukarest, Cal: Calarasi, Al: Algír, Kai: Kairó, Rab: Rabat, Tun: Tunisz) és az adatsor időtartamából (61-73: 1961-1963, 95-07: 1995-2007) képzett kód látható

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sA(Bp95-07)-sA(Bp61-73)	1	1	1	1	1	1	1	1		1	1	1
sA(Bp95-07)-sA(Buc61-73)	1			1	1	1	1	1		1	1	1
sA(Bp95-07)-sA(Cal61-73)	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sA(Alg95-07)	***	*		***	**		***	***		***		***
sA(Bp95-07)-sA(Kai95-07)	***	***	1	***		1	***	***		***	1	***
sA(Bp95-07)-sA(Rab95-07)	1	1	1			1	1	1		1	1	1
sA(Bp95-07)-sA(Tun95-07)	***	***	1	***	***		***	***		***	1	***
sA(Bp95-07)-sA(Tun95-07)	1		1	***	**		1	1	1	1		1
sA(Bp95-07)-sB(Bp95-07)	1			***	***	*	1	1		1		1
sA(Bp95-07)-sB(Bp61-73)	1			***	***		1	1	1	1		1
sA(Bp95-07)-sB(Buc61-73)	1			***	***	*	1	1		1		1
sA(Bp95-07)-sB(Cal61-73)	1					1	1	1	1	1		1
sA(Bp95-07)-sB(Alg95-07)	1						1	1	1	1		1
sA(Bp95-07)-sB(Kai95-07)	1						1	1	1	1		1
sA(Bp95-07)-sB(Tun95-07)	1			**	**		1	1	1	1		1
sA(Bp61-73)-sA(Buc61-73)	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sA(Cal61-73)	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sA(Alg95-07)	***	*		***	**		***	***	1	***	1	***
sA(Bp61-73)-sA(Kai95-07)	***	***	1	***		1	***	***	1	***		***
sA(Bp61-73)-sA(Rab95-07)	1	1	1			1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sA(Tun95-07)	***	***	1	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Bp61-73)-sB(Bp95-07)	1		1	**	**		1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Bp61-73)	1			***	***	**	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Buc61-73)	1			***	***	**	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Cal61-73)	1			**	***	**	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Alg95-07)	1					1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Kai95-07)	1						1	1		1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Rab95-07)	1						1	1		1	1	1
sA(Bp61-73)-sB(Tun95-07)				*	*			1		1	1	1
sA(Buc61-73)-sA(Cal61-73)	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sA(Alg95-07)	***	***	***	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Buc61-73)-sA(Kai95-07)	***	***		***	*	1	***	***	1	***		***
sA(Buc61-73)-sA(Rab95-07)	1	1				1	1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sA(Tun95-07)	***	***	*	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Buc61-73)-sB(Bp95-07)	1	1	1	**	*		1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sB(Bp61-73)	1	1	1	***	***	**	1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sB(Buc61-73)	1	1	1	***	**	*	1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sB(Cal61-73)	1	1	1	**	***	**	1	1	1	1	1	1
sA(Buc61-73)-sB(Alg95-07)	1	1	***		1	1	1	1		1	1	1
sA(Buc61-73)-sB(Kai95-07)	1	1	***				1	1		1		1
sA(Buc61-73)-sB(Rab95-07)	1	1	***				1	1		1		1
sA(Buc61-73)-sB(Tun95-07)	1	1	***	*			1	1		1	1	1
sA(Cal61-73)-sA(Alg95-07)	***	***		***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Cal61-73)-sA(Kai95-07)	***	***		***	*	1	***	***	1	***		***
sA(Cal61-73)-sA(Rab95-07)	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sA(Tun95-07)	***	***		***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Cal61-73)-sB(Bp95-07)	1	1	1	**			1	1	1	1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

4. Eredmények

A 15. táblázat folytatása:

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sA(Cal61-73)-sB(Bp61-73)	1	1		***	***	***	1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Buc61-73)	1	1		***	**	**	1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Cal61-73)	1	1		**	***	***	1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Alg95-07)	1	1			1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Kai95-07)	1	1			1		1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Rab95-07)	1	1			1		1	1	1	1	1	1
sA(Cal61-73)-sB(Tun95-07)	1	1					1	1	1	1	1	1
sA(Alg95-07)-sA(Kai95-07)	***			1	1		***		1	1		***
sA(Alg95-07)-sA(Rab95-07)	***	***	1	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sA(Tun95-07)		1	1		1	1		1	1	1	1	
sA(Alg95-07)-sB(Bp95-07)	***	***	*	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Bp61-73)	***	***	***	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Buc61-73)	***	***	***	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Cal61-73)	***	***	***	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Alg95-07)	***	***	1	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Kai95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Rab95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Alg95-07)-sB(Tun95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***	1	***	1	***
sA(Kai95-07)-sA(Rab95-07)	***	***	1	***	***	1	***	***	1	***		***
sA(Kai95-07)-sA(Tun95-07)	***		1				***		1	1		***
sA(Kai95-07)-sB(Bp95-07)	***	***		***	***		***	***		***	*	***
sA(Kai95-07)-sB(Bp61-73)	***	***	*	***	***	**	***	***	1	***		***
sA(Kai95-07)-sB(Buc61-73)	***	***	*	***	***	*	***	***	1	***	*	***
sA(Kai95-07)-sB(Cal61-73)	***	***	*	***	***	**	***	***	1	***		***
sA(Kai95-07)-sB(Alg95-07)	***	***		***	***	1	***	***		***	*	***
sA(Kai95-07)-sB(Kai95-07)	***	***		***	***		***	***		***	*	***
sA(Kai95-07)-sB(Rab95-07)	***	***		***	***		***	***		***	*	***
sA(Kai95-07)-sB(Tun95-07)	***	***		***	***		***	***		***	*	***
sA(Rab95-07)-sA(Tun95-07)	***	***	1	***	***		***	***	1	***	1	***
sA(Rab95-07)-sB(Bp95-07)	1	1					1	1	1	1	1	1
sA(Rab95-07)-sB(Bp61-73)	1	1	**			*	1	1	1	1	1	1
sA(Rab95-07)-sB(Buc61-73)	1	1	**				1	1	1	1	1	1
sA(Rab95-07)-sB(Cal61-73)	1	1	**			*	1	1	1	1	1	1
sA(Rab95-07)-sB(Alg95-07)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Rab95-07)-sB(Kai95-07)	1	1		1	1		1	1		1		1
sA(Rab95-07)-sB(Rab95-07)	1	1		1	1		1	1		1		1
sA(Rab95-07)-sB(Tun95-07)	1	1					1	1		1	1	1
sA(Tun95-07)-sB(Bp95-07)	***	***		***	***	***	***	***	1	***		***
sA(Tun95-07)-sB(Bp61-73)	***	***	**	***	***	***	***	***	1	***		***
sA(Tun95-07)-sB(Buc61-73)	***	***	**	***	***	***	***	***	1	***		***
sA(Tun95-07)-sB(Cal61-73)	***	***	**	***	***	***	***	***	1	***		***
sA(Tun95-07)-sB(Alg95-07)	***	***	1	***	***		***	***	1	***		***
sA(Tun95-07)-sB(Kai95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***		***		***
sA(Tun95-07)-sB(Rab95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***		***		***
sA(Tun95-07)-sB(Tun95-07)	***	***	1	***	***	***	***	***		***		***
sA(Bp95-07)-sB(Bp61-73)	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Buc61-73)	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Cal61-73)	1	1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Alg95-07)	1	1	*				1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Kai95-07)	1	1	*			1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Rab95-07)	1	1	*			1	1	1	1	1	1	1
sA(Bp95-07)-sB(Tun95-07)	1	1	*	1	1	1	1	1	1	1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

A 15. táblázat folytatása:

	b	m	mh	10%	25%	50%	b/h	hmax	Mar	Jul	Tav	Nya
sB(Bp61-73)-sB(Buc61-73)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(Bp61-73)-sB(Cal61-73)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(Bp61-73)-sB(Alg95-07)	1	1	***		**	***	1	1	1	1	1	1
sB(Bp61-73)-sB(Kai95-07)	1	1	***		*		1	1	1	1	1	1
sB(Bp61-73)-sB(Rab95-07)	1	1	***		*		1	1	1	1	1	1
sB(Bp61-73)-sB(Tun95-07)	1	1	***				1	1	1	1	1	1
sB(Buc61-73)-sB(Cal61-73)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(Buc61-73)-sB(Alg95-07)	1	1	***			**	1	1	1	1	1	1
sB(Buc61-73)-sB(Kai95-07)	1	1	***			1	1	1	1	1	1	1
sB(Buc61-73)-sB(Rab95-07)	1	1	***			1	1	1	1	1	1	1
sB(Buc61-73)-sB(Tun95-07)	1	1	***		1	1	1	1	1	1	1	1
sB(Cal61-73)-sB(Alg95-07)	1	1	***			***	1	1	1	1	1	1
sB(Cal61-73)-sB(Kai95-07)	1	1	***				1	1	1	1	1	1
sB(Cal61-73)-sB(Rab95-07)	1	1	***				1	1	1	1	1	1
sB(Cal61-73)-sB(Tun95-07)	1	1	***	1		1	1	1	1	1	1	1
sB(Alg95-07)-sB(Kai95-07)	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1
sB(Alg95-07)-sB(Rab95-07)	1	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1
sB(Alg95-07)-sB(Tun95-07)	1	1	1				1	1	1	1	1	1
sB(Kai95-07)-sB(Rab95-07)	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
sB(Kai95-07)-sB(Tun95-07)	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1
sB(Rab95-07)-sB(Tun95-07)	1	1	1	1		1	1	1	1	1	1	1

Szignifikáns eltérések csillaggal jelölve, a nagyfokú egyezések 1-gyel.

* $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$; 1 $p > 0,99$

A maximum helyét tekintve (mh) kivételesen megállapítható, hogy a DPGM-sB esetében tapasztalhatók szignifikáns eltérések: a közeli városok (Bp, Buc, Cal) különböznek a távolabbiaktól. A DPGM-sA esetén több egyezést találunk az egyes adatsorok között, tehát ezen indikátor esetében inkább a magasabb tápanyagterhelést feltételező modellverzió reagál kevésbé az elérő hőmérsékletekre. Az eltérések iránya az időzítés drasztikus későbbre tolódásában nyilvánul meg (16./A táblázat), amely a DPGM-sB esetén különösen szembevető. A 10% és 25% indikátorok nagyon hasonló képet mutatnak: a közeli városok (Bp, Buc, Cal) egyeznek (DPGM-sA) vagy csak nem különböznek (DPGM-sB), a közeli városok a távoliaktól pedig vagy szignifikánsan eltérnek (DPGM-sA) vagy nincs egyezés sem (DPGM-sB). A legtöbb szignifikáns eltérést a 2 modell típus között tapasztalhatjuk. A változások irányainak tekintetében kis mértékű későbbre tolódás valószínűsíthető. Az 50 % esetében pedig szinte csak a 2 szubmodell között tapasztalunk szignifikáns eltéréseket, egyedül a DPGM-sB esetén tapasztalhatunk határozottabb eltéréseket Algír és a Budapesthez közeli városok között.

Az év egyes szakaszait jellemző indikátorok közül Mar (március) és a Tav (tavasz) hasonlóan viselkedik: Mar esetén egyáltalán nincsenek szignifikáns eltérések, sőt, a legtöbb párosítás esetén nagyfokú egyezést tapasztalunk ($p=1$), Tav esetén pedig csak a DPGM-sA Kairói adatsorra futtatott eredményei esetében találhatunk kevés eltérést a DPGM-sB szubmodellel szemben. A Jul és Nya indikátorok szintén egymáshoz hasonlóan viselkednek, továbbá esetükben ugyanazon

4. Eredmények

megállapítások tehetők, mint az összbiomasszára vonatkozó indikátorok esetén. Tunisz, Algir és Kairo különbözősége nyáron (Jul, Nya) szintén a jóval magasabb biomassza értékekben nyilvánul meg (16/A táblázat).

16. táblázat: A DPGM 2 szubmodelljét Budapest és földrajzi analógiáinak tekinthető városok hőmérsékleti adatsorokra futtatva, az indikátorok (ld 2. táblázat) átlagai (a) és szórásai (b). Az oszlopok fejlécében a városok nevéből (Bp: Budapest, Buc: Bukarest, Cal: Calarasi, Al: Algir, Kai: Kairo, Rab: Rabat, Tun: Tunisz) és az adatsor időtartamából (61-73: 1961-1963, 95-07: 1995-2007) képzett kódjai láthatók.

a)	DPGM-sA								DPGM-sB							
	Bp	Bp	Buc	Cal	Alg	Kai	Rab	Tun	Bp	Bp	Buc	Cal	Alg	Kai	Rab	Tun
	95-07	61-73	61-73	61-73	95-07	95-07	95-07	95-07	95-07	61-73	61-73	61-73	95-07	95-07	95-07	95-07
b	8012	9111	8739	8260	32623	62844	7859	41746	3699	3715	3542	3612	4722	4010	4010	3461
m	2468	2468	403	431	6836	10784	1039	8154	193	83	112	231	484	198	198	154
mh	174	174	126	157	226	192	196	203	148	111	113	113	223	227	227	230
10%	111	106	108	105	150	160	92	175	73	66	67	73	90	88	88	79
25%	147	146	143	141	183	173	130	191	112	101	106	102	134	131	131	116
50%	191	195	194	197	214	194	191	215	171	159	163	160	196	174	174	171
b/h	261	299	286	270	1060	2061	257	1358	121	122	116	119	155	132	132	114
hmax	112	79	79	60	633	774	91	614	24	20	19	24	54	45	45	26
Mar	7	15	17	11	14	17	16	15	11	15	12	14	10	8	8	10
Jul	56	38	35	43	389	482	42	412	18	14	15	15	27	19	19	11
Tav	29	21	22	20	18	38	22	27	14	15	14	15	13	11	11	12
Nya	45	43	46	40	280	492	45	342	16	15	15	15	20	19	19	14

b)	DPGM-sA								DPGM-sB							
	Bp	Bp	Buc	Cal	Alg	Kai	Rab	Tun	Bp	Bp	Buc	Cal	Alg	Kai	Rab	Tun
	95-07	61-73	61-73	61-73	95-07	95-07	95-07	95-07	95-07	61-73	61-73	61-73	95-07	95-07	95-07	95-07
b	6894	12091	9589	10916	27996	11972	6234	15631	733	380	340	444	1687	1703	1703	842
m	5152	5152	1051	727	7081	5537	1907	4520	278	105	95	234	620	175	175	122
mh	40	40	83	72	15	41	42	33	65	70	60	68	36	58	58	43
10%	22	15	21	16	47	9	32	19	6	7	9	10	14	19	19	9
25%	14	24	23	18	35	13	29	22	15	14	13	16	25	26	26	15
50%	17	21	14	14	17	15	28	12	13	11	12	14	32	34	34	21
b/h	223	397	314	357	907	394	201	505	24	12	11	14	56	55	55	28
hmax	173	100	91	87	657	336	150	347	9	5	4	9	46	34	34	14
Mar	2	24	26	15	1	13	3	2	5	7	6	12	0	1	1	1
Jul	93	38	22	55	674	203	54	249	6	1	3	3	22	30	30	7
Tav	53	20	21	13	1	26	7	22	4	3	3	3	1	1	1	1
Nya	41	40	40	52	278	121	69	169	4	1	2	3	8	14	14	5

5. TÉZISEK

5.1. A dunai fitoplankton közösség hosszú-távú változásai

- A fitoplankton mennyisége a vizsgált 24 év során csökkenő tendenciát mutat, és a nagyobb algamennyiségekkel jellemezhető időszakok maximumai is egyre alacsonyabbak.
- Ugyanakkor a taxonszám változása növekvő trendet mutat a 24 év során. A Shannon diverzitás alapján megállapítottam, hogy a biológiai sokféleség nőtt a Duna fitoplankton közösségében Gödnél 1979 és 2002 között.
- A vizsgált időszakban a fitoplankton mennyiségében éven belül is változások figyelhetők meg. A kezdeti időszakban nagyon magas fitoplankton abundancia tapasztalható nyáron és ősz elején, és kisebb tartományban kora tavasszal is. A későbbiek során már csak a kora tavaszi tömegtermelés érhető tetten. Az ismertetett trend a legdominánsabb csoport (*Stephanodiscus spp*) mennyiségét tekintve egyértelműbben kibontakozik.
- A 24 éves időszak időbeli mintázatainak többváltozós elemzése során nem tapasztalunk élesen elkülöníthető csoportokat. A kapott mintázat a legtömegesebb taxonok rangsora alapján értelmezhető.
- A logaritmikusan transzformált adatok alapján végzett többváltozós elemzések eredményeiben a hosszútávú időbeli változások jól tetten érhetők, továbbá a 24 éves időszak első- (1979-1990) és második fele (1991-2002) egyértelműen elkülöníthető. A megfigyelt trendszerű változás és az időszak 1990-es évek környékén való kettéválása mögött valamilyen környezeti háttérváltozó hatása sejthető. A rendelkezésünkre álló adatok alapján a $\text{PO}_4\text{-P}$ mennyiséggel kifejezett tápanyagterhelés mértékében történt hasonló változás, amely a fitoplankton össz mennyiségének alakításában feltételezhetően szerepet játszhat.

5.2. A DPGM és szubmodelljeinek megállapításai

- A TEGM (Drégelyi & Hufnagel 2009a, 2009b) adaptálásával létrejött DPGM modell segítségével, a napi hőmérsékleti értékek alapján, a megvilágítottság figyelembe vételével, összesen 21 eltérő hőmérsékleti toleranciával jellemezhető elméleti populáció lineáris kombinációjával a dunai fitoplankton szezonális dinamikája nagy vonalakban leírható.
- A hőmérséklet azonban – mint a modell bemenő paramétere – önmagában nem elegendő a dunai fitoplankton mennyiségében évek során megfigyelhető, trendszerű változásainak követéséhez. Ahhoz valamilyen más környezeti háttérváltozó ismerete szükséges.

- Az időbeli cönológiai mintázatok eredményeit is figyelembe véve feltételezhető, hogy a vizsgált időszak első (1979-1990) és második (1991-2002) fele két eltérő környezeti állapotnak tekinthető. Mindezt a $\text{PO}_4\text{-P}$ mennyiséggel jellemzett tápanyagterhelés változásaival lehetett összefüggésbe hozni. A két időszakra külön szubmodellt fejlesztve a fitoplankton szezonális dinamikája pontosabban leírható, összesen 20-20 elméleti populáció lineáris kombinációjával.
- Az eltérő környezeti körülmények között érvényes két szubmodell – DPGM-sA és DPGM-sB – az éves biomassza mennyiségére, fenológiai eseményekre (amelyek azt mutatják meg, az éven belül mikor ér el a fitoplankton egy meghatározott mennyiséget), valamint az év egyes szakaszainak jellemzésére (hónapok, évszakok) kifejlesztett indikátorok esetén a modell jól közelíti a megfigyelt terepi adatokat.

5.3. Esettanulmányok a felmelegedés hatásainak vizsgálatára a DPGM felhasználásával

- A felhasznált klímaváltozási scenáriók csak korlátozott mértékben alkalmasak a felmelegedés hatásainak vizsgálatára, mert az egyes intézetek bázisidőszakra (kontroll) és jövőre (scenárió) vonatkozó hőmérsékleti adatsoraira futtatott modell eredményei a kiugróan magas szórások miatt nehezen értelmezhetők.
- Az esetek döntő többségében jelentősebb eltérések tapasztalhatók a két szubmodell között, mint ugyanazon szubmodellnek a jelen (vagy bázisidőszak) és a scenáriók hőmérsékleti adatsoraira futtatott eredményei között.
- A magasabb tápanyagterhelést feltételező DPGM-sA nagyobb biomasszát ér el, de később indul fejlődésnek és később éri el a maximumát. Ez a szubmodell reagál erősebben a felmelegedésre, amelynek hatására ezek a tendenciák válnak kifejezettebbé.
- A lineáris hőmérsékletemelések hatása leginkább a DPGM-sA szubmodell esetén érhető tetten, akkor is magas hőmérsékletkülönbség esetén: akkor az éves összbiomassza növekedése valószínűsíthető. A legnagyobb növekedés nyáron valószínű. A fenológiai indikátorok esetén a két szubmodell különbözik jobban egymástól.
- A Budapesthez közeli analóg területek (Bukarest és Calarasi) adatsoraira futtatva a modellt, nem tapasztalunk eltéréseket. A távolabbi – jelentősebben eltérő klímájú – analóg területek esetén (kiváltképp Tunisz, Algír, Kairó) viszont az eltérések drasztikusak is lehetnek: határozott biomassza növekedés, különösen nyáron, valamint a fitoplankton később éri el az éven belül az éves össz mennyiség 10 %-át. Mindez csak a magas tápanyag túlkínálatot feltételező szubmodell esetén állítható egyértelműen.
- Az esettanulmányok alapján általánosságban elmondható, hogy az alacsonyabb tápanyag-túlkínálatot feltételező DPGM-sB szubmodell a hőmérséklet változásaira, így a felmelegedésre

nagyon csekély mértékben érzékeny. Viszont a magasabb tápanyag-túlkínálatot feltételező DPGM-sA rendkívül érzékenynek tekinthető a felmelegedésre.

- A felmelegedés hatásainak vizsgálatát célzó esettanulmányok alapján állítható, hogy a klíma várható melegedése az eutrofizáció hatását jelentősen felerősítheti: magas tápanyag-túlkínálatot feltételezve drasztikus fitoplankton növekedés várható, amely legerősebben a nyári időszakban nyilvánulhat meg. Ezen folyamatok anélkül játszódnak le, hogy az amúgy magas foszforterhelés szintjében bármilyen változás lenne.

6. MEGVITATÁS

6.1. A dunai fitoplankton közösség hosszú-távú változásai

A Duna fitoplankton fajokban igen gazdagnak tekinthető. A részletes első alga-florisztikai vizsgálat (Szemes 1967), ami a teljes Duna szakaszt lefedte, 1802 taxont írt le. Ez a szám Kusel-Fetzmann (1998) gyűjtőmunkájáig készült kutatások eredményeképpen 2696-ra bővült. A Duna teljes magyarországi szakaszán 1978-ig 583 taxont sikerült kimutatni (Kiss 1997). Jelen munka alapjául szolgáló fitoplankton adatbázis 528 taxont tartalmaz (Verasztó et al. 2010).

A fitoplankton jelentős szezonális és évek közötti változásokat mutatott az egyedszámok tekintetében. Ilyen eredményre jutott Ács és Kiss (1993) két év összehasonlítása után. Bevonatlakó algákon végzett tájékozódó jellegű vizsgálatokat Ács et al. (2006), a dolgozatban a lebegő fitoplankton összetételének felméréseivel foglalkoztam, ezeket a kutatásokat a dolgozat jól kiegészíti.

A 60-as évek óta tartó dunai vizsgálatokból (Kiss et al. 2007a) kiderült, hogy a tichoplanktonikus algák folyamatosan visszaszorultak az euplanktonikus fajok pedig elszaporodtak, ami főleg a dunai vízerőmű-rendszer kiépítésének, a vízlépcsőknek tudható be. A folyómeder fajösszetétele a mai napig folyamatosan változik. Az előfordult fajok taxonómiai összetételét, egyedszámát megvizsgálva megállapítható, hogy ez az eredmény igaz a 80-90-es évek fitoplanktonjára is. Az utolsó vizsgált évek alacsonyabb trofitási szintje, illetve a fitoplankton éves maximumainak csökkenése alapján valószínűsíthető, hogy az ismertetett folyamat lassulni látszik, de akár meg is fordulhat.

A fitoplankton ind/ml-ben vagy mg/l-ben kifejezett mennyisége a gödi Duna szakaszon áradások alkalmával kicsi, kisvizes időszakokban több lehet, ezen kívül jellegzetes évszakos különbségeket, szezonális dinamikát mutat. November és január között kis egyedszám jellemző, egyetlen nagyobb rendszertani csoport sem jelentős, ám gyakran már február közepén emelkedni kezd a fitoplankton mennyisége és télvégi, kora-tavaszi csúcsok alakulhatnak ki. Ilyenkor általában néhány hidegtűrő Centrales faj alkotja a fitoplankton tömegének akár 80%-át (Kiss et al. 2007a). A dolgozatban hasonló eredmény született, gyakran ennél nagyobb arányú Centrales arányt tapasztaltam. Májustól szeptemberig jelennek meg a Dunán a fajokban leggazdagabb és legnagyobb népességű fitoplankton együttesek. Különösen nyáron, a fajok jelentős része egy-két nap alatt, vagy annál rövidebb idő alatt is képes osztódni, emiatt az egy hetes mintavételi időpontok között jelentős egyedszámbeli különbségek alakulhatnak ki.

A két (10, 11) ábra összehasonlítása után feltételezem, hogy az egyedszámbeli maximumokat néhány, főleg Centrales faj (*Stephanodiscus spp.*) túlzott elszaporodása, gradációja okozza. Ezekre a jellegzetes algavirágzásokra később egyre kisebb mértékben bukkanhatunk rá.

A Shannon index éves átlagos értékei alapján 3 nagyobb időszakra bontottam fel a 24 évet: egy erősebben oszcilláló kezdeti időszakot – néhány évből álló alacsony diverzitású átmenet után egy magasabb, gyengébben oszcilláló időszak követi, majd az időszak végén erősen növekvő diverzitás jellemző.

A középső, közepesen magas diverzitással jellemezhető, gyengén oszcilláló időszakot szakítja félbe az 1991-ben érkező hidegebb év, amikor a Chlorophyta fajok visszaszorulnak. A jellemzően melegkedvelő, sztenotermikus fajokból álló Chlorophyta-k, a nyári periódust nem számítva alacsony mennyiségekkel vannak jelen az év során, különösen télen. Így, az általában nagy diverzitás mutatókkal jellemezhető időszakban a legnagyobb fajszerű csoport alulreprezentáltsága okozhatta az 1991 év alacsony átlagos diverzitását.

A 11. ábra alapján levezethető, hogy főleg a 80-as évek elején sokkal gyakoribb az a jelenség, hogy évközben egy-egy *Stephanodiscus* faj hirtelen el tud szaporodni, így a Shannon diverzitás az egyenletességi komponens csökkenése miatt hirtelen lecsökken, mindez pedig a Shannon diverzitás éves átlagértékének csökkenését is okozhatja.

Megállapítottam, hogy az első években (1979-1984) február végén – márciusban kezdődő diverzitás változások 1985-től korábbra tevődnek át. Ezt akár a klímaváltozás korai jelként is értelmezhető. Több globális felmelegedéssel foglalkozó tanulmány is a fitoplankton növekedésének korábbi beindulását jósolja (Flanagan et al. 2003, Wiedner et al. 2007), amely esetlegesen okozhatja a diverzitás korábbi növekedését is, amennyiben a kora tavaszi gyarapodás nem egy vagy kevés számú faj növekedésében nyilvánul meg. A diverzitás indexek maximumai is a vizsgálat utolsó éveiben jellemzőek. Ez a jelenség az utolsó évek csökkenő össz-biomassza értékeivel magyarázható, amely a domináns fajok jelentősebb visszaszorulása következtében történt.

A mennyiségi adatok adatmátrixán és azok transzformált értékeit tartalmazó mátrixon végzett többváltozós elemzések különböző eredményeket produkáltak. Az adattranszformáció nélküli mennyiségi adatokkal végzett ordináció és hierarchikus osztályozás eredményeit a domináns fajok mennyiségi viszonyai alapján értelmezni lehet. Az osztályozás során éppen a domináns fajok mennyiségi túlreprezentáltsága lehet az oka annak, hogy nem sikerült egyértelmű időbeli mintázatokat elkülöníteni.

A logaritmikusan transzformált adatok többváltozós elemzése során az időbeli mintázatok egyértelműbben felismerhetővé váltak. A vizsgált időszakban megmutatkozó időbeliség (egymás után sorban következő évek az ordinációs síkon, kivéve az egy csoportba tömörülő '90-es éveket) egy fokozatosan változó környezeti háttérváltozó létét valószínűsíti. Ez a jelenség, de főleg az 1979-1980 időszak elkülönülése az 1991-2002 időszaktól leginkább a tápanyagterhelés mértékében megfigyelhető változásokkal értelmezhető. A PO₄-P terhelés fokozatos csökkenése, valamint az 1990 és 1991 között észlelt ugrásszerű letörése a 16. ábrán is egyértelműen látszik. Másrészt a

rendszerelváltás környékén tapasztalható tápanyagterhelés csökkenéséről számos publikációban találunk utalásokat (Schreiber et al. 2005, ICPDR 2005, Csathó et al. 2007). Ebben az időszakban általánosságban a szennyezőanyag terhelés mintegy 1/3 részére csökkent, amely a gazdasági recesszióknak és az ipari és kommunális szennyvíztisztító kapacitások belépésének ill. intenzifikálásának tulajdonítható (Horváth & Bartalis 1999). A rendszerelváltás környékén észlelt letörés mellett az éves átlag ortofoszfát több évtizedes, csökkenő trendjéről ugyancsak találunk publikációt. Horváth és Bartalis (1999) megállapította az ortofoszfát egyértelműen csökkenő tendenciáját a Duna Rajka és Szob közötti szelvényében. Az általuk vizsgált, 1977-1997 időszakban a PO_4 terhelés 40 ezer t a^{-1} -ről megközelítőleg 1/3 részére csökkent. Ez a hosszú-távú csökkenés csak a bösi vízerőmű üzembe helyezését követő időszakban (1992. október – 1996. október) nem jellemző, amikor éppen az algák számára közvetlenül hozzáférhető reaktív ortofoszfát töménysége növekedett. Ugyanebben az időszakban a tározó hatásának tulajdonítható másik változást is tapasztaltak, nevezetesen a lebegőanyag mennyisége 1993-ban az előző évihez képest felére csökkent. A lebegőanyagban bekövetkező hosszú-távú változásokban ugyancsak trendszerűség ismerhető fel, mert az évszázad elején mért mennyisége az egytized részére csökkent az 1977-1997 évek átlagában (Horváth & Bartalis 1999), amely a Duna ausztriai szakaszán kiépített erőmű-rendszer hordalék-visszatartásának tulajdonítható.

A lebegőanyag csökkenésének, azzal együtt az áttetszőség növekedésének elsősorban pozitív hatása lehet a fitoplankton produkcóra. Ugyanakkor a tározók hatására a planktonikus kovaalgák kiülepedésével az össz-fitoplankton biomasszájának csökkenése is várható. A tározóknak ezt a szerepét a Tiszán is megfigyelték, ahol a nyári fitoplankton 80-90%-át kitevő "planktonikus" kovaalgák a tározóban a 0,4 m/s alá lassuló vízből kiülepedtek, arányuk 20% körülire zuhant. Helyükbe a csendesebb vizekben sikeres, a tározóterekben elszaporodó Cryptophyta és zöldalga fajok léptek, melyek azonban messze nem tudták kompenzálni a kovaalgák kiülepedéséből adódó biomassza veszteséget. Így azután a biomassza a nagy- és kisvízi időszakban egyaránt tetemesen csökkent (Istvánovics et al. 2010). Mindezek alapján sejthető, hogy a tápanyagterhelés változásai mellett az 1992-ben elkészült dunacsúnyi tározó hatására bekövetkező változások is összefüggésbe hozhatók a megfigyelt csökkenő fitoplankton trenddel.

6.2. A DPGM és szubmodelljei eredményeinek megvitatása

A DPGM alapmodell megmutatta, hogy pusztán a hőmérséklet napi alakulása alapján – de figyelembe véve a megvilágítást is korlátozó tényezőként – a fitoplankton biomasszában megfigyelhető éven belüli és évek közötti változások nagy vonalakban leírhatók (Sipkay et al. 2010a; 2010b; 2010c). A modell az éven belüli változásokat néhány kivételtől eltekintve jól követi. A 24 éves időszak első felének rendszeres alulbecslései és az utolsó négy év – előzőnél kisebb mértékű – felülbecslései egy vagy több, hőmérséklettől eltérő környezeti háttérváltozóban bekövetkező drasztikus változásra utalnak. Igaz, hogy a vizsgált időszakban a Duna vizének átlaghőmérséklete kis mértékű ingadozást mutatott, szembetűnő növekedés nem volt kimutatható (Tóth 2007). Továbbá a vízhozamokban is 4-6 évente jelentkező ciklusok figyelhetők meg, az ilyen ciklusokban bekövetkező nagy vízhozamok maximuma kis mértékben növekedett (Verasztó 2010). De a fitoplankton biomasszában ez idő alatt megfigyelhető, drasztikus, trendszerű változás és a kiugró értékek ezekkel a jelenségekkel önmagukban nem magyarázhatók.

A fitoplankton biomassza szezonális dinamikájának modellezésekor általában figyelembe veszik a tápanyagokat, még akkor is, ha a felmelegedés hatásainak vizsgálatát helyezik középpontba (pl. Mooij et al 2007; Malmaeus & Håkanson 2004; Hassen et al. 1998; Komatsu et al. 2006). A DPGM megalkotásakor ettől eltekintettem, mert a Dunában – több nagy folyóhoz hasonlóan – a szerves tápanyagoknak nincs olyan jelentős limitáló szerepe, mint a tavakban, egyrészt azért, mert a rendelkezésre álló hasznosítható fény sokkal előbb limitál, másrészt pedig az algák számára tápanyag-túlkínálat jellemző (Kiss 1994, Kiss et al. 2007a). A Duna fitoplanktonjának 1970-es évek környékén megfigyelhető egyértelmű mennyiségi növekedése alapvetően a folyó fényklímájának változására vezethető vissza. Ugyanis a korábbi időszakok (1950-es, 1960-as évek) tápanyagkínálata is bőségesen elegendő lett volna a maihoz hasonló trofitási szint kialakulásához (Kiss 1994). Egyedül a folyó fényklímája, illetve az azt döntően alakító lebegtetett hordalék mennyisége változott jelentősen a hatvanas évek közepe óta, az akkortól nagy lendületet vett vízlépcső építési programok hatására. A tározókban az áramlási sebesség csökken, a lebegtetett hordalék egy része kiülekszik. Ennek következtében a hetvenes évek végére a lebegtetett hordalék mennyisége csökkent, a fényáteresztés mértéke értelemszerűen javult. Ez járult hozzá a fitoplankton mennyiségének jelentős növekedéséhez. (Kiss 1994, 2007).

A rendelkezésre álló 24 év során a tápanyagterhelés mértéke trendszerűen változott (Behrendt et al. 2005; Horváth & Bartalis 1999; Varga et al. 1989). A tápanyagok szintjében bekövetkezett változások mellett a folyó fényklímájában nem történt drasztikus változás, amely a csökkenő fitoplankton biomasszára magyarázatot adna. Így feltételezhető az is, hogy a Dunában megfigyelhető tápanyagterhelés hosszú idejű változása – annak ellenére, hogy többnyire tápanyag-túlkínálatról beszélhetünk – mégis befolyással lehet a fitoplankton biomasszára. Az nem állítható,

hogy a fitoplankton biomassa hosszú-távú mintázatának és csökkenő trendjének kialakításában a legfőbb okot a tápanyagterhelés változása jelenti. E tekintetben az időbeli cönológiai mintázatelemzés és a modellezés eredményei pusztán arra mutattak rá egyértelműen, hogy egy hőmérséklettől független ismeretlen környezeti háttérváltozó (vagy háttérváltozók csoportja) fontos szerepet játszhat a mennyiségi változások alakításában. Azt viszont már állíthatjuk, hogy a $\text{PO}_4\text{-P}$ adatsorral kifejezett tápanyagterhelés változása mutatja a leghatározottabban azt a trendet, amely a fitoplankton biomassa maximumaiban és az időbeli cönológiai mintázatban is megjelenik. Feltételezhető, hogy más környezeti változók esetén is felismerhető lenne ez a trendszerűség, amely változókról azonban nem rendelkezünk megfelelő adatsorral. A vizsgált időszakban a Duna állapotban zajló változást jelzi a $\text{PO}_4\text{-P}$ adatsorban is megmutatkozó trend. Az állapotváltozásban a nyolcvanas-kilencvenes évek fordulóján történhetett leghatározottabb átalakulás. Ez alapján a korábbi (1979-1990) évek állapota magasabb tápanyagterheltséggel, a későbbi (1991-2002) évek pedig alacsonyabb tápanyagterheltséggel jellemezhető. Ezen két állapothoz a DPGM két verziója („szubmodellje”) párosítható.

A DPGM két szubmodellje tehát két eltérő környezeti állapotra vonatkozik, amely állapotok leginkább a tápanyagterheléssel hozhatók összefüggésbe. Nem zárható ki az sem, hogy az év nagy részében jellemzően túlkínálatban lévő tápanyagok szintje (alapvetően a foszforterhelés mértéke) mégis elsődleges szerepet játszhat a fitoplankton biomassa trendjének alakításában. Több szerző is azon a véleményen van, hogy a Dunában a foszfor gyakran korlátozhatja a fitoplankton biomasszáját, amiben szerepet játszhat annak az 59 tározónak az ülepítő (a fényviszonyokat javító) és tartózkodási időt növelő hatása, amely a felső 1000 km-es szakaszon épült (Kiss 1994, ICDRP 2005, Dokulil 2006). Alacsonyabb tápanyagterhelés esetén, rövidebb időszakokban nagyobb eséllyel fordulhatnak elő olyan állapotok, amikor a tápanyagok már nem állnak korlátlan mennyiségben a fitoplankton rendelkezésére. Ilyen módon a későbbi (1991-2002) időszakban a tápanyagok időszakos limitációja is elképzelhető, ezáltal a tápanyagok akár közvetlen befolyásoló tényezőt is jelenthetnek számukra (időszakosan megszűnhetnek „túlkínálatban” lenni).

A tápanyagterhelés feltételezhető hatása mellett a legvalószínűbb magyarázat a Duna vízhozamában bekövetkező változásokra vezeti vissza a megfigyelt trendet, mert a vízhozam-változások szerepet játszhatnak fitoplankton biomassa alakulásában (Kiss et al. 2007a). Kiss (1997) az éves átlagos algaszám és az átlagos vízhozam alakulása között, az 1979-1996 időszakban negatív összefüggést sejtett. A szerző vizsgált időszakban, az éves átlagos algaszám mennyiségeire illesztett görbével éppen ellentétes irányú görbét illesztett az éves átlagos vízhozam értékekre. Az éves átlagos algaszám adatokra illesztett görbe szabályos periodicitásra utal, egy-egy 1983-as és 1992-es maximummal és három minimummal (1980, 1988, 1995). A vízhozam-változásokban szintén felismerhető egy hasonló, de ezzel ellentétes lefutású periodicitás. Amikor tartósan kis

vízhozamú a folyó, akkor alakulhat ki olyan kedvező helyzet (kis áramlási sebesség, kedvező fényklíma), hogy a fitoplankton elérje éves maximális egyedszámát. Ezért érthető, hogy kis átlagos éves vízhozamú években magas átlagos algaszám tapasztalható. Ez a jelenség jó magyarázatot adhat a több éves periódusokban megjelenő magasabb, vagy alacsonyabb éves átlagos fitoplankton mennyiségekre.

Az MTA ÖBKI MDÁ adatbázisának vízhozam adatai alapján az általam is vizsgált, 1979-2002 időszakban vízhozamok változásaiban a 4-6 évente jelentkező nagy vízhozamok maximuma kis mértékben növekedett, amely alapján a 24 év során, 4-6 évente tapasztalható alacsonyabb fitoplankton abundancia lenne várható. Azonban az a határozott trend, amely az időszak első felében igen magas, hőmérséklettől függő modellel nem követhető fitoplankton mennyiségeket eredményez, míg az időszak utolsó éveire határozottan alacsonyabb értékeket produkál, önmagában (teljes egészében) nem magyarázható a vízhozam-változások periódusaiban megfigyelhető változásokkal.

Az egyes, kiugróan magas fitoplankton biomassa értékek esetén nem hagyhatjuk figyelmen kívül a hosszan tartó kisvizes időszakok hatásait sem. Tartósan kisvizes időszakban a környezeti feltételek kedveznek a fitoplankton tömegprodukció kialakulásának (lassabb áramlás, kedvezőbb fényviszonyok), ilyen esetben bekövetkező lokális emelkedés a tápanyagterhelés mértékében drasztikusabb hatással lehet a fitoplankton mennyiségre, mint ugyanaz az esemény nagyvíz idején. Mindez azt mutatja, hogy a fitoplankton biomassa maximumainak alakításában egymással összefüggő háttér folyamatok is szerepet játszhatnak.

Elméletileg a trendet okozhatja az algák szaporodását gátló anyag fokozatos erősödése is, vagy bármilyen antropogén szennyezés, amely számos folyón jelentős változásokat produkál alga közösségekben (Barinova et al. 2008), de a megfigyelt fitoplankton biomassa trendjével jól egybevághó adatsort erről nem találtunk a Duna vízkémiájának hosszú idejű adatsorai alapján (Tóth 2007).

Azonban a rendelkezésünkre álló hosszú idejű vízkémiai adatsorok alapján leginkább a $\text{PO}_4\text{-P}$ koncentrációval kifejezett tápanyag-túlkínálatban látható drasztikus változások adnak elfogadható magyarázatot a kérdéses jelenségre. Mindezt a fitoplankton adatbázis alapján készült időbeli cönológiai mintázatok eredményei is jól alátámasztják (15. ábra), ahol a tápanyagterhelés mértékében bekövetkező váltás jól egyezik az ordinációs síkon megfigyelt nagy csoportok elkülönülésével. Feltételezve, hogy a vizsgált dunaszakaszcso jelentős tápanyag-túlkínálattal jellemzett állapota más környezetet jelent a fitoplankton számára, mint a kevésbé drasztikus tápanyagterheléssel jellemzett állapot, pusztán a hőmérsékleti változások alapján is sikerült jobban illeszkedő modellt létrehozni anélkül, hogy új – tápanyagtól függő – paramétert illesztettem volna a

modellbe. Az eredmények alapján a fitoplankton számára a $\text{PO}_4\text{-P}$ koncentráció eltéréseivel jellemzett eltérő környezeti állapotok valóban más környezetet jelentenek, amelyek során a fitoplankton közösség más-más módon reagál a felmelegedésre.

A vizsgált időszak 1990. évben való látványos kettéválása egybevág Magyarország fontos történelmi eseményének, a rendszerváltásnak gazdasági és környezeti következményeivel. Ugyanis a szocialista nagyipar hatására a Dunába kerülő lokális szennyezések mértéke az ipar gyors leépülésével jelentősen csökkenhetett. Becslések szerint a Duna vízgyűjtőjén 40-50%-kal csökkent a tápanyag kibocsátás a rendszerváltást követő általános gazdasági visszaesés és a csatornázás-szennyvíztisztítás rohamos fejlődése miatt (Schreiber et al. 2005, ICPDR 2005, Csathó et al. 2007). Nem véletlen, hogy a rendszerváltást megelőző időszakban sokkal magasabb fitoplankton maximumok voltak jellemzők, amelyeket a modell nem tudott követni. A következő (rendszerváltás utáni) időszak legmagasabb fitoplankton biomassa értékeit – pusztán a hőmérséklet alapján – a DPGM le tudta írni.

A DPGM-sAB modell három eltérő típusú indikátorcsoport esetén mutat jó korrelációt. Az első típusba azon „mennyiségi” indikátorok sorolhatók, amelyek az évenkénti összes biomassa mennyiségét fejezik ki, vagy az egy évben vett összes minta átlagával, vagy a hónapokra átlagolt értékek összegével. Ide sorolhatók még a maximum mértékére vonatkozó indikátorok is (maximális biomassa érték az évben, vagy a legmagasabb havi átlagos biomassa érték).

A második csoportot a fenológiai indikátorok jelentik. Ilyen a tavaszi fitoplankton gyarapodás kezdetével magyarázható indikátor, amely az összeggörbe esetén mutatja meg a 10 % elérésének időszakát. Szintén a fitoplankton tavaszi fellendülésével magyarázható a 25 % elérésének időszaka is, amely esetben szintén jó korreláció tapasztalható. Az 50 % elérésének időszaka pedig az egy éven belül jellemzően kettő, vagy több csúcsot produkáló fitoplankton fejlődésének kiteljesedését is jobban jelzi, mint ha pusztán az éven belüli maximális biomassa érték bekövetkezésének időpontját vennénk.

Az indikátorok harmadik csoportjának tekinthetők az egyes évszakok, ill. egyes hónapok mutatói. Az ismertetett indikátorok jól alkalmazhatók a modell klímaváltozási scénáriók adatsoraira futtatásakor is.

A DPGM-sAB a hőmérséklet napi alakulása alapján, elhanyagolható hibák mellett képes a fitoplankton szezonális dinamikáját leírni, két eltérő tápanyag-terheltséggel jellemezhető alapállapotot megkülönböztetve. Ezáltal a modell alkalmas lehet arra, hogy klímaváltozási scénáriók hőmérsékleti adatsorainak felhasználásával predikciókat tegyünk a dunai fitoplankton közösség jövőbeli alakulásának várható irányairól. A bemenő paraméterekhez a léghőmérsékleten kívül nem szükségesek egyéb környezeti napi adatsorok. A modellező kutatásokban legalapvetőbb

problémát az adathiány, ill. az adatok elérhetősége okozza (Porter et al. 2005), amely megállapítás a klímaváltozás szempontjából is releváns eredményeket produkáló modellek eseteiben különösen igaznak bizonyul (Sipkay et al. 2009b). Egyrészt a meglévő adatok hozzáférhetősége sok esetben problémákba ütközik, másrészt a különféle vizek hosszú idejű adatsorai sokszor nem ugyanolyan metodológia alapján születtek. Ráadásul az összetett modellek sok olyan adatot is igényelnek, amelyek számos vízterület esetén hiányoznak. Az esetek nagy részében ez az oka annak, hogy az általános jelenségeket leíró modellrendszerek mégsem alkalmazhatók számos fontos vízi élőhelyen. Így a napi hőmérsékleti adatokon alapuló, egy dunai algaközösség szezonális dinamikáját leíró taktikai modell felhasználása a globális felmelegedés vizsgálatában viszonylag egyszerűen és eredményesen véghez vihető.

6.3. A felmelegedés hatásainak vizsgálatát célzó esettanulmányok eredményeinek megvitatása

A klímaváltozási scenáriók adatsoraira futtatott modell eredményei nehezen értelmezhetők. A **Max Planck Institute** adatsorait felhasználva nem fogalmazhatunk meg határozott állításokat a jövőben várható változásokról. Amennyiben szignifikáns eltéréseket tapasztalunk a szubmodellek bázisidőszakra („kontroll”) és 2070-2100. időszakra vonatkozó adatsorai között, akkor a különbség az esetek jelentős részében a szubmodellek közötti eltérésekre vezethető vissza. A magasabb tápanyagterhelést feltételező DPGM-sA magasabb biomasszát produkál, és valamivel később indul növekedésnek. Azonban a magasabb értékekhez rendre kiugróan magas szórások tartoznak, mind a kontroll, mind a scenárió időszakában, amely lényegesen megnehezíti az eredmények értelmezését. A szórások jelentős mértékét az intézet hőmérsékleti adatsorainak ismételési közötti lényegi eltérések okozhatják.

Valamivel több állítás fogalmazható meg a **Hadley Centre** kontrolljának és két scenáriójának hőmérsékleti adataira futtatott szubmodellek esetén. Igaz, ebben az esetben is sokszor a modelltípusok közötti eltérések bizonyulnak meghatározónak, azonban általánosságban azt már állíthatjuk, hogy a DPGM-sA inkább reagál a felmelegedésre, mint a DPGM-sB. A két szubmodell a kontroll időszakok esetében is eltér egymástól: a magasabb tápanyagterhelést feltételező szubmodell az év egészében és minden vizsgált szakában is magasabb biomasszát produkál, azonban később indul fejlődésnek, később éri el a maximumát és az éves összbiomassza 10, 25 és 50 %-át. A felmelegedés hatására ezek a tendenciák megerősobbé válhatnak. Magas tápanyagterhelést feltételezve a modell még nagyobb biomasszákat jósol, a fenológiai jelenségek pedig még hátrébb tolódnak az évben. A DPGM-sB esetén pedig a biomassza további csökkenése is várható. Azonban minden esetben szintén jellemző, hogy igen nagy szórási értékek tapasztalhatók, amelyek nem segítik a határozott kijelentések megerősítését.

A valós és a scenáriók kontrollhoz képest mért emelkedésével növelt hőmérsékleti adatsorokra futtatott modell eredményei alapján az egyes intézetek modellfuttatásait is össze tudjuk vetni egymással, valamint a valós adatokkal. Azonban az eredmények nem szolgáltatnak sok új információt az előzőekhez képest. Állíthatjuk, hogy a DPGM-sA inkább reagál a felmelegedésre, mint a DPGM-sB, amely leginkább a biomassza növekedésében érhető tetten. Éppen a szórások igen nagy mértéke lehet az oka annak, hogy kevés szignifikáns eltérést sikerült kimutatni a Tukey tesztben az egyes párosítások között. Az év egyes szakaszait megvizsgálva – eltekintve a sok esetben hatalmas szórásoktól – inkább növekedés valószínűsíthető, és inkább a DPGM-sA esetén. A valós adatokra futtatott szubmodellek nem térnek el egymástól, az átlagok alapján azonban hasonló jellegzetességeket figyelhetünk meg, mint a korábbi példák kontroll időszakai esetén. A DPGM-sA kevéssel nagyobb biomasszát produkál és kis mértékben később indul fejlődésnek. Ezek – a valós hőmérsékleti adatok esetén még alig észrevehető – eltérések erősödhetnek fel a felmelegedés

hatására. Amíg a valós adatokra futtatott modellek esetén nem jellemzőek a kiugró szórások, addig a jövőre vonatkozó adatsoroknál újra igen nagy mértékű szórásokkal találkozunk. Mindez megerősíti azt a feltételezést, hogy az egyes intézetek ugyanarra az időszakra vonatkozó hőmérsékleti adatsorai (azaz: ismétlései) között túlságosan nagy eltérések vannak. Mindez az egyes intézetek scenárióinak korlátozott alkalmazhatóságára hívja fel a figyelmet.

A **lineáris hőmérsékletemelés** hatására már egyértelműbb megállapításokat tehetünk. Továbbra is jellemző, hogy a szubmodellek sok esetben szignifikánsan eltérnek egymástól, míg a felmelegedés hatására – különösen a DPGM-sB esetén – kevesebb a drasztikus eltérés. A DPGM-sA egyértelműen érzékenyebben reagál a felmelegedésre. A lineáris hőmérsékletemelés alapvetően csak magas tápanyagterhelés mellett van jelentős hatással, és a biomassza mennyiségét érintő változások valószínűsíthetők, különösen a legmagasabb produktót jelentő nyári időszakban. Alacsonyabb tápanyagterhelés esetén a felmelegedés nem okoz szignifikáns eltérést egyik indikátor esetén sem.

A szubmodellek közötti eltérések ugyancsak jelentősnek bizonyulnak. A fenológiai indikátorok esetében különösen jellemző, hogy a szubmodellek közötti eltérések a szignifikánsak. Ebből arra lehet következtetni, hogy a tápanyagterhelésben tapasztalható különbségekre visszavezethető eltérő környezeti állapot szabja meg a dunai fitoplankton szezonális időzítésének („seasonal timing”) felmelegedésre adott választát. Mindezek alapján megerősíthető az az állítás, miszerint a tápanyagterhelés mértéke jelentősebb befolyásoló tényező a felmelegedésnél. Továbbá a felmelegedés hatása sokkal drasztikusabb a tápanyagban gazdag környezetben. Mindez a folyók tápanyagterhelésének fokozott veszélyére hívja fel a figyelmet. Hasonló következtetésre jutott Christoffersen et al. (2006) is édesvízi piko- és nanoplankton vizsgálatai alapján, ahol a tápanyag mennyisége a felmelegedés hatásainál jóval erősebb faktornak számított.

A fenológiai indikátorok alapján a tápanyagban gazdag környezetben a felmelegedés hatása olyan módon vázolható, hogy a maximumát a fitoplankton nagyjából ugyanakkor éri el, mint jelen körülmények között, de az éves termelés 10 és 25 %-át később. Tehát később indul fejlődésnek, de onnantól kezdve gyorsabban gyarapodik. Ha ehhez hozzávesszük, hogy magasabb maximumokat ér el, és különösen nyáron jóval magasabb biomassza várható, mint a jelenben, akkor méginkább kihangsúlyozódik a gyarapodás felgyorsulásának lehetősége. A tavaszi indikátor szerint a felmelegedés nem lehet számottevő hatással a korai biomassza mennyiségre, de a márciusi értékek tekintetében sokkal inkább csökkenés várható a jelenre vonatkozó adatokhoz képest. Nyáron és júliusban pedig a biomassza jóval magasabb lehet. Mindezek alapján elmondható, hogy magas tápanyagterhelés mellett a felmelegedés meglepő módon ugyanolyan, vagy még alacsonyabb korai biomasszát eredményez, majd – később, mint a jelenben – sokkal gyorsabb, csaknem robbanásszerű gyarapodásnak indul a fitoplankton és jóval magasabb biomassza maximumokat ér el a nyári

időszakra.

Mivel a felmelegedés a havi és éves maximumok értékének növekedését jelzi, de egyre nagyobb szórásokkal, arra következtethetünk, hogy a nagy fitoplankton maximumok megjelenésében a felmelegedéssel egyre nagyobb évek közötti változatosság, „kiszámíthatatlanság” lehet jellemző.

A **földrajzi analógiákon** alapuló esettanulmány eredményei megerősítik a korábbi megállapításokat, és leginkább a lineáris hőmérsékletemelés alapján levont következtetéseket. Ugyanis csak a DPGM-sA esetén tapasztalhatunk a legtöbb indikátor esetén szignifikáns eltéréseket, és a határozott eltérések a Budapesttől legtávolabbi, legmelegebb klímával jellemezhető városok adataiban (Tunisz, Algír, Kairó) tapasztalhatók. Ezek alapján a felmelegedés csak magas tápanyag túlkínálatot feltételezve okoz jelentős változást a fitoplankton biomasszájában és fenológiai folyamataiban, a változások iránya pedig a biomassza határozott növekedésében nyilvánul meg, különösen nyáron. A tavaszi időszakban nem tapasztalunk lényeges változásokat a biomassza mennyiségében. Azonban a fitoplankton biomassza valamivel később indul erős gyarapodásnak (később éri el az éves mennyiség 10 %-át).

A felmelegedés hatásainak vizsgálatát célzó **három esettanulmány** (három „kísérlet”) alapján a leghatározottabban a környezeti háttérváltozó meghatározó szerepét emelhetjük ki, amelyet a tápanyag-túlkínálat alapján magyaráztunk. Az eredmény logikailag könnyen értelmezhető. Számos szerző szerint a hőmérséklet hatását legjobban a tápanyagok felvételének a befolyásolásán keresztül lehet mérni (Li 1980, Rhee & Gotham 1981, Mechling & Kilham 1982). A globális felmelegedés közvetetten hatást gyakorolhat a belföldi vizek trofikus állapotára és a primer produkcióra (Lofgren 2002). A bakteriális metabolizmus, a tápanyag körforgásának rátája és az algák mennyiségi növekedése a hőmérséklet emelkedésével fokozódik (Klapper 1991). A modelleket felhasználó publikációk jelentős része szintén a fitoplankton abundancia növekedését jelzi a felmelegedés hatására, legtöbbször a trofitás emelkedésén keresztül (Mooij et al. 2007, Elliot et al. 2005, Komatsu et al. 2007). Ezen megállapítások egybevágnak a jelen dolgozat felmelegedés hatásait vizsgáló esettanulmányainak eredményeivel, azonban csak rendkívül magas tápanyag-túlkínálat mellett. Magas tápanyagterhelést feltételezve a DPGM alapján is olyan válaszokat produkál a fitoplankton, amely az eutrofizációhoz hasonlítható, lényegesen magasabb nyári biomasszát eredményezve. A felmelegedés tehát az eutrofizáció hatását megsokszorozza, felerősíti. Eredményeim tehát megerősítik azon nemzetközi megfigyeléseket és elképzeléseket, miszerint a felmelegedés az édesvízi ökoszisztémák eutrofizációját fokozza (McKee et al. 2003; Van de Bund et al. 2004; Christoffersen et al. 2006). Eredményeim alapján alacsonyabb tápanyagterhelés esetén a felmelegedés hatása a fitoplankton biomasszára közel sem olyan drámai. Az eutrofizáció hatásaihoz hasonló válaszreakciók kiváltásához (pl. a nyári fitoplankton biomassza növekedése) az is elegendő, hogy a tápanyag-túlkínálat viszonylag magas (az 1979-1990 évekre jellemző) értékekkel legyen

jellemezhető, de onnantól kezdve a tápanyagterhelés növekedése nélkül, a klímaváltozás hatására fokozódhat a fitoplankton biomassa növekedése. Ezek alapján arra következtethetünk, hogy ha a felmelegedés mellett a tápanyagterhelés is növekszik, akkor egészen drámai változások várhatók a Duna fitoplanktonjában és azon keresztül a dunai élővilágban.

A fitoplankton biomassa korai mennyiségi gyarapodásának időzítésében várható változás iránya első látásra nem tűnik könnyen értelmezhetőnek. Ugyanis a felmelegedés hatására azt várnánk, hogy a gyorsabban melegedő vízben hamarabb induljon fejlődésnek a fitoplankton. A jelenség azonban a nyári magas biomassa értékekkel is magyarázható. Ugyanis elképzelhető, hogy a fitoplankton a melegebb környezetben ugyanolyan sebességgel, nagyjából hasonló biomassa mennyiséget produkálva növekszik, mint alacsonyabb hőmérséklet esetén, azonban jelentősen magasabb nyári biomassa értékeket ér el. Ebből adódóan az éves összbiomassa 10 %-a egy jelentősen magasabb érték lesz, mint alacsonyabb hőmérséklet esetén, amelyet a fitoplankton értelemszerűen később ér el. Amennyiben ez a forgatókönyv teljesül, úgy az várható, hogy a jelenlegihez hasonló intenzitású tavaszi gyarapodás után a nagyon magas hőmérsékletekkel jellemezhető nyári időszakban sokkal intenzívebb növekedés indulhat a mai viszonyok között nem tapasztalt nagyságú értékek irányába. Ezt támasztja alá az a tény is, miszerint a tavaszi időszakban mért mennyiségeket tekintve viszonylag kevés szignifikáns eltérést tapasztalunk, ellenben nyáron mutatkoznak a legdrasztikusabb változások. A szakirodalomban fellelhető más munkák esetén azonban nem csak a nagy abundanciájú nyári időszakban mutatkozik meg a felmelegedés drasztikus hatása, hanem már a szezon elején is. Például Elliott et al. (2005) egy angliai víztározón készített modellje esetén a jövőben a tavaszi alga növekedés fokozottabb, de a nyári nagy abundanciájú fitoplankton együttesek hamarabb visszaszorulnak a fokozódó tavaszi vízvirágzás okozta tápanyaglimitáció miatt. Több tanulmány is korábbi maximumokat prediktál az alga biomasszában, ami általában a biomassa növekedésével jár együtt (Flanagan et al. 2003), különösen a téli félévben (Thackeray et al. 2008). A felmelegedés hatása különböző fitoplankton csoportok esetén alapvetően eltérő lehet. De Senerpont Domis et al. (2007) mikrokozmosz kísérleteiben vizsgált fitoplankton csoportok tavaszi szukcesszionális sorrendjét nem változtatja meg a felmelegedés, de ugyanezt jósolja Adrian et al. (1999) is. A kora tavaszi kovaalga csúcsot követik a zöldalgák, majd a cianobaktériumok. Azonban De Senerpont Domis et al. (2007) tanulmányában a felmelegedés legerősebben a szezonális szukcesszió során legkésőbb megjelenő cianobaktériumokra hat, azok fokozott mennyiségi növekedését eredményezve. A szerzők eredményei alapján hasonló változások sejthetők a felmelegedés hatására a DPGM alapján felvázolt éven belüli növekedés lefutásához, egy egészen más fitoplankton közösséget modellező mikrokozmosz kísérlet alapján.

A cianobaktériumok felmelegedés során várható drasztikus mennyiségi növekedését számos tanulmány is alátámasztja (Adrian et al. 1995, 1999, Weyhenmeyer 2001). Ezen megállapítások azt

mutatják, hogy a DPGM továbbfejlesztése során törekedni kell a valós fitoplankton csoportok elkülöníthetőségére, ill. beazonosíthatóságára.

6.4. Kitekintés

A dunai fitoplankton növekedési modelljének továbbfejlesztése több irányba is lehetséges. Az eddigi tapasztalatok alapján tápanyagok (azon belül az irodalmi adatok alapján legtöbb esetben limitáló foszfor) is befolyásolhatják a fitoplankton biomasszájának alakulását. Ez alapján érdekes kísérlet lehet egy foszforszinttől függő komponens beépítése a modellbe. Minthogy a foszfor mennyiségéről napi adatok nagy valószínűséggel a későbbiek során sem érhetők el, így a napi értékek felhasználása nélkül alapvetően kétféle irányban történhet meg a komponens beépítése. Az egyik lehetőség a foszforszintre illesztett modell, amely napi adatokat produkál, így azon napok során, ahol mért adat nincsen, a foszformodell produkál napi értéket. A másik lehetőség különböző terhelési szintek elkülönítése, amely korrekciós faktorként befolyásolja a fitoplankton biomasszájának növekedését. Így nem szükséges egyes napokat jellemezni, elegendő meghatározott hosszúságú időszakokat elkülöníteni. Amint a tápanyagfüggés modellbe építése sikeresen megtörtént, egy újabb problémát jelent a klímaváltozási scenáriók felhasználása. Ez esetben a foszforterhelés változásaira scenáriók létrehozása lehetséges, amelyek hatásait a hőmérséklet változásainak hatásaival együtt lehet vizsgálni.

A folyó kutatás alapvető eredményei alapján azonban nem a tápanyagok szintje lehet a döntő a fitoplankton biomassza alakításában, még abban az esetben sem, ha esetenként befolyással bír. Ezért a fentebb vázolt kísérlet nem tekinthető minden tekintetben megalapozottnak.

Számos olyan – a fitoplankton szempontjából lényeges – tényező létezik, amelyről vagy nem rendelkezünk kellő mennyiségű és minőségű adattal, avagy az adatok elérhetősége problémás. A ténylegesen elérhető fény mennyisége ugyanis nem csak a nappalok hosszabbodásától, illetve a napsugárzás beesési szögétől függ, hanem a folyó zavarosságától, a lebegtetett hordalék mennyiségétől, szélsőséges esetekben a fitoplankton önárnyékoló hatásától is. Ezen jelenségek kapcsán is felmerül az áradások szerepe, amely esetben nem pusztán a vízhozamok növekedése tapasztalható, hanem a zavarosságé is. A rendelkezésre álló vízhozam adatokat – a korábban említett, kisvizes időszakokkal összefüggésbe hozott magasabb algaszámok mellett – ezért is célszerű lehet felhasználni a DPGM fejlesztésében, azonban a felhasználás módjához további vizsgálatok szükségesek. A modellt olyan módon kell összefüggésbe hozni a vízhozamokkal (azok napi értékével, vagy bizonyos – meghatározott hosszúságú – időszakok átlagával), hogy a „relatív” hosszan tartó alacsony vízhozam (bizonyos érték alatt) serkentő hatást gyakoroljon a fitoplankton biomasszára, az áradások pedig (a vízhozamok, meghatározott érték felett) drasztikusan

csökkentsék a biomasszát. A felmelegedés és vízhozamok változásainak kapcsolatára azonban egy hidrológiai modell lenne szükséges, annak fejlesztése nélkül ugyancsak az eltérő, lehetséges irányok néhány a esetét tartalmazó szcenárió létrehozásával tudunk csak predikciókat megfogalmazni.

Szintén értékes irányzat lehet a léghőmérséklet vízhőmérsékletet befolyásoló hidrológiai modelljének kidolgozása, amely lehetővé tenné, hogy a modellt közvetlenül vízhőmérséklet adatokra illesszük (amennyiben napi vízhőmérsékleti értékek elérhetők lesznek) és a fitoplankton modellt ezen kapcsoló modellen keresztül futtassuk klímaváltozási szcenáriók hőmérsékleti adataira.

A DPGM-be való további környezeti tényezők beépítése nélkül is jelentős előrelépés lehet az egyes elméleti populációk megfeleltetése a valós fitoplankton taxonok kombinációinak. Amennyiben ez egyáltalán lehetséges, úgy egy jelentősen informatívabb modell fejleszthető. A rendelkezésünkre álló, igen hosszú adatsor taxonómiai felbontása is kiemelkedőnek tekinthető, így az ebben rejlő lehetőséget mindenképpen érdemes kiaknázni.

Minthogy a fitoplankton mintavételezések 2002-ben nem értek véget, a következő évek feldolgozása és modellbe építése szintén egy újabb fejlesztési lehetőséget jelent. Amennyiben a DPGM újraillesztése megtörténik (akár a jelenlegi, akár annál hosszabb adatsor felhasználásával), a rendelkezésre álló környezeti adatok alapján az összes megvalósítható elképzelés modellbe integrálására célszerű kísérleteket tenni. Az eddig felsorolt fejlesztési elképzelések mellett a fitoplankton funkcionális csoportokra való szétbontása egy rendkívül kedvező lehetőséget jelentene a modellezés fejlesztésében is. Az egyes funkcionális csoportok külön modellezve nagy valószínűséggel jobban leírnák az összes fitoplankton szezonális dinamikáját is, amellet a klímaváltozás hatásait is részletesebben lehetne elemezni.

Érdekes kihívást jelent a DPGM esetén is a táplálékhálózati kapcsolatokon alapuló modellrendszer felállítása, amelyben a fogyasztó szervezetek dinamikáját is integrálni lehetne (elsősorban a szűrőgető kagylókra és a zooplankton bizonyos csoportjaira fókuszáltn). Ezt az irányt nehezíti, hogy a fogyasztó szervezetekről nincsen a fitoplankton adatbázissal összevethető hosszúságú és felbontású, megfelelő adatsor, valamint a táplálkozási összefüggések részletesebb megismerése és modellbe építése egy olyan irányzatot jelent, amely csakis több kutató sikeres együttműködésén és több éves munkáján alapulhat.

7. ÖSSZEFOGLALÁS

Magyarországon, Gödnél, hetes gyakorisággal gyűjtött, 24 év hosszúságú fitoplankton adatsor mintegy 528 taxont tartalmaz. Ezen adatsor alapján elemeztem a dunai fitoplankton mennyiségének, diverzitásának és szezonális dinamikájának hosszútávú változásait. A dunai fitoplankton hőmérséklettől függő taktikai modelljének fejlesztésével a klímaváltozás lehetséges irányainak felvázolására tettem kísérletet.

A fitoplankton mennyisége a vizsgált időszak során csökkenő tendenciát mutat, és a nagyobb algamennyiségekkel jellemezhető időszakok amplitudója is egyre kisebb. Amellett a diverzitásban növekvő tendencia tapasztalható, amelyet leginkább a domináns csoportok egyedszámainak csökkenésével lehet magyarázni. Szintén a domináns taxonok alapján magyarázhatók az időbeli cönológiai mintázatban megfigyelhető trendek. A logaritmikusan transzformált adatok alapján végzett többváltozós elemzések eredményeiben a hosszútávú időbeli változások jól tetten érhetők, amelynek alapján a 24 éves időszak első- (1979-1990) és második fele (1991-2002) egyértelműen elkülöníthető. A kilencvenes évek fordulóján tapasztalható változás leginkább a tápanyagterhelés (foszforterhelés) csökkenésével hozható összefüggésbe.

Napjaink tudományos érdeklődésének homlokterében álló kérdések vizsgálatában, mint amilyen a klímaváltozás várható hatásainak témája, gyakran alkalmaznak ökológiai modelleket. Az igen sok környezeti bemenő paramétert igénylő komplex modellek helyett a taktikai modellezés módszertanát tartom célravezetőnek. Kevés számú befolyásoló tényező alapján kísérlelhető meg a terepi adatokhoz jól illeszkedő modell létrehozása. A dunai fitoplankton monitoring adatbázisát felhasználtuk egy tisztán elméleti alapokra építő stratégiai modell, az ún. TEGM terepi adatokra adaptálására. Az így létrejött Danubian Phytoplankton Growth Model (DPGM) a hőmérséklet napi alakulása alapján képes a fitoplankton biomassa (mg/l) szezonális dinamikáját leírni. A diszkrét időszemléletű, determinisztikus modell a hőmérséklet mellett figyelembe veszi az éven belül változó fényellátottság mértékét is. Az illeszkedés további javításához a 24 éves adatsor két szakaszra bontottam a környezeti háttéradatokat alapján. Az 1979-1990. időszakban jelentősebb a tápanyag-túlkínálat mértéke, mint az 1991-2002. időszakban. Feltételezésem szerint a fitoplankton a két időszakban eltérő módon reagál a hőmérsékletre, így azokra két szubmodellt fejlesztettem: DPGM-sA és DPGM-sB. A szubmodellek egyesítésével a 24 év terepi adataira lényegesen jobban illeszkedő modellt kaptam: DPGM-sAB. A modell jól korrelál a terepi adatokkal az éves összbiomassza, bizonyos fenológiai jelenségek, valamint az év egyes szakaszai jellemzésére kifejlesztett indikátorok esetén.

A felmelegedés hatásainak vizsgálatára három esettanulmányt dolgoztam ki. Az első esetben klímaváltozási scenáriók adatsoraira futtattam a modellt. A felhasznált klímaváltozási scenáriók

7. Összefoglalás

azonban csak korlátozott mértékben alkalmasak a felmelegedés hatásainak vizsgálatára, mert a modell – az esetek döntő többségében – az egyes intézetek adatsorai között nagyobb eltéréseket produkál, mint ugyanazon intézet jövőre vonatkozó scenáriója és a jelen hőmérsékleti állapotokat reprezentáló kontroll adatsora között. A lineáris hőmérsékletemelés hatását is megvizsgáltam, továbbá a földrajzi analógiák alapján Budapesttel analógnak tekinthető városok (amelyek klímája jelenleg hasonlít Budapest XXI. szd. végén várható klímájához) hőmérsékleti adatsoraira is lefuttattam a modellt. A három esettanulmány alapján megállapítottam, hogy a felmelegedés csak erősebb tápanyagterhelés esetén produkál drasztikus változásokat, ami leginkább a biomassza növekedésében nyilvánul meg. Magas foszforterhelést feltételezve drasztikus fitoplankton növekedés várható, amely legerősebben a nyári időszakban nyilvánulhat meg.

8. SUMMARY

The 24 years long data set of Danubian phytoplankton (collected from the Danube River, at Göd, Hungary) contains 528 taxa. Samples were taken weekly between 1979 and 2002. Based on this data set, I analysed the composition, seasonal dynamics and fluctuations in diversity of the phytoplankton. I have tried to reveal the expected effects of climate change by developing the temperature dependant tactical model of Danubian phytoplankton.

A clear decrease in density of the phytoplankton quantity was indicated in the examined period. At the same time I have observed an increased tendency in the phytoplankton diversity. That can be explain by the decrease of dominant species quantity. The observed trends in temporal coenological patterns can be explain based on dominant species too. According to the results of multivariate analysis – that was conducted based on logarithmic transformation of the data – the long-term changes were clearly indicated: The first (1979-1990) and the last (1991-2002) part of the examined period can be clearly separated. Changes of the beginning of the 1990's can be explained by the decrease of nutrient excess.

The expected effects of climate change cannot be studied by empirical approach; however mathematical models are more useful tools for this purpose. The complex models require a large amount of data on environmental parameters. However, there is not enough and adequate information about these parameters. Therefore tactical models are constructed which aims at highlighting the most influential environmental factors (such as temperature), but at the same time a lot of important information is disregarded. Nevertheless, the tactical models could be beneficial if the general functioning of ecosystems is in focus. A „strategic model”, which is considered as theoretical simulation model, the so-called TEGM (Theoretical Ecosystem Growth Model) was adapted to field data from the Danube River (tactical model). The Danubian Phytoplankton Growth Model (DPGM) describes the seasonal dynamics of riverine phytoplankton biomass (mg/l) by using daily temperature data as input parameters. This discrete-deterministic model besides the temperature it also pay attention to the availability of the light. Assuming that the excess nutrients represent a specific environment for phytoplankton, two sub-models were developed, one for the period of 1979-1990 with large nutrient excess (DPGM-sA) and one for the period of 1991-2002 with small nutrient excess (DPGM-sB). The DPGM-sAB portraying 24 years is derived from the combination of two sub-model. The model correlates well with the observed data such as the annual sum of biomass, certain phonological indicators and indicators developed for the description of certain periods of the year.

I have developed three case studies for the examination of the warming effects. In the first case I have run the model based on the series of data of the climate change scenarios. In case of climate

8. *Summary*

change scenarios can be experience higher values compared the observed ones indeed, but not only in case of series of data regarding future (2070-2100) but also in case of the control period (1960-1990). This results draws attention to the constraints of applicability of scenarios. I have also examined the effect of linear temperature rise furthermore I have also run the model based on the temperature data for the cities that are “geographical analogies” to Budapest. (Using geographical analogy we are searching for land areas whose climate at present is similar of the future climate of the study region.) Based on the three case studies I have come to the conclusion that the warming only in case of increased excess nutrient leads to drastic changes which can be seen in the biomass increase especially in the summer months.

9. FOGALMAK ÉS RÖVIDÍTÉSEK

Afotikus zóna: A tavak alsó, át nem világított rétege, ahol a heterotróf élőlények a fotikus zónából ide jutó szervesanyagokat lebontják (bomlás tere).

Algivoria: Algaevés. (Algivor – algaevő).

Aszpektus: A társulások évszaknak megfelelő arculata, amelyet egyes fajok megléte vagy hiánya, az állomány kifejlődésének mértéke jellemez.

Bázisidőszak: Az az időszak, amelyhez viszonyítunk. Jelen dolgozatban használt klímaváltozási scénáriók esetén az 1960-1990 közötti évek hőmérsékleti adatai jelentették azt az időszakot, amelyhez a jövőben várható állapotot hasonlítottuk.

Benton: A víz-szilárd fázis határán élő vízi társulás elnevezése.

Cönológia: Társulástan. A szupraindividuális (szün-) biológiához tartozó tudományág, amely az élőlény együttesek koegzisztenciális állapotának leírásával foglalkozik.

Crustacea: Rákok altörzse. A zooplanktonnak is jelentős részét képezik rákszervezetek, kistrákok, amelyek nagy része a Copepoda (evezőlábú rákok) és Cladocera (ágascápú rákok) rendbe tartozik.

Diverzitás: Biológiai sokféleség.

Endémikus: „Bennszülött” fajok, nagyon kis elterjedési területen élő fajok

Epilimnion: A mérsékelt övi mély tavak felső rétege, amely csaknem egyenletesen képes felmelegedni.

Euplankton: Valódi planktonlények, amelyek egész életüket a vízben lebegve élik le.

Euriterm fajok: Szélsőséges hőmérsékletváltozáshoz alkalmazkodni képes fajok.

Eutrofizáció: A vízben a szervesanyag-termelés mértékét ill. a víz termőképességét a trofitással jellemzik. A tápanyagok mennyisége alapján csoportosíthatók a vizek oligotróf, mezotróf és eutróf osztályokba. A vizekben extrém mértékben felgyorsult tápanyaggazdálkodást nevezzük eutrofizációnak, amelyet általában az ember mezőgazdasági és ipari tevékenységének hatására a vizekbe kerülő foszfor- és nitrogénterhelés vált ki.

Fajegyüttes: Valamilyen szempont szerint, egy élőhelyen együtt vizsgált, változatos összetételű élőlénycsoport (nincsen feltétlenül interakció a tagjai között).

Fenológia: Az élőlények egyedfejlődésében bekövetkező szakaszokat, az ún. fenofázisokat állapítja meg. Növényeknél leggyakrabban megfigyelt fenofázisok: a virágzás kezdete, a teljes virágzás, a termésérés kezdete, stb.

Fitoplankton: Növényi plankton.

Fitobenton: A víz és szilárd fázis határán élő, növényi szervezetekből álló társulás

Fotikus zóna: A tavak felső, átvilágított rétege, az „építés tere”, ahol szervesanyag-termelés folyik.

9. Fogalmak és rövidítések

Földrajzi analógia: Különböző területek hasonlóságán alapuló, az azokat összekapcsoló módszertan

GCM: Globális Légköri (Cirkulációs) Modell (Global Circulation Model)

Habitat: élőhely.

Herbivoria: Növényfogyasztás (Herbivor – növényevő)

Hipolimnion: A mérsékelt övi mély tavak csaknem mozdulatlan, hideg alsó rétege, amelynek hőmérséklete alig változik a vízmélységgel.

Karnivoria: Hús fogyasztás. (Karnivor – húsevő)

Klímaszcenárió, klímaváltozási szcenárió: A jövő egy lehetséges klímáját leíró rendszer, amely nem tekinthető előrejelzésnek

Közösség: Egy élőhelyen élő fajegyüttesek, amelyek tagjai között kapcsolatokat (interakciókat) feltételezhetők.

Limnológia: Az édesvizekkel, mint komplex – fizikai, kémiai és biológiai komponensek kölcsönhatása által létrejövő – rendszerekkel foglalkozó tudomány.

Litorális régió: Az állóvízi élettájak parti része, a parti tájék. Bele tartozik a partszegélyt és az időnként víz alá kerülő partrészt magába foglaló „száraz parti öv” és a szűkebb értelemben vett „parti öv”, amely a magas vízállás vízvonalától kezdve addig terjed, amíg nagytermetű, gyökerező hínárnövényzet terjedni képes.

Makrofiton: Vízi makrovegetáció. Hazánkban teleptestű csillármoszatok, néhány páfrány, zsurló, lombosmoha, májmoha és mellettük zömmel virágos, túlnyomórészt egyszikű növények alkotják (pl. hínarasok, nádasok növényei).

NMDS: „Non-metric multidimensional scaling”, azaz nem metrikus többdimenziós skálázás. Olyan ordinációs módszer, amely a távolságértékek közti különbségeket figyelmen kívül hagyja. Az objektumokat reprezentáló pontokat úgy helyezi el a rendszerint 2 dimenziós térben, hogy a közöttük lévő távolságok sorrendisége a lehető legjobban megközelítse a távolságok eredeti, nagyság szerinti sorrendjét.

Ortofoszfát: (PO_4^{3-}) A víz összes foszfortartalma (TP, total P) oldott (DP, dissolved P) és partikulált (PP, particulate P) frakciókból áll. Az oldott frakció egyik legfontosabb összetevője – a polifoszfátok, szerves kolloidok és alacsony molekulatömegű foszfátészterek mellett – az ortofoszfát.

Pelágikus régió: Az állóvízi élettájak nyílt vízi része, a nyílt vízi táj. A víz alzat nélküli tömege. Mély tavakban felső fedőréteg (epilimnion), váltóréteg (metalimnion) és alsó réteg (hipolimnion) különíthető el függőlegesen, a hőmérséklet alapján jellemezhető rétegzettségnek megfelelően.

Plankton: Egy vízi társulás elnevezése. A vízben lebegő élőlények összessége, amelyek saját mozgása a víz áramlásához képest elhanyagolható.

Protozoon: Egysejtű állati szervezetek.

RCM: Regionális klímamodell (Regional Climate Model)

Stratégiai modell: Valamilyen jelenség összefüggéseinek demonstrációja, tudományos kutatási vagy oktatási esetleg álláspontkifejtési célból előállított modell.

Szimulációs modell: az a modelltípus, amely a vizsgált jelenséghez hasonló viselkedés mutatasára képes, vagyis amikor a modell viselkedési elemei és a valóságos rendszer viselkedési elemei között egyértelmű kapcsolat teremthető. A szimulációs modell tehát nevének megfelelően szimulálja a rendszert.

Sztenoterm fajok: Aránylag szűk hőmérsékleti határok között megélni képes fajok, amelyek lehetnek melegigényesek (politerm) vagy hidegkedvelők (oligoterm).

Szukcesszió: A növénytársulások fokozatos, egy irányba mutató fejlődése.

Taktikai modell: Valamilyen gyakorlati jellegű probléma megoldása kapcsán predikciók (megalapozott jóslatok, prognózisok, előrejelzések) készítése céljából készített modell.

Taxon: Az élőlények egyazon kategóriába sorolt és közös gyűjtőnévvel ellátott fajcsoportja, illetve egy adott faja. A rendszertan hagyományos, alapvető kategóriái – mint az ország, törzs, osztály, rend, család, nemzetség, faj – taxonnak minősül.

Tichoplankton: Nem valódi planktontag. Lehet a vízmozgás következtében a planktonba került fenéklakó, leszakadt élőbevonat, stb.

Zooplankton: Állati szervezetekből álló plankton.

10. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Köszönettel tartozom mindazoknak, akik a dolgozat elkészítésében és az azt megelőző kutatómunkában segítségemre voltak.

Első sorban tisztelettel szeretném megköszönni Dr. Hufnagel Leventének, témavezetőmnek, hogy munkámat messzemenőig támogatta és értékes szakmai tanácsaival kutatói pályafutásom kezdete óta mindvégig rengeteg segítséget nyújtott.

Köszönettel tartozom Prof. Dr. Kiss Keve Tihamérnak, aki lehetővé tette a több évtizedes munkáján alapuló adatsorokhoz való hozzáférésemet, továbbá magas szintű szakmai tudásával, hasznos megjegyzéseivel is nagyon sokat segített.

Köszönetemet fejezem ki társszerzőimnek, kiemelten Dr. Oertel Nándornak, Dr. Nosek Jánosnak, Vadadi-Fülöp Csabának, Drégelyi-Kiss Ágotának, akikkel a kutatómunkám során való együttműködésen felül is sok szakmai segítséget nyújtottak.

Hálával tartozom néhai Prof. Dr. Harnos Zsolt akadémikusnak munkám során nyújtott szakmai segítségéért és a kutatás feltételeinek biztosításáért.

Gimesi Lászlónak külön köszönetemet fejezem ki a 10, 11. és 12. sz. ábrák elkészítéséért.

Verasztó Csabának és Baksa Attilának is köszönettel tartozom, akikkel együttműködve számos közös eredményt sikerült elérnünk.

Köszönet illeti a BCE Kertészettudományi Kar Matematika és Informatika Tanszékének minden munkatársát, hogy a dolgozat elkészítéséhez erkölcsi támogatást nyújtottak és minden segítséget megadtak.

MTA ÖBKI Magyar Dunakutató Állomás és az MTA TKI „Alkalmazkodás a klímaváltozáshoz” Kutatócsoport minden munkatársának köszönettel tartozom, amiért lehetővé tették a kutatásokba való bekapcsolódást.

Nem utolsó sorban szeretném megköszönni családomnak, hogy idáig eljuthattam

11. IRODALOMJEGYZÉK

12. Ács, É. & Kiss, K. T. (1993): Effects of water discharge on periphyton abundance and diversity in a large river (River Danube, Hungary). *Hydrobiologia* 249: 125-134.
13. Ács É, Szabó K., Kiss K.T. & Hindák, F. (2003): Benthic algal investigations in the Danube river and some of its main tributaries from Germany to Hungary. *Biologia, Bratislava*, 58/4: 545-554.
14. Ács, É., Kiss, K.T. & Szabó, K. É. (2006): Innovative algological investigations related to the Water Framework Directive. In: Török, K. – Kovács-Láng, E. (eds.) Recent research results supporting sustainability. Institute of Ecology and Botany of the Hungarian Academy of Sciences. – Institute of Ecology and Botany, HAS, pp. 51–54.
15. Adrian, R., Deneke, R., Mischke, U., Stellmacher, R. & Lederer, P. (1995): A long-term study of the Heilingensee (1975–1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. *Archiv für Hydrobiol* 133: 315–337.
16. Adrian, R., Walz, N., Hintze, T., Hoeg, S. & Rusche, R. (1999): Effect of ice duration on the plankton succession during spring in a shallow polymictic lake. *Freshwater Biology* 41: 621-623.
17. Allan, J.D., Palmer, M. & Poff, N.L. (2005): Climate change and freshwater ecosystems. In: Lovejoy, T.E., Hannah, L. (eds): Climate change and biodiversity. Yale University Press, New Haven, CT, pp. 274–295.
18. Andersen, H.E., Kronvang, B., Larsen, S.E., Hoffmann, C.C., Jensen, T.S. & Rasmussen, E.K. (2006): Climate-change impacts on hydrology and nutrients in a Danish lowland river basin. *Science of the Total Environment* 365: 223–237.
19. Anneville, O., Gammeter, S. & Straile, D. (2002): Phosphorus decrease and climate variability: mediators of synchrony in phytoplankton changes among European peri-alpine lakes. *Freshwater Biology* 50 (10): 1731-1746.
20. Anneville, O., Molinero, J.C., Souissi, S., Balvay, G. & Gerdeaux, D. (2007): Long-term changes in the copepod community of Lake Geneva. *Journal of Plankton Research* 2007. 29(1): 49-59.
21. Baltz, D.M. & Moyle, P.B. (1993): Invasion resistance to introduced species by a native assemblage of California stream fishes. *Ecol Appl* 3: 246–255.
22. Baranovic, A., Solic, M., Vucetic, T. & Krstulovic, N. (1993): Temporal fluctuations of zooplankton and bacteria in the middle Adriatic Sea. *Marine Ecology Progress Series* 92: 65-75.
23. Barinova, S., Medvedeva, L. & Nevo, E. (2008): Regional influences on algal biodiversity in two polluted rivers (Rudnaya River, Russia, and Quishon River, Israel) by bioindication and canonical correspondence analysis. *Applied Ecology and Environmental Research* 6(4), 29-59
24. Bartholy, J., Pongrácz, G. & Gelybó, Gy. (2007): Regional climate change expected in Hungary for 2071-2100. *Applied Ecology and Environmental Research* 5(1): 1-17.

25. B  uerle, E. & Gaedke, U. (1998): Lake Constance — characterization of an ecosystem in transition. In E. B  uerle, U. Gaedke and E. Stuttgart [eds.], Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung. Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol. 53: 1–610.
26. Behrendt, H., Van Gils, J., Schreiber, H., & Zessner, M., (2005): Point and diffuse nutrient emissions and loads in the transboundary Danube River Basin. – II. Long-term changes. Large Rivers 16/1-2, Arch. Hydrobiol. Suppl. 158(1-2), 221-247.
27. Blenckner, T. (2008): Models as tools for understanding past, recent and future changes in large lakes. Hydrobiologia 599: 177-182.
28. Blenckner, T., Omstedt, A. & Rummukainen, M. (2002): A Swedish case study of contemporary and possible future consequences of climate change on lake function. Aquatic Sciences 64 (2): 171-184.
29. Both  r, A. & Kiss, K. T. (1990): Phytoplankton and Zooplankton (Cladocera, Copepoda) relationship in the eutrophicated River Danube. - Hidrobiologia, The Hague, 191: 165-171.
30. Burgmer, T., Hillebrand, H. & Pfenninger, M. (2007): Effects of climate-driven temperature changes on the diversity of freshwater macroinvertebrates. Oecologia 151:93–103.
31. Carpenter, S.R., Fisher, S.G., Grimm, N.B. & Kitchell, J.F. (1992): Global change and the freshwater ecosystems. Annual Reviews of Ecological Systems 23: 119-139.
32. Charlson, R.J., Lovelock, J.E., Andreae, M.O. & Warren, S.G. (1987): Oceanic phytoplankton atmospheric sulfur, cloud albedo and climate. Nature (London) 326: 655-661.
33. Christensen, J.H. (2005): Prediction of Regional scenarios and Uncertainties for Defining European Climate change risks and Effects. Final Report. DMI, Copenhagen.
34. Christoffersen, K., Andersen, N., S  ndergaars, M., Liboriussen, L. & Jeppesen, E. (2006): Implications of climate-enforced temperature increases on freshwater picoand nanoplankton populations studied in artificial ponds during 16 months. Hydrobiologia (560): 259–266.
35. Christou, E. D. (1998): Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronikus Gulf, Aegean Sea). – Journal of Marine Systems 15: 523-532.
36. Christou, E. D. & Moraitou-Apostolopoulou, M. (1995): Metabolism and feeding of mesozooplankton at the eastern Mediterranean (Hellenic coastal waters). Marine Ecology Progress Series 126: 39-48.
37. Cohen, A.S. (2003): Paleolimnology: The History and Evolution of Lake Systems. Oxford University Press, Oxford, 528 pp.
38. Connell, J. (1978): Diversity in tropical rain forests and coral reefs. Science 199: 1304-1310.
39. Csath  , P., Sis  k, I., Radimszky, L., Lushaj, S., Spiegel, H., Nikolova, M. T., Nikolov, N.,   erm  k, P., Klir, J., Astover, A., Karklins, A., Lazauskas, S., Kopi  ski, J., Hera, C., Dumitru, E., Manojlovic, M., Bogdanovi  , D., Torma, S., Lesko  sek, M. & Khristenko, A. (2007): Agriculture as a source of phosphorus causing eutrophication in Central and Eastern Europe. British Society of Soil Science Supplement 23, 36-56.
40. Cushing, D.H. (1975): Marine ecology and fisheries (Cambridge: Cambridge University Press)
41. Daufresne M, Lengfellner K. & Sommer U (2009): Global warming benefits the small in

- aquatic ecosystems. : Proceedings of The National Academy of Sciences of The United States of America. 106(31): 12788-12793.
42. Dawidowicz, P., Gliwicz Z.M. & Gulati, R.D. (1988): Can *Daphnia* prevent a blue-green algal bloom in hypertrophic lakes? A laboratory test. *Limnologica* (Berlin) 19: 21–26.
 43. De Senerpont Domis, L.N., Mooij, W.M. & Huisman, J. (2007): Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. *Hydrobiologia* 584: 403–413.
 44. del Giorgio, P. A., Vinocur, A. L. & Lombardo, R. J. (1991): Progressive changes in the structure and dynamics of the phytoplankton community along a pollution gradient in a lowland river – a multivariate approach. *Hydrobiologia*, 224, 129–154.
 45. Dippner, J. W., Kornilovs, G. & Sidrevics, L. (2000): Long-term variability of mesozooplankton in the Central Baltic Sea. *Journal of Marine Systems* 25: 23-31.
 46. Dokulil, M. (2006): Short and long term dynamics of nutrients, potamoplankton and primary productivity in an alpine river (Danube, Austria). *Archiv für Hydrobiologie Supplement Large Rivers* 16: 473-493.
 47. Drégelyi-Kiss, Á. & Hufnagel, L. (2009a): Simulations of Theoretical Ecosystem Growth Model (TEGM) during various climate conditions. *Applied Ecology and Environmental Research* 7(1): 71-78.
 48. Drégelyi-Kiss, Á. & Hufnagel, L. (2009b): Effects of temperature-climate patterns on the production of some competitive species on grounds of modelling. *Environmental Modeling and Assessment*, DOI 10.1007/s10666-009-9216-4
 49. Dubois, D. (1975): A model of patchiness for prey–predator plankton populations; *Ecol. Model.* 1: 67–80.
 50. Duinker, J. & Wefer, G. (1994): Das CO₂-problem und die Rolle des Ozeans. *Naturwissenschaften* 81: 237-242.
 51. Eaton, J.G. & Scheller, R.M. (1996): Effects of climate warming on fish thermal habitat in streams of the United States. *Limnol. Oceanogr.* (41): 1109–1115.
 52. Elliott, J.A., Thackeray, S.J., Huntingford, C. & Jones, R.G. (2005): Combining a regional climate model with a phytoplankton community model to predict future changes in phytoplankton in lakes. *Freshwater Biology* 50: 1404-1411.
 53. Eloranta, P. (1993): Diversity and succession of the phytoplankton in a small lake over a two-year period. *Hydrobiologia* 249: 25-32.
 54. Felföldy L (1981): A vizek környezettana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest
 55. Ficke, A.D., Myrick, C.A. & Hansen, L.J. (2007): Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Rev. Fish. Biol. Fisheries* 17: 581-613.
 56. Flanagan, K.M., McCauley, E., Wrona, F. & Prowse, T. (2003): Climate change: the potential for latitudinal effects on algal biomass in aquatic ecosystems. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 60: 635-639.
 57. Flebbe, P.A., Roghair, L.D. & Bruggink, J.L. (2006): Spatial modeling to project southern

- Appalachian trout distribution in a warmer climate. *Trans. Am. Fish. Soc.* (135): 1371–1382.
58. Fleming, R.H. (1939): The control of diatom populations by grazing. *J. Cons. Int. Explor. Mer* 14 210–227.
59. Fritsch A.J. (1872): Die Wirbeltiere Böhmens. Ein Verzeichnis aller bisher in Böhmen beobachteten Säugetiere, Vögel, Amphibien und Fische. *Arch Naturwissensch Landesdurchforsch Böhmen* (2):1–152.
60. Geadke, U., Straile, D. & Pahl-Wostl, C. (1998): Trophic structure and carbon flow dynamics in the pelagic community of a large lake. In: Polis, G.A., Winemiller, K.O. (eds), *Food Webs Integration of Pattern and Dynamics*. Chapman and Hall, pp. 60-71.
61. Genkal, S. I. & Kiss, K. T. (1991): New morphological and taxonomical data for *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman (Bacillariophyta). - *Arch. Protistenkd.* 140: 289-301.
62. Genkal, S. I. & Kiss, K. T. (2000): The taxonomical position of the centric diatom genus *Pelagodictyon* CLARKE with remarks to the generic concept of the genus *Cyclostephanos*. - *Arch. Hydrobiol., Algological Studies.* 100: 51-64.
63. Georgi, F. X, & Pal, J. (2004): Mean, interannual variability trend in a regional climate change experiment over Europe. II. Climate change scenarios 2071-2100. *Clim. Dynam.*, 23: 839-858.
64. Gerten, D. & Adrian, R. (2001): Differences in the persistency of the North Atlantic Oscillation signal among lakes. *Limnology and Oceanography* 46: 448–455.
65. Gimesi, L. (2008): The use of 3-dimensional graphic display method for presenting the changes in weather; *Applied Ecology And Environmental Research* 2008 Vol 6 No 1, 165-176 (ISSN 1589-1623)
66. Gimesi, L. (2009): Development of a visualization method suitable to present the tendencies of the changes in precipitation, *Jurnal of Hydrology* 2009. Vol 377, 185-190.
67. Gliwicz, Z.M. & Lampert, W. (1990): Food thresholds in *Daphnia* species in the absence and presence of bluegreen filaments. *Ecology* 71: 691–702.
68. Gooseff, M.N, Strzepek, K. & Chapra, S.C. (2005): Modeling the potential effects of climate change on water temperature downstream of a shallow reservoir, Lower Madison River, MT. *Climatic Change* 68 (3): 331-353.
69. Gragnani, A., Scheffer, M. & Rinaldi, S. (1999): Top-down control of cyanobacteria: A theoretical analysis. *Am. Nat.* 153: 59–72.
70. Grover, J.P. & Chrzanowsky, T.H. (2005): Seasonal dynamics of phytoplankton in two warm temperate reservoirs: association of taxonomic composition with temperature. *Journal of Plankton Research* 27: 1-17.
71. Gulati, R. D., Siewertsen, K. & Postema, G. (1982): The zooplankton: its community structure, food and feeding, and role in the ecosystem of Lake Vechten. *Hydrobiologia* 95: 127–163.
72. Gulland, J.A. (1977): *Fish population dynamics* (London: Wiley)

73. Gyllström M., L., A. Hansson, E., Jeppesen, F., García-Criado, E., Gross, K., Irvine, T., Kairesalo, R., Kornijow, M. R., Miracle, M., Nykänen, T., Nöges, S., Romo, D., Stephen, E. Van Donk, B. Moss (2008): The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 50(6), 2008-2021.
74. Håkanson, L. & Boulion, V.V. (2002): *The Lake Foodweb*. Backhuys Publishers, Leiden, 344 pp.
75. Hammer, O., Harper, D. A. T. & Ryan, P. D. (2001): PAST: Paleontological statistics software package for education and data nalysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1), 9.
76. Hardin, G. (1960): The competitive exclusion theory. *Science* 131: 1292-1297.
77. Hartman, M.D., Baron, J.S. & Ojima, D.S. (2006): Application of a coupled ecosystem-chemical equilibrium model, DayCent-Chem, to stream and soil chemistry in a Rocky Mountain watershed. *Ecological Modelling* 200: 493-510.
78. Hassen, H., Hanaki, K. & Matsuo, T. (1998): A modeling approach to simulate impact of climate change lake water quality: phytoplankton growth rate assessment. *Water Sci. Technol.* 37 (2): 177–185.
79. Horváth L., Gaál M. & Solymosi N. (2007): Use of the spatial analogy to understand the effects of climate change, in *Environmental And Social Issues Of The Southeast Pannonian Region: Multidisciplinary Approaches*, The Scientific World, 2007
80. Horváth, L. (2008): Földrajzi analógia alkalmazása klímaszcenáriók vizsgálatában. In: Harnos Zs. & Csete L. (szerk) (2008): *Klímaváltozás: Környezet – Kockázat – Társadalom (Kutatási eredmények)*. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest. p. 275-301.
81. Horváth, L. & Bartalis, T. É. (1999): A vízkémiai viszonyok jellemzése a Duna Rajka-Szob közötti szakaszán. *Vízügyi Közlemények*. 81: 54-85.
82. Hosomi, M., Okada, M. & Sudo, R. (1996): Development of the phosphorus dynamics model in sediment-water system and assessment of eutrophication control program. *Water Sci. Technol.* 24 (6): 339–348.
83. Hostetler, S.W. & Small, E.E. (1999): Response of North American freshwater lakes to simulated future climates. *Journal of the American Water Resources Association* 35 (6): 1625-1637.
84. Huet, M. (1949): Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz Z Hydrol* (11): 332–351.
85. Hufnagel L. & Gaál M. (2005): Seasonal dynamic pattern analysis service of climate change research. *Applied Ecology and Environmental Research* 3(1): 79–132.
86. **Hufnagel L., Sipkay Cs., Drégely-Kis Á., Farkas E., Türei D. , Gergőcs V., Petrányi G., Baksa A., Gimesi L., Eppich B., Dede L. & Horváth L. (2008): Klímaváltozás, biodiverzitás és közösségökológiai folyamatok kölcsönhatásai. In: Harnos Zs. & Csete L. (szerk) (2008): *Klímaváltozás: Környezet – Kockázat – Társadalom (Kutatási eredmények)*. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest. p. 227-264.**
87. Huisman, J., Arrayas, S, K., Ebert, U. & Sommeijer, B. (2002): How do sinking phytoplankton species manage to persist? *Am. Nat.* 159: 245–254.

88. Huppert, A., Blasius, B., Stone, L. (2002): A model of phytoplankton blooms. *Am. Nat.* 159: 156–171.
89. Hutchinson, G. E. (1961): The paradox of plankton. *Amer. Nat.* 95: 137-147.
90. ICPDR (2005): The Danube River Basin District. Part A – Basin-wide overview. <http://www.icpdr.org/pub>.
91. Iguchi, N. (2004): Spatial/temporal variations in zooplankton biomass and ecological characteristics of major species in the southern part of the Japan Sea: a review. *Progress in Oceanography* 61: 213-225.
92. Illies, J., Botosaneanu, L. (1963): Problèmes et méthodes de la classification et de la yonation écologique des eaux courantes considérées surtout du point de vue faunistique. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte. Limnologie* (12): 1–57.
93. IPCC (2007a): Climate Change 2007: Sinthesis Report. Contribution of Working Group I, II and II to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change. IPCC, Geneva, Switzerland.
94. IPCC (2007b): Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Working Group I Contribution to the Fourth Assessment Report of the IPCC. Intergovernmental Panel of Climate Change, Cambridge University Press, New York.
95. Istvánovics, V., Honti, M., Vörös, L. & Kozma, Zs. (2010): Phytoplankton dynamics in relation to connectivity, flow dynamics and resource availability—the case of a large, lowland river, the Hungarian Tisza. *Hydrobiologia* 637:121–141.
96. Ivlev, V.S. (1945): Biological productivity of reservoirs; *Usp. Sovrem. Biol.* 19: 98–120.
97. Jacobsen, B. A. & Simonsen, P. (1993): Disturbance events affecting phytoplankton biomass, composition and species diversity in a shallow, eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia* 249: 9-14.
98. Jankowski, T., Livingstone, D.M., Bührer, H., Forster, R. & Niederhaser, P. (2006): Consequences of the 2003 European heat wave for lake temperature profiles, thermal stability hypolimnetic oxigen depletion: implications for a warmer world. *Limnol. Oceanogr.* 51: 815-819.
99. Janse, J.H., Aldenberg, T. & Kramer, P.R.G. (1992): A mathematical model of the phosphorus cycle in Lake Loosdrecht and simulation of additional measures. *Hydrobiologia* 233: 119-136.
100. Janse, J.H. & Van Liere, L. (1995): PCLake – a modeling tool for the evaluation of lake restoration scenarios. *Water Science and Technology* 31: 371–374.
101. Jensen, H.S. & Andersen, F.O. (1992): Importance of temperature, nitrate, and pH for phosphate release from aerobic sediments of four shallow, eutrophic lakes. *Limnology and Oceanography* 37: 577–589.
102. Jeppesen, E., Sondergaard, M., Mortensen, E., Kristensen, P., Riemann, B., Jensen, H.J., Müller, J.P., Sortkjaer, O. & Jensen, J.P., Christoffersen, K., Bosselmann, S., Dall, E. (1990): Fish manipulation as a lake restoration tool in shallow, eutrophic temperate lakes 1: cross-analysis of three Danish case studies. *Hydrobiologia* 200/201: 205–218.

103. Kalff, J. (2000): Limnology. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey.
104. Kiss, Á. K. (2007): A heterotróf egysejtű közösség éves változása és szerepe a Duna planktonjának anyagforgalmában. - Hidrológiai Közlöny. 87: 159-162.
105. Kiss, K. T. (1984): Occurrence of *Thalassiosira pseudonana* Hasle et Heimdal /Bacillariophyceae/ in some rivers of Hungary. Acta Botanica Hungarica. 30: 277-287.
106. Kiss, K. T. (1986): Species of the Thalassiosiraceae in the Budapest section of the Danube. Comparison of samples collected in 1956-63 and 1979-83. In. M. Ricard, /ed./ Proceedings 8th International Diatom Symposium. Koeltz, Koenigstein. p: 23-31.
107. Kiss, K. T. 1988. The morphology and taxonomy of *Stephanodiscus invisitatus* Hohn et Hellerman /Bacillariophyceae/. Arch. Protistenkd. 135: 187-196.
108. Kiss, K. T. (1994): Trophic level and eutrophication of the River Danube in Hungary. Verh.Internat.Verein.Limnol. 25: 1688-1691.
109. Kiss, K. T. (1996): Diurnal change of planktonic diatoms in the River Danube near Budapest (Hungary). - Arch. Hydrobiol. Algol. Studies, 80: 113-122.
110. Kiss, K. T. (1997): A Duna, kiemelten a magyarországi Duna-szakasz fitoplanktonjának rövid és hosszútávú változásai. – Akadémiai doktori értekezés. pp. 142. (tézisek, p. 24.)
111. Kiss, K. T. (1998): Bevezetés az algológiába. Elméleti és gyakorlati ismertetek. – ELTE Eötvös Kiadó, Budapest. pp. 283.
112. Kiss, K. T. & Ector, L. (2000): Morphologie et ultrastructure de *Cyclotella scaldensis* Muylaert et Sabbe: comparaison des populations de la rivière Moselle (Luxembourg) et de l'estuaire de l'Escaut (Belgique). – Cryptogamie, Algologie. 21: 225-227.
113. Kiss, K.T. & S. I. Genkal (1993): Winter blooms of centric diatoms in the River Danube and in its side arms near Budapest. In. H. van Dam, (ed) Twelfth International Diatom Symposium. Kluwer Academic publishers. Hydrobiologia 269/270:317-325.
114. Kiss, K. T., Kovács, K. & Dobler, E. (1984): The fine structure of some *Thalassiosira* species /Bacillariophyceae/ in the Danube and the Tisza rivers. Arch. Hydrobiol. Suppl. 67,4. Algol. Studies 37: 409-415.
115. Kiss, K. T., M. Coste, R. LeCohu, & M. Nausch (1988): *Cyclotella caspia* /Bacillariophyceae/ in some rivers and lakes in Europe /Morphological observations/. Cryptogamie, Algologie 9: 27-42.
116. Kiss, K. T., Cohu, R. Le, Coste, M., Genkal, S. I. & Houk V. (1990): *Actinocyclus normanii* (Bacillariophyceae) in some rivers and lakes in Europe. Morphological examinations and quantitative relations. In. M. Ricard, /ed./ Ouvrage dédié a H. Germain, Koeltz, Koenigstein p: 111-123.
117. Kiss, K. T., Rojo, C. & Álvarez-Cobelas, M. (1996): Morphological variability of a *Cyclotella ocellata* (Bacillariophyceae) population in the lake Las Madres (Spain). - Arch. Hydrobiol. Algol. Studies, 82: 37-55.
118. Kiss, K. T., Klee, R. & Hegewald, E. (1999a): Reinvestigation of the original material of *Cyclotella ocellata* Pantocsek (Bacillariophyceae). – Arch. Hydrobiol. Algol. Studies, 93: 39-53.

119. Kiss, K. T., Ector, L. & Iserantant, R. (1999b): Découvert de *Thalassiosira gessneri* en Europe, dans les rivières Moselles (Luxembourg) Rhône et Saône (France). - *Cryptogamie, Algologie*. 20: 116-117.
120. Kiss, K.T., Ács, É. & Szabó, K.É. (2007a): Algák és anyagforgalmi kapcsolataik. pp. 33-49. – In: Nosek J., Oertel N. (szerk.): „A Dunának, mely múlt, jelen s jövő...” 50 éves az MTA Magyar Dunakutató Állomása (1957-2007). Szemelvények az Állomás tudományos eredményeiből. MTA ÖBKI – MDÁ, Göd – Vácrátót
121. Kiss, K. T., Ács, É., Szabó, K.É., Miracle, M.R. & Vicente, E. (2007b): Morphological observations on *Cyclotella distinguenda* Hustedt and *C. delicatula* Hustedt from the core sample of a meromictic karstic lake of Spain (Lake La Cruz) with aspects of their ecology. - *Diatom Research*, 22: 287-308.
122. Klapper, H. (1991): Control of eutrophication in Inland waters. Ellis Horwood Ltd., West Sussex, UK.
123. Klepper, O. (1997): Multivariate aspects of model uncertainty analysis: Tools for sensitivity analysis and calibration. *Ecological Modelling* 101: 1–13.
124. Komárková, J., Komárek, O. & Hejzlar, J. (2003): Evaluation of the long term monitoring of phytoplankton assemblages in a canyon shaped reservoir using multivariate statistical methods. *Hydrobiologia*, 504, 143–157.
125. Komatsu, E., Fukushima, T. & Shiraishi, H. (2006): Modeling of P-dynamics and algal growth in a stratified reservoir-mechanisms of the P-cycle and interactions between water and sediment. *Ecol. Model.* 197: 331–349.
126. Komatsu, E., Fukushima, T. & Harasawa, H. (2007): A modeling approach to forecast the effect of long-term climate change on lake water quality. *Ecol. Model.* 209: 351-366.
127. Köck, G., Triendl, M. & Hofer, R. (1996): Seasonal patterns of metal accumulation in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) from an oligotrophic Alpine lake related to temperature. *Can J Fisher Aqua Sci* 53: 780–786.
128. Krivtsov, V., Goldspink, C., Sigg, D.C. & Bellinger, E.G. (2001): Expansion of the model ‘Rostherne’ for fish and zooplankton: Role of top-down effects in modifying the prevailing pattern of ecosystem functioning. *Ecological Modelling* 138: 153–171.
129. Kullberg, R. G. (1995): Decreased diversity caused by differential inhibition among artificial phytoplankton communities in an undisturbed environment. *Eur. J. of Phycology* 30: 267-272.
130. Kusel-Fetzmann, E. (1998): Das Phytoplankton. - *Ergebnisse der Donau-Forschung*, 4: 11-162. WUV. Univ. Verlag Hochsch.lerschaft an der Universit.t Wien Ges.m.b.H, Wien. Verlag Hochsch.lerschaft an der Universit.t Wien Ges.m.b.H, Wien.
131. Ladányi M., Horváth L., Gaál M. & Hufnagel L. (2003): An agro–ecological simulation model system. *Applied Ecology and Environmental Research* 1(1–2): 47–74.
132. Lampert, W. (1978): Climatic conditions and planktonic interactions as factors controlling the regular succession of spring algal bloom and extremely clear water in Lake Constance. *Verhein Internationale Verein Limnologie* 20: 969-974.

133. Larocque, I., Hall, R.I. & Grahn, E. (2001): Chironomids as indicators of climate change: a 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland). *Journal of Paleolimnology* 23(3): 307-322.
- Levin, S.A., Segel, L.A. (1976): Hypothesis for origin of planktonic patchiness; *Nature (London)* 259: 659.
134. Li, W. K. W. (1980): Temperature adaptation in phytoplankton: cellular and photosynthetic characteristics. In: Falkowski, P. G. (ed.) *Primary Productivity in the Sea*, 259 — 279. Plenum Press, New York and London.
135. Liepolt (Ed) (1967): *Limnologie der Donau*. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart, 472 pp.
136. Liikanen, A., Murtoniemi, T., Tanskanen, H., Vaisanen, T. & Martikainen, P.J. (2002): Effects of temperature and oxygen availability on greenhouse gas and nutrient dynamics in sediment of a eutrophic mid-boreal lake. *Biogeochemistry* 59: 269–286.
137. Livingstone, D.M. (2003): Impact of Secular climate change on the thermal structure of a large temperate central European lake. *Climatic Change* 57: 205-225.
138. Lofgren, B.M. (2002): Global warming influences on water levels, ice, and chemical and biological cycles in lakes: some examples. In: McGinn NA (ed) *Fisheries in a changing climate*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 15–22.
139. Lotka, A.J. (1925): *Elements of physical biology* (Baltimore: Williams and Wilkins)
140. MacLeod, J.C., Pessah, E. (1973): Temperature effects on mercury accumulation, toxicity, and metabolic rate in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish Res Board Can* 30: 485–492.
141. Magnuson, J.J. (2002): Future of adapting to climate change and variability. In: McGinn NA (ed) *Fisheries in a changing climate*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 283–287.
142. Magnuson, J.J., Meissner, J.D. & Hill, D.K. (1990): Potential changes in thermal habitat of great lakes fish after global climate warming. *Transactions American Fisheries Society* 119: 254–264.
143. Malmaeus, J.M. & Håkanson, L. (2004): Development of a lake eutrophication model. *Ecological Modelling* 171: 35–63.
144. Malmaeus, J.M., Blenckner, T., Markensten H. & Persson, I. (2005): Lake phosphorus dynamics and climate warming: A mechanistic model approach. *Ecological Modelling* 190: 1–14.
145. Matthews, W.J. & Marsh-Matthews, E. (2003): Effects of drought on fish across axes of space, time and ecological complexity. *Freshwater Biol* 48: 1232–1253.
146. Matulla, C., Schmutz, S., Melcher, A., Gerersdorfer, T. & Haas, P. (2007): Assessing the impact of a downscaled climate change simulation on the fish fauna in an Inner-Alpine River. *Int. J. Biometeorol.* 52: 127-137.
147. McKee, D., Atkinson, D., Collings, S.E., Eaton, J.W., Gill, A.B., Harvey, I., Hatton, K., Heyes, T., Wilson, D. & Moss, B. (2003): Response of freshwater microcosm communities of nutrients, fish and elevated temperature during winter and summer. *Limnol. Oceanogr.* 48: 707-722.

148. McKee, D., Atkinson, D., Collings, S.E., Eaton, J.W., Harvey, I., Heyes, K., Hatton, D., Wilson, D. & Moss, B. (2002): Macro-zooplankter responses to simulated climate warming in experimental freshwater microcosms. *Freshwater Biology*. 47(8): 1557-1570.
149. McKee, D., D. Atkinson, S. E. Collings, J. W. Eaton, A. B. Gill, I. Harvey, K. Hatton, T. Heyes, D. Wilson, & B. Moss (2003): Response of freshwater microcosm communities to nutrients, fish, and elevated temperature during winter and summer. *Limnology and Oceanography* 48: 702–722.
150. Mechling, J. A. & Kilham, S. S. (1982): Temperature effect on silicon limited growth of the Lake Michigan diatom *Stephanodiscus minutus* (Bacillariophyceae). *J. Phycol.* 18, 199 — 205.
151. Medvinsky, A.B., Petrovskii, S.V., Tikhonov, D.A., Tikhonova, I.A., Ivanitsky, G.R., Venturino, E. & Malchov, H. (2001): Biological factors underlying regularity and chaos in aquatic ecosystems: Simple models of complex dynamics. *J. Biosci.* 26(1): 77-108.
152. Meise-Munns, C., Green, J., Ingham, M. & Mountain, D. (1990): Interannual variability in the copepod populations of George Bank and the western Gulf of Maine. *Marine Ecology Progress Series* 65: 225-232.
153. Mimura, M. & Murray, J.D. (1978): On a diffusive prey–predator model which exhibits patchiness; *J. Theor. Biol.* 75: 249–262.
154. Minns, C. K. (1992): Use of models for integrated assessment of ecosystem health. *Journal of Aquatic Ecosystem Health* 1: 109–118.
155. Molinero, J.C., Annaville, O., Souissi, S., Balvay, G. & Gerdeaux, D. (2007): Anthropogenic and climate forcing on the long-term changes of planktonic rotifers in Lake Geneva, Europe. *Journal of Plankton Research* 2006 28(3): 287-296.
156. Mooij, W.M., (1996): Variation in abundance and survival of fish larvae in shallow eutrophic lake Tjeukemeer. *Environmental Biology of Fishes* 46: 265–279.
157. Mooij, W.M. & Van Nes, E.H. (1998): Statistical analysis of the somatic growth rate of 0+ fish in relation to temperature under natural conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 451–458.
158. Mooij, W.M., Hülsmann, S., De Senerpont Domis, L.N., Nolet, B.A., Bodelier, L.E., Boers, P.C.M., Dionisio Pires, M.L., Gons, H.J., Ibelings, B.W., Noordhuis, R., Portielje, R., Wolfstein, K. & Lammens, R.R. (2005): The impact of climate change on lakes in the Netherlands: a review. *Aquatic Ecology* 39: 381–400.
159. Mooij, W.M., Janse, J.H., Domis, L.N., Hülsmann, S. & Ibelings, B.W. (2007): Predicting the effect of climate change on temperate shallow lakes with the ecosystem model PCLake. *Hydrobiologia* 584:443–454.
160. Mooij, W.M., De Senerpont Domis, L.N. & Janse, J.H. (2009): Linking species- and ecosystem-level impacts of climate change in lakes with a complex and a minimal model. *Ecological Modelling* 220: 3011–3020.
161. Murty, A.S. (1986.a): Toxicity of pesticides to Fish. I. CRC Press, Boca Raton, FL.
162. Murty, A.S. (1986.b): Toxicity of pesticides to Fish. II. CRC Press, Boca Raton, FL.

163. Nauwerck, A. (1963): Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. Symb. Bot. Upsal. 17 (5) : 163 p.
164. Nougier, J., Mostajir, B., Le Flo'h, E. & Vidussi, F. (2007): An automatically operated system for simulating global change temperature and ultraviolet B radiation increases: application to the study of aquatic ecosystem responses in mesocosm experiments. *Limnology and Oceanography* 5: 269-279.
165. Nussey, G., van Vuren, J.H.J. & du Preez, H.H. (1996): Acute toxicity of copper on juvenile Mozambique tilapia, *Oreochromis mossambicus* (Cichlidae), at different temperatures. *S Afr J Wildlife Res* 26: 47–55.
166. Nyberg, P., Bergstrand, E., Degerman, E. & Enderlein, O. (2001): Recruitment of pelagic fish in an unstable climate: studies in Sweden's four largest lakes. *AMBIO* 30: 559–564.
167. O'Reilly, C.M., Alin, S.R., Plisnier, P.D., Cohen, A.S. & McKee, B.A. (2003): Climate change decreases aquatic ecosystem productivity of Lake Tanganyika, Africa. *Nature* 424: 766-768
168. Odum, H.T. (1956): Primary production in flowing waters. *Limnol. Oceanogr.* 1: 102–117.
169. Olrik, K. & Nauwerck, A. (1993): Stress and disturbance in the phytoplankton community of a shallow, hypertrophic lake. *Hydrobiologia* 249: 15-24.
170. Omlin, M., Brun, R. & Reichert, P. (2001): Biogeochemical model of Lake Zurich: sensitivity, identifiability and uncertainty analysis. *Ecol. Model.* 141: 105–123.
171. Padisák, J. (1985): A fitoplankton szukcessziója. In: Fekete, G. (ed). *A cönológiai szukcesszió kérdései. Biológiai Tanulmányok 12. Akadémiai Kiadó, Budapest.* pp. 83-119.
172. Padisák, J. (2005): *Általános limnológia. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest.*
173. Peeters, F., Straile, D., Lorke, A. & Ollinger, D. (2007): Turbulent mixing and phytoplankton spring bloom development in a deep lake. *Limnol. Oceanogr.*, 52(1), 286-298.
174. Poff, N.L., Brinson, M.M. & Day, J.W. (2002): *Aquatic ecosystem & Climate change. Potential impacts on inland freshwater and coastal wetland ecosystems in the United States. Pew Center on Global Climate Change.* pp. 44.
175. Pont, D., Hugueny, B., Beier, U., Goffaux, D., Melcher, A., Noble, R., Rogers, C., Roset, N. & Schmutz, S. (2006): Assessing river biotic condition at a continental scale: a European approach using functional metrics and fish assemblages. *J. Appl. Ecol.* (43): 70–80.
176. Porter, J., Arzberger, P., Braun, H.-W., Bryant, P., Gage, S., Hansen, T., Hanson, P., Lin, C.-C., Lin, F.-P., Kratz, T., Michener, W., Shapiro, S. & Williams, T. (2005): Wireless sensor networks for ecology. *Bioscience* 55: 561–572.
177. Quinlan, R., Douglas, M.S.V. & Smol, J.P. (2005): Food web changes in arctic ecosystems related to climate warming. *Global Change Biology* 11(8): 1381-1386.
178. Rahel, F. (2002): Using current biogeographic limits to predict fish distributions following climate change. In: McGinn N (ed) *Fisheries in a changing climate. American Fisheries Society Symposium* 32. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp 99–110
179. Reynolds, C.S. (1997): *Vegetation processes in the pelagic: A model for ecosystem theory.*

- Ecology Institute.
180. Reynolds, C. S., Padisák, J. & Sommer, U. (1993): Intermediate disturbance in the ecology of phytoplankton and the maintenance of species diversity: a synthesis. *Hydrobiologia* 249: 183-188.
 181. Rhee, G. Y. & Gotham, I. J. (1981): The effect of environmental factors on phytoplankton growth. — Temperature and interactions with nutrient limitation. *Limnol. Oceanogr.* 26: 635—648.
 182. Richerson, P., Armstrong, R. & Goldman, C. R. (1970): Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the "paradox of plankton". *Proc. Natl. Acad. Sci.* 67: 1710-1714.
 183. Riley, G.A. (1963): Theory of food-chain relations in the ocean; in *The sea 2* (ed.) M.N. Hill (London: Wiley) pp 436–463
 184. Rolinski, S., Horn, H., Petzoldt, T. & Paul, L. (2007): Identifying cardinal dates in phytoplankton time series to enable the analysis of long-term trends. *Oecologia* 153: 997-1008.
 185. Ruttner, F (1963): *Fundamentals of Limnology*. University of Toronto Press, Toronto, pp. 295.
 186. Scheffer, M., Hosper, S.H., Meijer, M.L. & Moss, B. (1993): Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in Ecology & Evolution* 8: 275–279.
 187. Scheffer, M., Straile, D., Van Nes, E.H. & Hosper, H. (2001): Climatic warming causes regime shifts in lake food webs. *Limnology and Oceanography* 46: 1780–1783.
 188. Schelske, C.L., Carrick, H. J. & Aldridge, F.J. (1995): Can wind-induced resuspension of meroplankton affect phytoplankton dynamics? *Journal of the North American Benthological Society* 14: 616–630.
 189. Schindler, D.W. (1997): Widespread effect on climatic warming on freshwater ecosystems in North America. *Hydrological Processes* 11: 1043-1067.
 190. Schindler, D.W., Beaty, K.G., Fee, E. J., Cruikshank, D.R., DeBruyn, E.R., Findlay, D.L., Linsey, G.A., Shearer, A., Stainton, M.P. & Turner, M.A. (1990): Effects on climatic warming on lakes of the central boreal forest. *Science* 250: 967-970.
 191. Schmidt-Nielsen, K. (1990): *Animal physiology: adaptation and environment*, 4th edn. University of Cambridge Press, Cambridge, UK.
 192. Schmutz, S., Kaufmann, M., Vogel, B. & Jungwirth, M. (2000): *Grundlagen zur Bewertung der fischökologischen Funktionsfähigkeit von Fließgewässern*. Bundesministerium für Land-und Forstwirtschaft, Umwelt und Wasserwirtschaft, Wasserwirtschaftskataster. <http://publikationen.lebensministerium.at/>
 193. Schreiber, H., Behrendt, H., Constantinescu, L. T., Cvitanic, I., Drumea, D., Jabucar, D., Juran, S., Pataki, B., Snishko, S. & Zessner, M. (2005). Nutrient emissions from diffuse and point sources into the River Danube and its main tributaries for the period of 1998–2000 – results and problems. *Water Science and Technology* 51, 283-290.
 194. Segel, L.A. & Jackson, J.L. (1972): Dissipative structure: an explanation and an ecological example; *J. Theor. Biol.* 37: 545–559.

195. Sipkay Cs. (2004): Makrogerinctelen élőlényegyüttesek szezonális dinamikája a Badacsonyi-öbölben (Balaton). Diplomamunka. ELTE TTK Állatrendszertani és Ökológiai Tanszék.
196. Sipkay Cs. (2005): Módszertani esettanulmány mikrohabitatok zoocönológiai mintázatfeltárásához egy vízi makrogerinctelen közösségben. VII. Magyar Biometriai és Biomatematikai Konferencia, Összefoglalók (ISBN 963 218 733 4): 23.
197. Sipkay Cs. & Hufnagel L. (2006a): Szezonális dinamikai folyamatok egy balatoni makrogerinctelen együttesben – *Acta Biologica Debrecina, Oecol. Hung.* 14: 211-222.
198. Sipkay Cs. & Hufnagel L. (2006b): Makrogerinctelen együttesek vizsgálata három jellegzetes balatoni mikrohabitatban – *Hidrológiai Közlöny* 86(6): 106-109.
199. Sipkay Cs. & Hufnagel L. (2007): Klímaváltozási scenáriók összehasonlító elemzése balatoni makrogerinctelen együttes alapján – *Hidrológiai Közlöny* 87: 117-119.
200. Sipkay Cs., Hufnagel L. (2008): Klímaváltozási scenáriók elemzése dunai plankton monitoring adatsorainak felhasználásával. VIII. Magyar Biometriai és Biomatematikai Konferencia, Összefoglalók
201. Sipkay Cs., Hufnagel L. & Gaál M. (2005): Zoocoenological state of microhabitats and its seasonal dynamics in an aquatic macroinvertebrate assembly – *Applied Ecology and Environmental Research* 3(2): 107-137.
202. Sipkay Cs., Nosek J., Oertel N., Vadadi-Fülöp Cs. & Hufnagel, L. (2007): Klímaváltozási scenáriók elemzése egy dunai copepoda faj szezonális dinamikájának modellezése alapján. – “KLIMA-21” Füzetek 49: 80-90.
203. Sipkay Cs., Hufnagel L. Révész A. & Petrányi G. (2008a): Seasonal dynamics of an aquatic macroinvertebrate assembly (Hydrobiological case study of Lake Balaton, №. 2) – *Applied Ecology and Environmental Research* 5(2): 63-78.
204. Sipkay Cs., Horváth L., Nosek J., Oertel N., Vadadi-Fülöp Cs., Farkas E., Drégelyi-Kiss Á. & Hufnagel L. (2008b): Analysis of climate change scenarios based on modelling of the seasonal dynamics of a danubian copepod species. *Applied Ecology and Environmental Research* 6(4): 101-108.
205. Sipkay Cs., Kiss K. T., Drégelyi-Kiss Á., Farkas E. & Hufnagel L. (2009a): Klímaváltozási scenáriók elemzése a dunai fitoplankton szezonális dinamikájának modellezése alapján. *Hidrológiai Közlöny* 89.
206. Sipkay Cs., Kiss K. T., Vadadi-Fülöp Cs. & Hufnagel, L. (2009b): Trends in research on the possible effects of climate change concerning aquatic ecosystems with special emphasis on the modelling approach. *Applied Ecology and Environmental Research* 7(2): 171-198.
207. Sipkay Cs., Drégelyi-Kiss Á., Horváth L., Kiss K. T., Garamvölgyi Á., Hufnagel L. (2010a): Community ecological effects of climate change. In: *Climate Change*, In: Suzanne W. Simard and Mary E. Austin (Ed.) *Climate Change and Variability*. Sciyo. p. 139-162. ISBN: 978-953-307-144-2
208. Sipkay Cs., Kiss K. T., Hufnagel L., Oertel N., Nosek J. (2010b): Klímaváltozási

- szcenáriók elemzése dunai plankton adatsorok felhasználásával. Magyar Tudomány Ünnepe, „Ökológia a biodiverzitás megőrzés szolgálatában” előadóiülés. MTA ÖBKI 2163. Vácrátót
209. **Sipkay, Cs., Kiss, K. T., Vadadi-Fülöp, Cs., Hufnagel, L. (2010c):** The effects of climate change on Danubian phytoplankton communities in Hungary. 38th IAD (International Association for Danube Research) International Conference. Large River Basins: Danube meets Elbe. Challenges - Strategies - Solutions. Dresden, Germany. Book of Abstracts, pp 69.
210. Sommer, U. (1989): Plankton Ecology. Springer.
211. Sommer, U. (1993): Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes. *Hydrobiologia* 249: 59-66.
212. Sommer, U., Gliwicz, Z.M., Lampert, W. & Duncan, A. (1986): The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Archives in hydrobiology* 106: 433-471.
213. Steele, J.H. (ed.) (1977): Fisheries mathematics (London: Academic)
214. Straile, D. (2005): Food webs in lakes – seasonal dynamics and the impacts of climate variability. In: Belgrano, A, Scharler, U.M, Dunne, J & Ulanowicz, R.E.
215. Straile, D., Livingstone, D.M., Weyhenmeyer, G.A. & George, D.G. (2003): Complex effects of winter warming on the physico-chemical characteristics of a deep lake. *Limnology and Oceanography* 48: 1432-1438.
216. Sutherst R.W. & Maywald G.F. (1998): CLIMEX - A bio-geographical approach to entomology. In Zalucki, M.P., Drew, R.A.I. & White, G.G. (Eds) Pest Management Future Challenges. Proc. 6th Australasian Applied Entomological Research Conference University of Queensland, Brisbane. 344-345 p.
217. Szemes, G. (1961): Die Algen des Periphytons der Donaupontons / Quantitative Analyse der Bacillariophyceen/ (*Danubialia Hungarica* 11.) *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* 4: 179-215.
218. Szemes, G. (1964): Untersuchungen über das Phytoplankton der Ungarischen Donaustrecke in Sommermonaten (*Danubialia Hungarica* 25). *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* 7: 169-199.
219. Szemes, G. (1966): Untersuchungen über das Phytoplankton der Ungarischen Donaustrecke in Herbstmonaten (*Danubialia Hungarica* 38). *Opuscula Zoologica Budapest* 6: 157-158.
220. Szemes, G. (1967): Systematisches Verzeichnis der Pflanzenwelt der Donau mit einer zusammenfassenden Erläuterung. - In: Liepolt, R. (ed): *Limnologie der Donau*. – Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart, V.: 70-131.
221. Szemes, G. (1969): The phytoplankton of the Hungarian reach of Danube during the winter months (*Danubialia Hungarica* 46). *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* 11: 75-117.
222. Szemes, G. (1971): Untersuchungen über das Phytoplankton der Ungarischen Donauabschnittes in Frühjahrsmonaten (*Danubialia Hungarica* 40). *Ann. Univ. Sci. Budapest. Sect. Biol.* 13: 173-252.
223. Tamás-Dhivally, S. (1993): Zum Stoffhaushalt der mittleren Donau. – *Arch. Hydrobiol.*

- Large Rivers 9: 53–72.
224. Thackeray, S.J., Jones, I.D. & Maberly, S.C. (2008): Long-term change in the phenology of spring phytoplankton: species-specific responses to nutrient enrichment and climatic change. *Journal of Ecology* 96: 523-535.
 225. Thienemann, A. (1925): Die Binnengewässer Mitteleuropas. Eine limnologische Einführung. Schweitzerbart'sche, Stuttgart.
 226. Tilzer, M.M. & Bossard, P. (1992): Large lakes and their sustainable development. *Aquatic Sciences* 54: 91–103.
 227. Tóth, B. (2007): Vízkémiai vizsgálatok a Magyar Duna-szakaszon. In: Nosek J., Oertel N. (szerk.): „A Dunának, mely múlt, jelen s jövő...” 50 éves az MTA Magyar Dunakutató Állomása (1957-2007). Szemelvények az Állomás tudományos eredményeiből. MTA ÖBKI – MDÁ, Göd – Vácrátót
 228. Uherkovich, G. (1971): A Tisza lebegő paránynövényei. (A Tisza fitoszesztonja.) - Szolnok Megy. Múz. Adattár. 20-22: 1-282 + I-CXLIII.
 229. Utermöhl, H. (1958): Zur Vervollkommung der quantitativen phytoplankton. Mitt. Int. Verein. Limnol. 9: 1-13.
 - 230. Vadadi-Fülöp Cs., Sipkay Cs. & Hufnagel L. (2007): Klímaváltozási scénáriók értékelése egy szitakötőfaj (*Ischnura pumilio*, Charpentier, 1825) szezonális dinamikája alapján – *Acta Biologica Debrecina, Oecol. Hung.* 16: 211-219.**
 - 231. Vadadi-Fülöp, Cs., Hufnagel L., Sipkay Cs. & Verasztó Cs. (2008): Evaluation of climate change scenarios based on aquatic food web modelling – *Applied Ecology and Environmental Research* 6(1): 1-28.**
 - 232. Vadadi-Fülöp Cs., Türei D., Sipkay Cs., Verasztó Cs., Drégelyi-Kiss Á. & Hufnagel L. (2009): Comparative assessment of climate change scenarios based on aquatic food web modelling - *Environmental Modeling and Assessment*, 14, 563-576.**
 233. Van de Bund, W. J., S. Romo, M. J. Villena, M. Valentin, E. Van Donk, E. Vicente, K. Vakkilainen, M. Svensson, D. Stephen, A. Stahl-Delbanco, J. Rueda, B. Moss, M. R. Miracle, T. Kairesalo, L. A. Hansson, J. Hietala, M. Gyllstrom, J. Goma, P. Garcia, M. Fernandez-Alaez, C. Fernandez-Alaez, C. Ferriol, S. E. Collings, E. Becares, D. M. Balayla, & T. Alfonso, (2004): Responses of phytoplankton to fish predation and nutrient loading in shallow lakes: a pan-European mesocosm experiment. *Freshwater Biology* 49: 1608–1618.
 234. Varga, P., M. Ábrahám, & J. Simor (1989): A magyar Duna-szakasz vízminősége. *Vízügyi Közlemények* 71:582-598.
 235. Verasztó, Cs. (2010): A dunai fitoplankton diverzitás és szezonális dinamikájának elemzése 24 év adatai alapján. Diplomamunka, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék.
 - 236. Verasztó Cs., Kiss K. T., Sipkay Cs., Gimesi L., Vadadi-Fulop Cs., Turei D., & Hufnagel L. (2010): Long-term dynamic patterns and diversity of phytoplankton communities in a large eutrophic river (the case of River Danube, Hungary). *Applied Ecology and Environmental Research (In press)***

237. Verburg, P., Hecky, R.E. & Kling, H. (2003): Ecological consequences of a century of warming in Lake Tanganyika. *Science* 301: 505-507.
238. Viitasalo, M., Vuorinen, I. & Ranta, E. (1990): Changes in crustacean mesozooplankton and some environmental parameters in the Archipelago Sea (Northern Baltic) in 1976-1984. *Ophelia* 31: 207-217.
239. Vinogradov, M.E. & Menshutkin, V.V. (1977): The modeling of open sea ecosystems; in *The sea. Ideas and observations on progress in the study of the sea* 6 (ed.) E.D. Goldberg (New York: John Wiley)
240. Vollenweider, R. A. (1968): Scientific fundamentals of the eutrophication of lakes and flowing waters, with particular reference to nitrogen and phosphorus as factors in eutrophication. OECD, Paris. Tech. Rpt. DA 5/SCI/68.27. 250 pp.
241. Vollenweider, R. A. & Kerekes, J. (1982): The loading concept as a basis for controlling eutrophication philosophy and preliminary results on OECD programme on eutrophication. *Progress in Water Technology* 12: 5-38.
242. Volterra, V. (1926): Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together; *J. Cons. Perm. Int. Ent. Mer.* 3: 3-51.
243. Vörös, L. & Kis, N. (1985): A fitoplankton szezonális periodicitása és annak összefüggése az eutrofizálódással. *Irodalmi áttekintés és balatoni esettanulmány*. In: Fekete G.(szerk.) *A cönológiai szukcesszió kérdései*, Akadémiai Kiadó Bp. 121-134.
244. Vörös, L. (1984): A magyar vizek algológiai kutatása 1958-1982. In: Entz, B. (szerk) *Magyar Hidrobiológia 1958-1982*. p. 115-140.
245. Wagner, A. & Benndorf, J. (2007): Climate-driven warming during spring destabilises a *Daphnia* population: a mechanistic food-web approach. *Oecologia* 151: 351-367
246. Weyhenmeyer, G. A. (2001): Warmer winters: Are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected? *Ambio* 30: 565-571.
247. Weyhenmeyer, G.A., Blenckner, T. & Pettersson, K. (1999): Changes on the plankton spring outburst related to the North Atlantic Oscillation. *Limnology Oceanography* 44: 1788-1792.
248. Wiedner, C., Rücker, J., Brüggemann, R. & Nixdorf, B. (2007): Climate change affects timing and size of populations of an invasive cyanobacterium in temperate regions. *Oecologia* 152: 473-484.
249. Williamson, P. & Gribbin, J. (1991): How plankton change the climate. *New Sci.* 16: 48-52.
250. Winder, M. & Schindler, D.E. (2004): Climatic effects on phenology of lake processes. *Global Change Biology* 10: 1844-1856.
251. WMO (2009): 2000-2009: The warmest decade. (Press Release) No. 869. http://www.wmo.int/pages/mediacentre/press_releases/pr_869_en.html
252. Wood, R.J., Boesch, D.F. & Kennedy, V.S. (2002): Future consequences of climate change for the Chesapeake Bay ecosystem and its fisheries. In: McGinn, N.A. (ed): *Fisheries in a changing climate*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 171-184.

M1: A beazonosított fitoplankton taxonok és kódjaik

1	<i>Acutodesmus acutus</i> (Meyen) Tsarenko	46	<i>Aulacoseira granulata</i> var. <i>angustissima</i> (O.Müll.) Sim.	95	<i>Chlorogonium acutiforme</i> Bourr.
2	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> f. <i>gracile</i> Lemmerman	47	<i>Bicosoeca petiolata</i> (Stein) Bourrelly	96	<i>Chlorogonium elongatum</i> (Dangeard) Dangeard
3	<i>Aulacoseira italica</i> var. <i>subarctica</i> (O. Müll.) Sim.	48	<i>Bicosoeca planctonica</i> Kisselev	97	<i>Chlorogonium fusiforme</i> Matwienko
4	<i>Aulacoseira italica</i> var. <i>tenuissima</i> (Grun.) Sim.	49	<i>Bicosoeca planctonica</i> var. <i>multiannulata</i> Nach Skuja	98	<i>Chlorogonium gracile</i> Matwienko
5	<i>Aphanizomenon izocsenkoi</i>	50	<i>Bicosoeca ainikkiae</i> Järnefelt	99	<i>Chlorogonium heimii</i> Bourr.
6	<i>Achnanthes laevis</i> Oestrup	51	<i>Bicosoeca campanulata</i> (Lackey) Bourrelly	100	<i>Chlorogonium intermedium</i> Skuja
7	<i>Achnanthes lanceolata</i> (Bréb) Grunow	52	<i>Bicosoeca cylindrica</i>	101	<i>Chlorogonium maximum</i> Skuja
8	<i>Amphikrikos minutissimus</i> f. <i>bicassida</i> Hajdú	53	<i>Bicosoeca socialis</i>	102	<i>Chlorogonium minimum</i> Playfair
9	<i>Aulacoseira muzzanensis</i> (Meister) Krammer	54	<i>Bicosoeca sp.</i>	103	<i>Chlorotetraëdron incus</i> (Teil.) Kom.et.Kovac.
10	<i>Amphora pediculus</i> Kütz.	55	<i>Closterium acutum</i> v. <i>variabile</i> (Lemm.) Krieg	104	<i>Chromulina sp.</i>
11	<i>Anabaena scheremetievi</i> Elenk.	56	<i>Crucigenia lauterbornii</i> (Schmidle)	105	<i>Chromulina sphaeridia</i> Schiller
12	<i>Aulacoseira subarctica</i> (O.Müller) Haworth	57	<i>Cryptomonas marssonii</i> Skuja	106	<i>Chroococcus limneticus</i> Lemm.
13	<i>Acanthoceras zachariasii</i> (Brun.) Simon.	58	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrbg.	107	<i>Chroococcus multicellularis</i> (Chu) Chu
14	<i>Achnanthes delicatula</i> (Kützing) Grunow	59	<i>Cryptomonas platyuris</i> Skuja	108	<i>Chroomonas acuta</i> Uterm.
15	<i>Achnanthes exigua</i> Grunow	60	<i>Cyclotella pseudostelligera</i> Hustedt	109	<i>Chroomonas coerulea</i> (Geitl.) Skuja
16	<i>Achnanthes catenata</i> Bily & Marvan	61	<i>Crucigeniella pulchra</i> (W. & G.S. West) Kom.	110	<i>Chrysidalis peritaphrena</i> Schiller
17	<i>Achnanthes sp.</i>	62	<i>Crucigenia rectangularis</i> (Näg.)	111	<i>Chrysochromulina parva</i> Lackey
18	<i>Achnanthes sp.</i> Másféle(pici, ovális)	63	<i>Cryptomonas rostratiformis</i> Skuja	112	<i>Chrysococcus biporus</i> Skuja
19	<i>Achnanthidium minutissimum</i> (Kütz.) Czarnecki	64	<i>Cymbella sinuata</i> W. Gregory	113	<i>Chrysococcus rufescens</i> Klebs.
20	<i>Actinastrum hantzschii</i> Lagerh.	65	<i>Closterium strigosum</i> Bréb.	114	<i>Chrysococcus sp</i>
21	<i>Actinocyclus normanii</i> (Greg.) Hust.	66	<i>Crucigenia tetrapedia</i> (Kirch.) W.et G.S.West	115	<i>Chrysolykos planctonicus</i> Mack
22	<i>Acutodesmus acuminatus</i> (Lagh.) Tsarenko	67	<i>Cryptomonas tetrapyrenoidosa</i> Skuja	116	<i>Chrysosphaerella longispina</i> Lauterborn
23	<i>Amphikrikos minutissimus</i> Korš	68	<i>Chrysococcus triporus</i> Matvienko	117	<i>Cilindrospermaopsis raciborskii</i>
24	<i>Amphikrikos nanus</i> Fott & Heynig Hind.	69	<i>Caloneis amphisbaena</i> (Bory) Cleve	118	<i>Closteriopsis acicularis</i> (G.M.Smith) Belch. et Swale
25	<i>Amphora ovalis</i> Kütz.	70	<i>Caloneis sp.</i>	119	<i>Closteriopsis longissima</i> (Lemm.) Lemm.
26	<i>Amphora sp.</i>	71	<i>Caraciopsis sp.</i>	120	<i>Closterium acutum</i> Brébisson
27	<i>Amphora sp.közepes</i>	72	<i>Carteria globulosa</i> Pascher	121	<i>Closterium gracile</i> Brébisson
28	<i>Anabaena sp</i>	73	<i>Carteria sp.</i>	122	<i>Closterium pronum</i> Brébisson
29	<i>Anabaena spiroides</i> Kleb.	74	<i>Centritractus belenophorus</i> Lemm.	123	<i>Closterium sp. kicsi, elliptikus</i>
30	<i>Anabeana inaequalis</i> (Kützing) Bornet & Flahault	75	<i>Cephalomonas granulata</i> Higinb.	124	<i>Cocconeis pediculus</i> Ehrbg.
31	<i>Ankistrodesmus bibrainus</i> (Reinsch) Korš.	76	<i>Characium fusiforme</i> Lee & Bold	125	<i>Cocconeis placentula</i> Ehrbg.
32	<i>Ankistrodesmus falcatus</i> (Corda) Ralfs	77	<i>Characium ambiguum</i> Hermann	126	<i>Cocconeis sp.</i>
33	<i>Ankistrodesmus fusiformis</i> Corda	78	<i>Chlamydomonas ehrenbergii</i> Goroschankin	127	<i>Coelaspheium kuetzingianum</i> Näg.
34	<i>Ankistrodesmus gracilis</i> (Reinsch) Korš.	79	<i>Chlamydomonas elliptica</i> Korschikoff in Pascher	128	<i>Coelastrum cambricum</i> Arch.
35	<i>Ankyra ancora</i> (G .M. Smith) Fott	80	<i>Chlamydomonas globosa</i> Snow	129	<i>Coelastrum microporum</i> Näg.in A.Br.
36	<i>Ankyra judayi</i> (G. M. Smith) Fott	81	<i>Chlamydomonas intermedia</i> Chodat	130	<i>Coelastrum sphaericum</i> Näg.
37	<i>Ankyra ocellata</i> Korš. Fott	82	<i>Chlamydomonas kicsi, kerek</i>	131	<i>Coenocystis reniformis</i> v. tiszae Uher.
38	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> (L.) Ralfs.	83	<i>Chlamydomonas kicsi, ovális</i>	132	<i>Coenocystis reniformis</i> Korš.
39	<i>Aphanizomenon sp.</i>	84	<i>Chlamydomonas nagy, kerek</i>	133	<i>Coronastrum chodatii</i> Kom.
40	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. et G.S.West.	85	<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Dang.	134	<i>Coronastrum ellipsoideum</i> Fott
41	<i>Aphanocapsa elachista</i> W. et G.S. West	86	<i>Chlamydomonas sp.</i>	135	<i>Cosmarium bioculatum</i> Brébisson
42	<i>Aphanocapsa sp.</i>	87	<i>Chlamydomonas sp. 3</i>	136	<i>Cosmarium obtusatum</i> Schmidle
43	<i>Asterionella formosa</i> Hassal	88	<i>Chlamydomonas sp. Nagy</i> (ovális)	137	<i>Cosmarium pygmaeum</i> Arch.
44	<i>Attheya zachariasii</i> Brun.	89	<i>Chlamydomonas tetragama</i> (Bohl.) Ettl	138	<i>Cosmarium sp.</i>
45	<i>Aulacoseira distans</i> (Ehrbg.) Sim.	90	<i>Chlamydonephris pomiformis</i> (Pasch.) Ettl	139	<i>Crucigenia divergens</i> (G.M. Smith) Fott
		91	<i>Chlorella sp.</i>	140	<i>Crucigenia fenestrata</i> (Schmidle) Schmidle
		92	<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.	141	<i>Crucigenia quadrata</i> Morr.
		93	<i>Chlorococcales sp. 3</i>	142	<i>Crucigenia sp.</i>
		94	<i>Chlorococcum sp.4</i>	143	<i>Crucigeniella apiculata</i> (Lemm.) Kom.
				144	<i>Cryptoglena pigra</i> Ehrbg.

M1: A beazonosított fitoplankton taxonok és kódjaik

145	<i>Cryptomonas erosa</i> var. reflexa Marss.	195	<i>Diploneis</i> sp.	247	<i>Granulocystopsis cornata</i> v. elegans (Fott) Kom.
146	<i>Cryptomonas gracilis</i> Skuja	196	<i>Diplostauron pentagonium</i> (Hazen) Pascher	248	<i>Granulocystopsis coronata</i> (Lemm.) Hind.
147	<i>Cyanophyta</i> sp.	197	<i>Dysmorphococcus variabilis</i> Takeda	249	<i>Gymnodinium fuscum</i> (Ehrbg.) Stein
148	<i>Cyclotella meneghiniana</i> Kütz.	198	<i>Euglena gracilis</i> Klebs	250	<i>Gymnodinium</i> sp.
149	<i>Cyclotella radiosa</i> (Grunow) Lemm.	199	<i>Euglena oblonga</i> Schmitz	251	<i>Gymnodinium</i> sp. kicsi, kerek
150	<i>Cyclotella</i> sp.	200	<i>Euglena oxyuris</i> Schmarða	252	<i>Gymnodinium</i> sp. közepes, kerek
151	<i>Cymatopleura solea</i> (Breb.) W.Smith	201	<i>Echinocoleum elegans</i> Jao & Lee	253	<i>Gyrosigma attenuatum</i> (Kütz.) Rabenhardt
152	<i>Cymbella prostrata</i> (Berkeley) Cleve	202	<i>Eudorina elegans</i> Ehrbg.	254	<i>Gyrosigma scalproides</i> (Rabh.) Cleve
153	<i>Cymbella silesiaca</i> Bleisch	203	<i>Eudorina ilinoisensis</i> (Kofoid) Pascher	255	<i>Gyrosigma</i> sp.
154	<i>Cymbella</i> sp.	204	<i>Euglena acus</i> Ehrbg.	256	<i>Haematococcus droebakensis</i> var. <i>danuvialis</i> Schmidt & Uherk.
155	<i>Cymbella ventricosa</i> Agardh	205	<i>Euglena ehrenbergii</i> Klebs.	257	<i>Haematococcus pluvialis</i> Flotow em Wille
156	<i>Desmodesmus armatus</i> var. <i>bicaudatus</i> (Gugl.) Hegew.	206	<i>Euglena</i> sp.	258	<i>Hannaea arcus</i> (Ehrbg.) Patrick
157	<i>Dictyosphaerium chlorelloides</i> (Naum.) Kom. & Perm.	207	<i>Euglena</i> sp. kicsi, ovális	259	<i>Hantzschia amphioxys</i> Ehrbg. Grunow
158	<i>Desmodesmus costatogranulatus</i> (Skuja) Hegew.	208	<i>Euglena</i> sp. másféle	260	<i>Hantzschia</i> sp.
159	<i>Dinobryon crenulatum</i> W et G.S. West	209	<i>Euglena texta</i> (Duj.) Hübn.	261	<i>Juranyiella javorkae</i> (Hortob.) Hortob.
160	<i>Dinobryon cylindricum</i> Imhof	210	<i>Euglena viridis</i> Ehrbg.	262	<i>Kephyrion biporus</i>
161	<i>Desmodesmus denticulatus</i> (Lagh.) Friedl et Hegew.	211	<i>Fragilaria berlinensis</i> (Lemm.) Lange-Bertalot	263	<i>Kirchneriella diana</i> (Bohl.) Comas
162	<i>Desmodesmus intermedius</i> (Chod.) Hegew.	212	<i>Fragilaria construens</i> (Ehrbg.) Grun.	264	<i>Kephyrion moniliferum</i> (Schmid) Bourr.
163	<i>Diatoma moniliformis</i> Kütz.	213	<i>Fragilaria rumpens</i> (Kütz.) Carlsson	265	<i>Kirchneriella obesa</i> (W. West) Schmidle
164	<i>Desmodesmus opoliensis</i> (P. Richt.) Hegew.	214	<i>Fragilaria teñera</i> (W. Smith) Lange-Bertalot	266	<i>Kephyrion ovale</i> (Lackey) Huber-Pestalozzi
165	<i>Dinobryon petiolatum</i> Willen	215	<i>Fragilaria ulna</i> v. <i>oxirincus</i> (Kütz.) Lange-Bert.	267	<i>Kephyrion parvulum</i> (G. Schmid) P. Bourrelly
166	<i>Desmodesmus protuberans</i> (Fritsch et Rich) Hegew.	216	<i>Fragilaria ulna</i> var. <i>acus</i> (Kütz.) Lange-Bert.	268	<i>Kephyrion petasatum</i> Conrad
167	<i>Dictyosphaerium pulchellum</i> Wood	217	<i>Fragilaria alpestris</i>	269	<i>Kephyrion planctonicum</i> Hillard
168	<i>Desmodesmus serratus</i> (Corda) An, Friedl et Hegew.	218	<i>Fragilaria capucina</i> Desmazières	270	<i>Kephyrion productus</i> Hortob.
169	<i>Dinobryon sertularia</i> Ehrbg.	219	<i>Fragilaria capucina</i> var. <i>rumpens</i> (Kütz.) Lange-Bert.	271	<i>Kirchneriella rotunda</i> (Korš.) Hind.
170	<i>Dinobryon sociale</i> Ehrbg.	220	<i>Fragilaria crotonensis</i> Kitton	272	<i>Kephyrion schmidii</i> (Schmid) Bourrelly
171	<i>Desmodesmus spinosus</i> (Chod.) Hegew.	221	<i>Fragilaria pinnata</i> Ehrbg.	273	<i>Kephyrion starmachii</i> (Czosnowski) Bourrelly
172	<i>Dictyosphaerium tetrachotomum</i> Printz	222	<i>Fragilaria</i> sp.	274	<i>Kephyrion tubiforme</i> Fott
173	<i>Diatoma vulgaris</i> v. <i>brevis</i> Grunow	223	<i>Fragilaria</i> sp. pici	275	<i>Kephyrion annulatum</i> De Graaf
174	<i>Denticula</i> sp.	224	<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch.) Lange-Bert.	276	<i>Kephyrion globosum</i> (Czosnowski) Bourrelly
175	<i>Desmodesmus armatus</i> (Chod.) Hegew.	225	<i>Franceia echidna</i> (Bohl.) Bourr.	277	<i>Kephyrion inconstans</i> (Schmid) Bourr.
176	<i>Desmodesmus communis</i> (Hegew.) Hegew.	226	<i>Franceia javanica</i> (Bern.) Hortob.	278	<i>Kephyrion litorale</i> Lund
177	<i>Diacanthos belenophorus</i> Kors.	227	<i>Franceia tenuispina</i> Korš.	279	<i>Kephyrion rubri-claustri</i> Conrad
178	<i>Diatoma hyemalis</i> (Roth) Heiberg	228	<i>Fusola viridis</i> Snow	280	<i>Kephyrion</i> sp.
179	<i>Diatoma mesodon</i> (Ehrbg.) Kütz.	229	<i>Gomphonema parvulum</i> (Kütz.) Kütz.	281	<i>Kirchneriella lunaris</i> (Kirchner) Moet.
180	<i>Diatoma tenuis</i> Agardh	230	<i>Goniochloris pulchra</i> A.A. Pascher	282	<i>Kirchneriella aperta</i> Teil.
181	<i>Diatoma vulgaris</i> Bory	231	<i>Gleobotrys limneticus</i> (G. M. Smith) Pascher	283	<i>Kirchneriella contorta</i> (Schmidle) Bohl.
182	<i>Dicellula planctonica</i> Svir.	232	<i>Gloeotila longicellularis</i> Hindák	284	<i>Kirchneriella irregularis</i> (G.M. Smith) Korš.
183	<i>Dichotomococcus curvatus</i> Korš.	233	<i>Gloeotila pelagica</i> (Nygaard) Skuja	285	<i>Koliella longiseta</i> (Kirchner) Hindák
184	<i>Diclostera acuatus</i> Jao et al.	234	<i>Golenkinia radiata</i> Chod.	286	<i>Koliella variabilis</i> (Nygaard) Hindák
185	<i>Dictyosphaerium anomalum</i> Korš.	235	<i>Gomphonema angustatum</i> (Kütz.) Rabenhorst	287	<i>Komarekia appendiculata</i> (Chod.) Fott
186	<i>Dictyosphaerium ehrenbergianum</i> Näg.	236	<i>Gomphonema constrictum</i> Ehrbg.	288	<i>Komarekia rotundata</i> (Teil.) Fott
187	<i>Didymocystis inermis</i> (Fott) Fott	237	<i>Gomphonema olivaceum</i> (Horn.) Bréb.	289	<i>Lagerheimia ciliata</i> (Lagerh.) Chod.
188	<i>Didymocystis planctonica</i> Korš.	238	<i>Gomphonema</i> sp.	290	<i>Lagerheimia genevensis</i> (Chod.) Chod.
189	<i>Didymogenes anomala</i> (G.M. Smith) Hind.	239	<i>Gomphonema</i> sp. pici	291	<i>Lagerheimia longiseta</i> (Lemm.) Wille
190	<i>Didymogenes palatina</i> Schmidle	240	<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kg.		
191	<i>Dinobryon</i> .sp.	241	<i>Gomphosphaeria lacustris</i> Chodat.		
192	<i>Dinobryon bavaricum</i> Imhof	242	<i>Goniochloris fallax</i> Fott		
193	<i>Dinobryon divergens</i> Imhof	243	<i>Goniochloris mutica</i> (A. Braun.) Fott		
194	<i>Diplochlois lunata</i> (Fott) Fott	244	<i>Goniochloris</i> sp.		
		245	<i>Gonium pectorale</i> O.F. Müller		
		246	<i>Gonyostomum semen</i> (Ehrbg.) Diesing		

M1: A beazonosított fitoplankton taxonok és kódjaik

292	<i>Lagerheimia minor</i> Schiller	343	<i>Nitzschia paleacea</i> (Grunow)	400	<i>Peridinium cinctum</i> (Müller)
293	<i>Lagerheimia subsalsa</i> Lemm.		Grunow in Van Heurck		Ehrbg.
294	<i>Lagerheimia wratislaviensis</i> Schröd.	344	<i>Nitzschia pellucida</i> Grunow.	401	<i>Peridinium sp.</i>
295	<i>Lagerheimia balatonica</i> (Scherff.) Hind.	345	<i>Nitzschia lorenziana</i> var. incerta Grunow	402	<i>Peridinium umbonatum</i> Stein
296	<i>Lepocinclis marssonii</i> Lemm.	346	<i>Nitzschia sigma</i> (Kützing) W. Smith	403	<i>Peridinium wisconsinense</i> Eddy
297	<i>Lepocinclis sp.</i>	347	<i>Nitzschia sigmoidea</i> (Nitzsch) W. Smith	404	<i>Phacotus lenticularis</i> (Ehr.) Stein
298	<i>Lepocinclis steinii</i> Lemm.			405	<i>Phacus applalnatus</i> Pochm.
299	<i>Lobomonas ampla</i> Pascher	348	<i>Navicula tripunctata</i> (O.F.M.) Bory	406	<i>Phacus caudatus</i> Hübner
300	<i>Lyngbya hyeronimusii</i> Lemm.			407	<i>Phacus curvicauda</i> Swir.
301	<i>Lyngbya sp.</i>	349	<i>Nitzschia tryblionella</i> Hantzsh	408	<i>Phacus granum</i> Drez.
302	<i>Monoraphidium braunii</i> (Näg) Kom.-Legn.	350	<i>Nitzschia vermicularis</i> (Kützing) Hantzsch	409	<i>Phacus pyrum</i> (Ehrbg.) Stein
303	<i>Mallomonas caudata</i> Ivanov em. Krieger	351	<i>Nephroclamys willeana</i> (Printz) Korš.	410	<i>Phacus skujae</i> Skvorz.
304	<i>Monoraphidium contortum</i> (Thur.) Kom.-Legn.	352	<i>Navicula capitata</i> Ehrbg.	411	<i>Phacus sp.</i>
305	<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Wol.) Hindák & Kom.-Legn.	353	<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz.	412	<i>Phormidium chalybeum</i> (Mertens ex Gom.) Anagn. et Kom.
306	<i>Monoraphidium griffithii</i> (Berk.) Kom.-Legn.	354	<i>Navicula sp.</i>	413	<i>Phormidium purpurascens</i> (Kg.) Gom.
307	<i>Monoraphidium komarkovae</i> Nygaard	355	<i>Navicula sp. 3</i> (pici, másféle)	414	<i>Phormidium sp.</i>
308	<i>Monoraphidium minutum</i> (Nägeli) Kom.-Legn.	356	<i>Navicula sp. kicsi</i>	415	<i>Pinnularia sp.</i>
309	<i>Mallomonas paludosa</i> Fott	357	<i>Neidium sp</i>	416	<i>Planktolynghya limnetica</i> (Lemm.) Anagn. et Kom.
310	<i>Micractinium quadrisetum</i> (Lemm.) G.M. Schmidt	358	<i>Neodesmus danubialis</i> Hindák	417	<i>Planktonema lautenbornii</i> Schmidle
311	<i>Mallomonas splendens</i> (G. S. West) Playfair	359	<i>Nephroclamys rotunda</i> Korš		
312	<i>Mallomonas tonsurata</i> Teiling et Krieger	360	<i>Nephroclamys subsolitaria</i> (G.S.West.) Korš.	418	<i>Planktosphaeria gelatinosa</i> G. M. Smidt
313	<i>Mallomonas akrokomos</i> Ruttner	361	<i>Nephrocystium agardhianum</i> Næg.	419	<i>Planktothrix aghardii</i> (Gom.) Anagn. et Kom.
314	<i>Mallomonas sp.</i>	362	<i>Nephrocystium limneticum</i> (G.M.Smith) G.M.Smith	420	<i>Polyedriopsis spinulosa</i> (Schmidle) Schmidle
315	<i>Mallomonas sp. megnyúlt, ovális</i>	363	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W.M.Smith	421	<i>Prymnesium parvum</i> Carter
316	<i>Melosira varians</i> Agardh	364	<i>Nitzschia gracilis</i> Hantzsch	422	<i>Pseudanabaena sp.</i>
317	<i>Meridion circulare</i> (Greville) Agardh	365	<i>Nitzschia levidensis</i> (W. Smith) Grunow in Van Heurck	423	<i>Pseudokephyron circumvallatum</i> Bourrelly
318	<i>Merismophedia glauca</i> (Ehrbg.) Næg.	366	<i>Nitzschia sp.</i>	424	<i>Pseudokephyron sp.</i>
319	<i>Merismophedia tenuissima</i> Lemm.	367	<i>Nitzschia sp. kicsi</i>	425	<i>Pseudokephyron spirale</i> Schmid
320	<i>Micractinium pusillum</i> Fres.	368	<i>Nostoc sp.</i>	426	<i>Pteromonas aculeata</i> Lemm.
321	<i>Microcystis aeruginosa</i> Kg.	369	<i>Oscillatoria chlorina</i> Kg	427	<i>Pteromonas angulosa</i> (Carter) Lemm.
322	<i>Microcystis flos-aquae</i> (Wittr.) Kirch.	370	<i>Oocystis lacustris</i> Chodat	428	<i>Pteromonas sinuosa</i> Chodat
323	<i>Microcystis reinboldii</i> (Richter) Forti	371	<i>Oocystis marssonii</i> Lemm.	429	<i>Pyramimonas tetrahychnus</i> Schmarda
324	<i>Microcystis sp.</i>	372	<i>Oscillatoria redekei</i> Van Goor	430	<i>Quadricoccus ellipticus</i> Hortob.
325	<i>Monas sp.</i>	373	<i>Oocystidium polymammilatum</i> Hortob.	431	<i>Quadricoccus verrucosus</i> Fott
326	<i>Monoraphidium arcuatum</i> (Korš.) Hind.	374	<i>Oocystis borgei</i> Snow	432	<i>Quadrigula lacustris</i> (Chod.) G.M. Smith
327	<i>Monoraphidium pusillum</i> (Printz) Kom.-Legn.	375	<i>Oocystis sp.</i>	433	<i>Rhodomonas lens</i> Pasher & Ruttner
328	<i>Mougeotia sp.</i>	376	<i>Ophiocytium capitatum</i> Wolle	434	<i>Raphidocelis mucosa</i> (Korš) Kom.
329	<i>Nitzschia acicularis</i> (Kütz.) W.M.Smith pici	377	<i>Oscillatoria limnetica</i> Lemm.	435	<i>Rhizosolenia eriensis</i> H.L. Smith
330	<i>Navicula capitata</i> var. hungarica (Grun.) Ross	378	<i>Oscillatoria limosa</i> Agh.	436	<i>Rhizosolenia longiseta</i> Zacharias
331	<i>Nitzschia capitellata</i>	379	<i>Oscillatoria sp.</i>	437	<i>Rhodomonas lacustris</i> Pasch. et Rutt.
332	<i>Nitzschia clausii</i> Hantzsch	380	<i>Oscillatoria sp. 2</i>	438	<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (Agh.) Lange-Bert.
333	<i>N. dissipata</i> (Kützing) Grunow	381	<i>Pteromonas cordiformis</i> Lemm.	439	<i>Rhopalodia gibba</i> (Ehrbg.) O.Müller.
334	<i>Nitzschia fonticola</i> Grun. in Cleve & Möller	382	<i>Phacus dangeardii</i> Lemm	440	<i>Romeria gracilis</i> Koczw.
335	<i>Nitzschia fruticosa</i> Hust.	383	<i>Pediastrum duplex</i> Meyen	441	<i>Romeria sp.</i>
336	<i>Navicula gracilis</i> Ehrbg.	384	<i>Pteromonas ekiciliata</i>	442	<i>Scenedesmus apiculatus</i> (W. & G.S. West) Chod.
337	<i>Navicula gregaria</i> Donkin	385	<i>Phacus longicauda</i> (Ehrbg.) Duj.	443	<i>Scenedesmus bernardii</i> G. M. Smith
338	<i>Navicula hungarica</i> Grunow	386	<i>Phacus longicauda</i> var. tortus Lemm.	444	<i>Scenedesmus circumfusus</i> v. bicaodatus f.granulatus Hortob.
339	<i>Navicula lanceolata</i> (C. Agardh) Ehrenberg	387	<i>Phacus pleuronectes</i> (O. F. Müller) Duj.	445	<i>Scenedesmus ecornis</i> (Ehrbg.) Chod.
340	<i>Nitzschia linearis</i> (Agardh) W.Smith	388	<i>Pediastrum simplex</i> Meyen	446	<i>Scenedesmus ellipsoideus</i> Chod.
341	<i>Nitzschia longissima</i> (Brébisson) Ralfs	389	<i>P. tetras</i> (Ehrbg.) Ralfs.	447	<i>Scenedesmus gutwinskii</i> Chod.
342	<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W.Smith	390	<i>Pediastrum tetras</i> var. tetraodon (Corda) Hansg.		
		391	<i>Phacus wettsteinii</i> Drezepolski		
		392	<i>Pachycladella komarekii</i> (Fott et Kovác.) Reym.		
		393	<i>Pandorina morum</i> (O.F.Müller) Bory		
		394	<i>Pediastrum boryanum</i> (Turp.) Menegh.		
		395	<i>Pennales sp.</i>		
		396	<i>Pennales sp. 2</i>		
		397	<i>Pennales sp. 3</i>		
		398	<i>Pennales sp. 4</i>		
		399	<i>Peridinium aciculiferum</i> (Lemm.) Lemm.		

M1: A beazonosított fitoplankton taxonok és kódjaik

448	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	473	<i>Spiniferomonas</i> Takahashi	502	<i>Trachelomonas verrucosa</i>
	<i>f.tenuis</i> (Hust.) Hlk. et Stoer.	474	<i>Spirulina abbreviata</i> Lemm.		Stokes
449	<i>Stephanodiscus hantzschii</i>	475	<i>Spirulina laxissima</i> G. S.	503	<i>Trachelomonas volvocina</i>
	Grun.		West.		Ehrbg.
450	<i>Stephanodiscus invisitatus</i>	476	<i>Spirulina sp.</i>	504	<i>Tabellaria fenestrata</i> (Lyngb.)
	Hohn et Hellerman	477	<i>Staurostrum paradoxum</i>		Kütz.
451	<i>Surirella minuta</i> Brebisson		Meyen	505	<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth)
452	<i>Scenedesmus nanus</i> Chod.	478	<i>Stauroneis sp.</i>		Kütz.
453	<i>Scenedesmus peccensis</i> var.	479	<i>Stenopterobia curvula</i>	506	<i>Tabellaria sp.</i>
	<i>setosus</i> Uherkovich		(W.Smith) Krammer	507	<i>Teilingia granulata</i> (Roy &
454	<i>Scenedesmus</i>	480	<i>Stephanodiscus binderanus</i>		Bisset) Bourr.
	<i>pseudodenticulatus</i> Hegew.&		(Kütz.) Krieger	508	<i>Tetrachlorella incerta</i> Hind.
	Schnepf	481	<i>Stephanodiscus spp.</i>	509	<i>Tetraëdron caudatum</i> (Chod.)
455	<i>Scenedesmus spicatus</i> W.&	482	<i>Stichococcus contortus</i>		Hansg.
	G.S.West		(Chodat) Hindák	510	<i>Tetraëdron triangulare</i> Korš.
456	<i>Schroederia spiralis</i> (Printz)	483	<i>Stokesiella epiptyxis</i> Pascher	511	<i>Tetranephris europaea</i> (Hind.)
	Korš.	484	<i>Strombomonas acuminata</i>		Kom.
457	<i>Spirulina subtilissima</i> Kg.		(Schmarda) Deflandre	512	<i>Tetraselmis cordiformis</i>
458	<i>Scenedesmus sp</i>	485	<i>Strombomonas deflandrei</i>		(Carter) Stein
459	<i>Scherffelia dubia</i> (Scherffell)		(Roll) Defl.	513	<i>Tetrastrum elegans</i> Playf.
	Paser	486	<i>Strombomonas fluvialis</i>	514	<i>Tetrastrum glabrum</i> (Roll.)
460	<i>Schroederia planctonica</i>		(Lemm.) Deflandre		Ahlstr.et Tiff.
	(Skuja) Philipose	487	<i>Surirella brebissonii</i> Krammer	515	<i>Tetrastrum heteracanthum</i>
461	<i>Schroederia robusta</i> Korš.		Lange-Bert.		(Nordst.) Chod.
462	<i>Schroederia setigera</i> (Schröd.)	488	<i>Surirella cuspidata</i> Hustedt	516	<i>Tetrastrum punctatum</i>
	Lemm.	489	<i>Surirella linearis</i> W. Smith		(Schmidle) Ahlstr. et Tiff.
463	<i>Scourfieldia cordiformis</i>	490	<i>Surirella robusta</i> Ehrenberg	517	<i>Thalassiosira sp.</i>
	Takeda	491	<i>Surirella sp.</i>	518	<i>Thalassiosira weissflogii</i>
464	<i>Siderocelis ornata</i> (Fott) Fott	492	<i>Syncrypta sp.</i>		(Grunow) Fryxell & Hasle
465	<i>Siderocystopsis fusca</i> (Korš.)	493	<i>Synura petersenii</i> Korš.	519	<i>Thorakomonas sabulosa</i> Korš.
	Swale.	494	<i>Synura sp 2</i>	520	<i>Trachelomonas granulosa</i>
466	<i>Skeletonema neoastraea</i>	495	<i>Trachelomonas lefévrei</i>		Playfair
	Håkansson & Hickel		Deflandre	521	<i>Trachelomonas planctonica</i>
467	<i>Skeletonema potamos</i> (Weber)	496	<i>Tetraedron minimum</i> (A.Br.)		Swir.
	Hasle		Hansg.	522	<i>Trachelomonas sp.</i>
468	<i>Skeletonema subsalsum</i>	497	<i>Tetraedron pentaedricum</i> W.&	523	<i>Treubaria triappendiculata</i>
	(Cleve-Euler) Bethge		G.S. West		Bern.
469	<i>Snowella lacustris</i> (Chodat)	498	<i>Tetrastrum peterfii</i> Hortob.	524	<i>Tribonema sp.</i>
	Komárek & Hindák	499	<i>Tetrastrum staurogeniaeforme</i>	525	<i>Ulothrix sp.</i>
470	<i>Spermatozopsis exultans</i> Korš.		(Schröd.) Lemm.	526	<i>Uroglena sp.</i>
471	<i>Sphaerellopsis fluvialis</i>	500	<i>Tetrastrum triacanthum</i> Korš.	527	<i>Uronema confervicolum</i>
	(Stein) Pascher	501	<i>Treubaria varia</i> Tiffany &		Lagerheim
472	<i>Sphaerocystis planctonica</i>		Ahlstrom	528	<i>Willea irregularis</i> (Wille)
	(Korš.) Bourr.				Schmidle