

EKOLOGIJA FITOPLANKTONA I FITOBENTOSA U SLATKOVODNIM EKOSUSTAVIMA



Marija Gligora Udovič, Petar Žutinić i Anđelka Plenković-Moraj

BIOLOŠKI ODSJEK, PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET

Sveučilište u Zagrebu

Ekologija fitoplanktona i fitobentosa u slatkovodnim ekosustavima

SADRŽAJ

1. UVOD	1
2. JEZERA	4
2.1. Plitka jezera ili „što jezero čini plitkim?“	4
2.1.1. Alternativna stabilna stanja plitkih jezera	9
2.2. DUBOKA JEZERA	14
2.2.1. Stratifikacija	15
2.2.2. Protok energije u jezeru	16
2.2.2.1. Zračenje	17
2.2.2.2. Isparavanje i kondenzacija	17
2.2.2.3. Vjetar	17
2.2.2.4. Neposredni dotoci i odljevi	18
2.2.3. Podjela jezera	18
3. FITOPLANKTON	21
3.1. Sukcesija fitoplanktona	23
3.1.1. Morfo-funkcionalne klasifikacije fitoplanktona	30
3.1.2. Ekološke teorije i koncepti	39
3.1.3. Stabilna ravnotežna stanja u ekologiji fitoplanktona	40
4. RIJEKE I POTOCI	44
5. PERIFITON	47
5.1. Kolonizacijski procesi /Procesi naseljavanja	50
5.2. Tipovi i struktura perifitona na temelju podloge	53
5.3. Primarni abiotski čimbenici	55
5.3.1. Svjetlost i temperatura	55
5.3.2. Hranjive tvari	56
5.3.3. Ugljik	58
5.3.4. Dušik	59
5.3.5. Fosfor	62
5.4. Biotički odnosi	64
5.4.1. Odnosi podloge i perifitona	64
5.4.2. Kontrola rasta, smrtnost i gubici	64
5.5. Zajednice makroalgi u lotičkim sustavima	65
5.6. Prostorno vremenski koncept lotičkih algi	71
6. FITOPLANKTON U VELIKIM RIJEKAMA	72
7. FITOBENTOS U JEZERIMA	73
8. LITERATURA	76

1. UVOD

Jedan od važnih čimbenika koji određuje životne uvjete u akvatičkim ekosustavima i znatno definira sastav njihovih zajednica je kretanje/strujanje vode. Stoga površinske vode možemo podijeliti na stajaćice ili lentička staništa te tekućice ili lotička staništa. Razlika između lentičkih i lotičkih slatkovodnih ekosustava nije u potpunosti definirana jer, primjerice, jezera mogu imati određeni godišnji protok vode, dok velike rijeke mogu u određeno doba godine imati izrazito spor protok u nekim svojim dijelovima [1]. No, bez obzira na pokušaj formiranja oštih granica između stajaćih i tekućih voda, postoji velika razlika u sastavu algi koje naseljavaju takve ekosustave. U lentičkom sustavu tipično je dominantan fitoplankton, dok u lotičkom sustavu tu ulogu preuzima fitobentos. Kopnene vode pokrivaju 2% ukupne površine Zemlje [2]. Iako 40% ukupnog volumena slatkih voda čine velika, duboka jezera, više milijuna jezera smještenih uglavnom u subarktičkom i umjerenom pojasu su mala i plitka jezera. Definicija plitkih jezera podlegla je postavljanju graničnih dubina kao mjerila plitkosti, pri čemu se dubina od tri metra navodila kao kritična [3], [4]. Prema fizikalnim, hidrološkim, ekološkim i biološkim svojstvima plitkih sustava, u osnovi se čini prihvatljivijim definirati jezera kao polimiktična ili uzastopno miješana nego plitka [5]. Ukoliko je pritom neizbježno određivanje granične dubine, tada se 5 m čini prihvatljivijom granicom nego 3 m.

Prema miješanju vode duboka jezera umjerenog pojasa možemo definirati kao vodna tijela koja su dovoljno duboka ili dovoljno zaklonjena za formiranje termičke stratifikacije tijekom ljeta. Duboka su jezera fizički složenija od plitkih i često se nalaze u slivovima koji su topografski različiti. Mnogi problemi zaštite dubokih jezera slični su onima u plitkim sustavima, ali postoji i zasebna problematika povezana s njihovom sezonskom stratifikacijom.

Znanstvena istraživanja raznolikosti vrsta u prirodi razvila su se od taksonomskih sastava i strukture životnih zajednica prema ekološkim modelima i konceptima ekosustava u cjelini. Biotičke interakcije povezuju vrste i određuju prostorne, vremenske i strukturne značajke, kao i protok tvari i energije u biocenozi. Biocenoza ili životna zajednica skup je populacija različitih vrsta koje nastanjuju određeno područje u određenom vremenu. Biocenoza posjeduje strukturu određenih značajki među kojima se ističe trofička povezanost u hranidbenim mrežama. Fitoplankton je osnova hranidbene mreže u pelagičkim ekosustavima. Isticanje važnosti fitoplanktona kao osnove, potkrepljuje i definicija fitoplanktona kao zajednice autotrofnih, fotosintetskih, jednostaničnih organizama koji slobodno žive u stupcu vode (pelagičkoj zoni). Tijekom godišnjeg razvoja zajednica

fitoplanktona prolazi neravnotežna i potencijalna, duža ili kraća, ravnotežna stanja [6]. Iako je fitoplanktonska zajednica veći dio razvoja u neravnotežnom stanju [6], [7], ipak je postizanje ravnoteže, odnosno stabilnog stanja [8], definirano kroz tri kriterija [9]. Prvi kriterij odnosi se na broj i biomasu dominantnih vrsta u trenutku postizanja stabilnog stanja. Tijekom ravnotežnog stabilnog stanja brojem jedinki mogu dominirati najviše tri vrste, a da pritom obuhvaćaju više od 80% ukupne biomase fitoplanktonske zajednice. Kriterij o broju vrsta definiran je na osnovi teorije kompetitivnog isključivanja [10] i modeliranja [11] prema kojima u zajednici može istovremeno koegzistirati onoliko vrsta koliko je ograničavajućih čimbenika. Kako citirani autori za pelagičke slatkovodne sustave navode najviše tri osnovna limitirajuća čimbenika (dušik, fosfor i silicij), tako je tri i maksimalan broj vrsta predviđen u ravnotežnom stanju fitoplanktona. Brojna istraživanja fitoplanktonskih zajednica ukazuju da su osim dušika, fosfora i silicija ograničavajući čimbenici i željezo, anorganski ugljik, neki metali u tragovima te svjetlost. Stoga neki autori pri definiranju stabilnog stanja fitoplanktonske zajednice predlažu da se broj vrsta koje dominiraju poveća na četiri do pet [12], [13], a njihova ukupna biomasa na $80 \pm 15\%$ [14]. Pojavljivanje jedne do triju vrsta, odnosno suživot, mora biti zabilježen u istom omjeru dulje od dva tjedna. Postojanje takve strukture za vrijeme jednog do dva tjedna uspostavljeno je na osnovi frekvencije narušavanja koje se u prirodi pojavljuje u tom vremenskom razdoblju, što tumači IDH teorija odnosno teorija srednje razine narušavanja [15]. Navedena teorija primjenjiva je za jezera umjerenog pojasa, ali nije u skladu sa zapažanjima u jezerima toplijih klimatskih područja [16], [17]. Treći je kriterij da biomasa fitoplanktona u tom razdoblju ostane stalna, odnosno da se ne mijenja značajno. Nepromijenjena biomasa postavljena je kao mjera funkcionalne stabilnosti ekosustava i to prema utjecaju zooplanktona i hranjivih tvari na biomasu fitoplanktona (*top-down* i *bottom-up* kontrola). Ipak, u tom su razdoblju prihvatljiva manja odstupanja promjene biomase ($\pm 15\%$) zbog promjene veličine stanica, ali ne i njihove brojnosti [18].

Osnovnu zajednicu primarnih proizvođača u rijekama i potocima čini perifiton ili bentičke alge. Bentičke zajednice su direktno povezane s tipom supstrata na kojem obitavaju. Perifiton uključuje mikroskopske organizme poput algi, bakterija, protozoa, gljiva koji formiraju biofilmove ili tanke naslage. Takve strukture imaju određen položaj i oblik ovisan o protoku vode te sukladno tome koriste hranjive tvari iz vode [19]. Mikroalge u perifitonu mogu biti jednostanične, filamentozne ili kolonijalne, položene uz podlogu ili pak izdignute. S druge strane, makroalge karakterizira izrazito velika morfološka raznolikost, a mogu biti definirane kao lako prepoznatljivi kolonijalni agregati ili višestanične strukture vidljive golim okom [20].

Do danas je opisano 46.642 eukariotskih i 4.774 prokariotskih vrsta algi [21] razvrstanih unutar 54 razreda [22]. One su prisutne čak i u najekstremnijim uvjetima kao što su gejziri ili staništa u/ispod leda. Taksonomska raznolikost i brojnost planktonskih i perifitonskih algi ovisi o nizu čimbenika kao što su temperatura, dostupnost hranjivih tvari, vrsta staništa i tip supstrata, intenzitet svjetla, „grazing“ te stres i narušavanje [23].

2. JEZERA

2.1. Plitka jezera ili „Što jezero čini plitkim?“



Slika 1. Plitko ujezerenje na području rijeke Krke.

Riječ je o pitanju sličnom onome koja je razlika između jezera i rijeke. S obzirom da su razlike očite, kao da ne postoji potreba uspostavljanja definicije. Ipak, s obzirom na udio plitkih voda na Zemlji te njihovu zastupljenost u istraživanjima, klasifikacija i definiranje plitkih jezera čini se svrsishodnom. Scheffer [3] definira plitka jezera (Slika 1.) na osnovi hidrauličkih i ekoloških svojstava te životnih zajednica u vodi srednje dubine manje od 3 m. Ista dubina navodi se i kod nekih drugih autora [4] kao granica razdvajanja plitkih od dubokih voda. Pitanje je koliko je presudna dubina od 3 m u ekološkom funkcioniranju jezera i možemo li, te na osnovi kojih karakteristika, definirati utjecaj dubine na ekologiju samog jezera.

Osim direktnog utjecaja dubine na veličinu zajednice te pojedinih organizama, postoje i indirektni utjecaji, primarno kroz interakciju zagrijavanja i rasapa topline pod utjecajem vjetrova, dubinu konvekcijskih struja koje uvjetuju dnevna zagrijavanja i hlađenja tijekom noći, kao i disperziju resursa i mogućnost organizama da ih iskoriste. Činjenica koja proizlazi iz apsolutne plitkosti nekog jezera je da su dno i sediment na dnu bliže površini vode te učestalim miješanjem i uspostavljanjem jednoličnosti podupiru primarnu produkciju cijelog vodenog stupca.

Najuobičajeniji uvjet korišten prilikom definiranja plitkih i dubokih jezera je stratificiranost vodenog stupca. Pri stratifikaciji, piknoklina koja nastaje kao posljedica termalnog širenja površinske vode koju zagrijava Sunce značajna je prepreka vertikalnom miješanju koje uzrokuje kinetička energija vjetrova [5]. U tim okolnostima konvekcija je slabija od sile uzgona koju daje unesena energija ili izlazeća konduktivna toplina preko površine jezera. Uzgon koji je postigla toplija voda opire se prodiranju sile i umjesto toga je veže za površinski sloj manje debljine. U teoriji njegova dubina h_b teži ravnotežnoj točki suprotstavljene kinetičke energije J_k i uzgona J_b . Ta je dubina poznata kao Monin-Obukhov (MO) [5].

Sila uzgona J_b rezultat je širenja vode zbog ukupnog unosa topline prilikom zagrijavanja (ili gubitka topline s površine vode ispod 4 °C) i približno se izračunava iz produkta ekspanzije koji ovisi o ukupnom priljevu topline Q_T^* ($W m^{-2}$):

$$J_b = \frac{gh_b\gamma Q_T^*}{2\sigma}$$

gdje je γ koeficijent volumnog rastezanja ovisan o toplinskoj ekspanziji (koeficijent termalne ekspanzije vode ovisan o temperaturi K^{-1}), σ je specifični toplinski kapacitet i g gravitacijska akceleracija.

Sila raspršenja koja ovisi o turbulenciji (J_k) je ekvivalentna umnošku gustoće vode ρ_w i kubu brzine turbulencije (u^* $m s^{-1}$)

$$J_k = \rho_w (u^*)^3$$

$$J_b = J_k$$

$$h_b = \frac{2\sigma\rho_w (u^*)^3}{g\gamma Q_T^*}$$

Neke od ovih komponenata, kao što su ukupna količina unesene toplinske energije Q^* i brzina miješanja u^* nisu lako mjerljive i često moraju biti procijenjene. Dubina površinskog sloja može se približno izračunati pretpostavljajući približni odnos između jačine vjetra U i brzine miješanja u^* na 800, što podrazumijeva brzinu vjetra U veću od 3 ms^{-1} i dnevno zagrijavanje u odnosu na umjereni pojas između 40 i 400 Wm^{-2} . Na $20 \text{ }^\circ\text{C}$, što je primjenjivo za umjerena područja, iznosi $2,61 \times 10^{-4} \text{ K}^{-1}$. Na toj točki svaka kombinacija, osim jake svjetlosne radijacije i minimalnog stresa uvjetovanog vjetrom, miješat će vodeni stupac na dubini većoj od tri metra [5].

Plitka jezera nisu nestratificirana, nego su stalno ili uzastopno miješana ili po Lewisu diskontinuirano polimiktična [24]. Temeljna činjenica stabilnosti, odnosno nestabilnosti jezera razlikuje sezonski stratificirane duboke od polimiktičnih plitkih sustava. Razlika u gustoći vode od površine do dna barijera je prodiranju kinetičke energije miješanja. Imajući jednom postignut gradijent gustoće, stečena struktura razvija otpornost na turbulentna prodiranja, a površinsko je miješanje ograničeno na tanji površinski sloj koji održava ulaznu toplinu i zagrijava se jako brzo. Pozitivna povratna reakcija pojačava sile uzgorskog razdvajanja povisujući otpornost na turbulentna prodiranja i smanjuje osjetljivost prema miješanju. Ova postignuta otpornost nije izražena u Monin-Obukhovljevoj formuli, ali je određena kao volumen Richardsovog broja (Ri_b), izlazne strukture [5]:

$$Ri_b = \frac{\Delta\rho_w g h_m}{\rho_w (u^*)^2}$$

gdje je h_m debljina sloja miješanog vjetrom i $\Delta\rho_w$ je razlika gustoće između površinskog miješanog sloja i vode ispod termokline. Što je veća razlika u gustoći, to je snažnija, jača struktura i veći je rad potreban da se nadvlada. Imberger i Hamblin su u omjer uvrstili i horizontalnu dužinu sloja (L) i njegovu debljinu (h_m) i time uključili utjecaj vjetra [25]. Rezultat je bezdimenzionalni kvocijent, koji se naziva Wedderburn broj (W) [5].

$$W = \frac{Ri_b h_m}{L} = \frac{\Delta\rho_w g h_m^2}{\rho_w (u^*)^2 L}$$

Što je W broj veći, to je struktura stabilnija. U slučaju dubokog meromiktičkog jezera Tanganyka W broj je ekstremno visok i iznosi približno 10, ali za mnoga druga stratificirana jezera W je tek nešto veći od 1. $W \sim 1$ definira

ravnotežnu točku između nakupljenog uzgona i energije potrebne za miješanje površinskih slojeva. Ako je $W < 1$, bilo da je to zbog $\Delta\rho_w$ koji je umanjen gubitkom topline s površine ili zbog u^* koji je porastao zbog stresa uzrokovanog vjetrom, postiže se izjednačenje povećanjem debljine površinskog sloja. Proces produbljivanja postiže se povećanjem sile smicanja koja je primijenjena na bazu sloja na pokrajnjoj vodenoj masi ispod mjesta nastajanja unutarnjih valova i mjesta zadržavanja vode. Ako je $W = 1$

$$[\Delta\rho_w g (h_m)^2] = [\rho_w (u^*)^2 L]$$

$$h_m = \left(\frac{\rho_w (u^*)^2 L}{\Delta\rho_w g} \right)^{1/2}$$

Uzimajući kao primjer ljetne stratifikacije [26] u jezerima sjeverne umjerene zone, gradijent gustoće termokline u svakom od referentnih jezera bio bi od 0,7 do 0,9 kg m⁻³ [27]. Interpolacijom vrijednosti na $\Delta\rho_w = 0,9$ kg m⁻³ najbliže praktično rješenje kojim razlikujemo sezonske stratifikacije jezera od uobičajene nestratifikacije polimiktičnih jezera prikazano je s u^* vrijednosti od 0,025 m s⁻¹ i frakcijom brzine pridružene vjetru od približno 20 m s⁻¹ [5].

Relevantna interpretacija ide u smislu da unaprijed očekivana dubina miješanja h_m tijekom ljeta mora biti manja od apsolutne dubine jezera H te je rješenje Wedderburn broja za polimiktična jezera dano jednadžbom:

$$H \approx \sqrt{\frac{L(m) \times 10^3 (kgm^{-3}) \times 6,25 \times 10^{-4} (m^2 s^{-2})}{0,9 (kgm^{-3}) \times 9,81 (ms^{-2})}}$$

Postoji nekoliko empirijskih rješenja ove jednadžbe [28] i u biti je jednadžba primjenjiva na jezera umjerenih područja.

Slično rješenje, ali bez jasno definiranih mehaničkih komponenata, dao je Patalas [29]:

$$E = 4,4 \sqrt{\frac{l_{eff} + w_{eff}}{2}}$$

gdje je E izraženo u metrima i predstavlja očekivanu dubinu epilimniona, l_{eff} je stvarna dužina jezera (km), a w stvarna širina jezera (km). Prema originalnom opisu jednadžbu možemo koristiti unutar granica dužine i širine od 0,5 do 7,5 km. Simulirani podaci donose očekivane dubine epilimniona, koja ni u jednom slučaju u navedenom rasponu širina i dužina nije manja od tri metra.

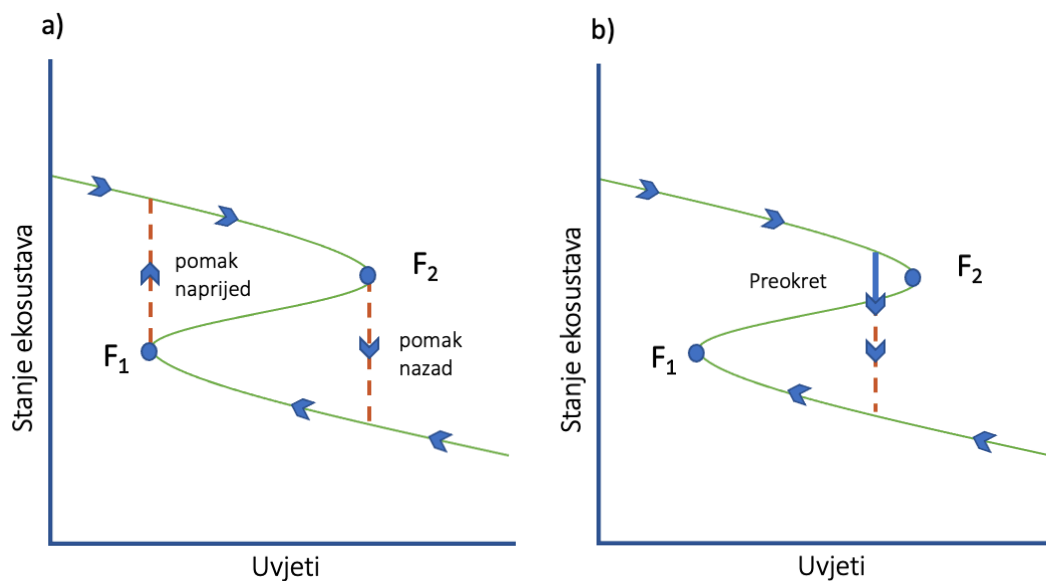
U navedenom slučaju pretpostavlja se da ako rješenje obiju jednadžbi (h_m i E) bude manje od H (maksimalne ili srednje dubine jezera) tada će stratifikacija, ukoliko bude uspostavljena, biti osjetljiva na vjetar, hlađenje ili oboje, i jezero će biti polimiktično i prema tome relativno plitko.

Interpretacija plitkosti često može biti suprotna intuitivnome. Jezera Balaton (dubina 11 m) i Winnipeg (dubina 18 m) su plitka jezera u usporedbi sa sličnim sustavima u njihovim regijama (centralna Europa i kontinentalna Kanada), ali su također daleko dublja od stratificiranih jezera Crose Mere [30] (površina 0,15 km², dubina 9 m), te Priest Pot [31] (površina 0,01 km², dubina 3,8 m). Stoga pri definiranju plitkosti treba obratiti pažnju na morfologiju bazena, a ne samo na brojeve i izračune. Na primjer, najveća dubina Balatona, 11 m, ograničena je na vrlo malo područje jezera (manje od 1 ha, dok je ukupna površina jezera gotovo 60.000 ha) i održava se samo intenzivnim oscilacijama vodene površine uslijed lokalnih promjena atmosferskog tlaka, te prema tome cijelo jezero ne može biti stratificirano. U drugim slučajevima jezera s vrlo malim apsolutnim i relativnim dubinama mogu biti stratificirana usprkos W broju koji predviđa polimiksiju zbog zaštićenosti bazena gustom poplavno-ravničarskom šumom i sl. [32].

Razlike između jezera proizlaze gotovo u cijelosti iz strukturne podijeljenosti stupca vode i posljedica su procesa koje ta podijeljenost dozvoljava ili favorizira. Definirati plitka jezera prema apsolutnoj dubini čini se poprilično nepoželjnim, iako je jasno da će se vode pliće od 1 ili 2 metra klasificirati kao plitke. Iako se Wedderburn jednadžba čini dobrim testom za određivanje plitkosti, ipak možemo raspravljati o proizvoljnoj aproksimaciji apsolutne plitkosti jezera. Prema fizikalnim, hidrološkim, ekološkim i biološkim svojstvima plitkih sustava, u osnovi se čini prihvatljivijim definirati jezera kao polimiktična ili uzastopno miješana nego plitka [5]. Ukoliko je pritom neizbježno određivanje granične dubine, tada se prema iznesenom, 5 m čini prihvatljivijom graničnom dubinom nego 3 m.

2.1.1. Alternativna stabilna stanja plitkih jezera

Ekosustavi se prilagođavaju na promjene u okolišu. Postepene promjene u ekosustavu mogu biti iznenada prekinute naglim prelaskom u alternativno stabilno stanje [33]–[39]. Alternativna stabilna stanja u prirodi su općenito odvojena nestabilnom ravnotežom.



Slika 2. Dva načina promjena između alternativnih stabilnih stanja: a) ako je sustav na gornjoj strani, ali blizu točke razdvajanja F_2 , mala promjena uvjeta može dovesti sustav ispod granice razdvajanja i pomaknuti sustav na niže alternativno stabilno stanje („pomak naprijed“). Ukoliko se pokuša vratiti na gornji dio krivulje i to na način da se vrte prijašnji uvjeti, sustav pokazuje nedostatak (*hysteresis*). Pomak unatrag događa se samo ako se uvjeti vrte dovoljno daleko da dosegnu drugu točku razdvajanja, F_1 . b) perturbacija (strelica) također može inducirati pomak na alternativno stabilno stanje, ukoliko je dovoljno jaka da dovede sustav preko granice baze privlačenja (preuzeto i prilagođeno iz [40]).

Alternativna stabilna stanja odgovor su sustava na promjene u okolišu (Slika 2.). Kada se ekosustav nalazi u stanju na gornjem kraju presavinute krivulje, ne može glatko prijeći u stanje na donjem kraju krivulje. Umjesto toga, kada su promjene dovoljno jake da sustav prijeđe prag (F_2), zapaža se 'katastrofični' prijelaz u donji dio krivulje. Promjene su iznenadne i teško se opažaju znakovi koji na njih mogu ukazivati. Te se promjene događaju iznenada i vraćanje prethodnih uvjeta nije dostatno da bi sustav vratili u prvobitno stanje (F_2). Naprotiv, sustav je potrebno vratiti dalje od drugog praga promjene (F_1). Ovaj uzorak, u kojem se promjene

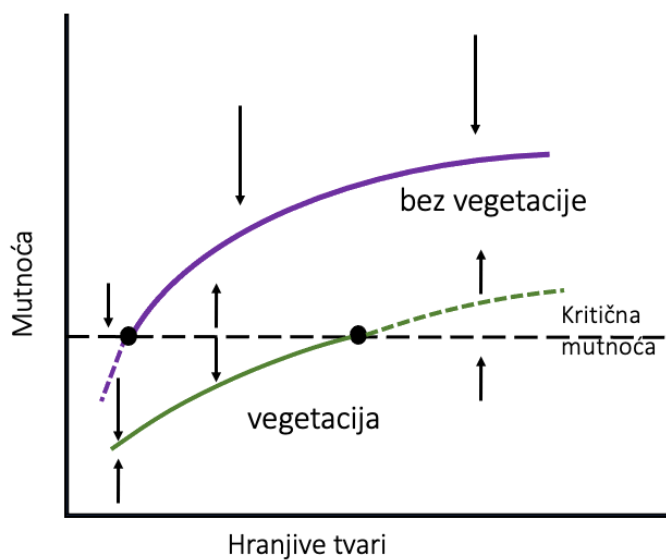
naprijed i natrag događaju pri različitim kritičnim uvjetima, poznat je kao *hysteresis*. Stupanj *hysteresis* može znatno varirati čak i u istovrsnim ekosustavima. Na primjer, plitka jezera mogu imati izraženu *hysteresis* kao odgovor na unos hranjivih tvari, dok dublja jezera na iste uvjete mogu reagirati bez *hysteresis*.

U prirodi ekološki uvjeti nikada nisu stalni. Više-manje slučajni (stohastički) događaji kao što su ekstremni klimatski uvjeti, požari, najezde nametnika, mogu uzrokovati promjene čimbenika (vodoravna os) i direktno utjecati na stanje (okomita os) (Slika 2.). Ukoliko postoji samo jedna baza privlačenja, sustav će se vratiti u prvobitno, odnosno isto stanje nakon takvih događaja. Ukoliko postoje alternativna stabilna stanja, dovoljno jak pomak može dovesti ekosustav u bazu privlačenja drugog stanja. Vjerojatnost ovog ovisi ne samo o pomaku, nego i o veličini baze privlačenja. U terminima stabilnosti, ukoliko je dolina (otpornost sustava) mala, mali pomak može biti dovoljan da premjesti lopticu (sustav) preko brda (praga) i uzrokuje prijelaz u alternativno stabilno stanje.otpornost predstavlja veličinu doline ili baze privlačenja za stanje koje odgovara najvećem pomaku koji sustav može podnijeti bez da dođe do promjene u alternativno stabilno stanje.

U sustavima s više alternativnih stabilnih stanja postepene promjene uvjeta mogu imati mali utjecaj na stanje ekosustava, ali smanjuju veličinu baze privlačenja. Gubitak otpornosti čini sustav „krhkim“ u smislu da može lagano prijeći u alternativno stanje nekim stohastičkim događajem, odnosno promjenom izvana. Promjene mogu biti i unutarnji procesi koji zajedno s vanjskom promjenom stvaraju kolebanja koja potiču promjene stanja tako da sustav sa smanjenom otpornošću dovode preko granica baze privlačenja. S obzirom na takva stalna kolebanja, termin „stabilno stanje“ je neprikladan za ekosustav, ali zbog jasnoće koristimo „stanje“, a ne točniji termin „dinamički režim“.

Najjednostavniji model podrazumijeva dva alternativna stabilna stanja plitkih jezera: bistra i mutna jezera [3], [41], [42]. Unosom hranjivih tvari funkcionalnost bistrog jezera neće se poremetiti do trenutka kada prijeđe kritični prag, pri čemu jezero naglo prelazi iz bistrog u mutno (Slika 3.). Tim prelaskom makrofitska vegetacija u vodi većinom nestaje. Gubitak zooplanktona povezan je s nestajanjem makrofitske vegetacije, a time dolazi do naglog porasta biomase fitoplanktona. Smanjenje koncentracije hranjivih tvari često je nedostavno da bi se povratilo stanje bistre vode. Povratak bistre faze događa se na daleko manjim koncentracijama hranjivih tvari nego što su bile one pri kojima je došlo do nestanka vegetacije. Eksperimentalni radovi ukazuju na to da biljke povisuju bistrinu vode i time same sebi poboljšavaju uvjete za rast i razvoj. Ta nam činjenica govori da je bistro jezero samostabilizirajuća alternativa mutnom jezeru. Povećanjem biomase podvodne vegetacije smanjuju se biomasa fitoplanktona i mutnoća. U to su uključeni razni

procesu, kao što su smanjenje koncentracije hranjivih tvari u vodenom stupcu, pružanje zaklona zooplanktonu te prevencija resuspenzije sedimenta. U suprotnom, ribe su ključne u održavanju mutnog stanja vode, zato što kontroliraju populaciju zooplanktona te u potrazi za hranom u bentosu resuspendiraju sediment i povećavaju mutnoću. Eksperimenti pokazuju da privremena smanjenja biomase riba uz niske koncentracije hranjivih tvari mogu jezero vratiti u bistru fazu [41].



Slika 3. Grafički model alternativnih stabilnih stanja u plitkim jezerima prema Schefferu (1990) na osnovi triju pretpostavki: (1) mutnoća vode se povećava s količinom hranjivih tvari, (2) submerzna makrofitska vegetacija smanjuje mutnoću i (3) vegetacija nestaje kada se prijeđe kritični prag mutnoće. Pogledom na prve dvije pretpostavke ravnotežu možemo nacrtati kao dvije različite funkcije koncentracije hranjivih tvari: (i) vegetacijom dominantni sustav i (ii) bez vegetacije. Iznad kritične mutnoće vegetacije u jezeru neće biti i u tom slučaju je relevantna gornja linija ravnoteže (crvena), a ispod te granice primjenjuje se donja linija ravnoteže (plava). Kao rezultat toga, pri niskim koncentracijama hranjivih tvari postoji samo vegetacijski dominantna ravnoteža, dok pri visokim koncentracijama postoji ravnoteža bez vegetacije, odnosno između niza vrijednosti koncentracije hranjivih tvari postoje dva alternativna ravnotežna stabilna stanja: jedan s vegetacijom – bistro jezero i jedan bez vegetacije - mutno jezero, a dijeli ih nestabilna ravnoteža (iscrtano).

Model u kojem postoje samo dva alternativna stanja plitkih jezera previše je strog i često je situacija u prirodi mnogo kompleksnija. Zbog toga su Scheffer i Van Nes [43] revidirali i nadopunili prvotni model.

Prvi problem koji se javlja je prostorna heterogenost jezera. Jezero je na nekim dijelovima pliće, a na nekima dublje te su različiti odgovori tih dijelova jezera na isti vanjski stresor. Bistro i mutno alternativno stanje mogu istovremeno postojati u različitim dijelovima jezera ako je stopa miješanja jezera niska. Naprotiv, visoka stopa miješanja jezera može usporiti prelazak jezera u drugo alternativno stanje. Druga izmjena je pojava ne-ravnotežne dinamike. To se događa u jezerima u kojima su drastične promjene prirodna pojava (suše, pomor ribe). Primjerice, zbog nestanka ribe jezero može ostati bistro nekoliko godina iako je razina nutrijenata visoka i u normalnim slučajevima bi uzrokovala prijelaz u mutno stanje. Takvo dugačko prijelazno stanje se zove „duh stabilnog stanja“. Treće odstupanje od klasičnog modela su jezera u kojima izmjena bistrog i mutnog stanja nije uzrokovana vanjskim stresorima nego se prirodno događa u ciklusima od nekoliko godina. To se događa u posebnim slučajevima uslijed promjena u nakupljanju fosfora i organske tvari te zbog slične kritične razine mutnoće. Npr. prisutnost visokih koncentracija fosfora u sedimentu potječe od mrtve organske tvari koja se taloži na dnu jezera, zbog čega dolazi do anoksije u stupcu vode i pomora submerznih makrofita. Jezero prelazi u mutno stanje uz porast koncentracije fitoplanktona zbog otpuštanja fosfora u vodeni stupac. Ako se nakon nekog vremena fosfor i organska tvar istalože na dnu, ponovo će prevladati bistro stanje uz razvoj submerznih makrofita.

Razni čimbenici, poput dubine i veličine jezera te klimatskih uvjeta, mogu utjecati na koncentraciju hranjivih soli potrebnu da jezero premosti granicu kritične mutnoće i prijeđe u mutno alternativno stanje. Plitka jezera veće dubine lakše mogu prijeći u mutno stanje, tj. s dubinom se smanjuje granična vrijednost kritične mutnoće jer se na većoj dubini pri dnu smanjuje količina dostupne svjetlosti za submerznu vegetaciju, što omogućuje kompetitivnu prednost fitoplanktonu. Što se tiče veličine jezera, manja plitka jezera češće se nalaze u bistrom alternativnom stanju od većih plitkih jezera. Uzrok toga jest čest nedostatak ribe u manjim jezerima, zbog veće vjerojatnosti pomora ili izlova ribe te smanjene mogućnosti ponovnog prirodnog poribljavanja. Utjecaj klime na stanja plitkih jezera također je iznimno značajan. Npr. viša temperatura omogućava brže razmnožavanje ribe, što omogućuje jaču resuspenziju sedimenta, kao i izraženu *top-down* kontrolu u ekosustavu. Naime, veće količine riba uvjetuju manje koncentracije zooplanktona, a smanjena količina zooplanktona omogućava jači razvoj fitoplanktona, što naposljetku dovodi do mutnog stanja jezera s višom temperaturom. Takva situacija česta je u tropskim i subtropskim jezerima, a zbog sve većih i izraženijih klimatskih

promjena postoji razlog za zabrinutost da će postati sve češća i u jezerima umjerenih geografskih širina.

Ranije je ustanovljeno da u plitkim jezerima alterniraju dva stanja. Prvo je bistro stanje u kojem dominiraju submerzno makrofitske bilje, a drugo je mutno stanje u kojem dominira fitoplankton. Ta dva stanja možemo dalje podijeliti s obzirom na različite taksonomske skupine koja prevladavaju u zajednici, a koja također zauzimaju različite ekološke niše. Tako prepoznajemo stadij zajednice flotantnih (plutajućih) makrofita, koje se od submerznih (potopljenih) makrofita razlikuju prema korištenju hranjivih soli izravno iz vode. Ovaj stadij je nepovoljan za razvoj submerznog bilja, jer ispod plutajućih biljaka prodire manje svjetlosti nego u mutnom stadiju, što onemogućava razvoj submerzne vegetacije. Ukoliko u stupcu vode nema dovoljno hranjivih soli, prednost će imati submerzni makrofiti koji razvijaju korijenje u sedimentu. Poseban stadij submerzne vegetacije čine predstavnici skupine Charophyta, koji s pojavom lako mogu preuzeti dominaciju u zajednici budući da izvlače bikarbonate iz sedimenta, a pritom mogu preživjeti pri manjim koncentracijama bikarbonata, dok druga vegetacija ne može. Što se tiče mutnog alternativnog stadija i fitoplanktona, kao zaseban stadij alternativnog stanja izrazito su važne cijanobakterije, posebice rod *Oscillatoria*. Naime, mikroorganizmi navedenog roda „lakše podnose” povećanu mutnoću stupca vode te bolje iskorištavaju fosfor iz vode od ostalih skupina algi, stoga brzo može postati dominantan rod u fitoplanktonskoj zajednici plitkog jezera.

2.2. DUBOKA JEZERA



Slika 4. Visovačko jezero (NP Krka).

Jezera nisu trajna pojava na Zemljinoj površini: ona nastaju, postepeno se razvijaju i zatrpavaju sukcesijom te naposljetku nestanu. Ciklus jezera može biti vrlo kratak i trajati samo nekoliko tjedana (npr. brane na klizištima koje puknu), dok je ciklus nekih jezera izrazito dug, do nekoliko milijuna godina (npr. tektonska jezera). Postanak većine današnjih jezera povezan je s posljednjom oledbom prije otprilike 12.000 i 6.000 godina [44].

Jezera su izložena značajnim unosima različitog materijala iz pripadajućih riječnih slivova. Čak su i jezera zabačenih i netaknutih područja, poput planinskih ili arktičkih jezera, pod utjecajem povećanog onečišćenja pasivnim ili aktivnim

prijenosom [45]. Relativna ravnoteža vanjskog opterećenja hranjivih tvari i otopljenog organskog ugljika izravno utječe na metabolizam čitavog jezera, odnosno na brzinu kojom jezero prerađuje ugljik kroz primarnu proizvodnju i respiraciju [46], [47]. Pored prirodne eutrofikacije, pojačano antropogeno ispuštanje hranjivih tvari i toksikanata u jezera te promjene utoka vode uslijed klimatskih promjena ili korištenja okolnog zemljišta značajno utječu na metaboličku ravnotežu jezera. Razumijevanje otpornosti, prilagodljivosti i izravnih odgovora jezera na promjene u okolišu predstavlja glavni izazov za njihovu održivost i učinkovito upravljanje [45], [47].

Za razliku od rijeka, jezera (Slika 4.) se obično odlikuju većom dubinom, manjim brzinama strujanja i duljim zadržavanjem vode. Vrijeme zadržavanja ili retencije, podrazumjeva prosječno razdoblje u kojem je određena količina vode zadržana u jezeru tj. vrijeme od utjecanja do istjecanja iz vodnog tijela. Stoga je vrijeme zadržavanja vode važna značajka svih jezerskih sustava. Što duže voda ostaje u jezeru, to su lokalni procesi, poput hlađenja stupca vode, sedimentacije, biološke ili kemijske transformacije i sl., izraženiji. Široko korištena procjena vremena zadržavanja π u jezerima i akumulacijama [48]–[50] sastoji se od jednostavne jednadžbe u kojoj je volumen vode V pohranjen u jezeru ili akumulaciji podijeljen s ulaznim dotokom vode (ili prosječnom volumetrijskom stopom priljeva) Q :

$$\pi = \frac{V}{Q}$$

Predložena jednadžba, naziva "teorijsko vrijeme obnove" vode u jezeru, djeluje pod pretpostavkom da je jezero oblikovano kao dio rijeke, širokog presjeka i vrlo pravilne morfometrije unutar koje se voda prenosi manje ili više jednoliko (laminarnim strujanjem) te bez uzimanja u obzir složenosti fizičkih pojava koje igraju tako važnu ulogu u godišnjem ciklusu jezera [51]. U novije vrijeme točniji i objektivniji izrazi za kvantificiranje retencijskog vremena jezera uzimaju u obzir niz čimbenika kao što su vrijeme stratifikacije, dubina termokline i varijabilnost dotoka [52].

2.2.1. Stratifikacija

Miješanje vode je proces koji dovodi do smanjenja prostornih gradijenata u vodi [53], a može biti rezultat molekularne difuzije i/ili advekcije i turbulencije. Glavna pokretačka snaga koje uvjetuje proces miješanja vode u jezerima su klima i vremenske (atmosferske) prilike, kao vremenske i prostorno promjenjive i heterogene sile [44]. Općenito, aktivni procesi miješanja u određenom jezeru

pokreću se silama poput vjetra, dotoka i odtoka vode, sunčeva zračenja i kemijskih svojstava vode. Ovi procesi utječu lokalno na karakteristike miješanja, ali i globalno na stratifikaciju jezera [54]. Promjene temperature, koncentracije kisika i/ili soli stvaraju gradijent gustoće i na taj način sprečavaju slobodnu izmjenu tvari duž vodnog stupca. Razlike u gustoći vode od velike su važnosti za obrazac vertikalnog miješanja u jezerima jer potenciraju stvaranje nekoliko različitih područja ili slojeva. U jezerima, koja vertikalno nisu dobro izmiješana, gornji dobro izmiješan sloj manje gustoće naziva se epilimnion. Ovaj je sloj izrazito ovisan o vanjskoj temperaturi i turbulencijama prouzorkovanih vjetrom i padalinama, za razliku od dubokog, gušćeg i relativno „neuznemirennog“ sloja, koji se naziva hipolimnion. Između navedenih slojeva leži srednji sloj zvan metalimnion, koji se odlikuje izraženom promjenom hidrokemijskih čimbenika (temperature, gustoće vode, koncentracije kisika).

Temperatura je primarni čimbenik koji uzrokuje stvaranje gradijenta u stupcu vode. Ravnina maksimalne promjene temperature s dubinom naziva se termoklina. Termoklina se u većini jezera obično razvija ljeti zbog postupnog zagrijavanja gornjih slojeva jezerske vode i formira sloj relativno stabilne gustoće, čime se sprječava vertikalno miješanje. Postupno hlađenje epilimniona do temperature niže od prosječne temperature koja prevladava u hipolimnionu uzrok je sezonskog miješanja jezera (obično u jesen) koje se naziva obrat (engl. *overturn*).

Razvoj stratifikacije u jezerima posljedica je tri glavna čimbenika [53]. Kao prvo, jezera kao stajačice najčešće imaju malu brzinu protoka i laminarni smjer toka vode, tako da se miješanje kontrolira molekularnom difuzijom koja omogućava postojanje stabilnih gradijenata u temperaturi i koncentraciji otopljenih tvari. Drugo, jezera obično imaju dovoljno dugo vrijeme zadržavanja vode, što omogućuje nastajanje različitih slojeva zagrijavanjem, hlađenjem i kemijskim procesima. Treće, velik broj jezera nastaje u (ponekad dubokim) depresijama koje prirodno smanjuju međusobnu interakciju površinske i donje vode i podržavaju slojevitost prirodu stratifikacije [54].

2.2.2. Protok energije u jezeru

Kao što je već naglašeno za plitka jezera, ukupna energija (E_{tot}) u jezeru predstavlja zbroj toplinske i mehaničke energije. Mehanička energija sastoji se od potencijalne energije (E_p) i kinetičke energije (E_k). Toplinska energija (E_T) je energija pohranjena u raspodjeli slučajnih brzina atoma i molekula [53]. Ukupni energetski proračun za jezero stoga je:

$$\frac{dE_{tot}}{dt} = \frac{dE_P}{dt} + \frac{dE_K}{dt} + \frac{dE_T}{dt}$$

Potencijalna energija u nekom jezeru definira se kao razlika između trenutnog stanja jezera i potencijalne energije jezera u stanju potpune izmiješanosti. Kako je potencijalna energija izmiješanog sustava veća nego stratificiranog sustava, ta je razlika uvijek negativna. Kinetička energija opisuje gibanje fluida, a toplinska energija opisuje sadržaj topline u jezeru [54].

2.2.2.1. Zračenje

Pri stratifikaciji jezera najznačajnije su dvije vrste zračenja: ultraljubičasto i infracrveno. Kad sunčevo zračenje kratkih valnih duljina dosegne površinu jezera, jedan se dio reflektira od površine vode. Ostatak prodire u jezero, većinom se apsorbira u vodenom stupcu i pretvara u toplinu. Zračenje dugih valnih duljina potječe od zračenja crnog tijela, a emitiraju ga i jezero i atmosfera. Takvo zračenje također se djelomično reflektira na površini jezera, a ostatak se apsorbira u vodi izazivajući zagrijavanje. Zračenje crnog tijela koje emitira jezero rezultira gubitkom toplinske energije i hlađenjem jezera [54]. Dio cjelokupnog zračenja koje prodire radijacijom i koje se lako može upotrijebiti za fotosintezu naziva se fotosintetski aktivno zračenje (engl. *photosynthetically active radiation* - PAR) i nalazi se u rasponu valne duljine između 400-700 nm [55].

2.2.2.2. Isparavanje i kondenzacija

Isparavanje (pretvaranje tekuće vode u vodenu paru) i kondenzacija (pretvorba vodene pare u tekuću vodu) praćeni su protokom topline koja osim promjena u temperaturi jezera znatno utječu i na ukupni vodni budžet jezera.

2.2.2.3. Vjetar

Vjetar je glavni vanjski izvor energije odgovoran za miješanje vode putem prijenosa kinetičke energije u jezero i reorganizacijom potencijalne energije. Vjetar utječe na površinu jezera povlačenjem vode u smjeru puhanja, prenoseći kinetičku energiju koja uzrokuje površinsko strujanje, površinske valove i tzv. površinsko razmještanje vode, kada se srednja površina jezera uspostavljena u smjeru puhanja vjetra naginje prema gore u odnosu na gornju stranu jezera. Ovakvo razmještanje vode uzrokuje cirkulaciju unutarnjih izopiknala (linija konstantne gustoće),

prenoseći tako potencijalnu energiju u jezeru u smjeru vjetra. Kad vjetar prestane djelovati na površinski dio vode, ta se potencijalna energija oslobađa uzrokujući nagle promjene nivoa vode (engl. *seiche*) [54].

2.2.2.4. Neposredni dotoci i odljevi

Izravni dotoci u jezera uključuju površinski dotok (rijeke i potoci) te dotok podzemnih voda i oborina, dok odljevi iz jezera mogu biti površinski ili podzemni. Svaki od ovih tokova odgovoran je za protok topline te za unos ili gubitak kinetičke energije. Površinski dotoci i odljevi imaju najveći potencijal unosa kinetičke energije u jezero. Oborine također mogu utjecati na ukupnu energetska ravnotežu jezera te ih stoga ne treba zanemariti kao izvor kinetičke energije [54].

Prijenos topline između vodnog tijela i zraka te apsorpcija sunčevog zračenja u vodi dovode do stvaranja toplinske stratifikacije. Pikkoklina (sloj vodenog tijela s najvećim gradijentom gustoće) koja nastaje tijekom stratifikacije kao posljedica suncem grijanog toplinskog širenja površinske vode, značajna je prepreka okomitom miješanju vode uzrokovanom kinetičkom energijom vjetra. Budući da je konvektna energija slabija od uzgona koju daje sunčeva radijacijska energija ili provodljivi toplinski učinci preko površine jezera, u vodenom se stupcu uspostavlja temperaturni gradijent. Uzgon toplije vode odupire se kinetičkoj energiji okomitog miješanja i umjesto toga veže je na površinski sloj manje debljine. Nasuprot tome, u određenim uvjetima (npr. jednolika temperatura vodenog stupca) uzgon površinske vode može se premašiti relativno malim unosom kinetičke energije [5].

2.2.3. Podjela jezera

Jezeru se mogu klasificirati na temelju različitih čimbenika poput fizičkih sličnosti i razlika (npr. veličina ili hidrologija), trofičkog statusa i produktivnosti, procjeni zdravlja ekosustava, itd. Jedna od limnološki najtočnijih i najčešće korištenih jest podjela (dubokih) jezera prema godišnjem obrascu cirkulacije vode (Tablica 1.), koji je nekoliko puta prilagođavan [24], [56]–[58].

Amiktična jezera su trajno zatvorena jezera kojima debeli ledeni pokrov onemogućava bilo kakav vanjski (klimatski) utjecaj s vodenim stupcem. Takva su jezera malobrojna i prisutna uglavnom na Antarktici (npr. jezero Vostok), a mogu se pronaći i u visokim planinama.

Meromiktična [59] jezera označavaju ona jezera u kojima dio vodenog stupca ostaje djelomično ili u potpunosti stratificiran zbog gradijenta kemijske gustoće. Dublji, stabilan sloj takvih jezera naziva se monimolimnion, dok se gornji sloj slobodne cirkulacije vode naziva miksolimnion [57], [60].

Holomiktična jezera su jezera pretežno umjerene zone s dubinom dovoljnom za razvoj ljetne ili zimske stratifikacije. Topla monomiktična jezera obično su podvrgnuta posebnom sezonskom ciklusu s razdobljem toplinske stratifikacije (ljetno) te obrata (kasna jesen, proljeće), kada dolazi do okomitog miješanja čitavog sustava [44], [60]. Na osnovu broja godišnjeg ciklusa cirkulacije holomiktična jezera mogu dalje podijeliti na oligo-, mono-, di- i polimiktična.

Jezera s epizodnim dubokim miješanjima stupca vode ne doživljavaju potpuno obrat zbog ovisnosti temperature maksimalne gustoće vode o tlaku. Iako su ta jezera trajno stratificirana (slično kao i meromiktična jezera), njihove se duboke vode epizodički obnavljaju burnim miješanjem i konvekcijom [58].

Tipično holomiktično jezero je dimiktično, s dva godišnja razdoblja cirkulacije. Godišnji toplinski ciklus jezera složen je proces zasnovan na nekoliko fizičkih svojstava vode, od kojih je najvažnije da je voda najgušća pri 4 °C. Kasno proljetno i ljetno zagrijavanje, kada sunčevo zračenje zagrijava površinu jezera znatno iznad 4 °C, pokreće razvoj površinskog sloja epilimniona u kojem voda relativno slobodno cirkulira. Hipolimnion, duboki sloj na kojeg sunčevo zagrijavanje nema izrazit utjecaj, ostaje ohlađen na više-manje stalnoj temperaturi od 4 °C, dok su u metalimnionu prisutne velike promjene temperature i stvaranje termokline (najstrmiji nagib promjene temperature). To se naziva ljetnom stratifikacijom, a obično traje do jeseni, kada se epilimnička voda počne hladiti na temperaturu hipolimniona. Stratificiranost slojeva nestaje izjednačavanjem temperature čitavog vodenog stupca te dolazi do cirkulacije vode u čitavom stupcu, što se naziva jesenski obrat. Inverzna ili zimska stratifikacija razvija se ukoliko se površinski sloj jezera i dalje hladi ispod 4 °C, uz često stvaranje površinskog ledenog pokrivača. Vernalna ili proljetna cirkulacija nastupa nakon otapanja ledenog pokrivača (ukoliko je bio prisutan tijekom zime), kada dolazi do ponovnog izjednačavanja temperature i gustoće čitavog vodenog stupca [57], [61].

Tablica 1. Podjela jezera prema cirkulaciji vode.

Tip jezera		Godišnje okomito miješanje	Čimbenici koji potiču ili sprječavaju miješanje
Amiktična		Jezera bez cirkulacije dubokih slojeva	Trajno pokrivena ledom, sporo unutarnje miješanje zbog difuzije ili dvostruke difuzije, ili je miješanje uzrokovano vanjskim silama kao što su sunčevo zračenje, geotermalni protok topline ili gradijent otopljenih soli
Meromiktična		Trajno stratificirana ili jezera s nepravilnim vremenskim prekidima u stratifikaciji	Kemijski gradijent pojačava stratifikaciju
	Ektogena	Trajno stratificirana	1. Površinski dotok: a) slatke vode iznad postojećeg slanog sloja; b) slane vode koja leži pod postojećim slatkovodnim slojem; c) struje mutne vode bogate česticama 2. podzemni dotok slatke ili slane vode (= krenogeni)
	Endogena	Trajno ili privremeno stratificirana	Kemijski povećana stratifikacija gustoće vode kojoj pridonose biološki procesi; neobični klimatski uvjeti; taloženje soli iz površinskog sloja leda u dubokim slojevima
Holomiktična			pretežno energija vjetra; konvekcijske struje; sunčevo zračenje
	Oligomiktična	Nepravilno (manje od jednom godišnje)	
	Monomiktična	Jednom godišnje	
	Dimiktična	Dva puta godišnje	
	Polimiktična	Više od dva puta godišnje	
Jezera s epizodnim dubokim miješanjima stupca vode		Ne postoji cjelovito obnavljanje tj. obrat vodenog stupca	

3. FITOPLANKTON

Riječ plankton koristi se za skup organizama koji su prilagođeni životu u stupcu slobodne vode mora i slatkih voda. Znanstveni je naziv prvi puta definiran u drugoj polovici 19. st., a pripisuje se njemačkom biologu Viktoru Hensenu koji je započeo opsežna istraživanja raspodjele, brojnosti i sastava mikroskopskih organizama u oceanu [62]. Nešto kasnije, vrata u dotad nepoznatu zajednicu živih organizama otvorio je Johannes Müller. Za plankton je koristio riječ *Auftrieb*, koja se po opisu u potpunosti podudarala s Hensenovim planktonom. Hensen 1887. godine [63] planktonom naziva sve organske čestice koje plutaju u slobodnoj vodi. Ovisnost planktonskih organizama o pokretanju vode (pasivno kretanje planktona uzrokovano strujanjem vode i vjetrom) u ovoj definiciji isključuje organizme koje plivanjem u vodi mogu regulirati svoju distribuciju. Ta definicija obuhvaća i nežive čestice koje su sinonim za seston u kasnijoj terminologiji po Kolkwitzu [62].

Termin plankton obuhvaća organizme od virusa (veličine nekoliko desetina nanometra) do meduza (veličine i do nekoliko metara). Reprezentativni predstavnici planktona su: bakterije, protisti, gljive i metazoa. S obzirom na njihovu ulogu u ekosustavu možemo govoriti o fotosintetskim primarnim proizvođačima, fagotrofnim potrošačima i heterotrofnim razlagačima koje nazivamo: fitoplankton, zooplankton i bakterioplankton.

Fitoplankton čini skup fotosintetskih jednostaničnih i višestaničnih mikroorganizama koji dijelom ili potpuno žive u slobodnoj vodi, u pelagičkoj zajednici. Primarni su proizvođači slatkih voda, mora i oceana i baza su trofičke piramide ekosustava u kojem se stvara 70% atmosferskog kisika. Također, fotosinteza u zoni pelagijala ostvaruje oko 45% ukupne primarne proizvodnje Zemlje.

Do sada je opisano oko 4.000-5.000 morskih [64], [65] i isto toliko slatkovodnih [28], [66] vrsta fitoplanktona iz skupina: Cyanobacteria, Euglenophyta, Glaucophyta, Cryptophyta, Chrysophyta, Dinophyta i Chlorophyta.

S obzirom na veličinu stanica fitoplanktonskih vrsta (Tablica 2.) razlikujemo: piko-, nano-, mikro-, mezo- i makrofitoplankton [67].

Tablica 2. Podjela fitoplanktona prema veličinskim kategorijama stanica (preuzeto iz [28]).

Najveća pravocrtna duljina stanice	Naziv
0,2-2 μm	pikofitoplankton
2-20 μm	nanofitoplankton
20 μm -200 μm	mikrofitoplankton
200 μm -2 mm	mezofitoplankton
>2 mm	makrofitoplankton

Fitoplankton je prilagođen životu u djelomično ili potpuno otvorenoj vodi mora, jezera (i akumulacija), bara, močvara i rijeka, gdje čini dio ili gotovo sav organski ugljik dostupan u pelagičkom hranidbenom lancu. Za njihov razvoj u pelagijalu potrebni su elementi: H, O, S, Ca, Mg, Na, K, Cl, Zn, Cu, Co, Mo, Ba, Va te četiri najvažnija: P, N, Si i Fe.

U stanicama fitoplanktonskih organizama fosfor obično zauzima 1-1,2% ukupne mase suhe tvari zdrave aktivne stanice i to u približnom molekularnom odnosu od 0,009 prema ugljiku. Općenito, najmanja količina fosfora u stanici može interspecijski varirati od 0,02 do 0,4% suhe tvari, ali neke vrste mogu preživjeti i s 0,03%. Prirodne koncentracije fosfora dostupnog živim organizmima su obično oko 0,2 do 0,3 μM . Koncentracije potrebne da stanice zasite brzinu rasta obično su ispod 0,13 μM i većina vrsta može normalno živjeti pri koncentracijama između 0,01 i 0,001 μM fosfora [66].

Dušik zauzima 7-8,5% suhe tvari zdrave aktivne stanice u približnom molekularnom omjeru prema ugljiku od 0,12-0,15. Minimalna količina dušika u stanici ne može biti manja od 3% suhe tvari živih stanica. Dostupnost dušika vjerojatno neće zaustaviti aktivnost i rast fitoplanktona, s obzirom da je potrebna koncentracija DINa (otopljeni anorganski dušik) u vodi obično ispod 7 $\mu\text{mol N l}^{-1}$ za velike vrste s niskim potrebama.

Ako izuzmemo pepeo iz mineralima pojačanih staničnih stijenki, ugljik zauzima 50% suhe tvari, dušik oko 8-9%, a fosfor između 1% i 1,2%. Relativno prema fosforu, ove

količine odgovaraju atomskom omjeru 109C: 16N: 1P, što je blizu takozvanog Redfieldovog omjera za čestične tvari u oceanima.

Od ostalih, željezo je mikronutrijent čija je dostupnost rijetko problem za fitoplankton. Potrebe za silicijem iznose od 0,5% do 35% suhe mase, a među dobro proučenim algama kremenjašicama (dijatomejama) omjer Si:C varira između 0,76 i 1,42 prema masi.

Unos hranjivih tvari kod "izgladnjelih" stanica fitoplanktona slijedi modele temeljene na Michaelis-Menten modelu [28], [66]. Iako razvijen u svrhu enzimске kinetike, model predstavlja dobar opis prijenosa čestica preko brzine unosa koja dovodi do zasićenja. Pri niskim koncentracijama hranjive tvari, brzina izjednačavanja proporcionalna je koncentraciji te tvari, dok je pri visokim koncentracijama brzina izjednačavanja jednaka funkciji kapaciteta unosa te tvari u stanicu. Unos hranjive tvari definiran je odnosom maksimalnog kapaciteta stanice za unos i koncentracije hranjive tvari u vodi koju stanica može iskoristiti kako bi postigla polovicu maksimalne brzine unosa (tj. polovicu brzine zasićenja). Jasno je da je velika brzina unosa u odnosu na biomasu i/ili mogućnost da stanica dosegne polovicu brzinu zasićenja pri malim koncentracijama hranjivih tvari važna prilagodba koja daje prednost u okolišu. Stvarni učinak unosa hranjivih tvari uvjetovan je sadržajem samih stanicama i kao i tvarima koje onemogućuju putove izjednačavanja (prema Droopovom konceptu "stanične kvote").

3.1. Sukcesija fitoplanktona

Čimbenici koji utječu na strukturu fitoplanktonske zajednice u slatkovodnim ekosustavima proizlaze iz odnosa kemijskih, fizikalnih i bioloških čimbenika. Hranjive tvari [68], CO₂ [69] i količina svjetlosti zajedno s kompeticijom i gustoćom zooplanktona [70] u najvećem dijelu utječu na sastav fitoplanktona u određenom ekosustavu. Mnoga znanstvena istraživanja proučavaju utjecaje jednog ili kombinacije više navedenih čimbenika.

Sukcesija je slijed, izmjena zajednica koje se razvijaju u određenom vremenu na određenom prostoru. Sukcesija u prirodi vodi ka dinamički stabilnom stanju zajednice, klimaksu [66]. Tijekom godine zajednica fitoplanktona prolazi kroz značajne promjene sastava, brojnosti i biomase. U proces kojeg nazivamo sezonska sukcesija uključeno je nekoliko tisuća generacija različitih fitoplanktonskih vrsta i time je godišnji razvoj fitoplanktonske zajednice sličniji dugoročnom razvoju biljaka nego njihovom godišnjem razvoju [71].

Mnogobrojni su autori predlagali moguće modele razvoja fitoplanktonske zajednice i sukcesije fitoplanktona. Tri su modela najzapaženija u znanstvenim radovima: (1) Hutchinsonov model, (2) Sommerov PEG model i (3) Reynoldsov model.

Hutchinson [72] je opisao sezonske sukcesije fitoplanktona kao međudjelovanje različitih okolišnih čimbenika, a njegov je model zasnovan na odnosu njihovih promjena. To su djelomično neovisni fizički čimbenici: (temperatura, svjetlost, miješanje), neovisni biokemijski čimbenici (anorganske hranjive tvari, organske čestice, vitamini, antibiotici), biološki čimbenici, parazitizam u širem smislu i predatorstvo.

Sommerov PEG model (*Plankton Ecology Group*) [73] rezultat je rada 30-ak ekologa na sukcesijskim sekvencama razvoja planktona u 24 jezera umjerenog pojasa. PEG model objedinjuje autogene (akumuliranje biomase, promjene u relativnim brzinama metabolizma, promjene dostupnosti hranjivih tvari i kompeticiju algi za ograničenim hranjivim tvarima te utjecaj zooplanktona-herbivora) i alogene (temperatura, svjetlost, stratifikacija) procese. Postavke PEG modela počivaju na nekoliko pretpostavki, a to su: (1) kada je riječ o hranjivim tvarima i ostalim resursima potrebnima za razvoj planktona, u jezeru postoje ograničavajući uvjeti; (2) kompeticija je jedan od postojanih procesa u zajednici; (3) ukoliko su dostupni optimalni fizikalni i kemijski uvjeti, alge se uvijek razvijaju do svojeg maksimuma; (4) zooplankton se hrani malim vrstama fitoplanktona; (5) tijekom faze bistre vode dio hranjivih tvari će se obnoviti; (6) nakon te iste faze u planktonu će se razviti velike vrste; (7) fosfor kao ograničavajući čimbenik (malo fosfora) u kombinaciji s visokim koncentracijama silicija omogućuje razvoj dijatomeja u zajednici te im pritom resuspenzija dozvoljava da se održe u eufotičkoj zoni; (8) silicij i fosfor (malo silicija i fosfora) kao ograničavajući čimbenici dovode do razvoja dinoflagelata, dok dodatno opadanje koncentracije dušikovih spojeva dovodi do razvoja cijanobakterija; (9) brojnost fitoplanktona tijekom ljeta rezultat je ograničavajućih čimbenika (obrazaca) i selektivnog "grejzinga".

Prema PEG modelu sukcesija započinje topljenjem leda i nastavlja se kroz 24 različita sekvencionirana događaja koji se mogu sažeti u sljedeće:

- Krajem zimskog razdoblja dostupnost hranjivih tvari i količina svjetlosti omogućuju razvoj fitoplanktona (1).
- Proljetni maksimum u razvoju fitoplanktona slijedi razvoj zooplanktona koji ubrzo postaje brojna s obzirom na veliku prisutnost algi u tom razdoblju. Ova faza traje sve dok brzina filtracije zooplanktona ne postane veća od brzine razmnožavanja fitoplanktona (2-4).

Fitoplankton

- biomasa fitoplanktona naglo opada zbog "grejzinga" zooplanktona. Ovaj dio u razvoju fitoplanktonske zajednice nazivamo fazom bistre vode (engl. *clear-water phase*), koja traje dok se u velikom broju ne razviju alge kojima se zooplankton ne hrani. Hranjive tvari remineralizirane su procesom "grejzinga" i nakupljaju se tijekom faze bistre vode (5).
- Populacija herbivornog zooplanktona se smanjuje predacijom riba (6, 7)
- Tijekom ljeta se, zbog smanjenog "grejzinga", razvija fitoplanktonska zajednica s velikim brojem vrsta (8).
- Iscrpljivanje hranjivih tvari onemogućuje brz razvoj „jestivih“ algi. U zajednici fitoplanktona razvijaju se vrste koje mogu iskoristiti hranjive tvari, osobito fosfor iz hipolimniona (rod *Ceratium*) i koje mogu fiksirati dušik (cijanobakterije), dok je razvoj dijatomeja ograničen niskim koncentracijama silicija (9-13).
- Velike vrste herbivora zamjenjuju rotatorija koji su manje osjetljivi na predaciju riba (14-16).
- Razdoblje autogene sukcesije završava fizikalnim promjenama u okolišu, kao što su povećanje dubine miješanja vodenog stupca, a time i regeneracija hranjivih tvari i smanjenje količine svjetlosti (17).
- Razvijaju se prvo veliki nejestivi oblici te se pojavljuju dijatomeje, pa i neke manje vrste algi. Smanjuje se utjecaj riba na zooplankton te se razvija zajednica zooplanktona (18-20).
- Smanjenjem količine svjetlosti u vodenom stupcu smanjuje se i primarna produkcija. Smanjuje se biomasa fitoplanktona prema zimskom minimumu, a time i biomasa herbivornog zooplanktona (21, 22).
- Neke vrste zooplanktona stvaraju zimske oblike. Ciklopidni kopepodi se bude iz dijapauze i značajno sudjeluju u zimskoj populaciji (23, 24).

Model nije univerzalno primjenjiv na sva jezera, ali predstavlja povezan i smislen opis sukcesije fitoplanktona u odnosu na kompeticiju za izvore hranjivih tvari i procese gubitka. U vodenim ekosustavima na manjim geografskim širinama sukcesija može biti vremenski produljena na više od godine.

Treći pokušaj opisa sukcesije fitoplanktona temelji se na autoekologiji i funkcionalnim obilježjima vrsta koje se nazivaju funkcionalne grupe [74]. Reynolds predstavlja integrirani model fitoplanktonskih zajednica i sezonskih sukcesija pri čemu povezuje četiri postavke: (1) fizikalno-kemijske čimbenike u epilimnionu, (2)

„strategiju“ razvoja, (3) individualne grupe u kojima su vrste tih strategija i (4) funkcionalnu morfologiju.

Strategije razvoja fitoplanktonskih vrsta postoje neovisno o njihovim taksonomskim obilježjima, a sve su proizašle iz razlike između r i K selektiranih vrsta u prirodi originalno opisanih 1967. godine [75]. Margalef [76] je navedenu strategiju primijenio na morski fitoplankton, dok je Sommer [77] taj opis strategija razvoja primijenio na zajednicu slatkovodnog fitoplanktona.

r -selektirane vrste razvijaju se strategijom iscrpljivanja hranjivih tvari u sustavu (Slika 5a). U odgovarajućim uvjetima dostupnosti hranjivih tvari, vrste ove strategije imaju sposobnost brzog uzimanja i unosa hranjivih tvari putem biosinteze te naglog povećanja brojnosti i biomase velikom brzinom razmnožavanja (r). Takve su vrste malih dimenzija koje razvoj temelje na sposobnosti iskorištavanja hranjivih tvari brže od drugih vrsta i u tom smislu oni su „dobri kompetitori“. Drugi niz prilagodbi kod fitoplanktonskih vrsta obuhvaća visok afinitet prema hranjivim tvarima i/ili posebne mehanizme kojima mogu doći do hranjivih tvari u malim ili ograničenim koncentracijama. Takve vrste nazivamo K -selektiranim vrstama. Suprotno obvezatno brzo rastućim r -selektiranim vrstama, K -selektirane vrste nemaju visok omjer stanične površine i volumena. Sposobnost iskorištavanja hranjivih tvari koje su u vodi prisutne u vrlo niskim koncentracijama od ovih vrsta zahtijeva mogućnost kretanja za koju je često potrebna velika dimenzija stanica.

Mogućnost prikupljanja i procesiranja energije uz ograničene količine svjetlosti u vodi nije uvjetovana funkcionalnom veličinom stanica i nije isključivo vezana ni za strategiju r -vrsta niti K -vrsta. Reynolds i suradnici [78] za takve vrste opisuju novu strategiju i nazivaju ih w -vrstama (Slika 5b). Postoje jasne sličnosti u opisima triju primarnih ekoloških strategija razvoja primijenjenih na fitoplankton i onih opisanim za kopnenu makrofitsku vegetaciju prema Grimeu [79], [80].

Po Grimeu Reynolds je [81], [82] opisao strategiju razvoja fitoplanktona prema intenzitetu stresa i narušavanja u ekosustavu (Slika 5c). Ako su prema intenzitetu jako izraženi i stres i narušavanje, u zajednici pelagijala život fitoplanktona nije moguć. Kada su stres i narušavanje niski, a voda bogata hranjivim tvarima, tada se razvijaju C -vrste s invazivnom strategijom koje brzo iskorištavaju dostupne hranjive tvari. To su vrste malih veličina koje svoj razvoj ostvaruju u uvjetima kada su svjetlost i hranjive tvari lako dostupne.

U uvjetima niskih koncentracija hranjivih tvari i svjetlosti (odnosno visokog stresa), a izrazito niskog (beznačajnog) narušavanja, preživjet će samo učinkoviti kompetitori. Takve vrste moraju imati određene prilagodbe kao što su spremišta hranjivih tvari, nizak prag i/ili male konstante poluzasićenja da bi mogle učinkovito

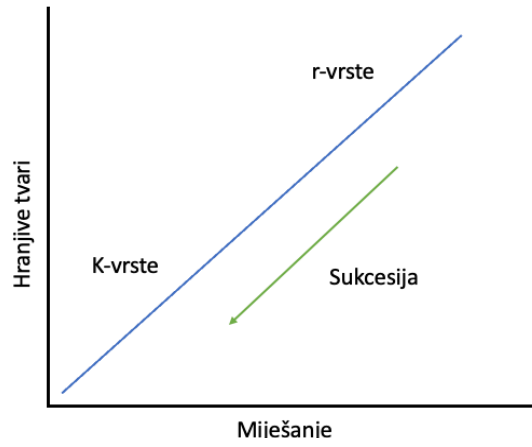
uzimati hranjive tvari, migrirati i koristiti organske izvore, a nazivaju se specijalizirane, stres-otporne ili *S*-vrste. *S*-vrste su sposobne podnijeti nagle promjene količine dostupnih hranjivih tvari te učinkovito upravljati potrebama za hranjivim tvarima, a najbolje se razvijaju u uvjetima visoke količine svjetlosti i nedostupnosti hranjivih tvari. Obilježje tih vrsta je da mogu očuvati svoju biomasu izbjegavajući tonjenje i "grejzing". Mnoge se aktivno pokreću i općenito su to vrste velikih dimenzija.

Treći tip su *R*-vrste, odnosno vrste neosjetljive na narušavanje i vrste prilagođene na prijelazna staništa i uvjete. *R*-vrste se najbolje razvijaju u uvjetima s dovoljno hranjivih tvari, a s limitirajućom količinom svjetlosti. Stanice *R*-vrsta sadrže više koncentracije klorofila od ostalih vrsta te sposobnost kromatske adaptacije, čime su prilagođene na učinkovito iskorištavanje smanjene količine svjetlosti.

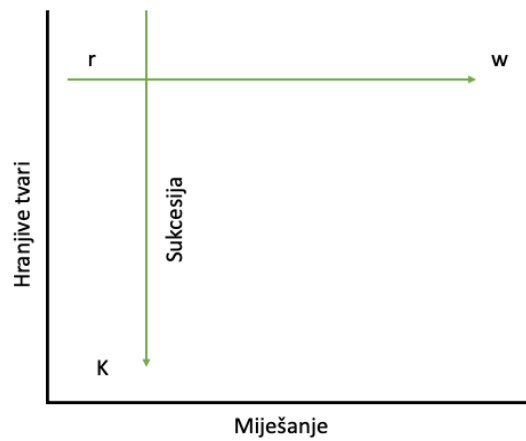
Dodatnu grupu čine *SS*-vrste [74] koje žive u uvjetima ultraoligotrofnog oceanskog pelagijala te koje su otporne na dodatni stres u ekosustavu.

Fitoplankton

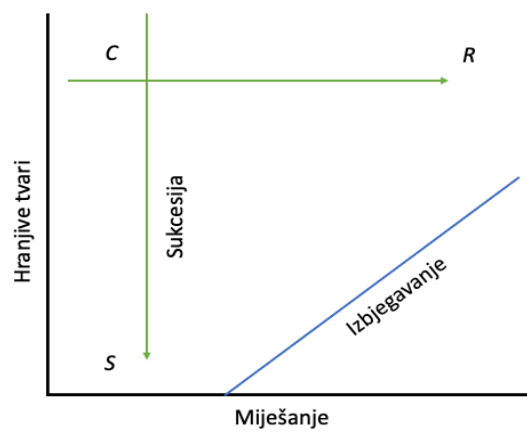
a) Margalef (1978)



b) Reynolds (1988)



c) Smayda i Reynolds (2001)



Slika 5. Sezonska sukcesija fitoplanktona na osnovi primarnih strategija razvoja (r, K ili C, R, S) prema Margalef (a), Reynolds (b) i Smayda i Reynolds (c) (preuzeto iz [28], [66]).

Reynolds je organizirao fizikalne i kemijske uvjete u grafički prikaz sukcesije prema dostupnosti svjetla i dostupnosti hranjivih tvari (Slika 5c). Gornji lijevi kvadrant područje je visoke koncentracije hranjivih tvari i jačeg intenziteta svjetlosti. Gornji desni kvadrant označava područje ograničene svjetlosti ("energetski limitirani"), bez obzira je li svjetlost nedostupna (zima ili velika mutnoća) ili je smanjenog intenziteta (miješanje). Donji lijevi kvadrant opisuje uvjete ograničenih hranjivih tvari koji se mogu očekivati u oligotrofnom jezeru tijekom ljetnog razdoblja, nakon što masovni razvoj algi iscrpi sve hranjive tvari. Donji desni kvadrant područje je koje karakterizira uvjete kada su i svjetlost i hranjive tvari ograničene u dostupnosti i predstavlja uvjete koji nisu pogodni za razvoj algi. Tipovima vrsta koje možemo očekivati pri tim različitim uvjetima pridružene su, prema Smayda i Reynolds [83], opće „CRS strategije“, s obzirom na srednje vrijednosti potreba za svjetlom i hranjivim tvarima koje su prvobitno opisane za more te prenesene na slatkovodne sustave.

Sezonska sukcesija fitoplanktona prema Reynoldsu ide od *r*-selektiranih vrsta *C* strategije razvoja prema *K*-selektiranim vrstama *S* strategije.

Funkcija fitoplanktona je jasna, ali funkcionalna jedinica fitoplanktona ekološki gledano nije jedinka, vrsta ili sistematska kategorija već je skup morfološki, fiziološki i ekološki sličnih vrsta objedinjenih pod nazivom funkcionalne grupe. To su grupe u kojima su definirani karakteristični predstavnici, stanište te ekološki čimbenici optimalni za njihov razvoj. S obzirom na kozmopolitske značajke fitoplanktonskih vrsta, u istraživanjima su često prisutne slične zajednice. Ukoliko se sagledava samo taksonomski sastav zajednice i filogenetska srodnost, a ne i specifični ekološki uvjeti vezani za njihov razvoj, teško je predvidjeti sastav zajednice u pojedinom sustavu. Sagledavanje zajednice s obzirom na veličine stanica pojedinih, osobito dominantnih vrsta, njihove prilagodbe, zahtjeve za hranjivim tvarima i svjetlošću te tolerancije na miješanje i stratifikaciju vodenog stupca dovelo je do opisivanja alternativne sheme „prepoznavanja vegetacija“ [74], temeljene na funkcionalnim asocijacijama fitoplanktonskih vrsta. Funkcionalne grupe ne omogućuju u potpunosti predviđanje dominacije vrsta, ali s velikom vjerojatnošću prikazuju grupu koja će tipizirati određeno stanište.

3.1.1. Morfo-funkcionalne klasifikacije fitoplanktona

Pristupi utemeljeni na svojstvima fitoplanktona dizajnirani su za grupiranje vrsta sa sličnim morfološkim i funkcionalnim svojstvima, čime ukazuju na optimalne ekološke strategije za određene stanišne uvjete [84], [85]. Morfo-funkcionalne klasifikacije fitoplanktona sve se više koriste u ekološkim studijama različitih vodenih ekosustava [86]–[89]. Klasifikacije temeljene na morfološkim i funkcionalnim osobinama grupiraju vrste sa zajedničkim obilježjima i sličnim strukturnim i funkcionalnim karakteristikama kako bi se postiglo bolje razumijevanje funkcioniranja ekosustava i snažni su pretkazatelji dinamike određenog ekosustava [90]. Funkcionalni pristup čini istraživanje okoliša usporedivim i omogućava lakšu procjenu reakcije okoliša na promjenjive uvjete [8], [89], [91], [92], za razliku od tradicionalne taksonomske klasifikacije, budući da se viši taksoni sastoje od vrsta koje imaju vrlo različita strukturna i funkcionalna svojstva. Osnovna ideja navedenih pristupa polazi od premise da su funkcionalne značajke skup morfoloških, fizioloških ili fenoloških karakteristika izmjerenih na individualnoj razini, koji utječu na ekološku učinkovitost i održivost jedinki u okolišu [93] i da morfološke karakteristike vrste objašnjavaju životne strategije različitih vrsta fitoplanktona [84]. Nadalje, u svrhu pravilnog razvrstavanja vrsta, pretpostavka je da će funkcionalno dobro prilagođena vrsta vjerojatno podnijeti ograničavajuće uvjete nedostatka određenog čimbenika od jedinki slabije prilagođene vrste i da će stanište biti naseljeno vrstama sukladnih prilagodbi na određena fizička i kemijska svojstva. Od samih početaka limnoloških istraživanja vrste fitoplanktona svrstavane su u glavne filogenetske skupine. Ovaj čisto taksonomski pristup pretpostavlja da različite filogenetske linije odražavaju važne ekološke razlike među vrstama [94]. Posljednjih godina, međutim, razvijeni su alternativni pristupi u opisivanju fitoplanktonskih zajednica primjenom različitih funkcionalnih klasifikacija [88], [95], [96], a svaki se temelji na ideji da se vrste sa zajedničkim obilježjima i sličnim odgovorima na promjene u okolini mogu objediniti u istu skupinu. Trenutno se koristi nekoliko funkcionalnih klasifikacija fitoplanktona [74], [87], [89], [97]. Koristeći podatke opažanja fitoplanktonskih zajednica prikupljenih tijekom niza godina na jezerima sjeverozapadne Engleske, Reynolds [62], [98] je predložio jednu od prvih klasifikacija fitoplanktona koja se temelji na fiziološkim, morfološkim i ekološkim obilježjima vrsta, ali i na rasponu uvjeta unutar koje se vrste pojavljuju zajedno. Reynolds je grupirao vrste koje zauzimaju istu ekološku nišu i dijele slične prilagodbe za potencijalnu brojnost ili biomasu koja prevladava u određenim uvjetima okoliša u 14 funkcionalnih grupa (FG). Stoga se funkcionalne grupe mogu promatrati kao grupe vrsta s više ili manje precizno definiranim zahtjevima za nekoliko različitih kombinacija fizičkih, kemijskih i bioloških svojstava jezera u kojem se nalaze (dubina miješanog sloja,

svjetlost, temperatura, P, N, Si, CO₂ i pritisak "grejzinga") [99]. Nakon toga, Reynolds i suradnici [74] opisali su 31 funkcionalnu skupinu (FG) temeljenu na velikoj bazi podataka vrsta te njihovom vlastitom znanju i iskustvu, koje je do danas nadopunjeno s preko 40 grupa [100] (Tablica 3.), i uspješno je primijenjena u širokom rasponu različitih ekosustava: akumulacije [101]–[109], tropske obalne lagune [110], tropski estuariji [111], subarktička jezera [92], baražna jezera [112]–[114], suptropska jezera [74], subalpska jezera [12], privremena vapnenačka jezera [115] te plitka jezera [116] i duboka jezera umjerenih zona [114], [117], [118]. Prema konceptu funkcionalne raznolikosti [91] koji se temelji na funkcionalnoj raznolikosti čitave zajednice, Salmaso i Padisák [87] razvili su multivarijantnu klasifikacijsku analizu naziva Morfo-funkcionalne grupe (MFG) fitoplanktona (Tablica 4.) na temelju različitih morfoloških i funkcionalnih obilježja (poput veličine i oblika stanice, pokretljivosti, miksotrofije, unosa hranjivih sastojaka, prisutnosti sluzi) kako bi se objasnila sezonska dinamika fitoplanktonskih zajednica dubokih jezera. Kao i prethodni pristup, i ovaj je uključivao 31 grupu, uz nedavno proširivanje nekih kategorija [119] kako bi se preciznije opisale razlike u kompetitivnim svojstvima vrsta [120]. Glavna prepreka Reynoldsovog FG pristupa širokoj primjeni (npr. za monitoring vodnih tijela) je nužnost dubljeg poznavanja taksonomije i funkcionalnih karakteristika fitoplanktona [121], jer je precizna identifikacija i pripisivanje vrsta odgovarajućim funkcionalnim skupinama dugotrajna te zahtijeva stručno znanje [120], [122]. Suprotno tome, pristup MFG zahtijeva samo minimalno znanje o ekofiziologiji i ne zahtijeva točnu identifikaciju [87]. Najnoviju klasifikaciju fitoplanktonskih morfoloških i funkcionalnih svojstava (MBFG; Tablica 5.) razvili su Kruk i suradnici [89], kao još jednostavniju alternativa drugim znanstvenim i stručnim pristupima. Klasifikacija se temelji isključivo na morfološkim karakteristikama, poput volumena i površine stanica, prisutnosti biča, maksimalne duljine stanica i/ili kolonije itd. [89], [123]. Kruk i Segura [124] su je dodatno proširili izvođeci potencijalne ekološke prilagodbe i primjerenost okoliša za svaku skupinu. Usporedbe triju različitih pristupa grupiranju bile su cilj nekoliko znanstvenih radova [120]. Tako su Caroni i suradnici [84] koristili najnoviji pristup (MBFG) u svom radu, Izaguirre i sur. [121] napravili usporedbu sve tri klasifikacije (FG-Reynolds, MBFG-Kruk, MFG-Salmaso i Padisák) za opis plitkih jezera pod antropogenim utjecajem, dok su Žutinić i sur. (2014) testirali sve tri klasifikacije na sustavu dvaju baražnih dubokih krških jezera. Iako ne postoji pisani konsenzus o skraćenicama ovih funkcionalnih pristupa, Salmaso i sur. [120] predložili su korištenje sljedećeg oblika skraćenicama:

1. koncept funkcionalnih grupa – FG [74]
2. koncept morfo-funkcionalnih grupa – MFG [87]
3. koncept funkcionalnih grupa temeljen na morfologiji – MBFG [89]

Tablica 3. Funkcionalne skupine (FG) fitoplanktona sa svojstvenim obilježjima (modificirano prema [74]; [100]).

Kodon	Stanište	Tipični predstavnici	Tolerancija	Osjetljivost
A	Bistro, dobro izmješano jezero, kisela jezera	<i>Urosolenia</i> <i>Cyclotella comensis</i>	nedostatak hranjivih tvari	Povećanje pH vrijednosti
B	Vertikalno izmješana, mezotrofna, mala do srednja jezera	<i>Aulacoseira subarctica</i> <i>Aulacoseira islandica</i>	Nedostatak svjetlosti	Povećanje pH vrijednosti Si istrošenost Stratifikacija
C	Izmješana, eutrofna, mala do srednja jezera	<i>Asterionella formosa</i> <i>Aulacoseira ambigua</i> <i>Stephanodiscus rotula</i>	Nedostatak svjetlosti i ugljika (C)	Si iscrpljenost Stratifikacija
D	Plitke, turbidne vode, obogaćena nutrijentima, uključujući i rijeke	<i>Synedra acus</i> <i>Nitzschia</i> spp. <i>Stephanodiscus hantzschii</i>	Ispiranje	Istrošenost nutrijenata
N	Mezotrofan epilimnion	<i>Tabellaria</i> <i>Cosmarium</i> <i>Staurodesmus</i>	Nedostatak nutrijenata	Stratifikacija, Porast pH vrijednosti
NA	Oligo-mezotrofan, atelomiktičan okoliš u nižim geografskim širinama	<i>Cosmarium</i> <i>Staurodesmus</i> <i>Staurastrum</i> Jednostanični filamentozni predstavnici skupine Desmidiaceae		Destratifikacija
P	Eutrofan epilimnion	<i>Fragilaria crotonensis</i> <i>Aulacoseira granulata</i> <i>Closterium aciculare</i> <i>Staurastrum pingue</i>	Slabi nedostatak svjetla i ugljika (C)	Stratifikacija Si istrošenost

Nastavak Tablice 3.

R	Metalimnion mezotrofnih stratificiranih jezera	<i>Planktothrix rubescens</i> <i>Planktothrix mougeotii</i>	Slabo svjetlo, jaka segregacija	nestabilnost
V	Metalimnion eutrofnih stratificiranih jezera	Chromatium Chlorobium	Jako slabo osvjetljenje, jaka segregacija	nestabilnost
W1	Male organske bare	Euglenoidi, Synura Gonium	Visoka biološka potrošnja kisika	Herbivori („grazing“)
W2	Plitka mezotrofna jezera	Trachelomonas koji živi na dnu	?	?
W5	Bare, ponekad privremene, bogate organskom tvari dobivene raspadom vegetacije (humičnan okoliš), ali ne kisele	<i>Synura</i> spp. <i>Synura uvella</i> <i>Synura pettersonii</i>		
W0	Rijeke i bare sa iznimno visokim udjelom organske tvari, nenastanjiv za većinu akvatičkih organizama	<i>Chlamydomonas</i> , <i>Pyrobotrys</i> <i>Chlorella</i> , <i>Polytoma</i> <i>Oscillatoria chlorina</i>		
Q	Mala humična jezera	<i>Gonyostomum</i>	Jake boje	?

Tablica 4. Morfo-funkcionalne grupe (MFG) fitoplanktona [87] nadopunjene iz [119]

Flagelati	Potencijalni miksotrofi	1 Veliki (kolonijalni ili jednostanični)	1a Veliki Chrysophytes /Haptophytes	1a-LargeChry
			1b Veliki Dinophytes	1b-LargeDino
			1c Veliki Euglenophytes	1c-LargeEugl
		2 Mali (jednostanični)	2a Mali Chrysophytes/Haptophytes	2a-SmallChry1
			2b Mali Dinophytes	2b-SmallDino
			2c Small Euglenophytes	2c-SmallEugl
			2d Cryptophytes	2d-Crypto
		Većinom autotrofi	3 Phytomonadina	3a Jednostanični Phytomonadina
	3b Kolonijalni Phytomonadina			3b-ColoPhyto
	Bez bičeva	Cijanobakterije	4 Jednostanične	4 Jednostanične Cyanobacteria
5 Kolonije			5a Tanki filamenti (Oscillatoriales)	5a-FilaCyano
			5b Velike s vakuolama Chroococcales	5b-LargeVacC
			5c Ostale velike kolonije, nećinom bez vakuola Chroococcales	5c-OtherChroo
			5d Male kolonije, Chroococcales	5d-SmallChroo
			5e Nostocales	5e-Nostocales
Dijatomeje		6 Velike	6a Velike centrice	6a-LargeCent
			6b Velike penate	6b-LargePenn
			6c Kolonijalne penate*	6c-ColoPenn*

Nastavak Tablice 4.

		7 Male	7a Male centrice	7a-SmallCent		
			7b Male penate	7b-SmallPenn		
	Ostale— Jednostanične	8 Velike	8 Velike	8a Velike jednostanične— Jednostanične Conjugatophytes/Chlorophytes	8a- LargeCoCh	
				8b Velike jednostanične—Ostale grupe	8b-LargeUnic	
		9 Male	9 Male	9a Male jednostanične— Conjugatophytes	9a-SmallConj	
				9b Male jednostanične— Chlorococcales	9b- SmallChlor	
				9c Male Chrysophytes	9c- SmallChry2	
				9d Male jednostanične—Ostale grupe	9d-SmallUnic	
		Ostale— Kolonijalne	10 Filamentozne	10 Filamentozne	10a Filamentozne —Chlorophytes	10a- FilaChlorp
					10b Filamentozne — Conjugatophytes	10b-FilaConj
	10c Filamentozne —Xanthophytes				10c-FilaXant	
	11Ne- filamentozne kolonije		11Ne- filamentozne kolonije	11a Chlorococcales—gole kolonije	11a- NakeChlor	
				11b Chlorococcales—želatinozne kolonije	11b- GelaChlor	
				11c Ostale kolonije	11c-OtherCol	

Tablica 5. Funkcionalne skupine temeljene na morfologiji (MBFG) fitoplanktona [89].

Fitoplankton

MBF G	Opis	Taksonomska grupa	Reprezentativni taksoni	V (µm ³)	S (µm ²)	S/V (µm ⁻¹)	ML D (µm)	Aer	Fla	Muc	Het	Sit
I (n = 87)	Mali organizmi s visokim S/V vrijednosti	Chlorococcales, Chroococcales, Xanthophyceae, Ulothricales	<i>Chlorella minutissima</i> Fott & Nováková, <i>Scenedesmus ellipticus</i> Corda, <i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau, <i>Chroococcales</i> < 1 µm, <i>Jaaginema pallidum</i> (Böcher) Anagnostidis & Komárek, <i>Monodus sp.</i> Chodat, <i>Stichococcus bacillaris</i> Naegli	12.9 0.3-120	134 02.03.91	5.1 1.5-28.7	7.8 0.8-43.6	0.02 0-1	0.03 0-1	0.06 0-1	0 0	0 0
II (n = 69)	Mali organizmi s bičevima i silikatnim strukturama egzoskeleta	Chrysophyceae	<i>Chromulina gyrans</i> Stein, <i>Dinobryon cylindricum</i> Imhof., <i>Mallomonas pulcherrima</i> (Stokes) <i>Lemmermann</i> , <i>Pseudopedinella sp.</i> Carter	626 1.0-10469	308 04.07.83	1.6 0.3-6.8	17.1 2.0-164	0 0	1 1	0 0	0 0	1 1
III (n = 45)	Veliki filamentni s aerotopimama	Nostocales, Oscillatoriales	<i>Anabena crassa</i> (Lemmermann) Komárková-Legnerová & Cronberg, <i>Aphanizomenon issatschenkoi</i> (Usacev) Proshkina-Lavrenko, <i>Cylindrospermopsis raciborskii</i> Wołoszyńska, <i>Limnothrix planctonica</i> Meffert, <i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis & Komárek	1541 08.01.08	1553 19.06.98	1.7 0.4-4.3	95.7 2.5-259	1 1	0 0	0.27 0-1	0.64 0-1	0 0

Fitoplankton

IV	Srednje veliki organizmi bez posebnih značajki	Chlorococcales, Oscillatoriales, Xanthophyceae Zygnematales	<i>Coelastrum microporum</i> Nägeli, <i>Micratinium pusillum</i> Fresenius, <i>Monoraphidium griffithii</i> (Berkeley) Komárková-Legnerová, <i>Pediastrum duplex</i> Meyen, <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Turpin) Brébisson, <i>Pseudanabena limnetica</i> (Lemmermann) Komárek, <i>Arachnochloris minor</i> Pascher, <i>Closterium acutum</i> Brébisson, <i>Zygnema</i> sp. Agardh	1543	791	1.6	37	0	0	0	0	0
(n = 183)				12.7-48255	29.1-18200	0.1-5.1	4.6-700	0	0	0	0	0
V	Jednostanični flagelati veliki do srednje veliki	Cryptophyceae, Dinophyceae, Euglenophyceae, Volvocales, Chlorococcales	<i>Cryptomonas ovata</i> Ehrenberg, <i>Ceratium hirundinella</i> (Müller) Bergh, <i>Gymnodinium cnecoides</i> Harris, <i>Euglena proxima</i> Dangeard, <i>Trachelomonas curta</i> Cunha, <i>Pyramimonas longicauda</i> Van Meel, <i>Chlamydomonas globosa</i> Snow.	2444	764	1.2	17.5	0	1	0	0	0
(n = 122)				2.4-164779	8.9-20997	0.1-4.9	2.1-190	0	1	0	0	0

Fitoplankton

VI	Organizmi sa silikatnim egzoskeletom	Bacillariophyceae	<i>Acanthoceros zachariasii</i> (Brun) Simonsen, <i>Aulacoseira granulata</i> (Ehrenb.) Simonsen, <i>Cyclotella atomus</i> Hustedt, <i>Cyclotella meneghiniana</i> Kützing, <i>Urosolenia eriensis</i> (Smith) Round & Crawford, <i>Asterionella formosa</i> Hassall, <i>Cylindrotheca closterium</i> (Ehrenb.) Lewin & Reimann, <i>Synedra acus</i> Kützing.	3143	1344	1.1	44.1	0	0	0	0	1
(n = 98)				7.8-57106	19.2-17473	0.2-3.6	2.8-244	0	0	0	0	1
VII	Velike želatinozne kolonije	Chlorococcales, Chroococcales, Oscillatoriales	<i>Botryococcus braunii</i> Kützing, <i>Euteramorus fotii</i> (Hindák) Komárek, <i>Oocystis lacustris</i> Chodat, <i>Aphanocapsa delicatissima</i> West & G.S. West, <i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing, <i>Pomeria okensis</i> (Meyer) Hindák	43152	3062	1	30.1	0.04	0	1	0	0
(n = 106)				10.9-2.4e+6	24.4-87616	0-6.0	3.5-244	0-1	0	1	0	0

Kontinuirane varijable: individualni volumen (V), površinu (S) te maksimalnu linearnu dimenziju (MLD), prikazani su prosjek i opseg vrijednosti. Kategoričke varijable: Frekvencija prisutnosti aerotipova (Aer), bičeva (Fla), želatinoznih tvari (Muc), heterocista (Het) te silikatnih struktura egzoskeleta (Si), prosjek frekvencija i opseg vrijednosti su prikazani, izračunati za određeni broj jedinki (n) u svakom MBFG klasteru.

3.1.2. Ekološke teorije i koncepti

Kompeticija je negativan učinak kojim jedna vrsta djeluje na drugu pritom iskorištavajući ograničene resurse [126]. Interspecijska kompeticija je negativan odnos između populacija dviju vrsta čiji razvoj ovisi o iskorištavanju istih ograničenih prirodnih resursa. Interakcija između vrsta u kompeticiji za iste ograničavajuće čimbenike dovodi do povećanja broja jedinki populacije najbolje prilagođene stanju okoliša [127], [128]. Kompetitivno isključive vrste ne mogu stabilno koegzistirati [10], [129], [130], odnosno u ravnotežnom stanju zajednice broj vrsta ne može prelaziti broj ograničavajućih čimbenika [10], [11], [131]–[134]. U kompeticiji kroz iskorištavanje resursa, prema Lotka-Volterra matematičkom modelu interspecijske kompeticije [128], stabilnost suživota dviju vrsta moguća je ukoliko je intraspecijska kompeticija veća od interspecijske za obje vrste [135]–[137], dok pri kompetitivnom isključivanju interspecijska kompeticija mora biti jača od intraspecijske.

Teorija kompeticije, kompetitivnog isključenja i ravnotežnog stanja u suprotnosti je s bioraznolikošću prirodnih zajednica. Naizgled homogena struktura zajednice fitoplanktona sagledana detaljno donosi kompleksan suživot desetaka različitih vrsta. U homogenom okolišu u kojem se većina vrsta u kompeticiji natječe za iste potencijalno ograničavajuće čimbenike prema teoriji nema puno mjesta za specijalizirane ekološke niše. Na paradoksalnu nefunkcionalnost ekoloških teorija u odnosu na raznolikost prirodne planktonske zajednice prvobitno je ukazao Hutchinson u svom radu *Paradoks planktona* [138]. Prema Hutchinsonu učestale promjene graničnih uvjeta kompeticije preokreću kompetitivnu hijerarhiju prije isključivanja vrsta iz zajednice. Hutchinson time između niza drugih rješenja [139]–[143], nudi objašnjenje paradoksa ističući da se fitoplanktonska zajednica općenito nalazi u postojanom neravnotežnom stanju. Iako se paradoks takvim objašnjenjem činio riješen, ipak ostaje pitanje koje su to pokretačke snage u prirodi koje potiču i održavaju dinamiku neravnotežnog stanja. Rješenja se nude u kontinuiranoj vremenskoj i prostornoj promjenjivosti okoliša [138], [141]. Promjenjivi ekološki čimbenici onemogućuju jake kompetitore, vrste najbolje prilagođene na uvjete *in situ*, da neizbježno nadvladaju u zajednici te susprežu proces napredovanja zajednica prema ravnotežnom stanju i time se smatraju osnovnim čimbenicima održanja raznolikosti. Objašnjenje je formulirano i preciznije definirano kao „*Intermediate disturbance hypothesis*” - IDH teorija [15]. Teorija predviđa maksimum u bogatstvu vrsta pri srednjem intenzitetu i frekvenciji narušavanja uzrokovanim promjenjivošću okoliša. Reynolds je 1988. primijenio i prilagodio IDH teoriju na fitoplankton [82]. Eksperimentalna istraživanja u laboratorijskim uvjetima [144]–[146], zapažanja u prirodi [147], [148] te poredbene analize znanstvenih istraživanja

fitoplanktona podupiru IDH teoriju [149], iako pritom naglašavaju nemogućnost kvantificiranja narušavanja i okolišne promjenjivosti. Istraživanja zasnovana na postavkama IDH teorije definiraju narušavanje kao vanjski čimbenik utjecaja na zajednicu. S druge strane, matematički modeli naglašavaju da zajednica u stabilnim nepromijenjenim uvjetima kroz kompeticijsku interakciju vrsta također može proizvesti narušavanje i promjenjivost potrebnu za suživot velikog broja vrsta neovisno o vanjskom utjecaju. Huisman i Weissing [150] pokazali su da u zatvorenom nenarušenom sustavu interakcija između vrsta dovodi do kolebanja koje će u slučaju interakcije većeg broja vrsta rezultirati kaosom. S obzirom na promjenjivost okolišnih uvjeta u jezerima, kaotični uvjeti postoje. Kaotičan sustav bi trebao značiti stalne promjene u kojima nema uvijek istih predložaka, ali se može zabilježiti periodičnost, što u slučaju planktona znači da zajednica ostaje nepredvidiva osim ukupne biomase i sukcesije dominantnih vrsta [73].

Eksperimenti kojima su testirani principi kompetitivnog isključivanja te čiji su rezultati potvrđivali postavke kompeticijske teorije i išli u prilog ravnotežnim konceptima [11], [134], [151]–[156], rađeni su u zatvorenim sustavima i uvjetima stalne temperature i količine svjetlosti. U istim uvjetima promjene količine hranjivih tvari i količine svjetlosti spriječili su uspostavu ravnotežnog stanja fitoplanktona [35], [134], [154]. Također će u Lotka–Volterrovom modelu mali broj vrsta, manji od četiri, u stabilnom zatvorenom sustavu uspostaviti ravnotežu. Kompeticijska dinamika većeg broja vrsta u istom sustavu, ali s više od dva ograničavajuća čimbenika suštinski je različita od Lotka–Volterrovog modela i ovisi o vanjskim ograničavajućim čimbenicima ili omjeru među njima (RRH hipoteza - *Resource Ratio Hypothesis*, [11], [157], [158]). Kompeticijske interakcije između većeg broja vrsta povećavaju kolebanja uzrokovana abiotičkim čimbenicima te sustav pokazuje kaotičnu dinamiku [150], pri čemu se zajednica nalazi u postojanom neravnotežnom stanju i omogućuje suživot velikog broja fitoplanktonskih vrsta održavajući time bioraznolikost.

3.1.3. Stabilna ravnotežna stanja u ekologiji fitoplanktona

Morfologija jezera i sezonski ciklusi osnovnih ekoloških značajki u prirodi se ponavljaju i time se ponavljaju kompetitivni prostori istih značajki koji bi trebali omogućiti najbolje prilagođenoj vrsti dominaciju u određenom razdoblju. U tom je dijelu koncept fitoplanktonske zajednice usko vezan za koncept stabilnog ravnotežnog stanja. Ekološki koncepti često su zasnovani na fizikalnim i kemijskim zakonitostima, pri čemu je često prisutna nedostatna suradnja između znanstvenih grana [159] te koncepti ostaju nejasni i nedefinirani u cijelosti [160]. Tako su termini stabilnost i ravnoteža preneseni u ekologiju iz drugih znanosti i ne označavaju u

potpunosti stanja koja su definirana fizikalnim i kemijskim pojmovima. U ekologiju je stoga uveden termin stabilnog stanja, i to prvobitno pri opisivanju alternativnih stanja plitkih jezera [3]. Termin stabilnog stanja uveden je kao naziv za dinamičku ravnotežu u kojoj postoje gubici i prirasti u određenom vremenu, ali čiji je rezultat nepromjenjivost zajednice.

Ravnotežni koncepti ili koncepti stabilnih stanja u ekologiji fitoplanktona raspravljaju se u okviru odnosa između narušavanja i raznolikosti [161]. U tom kontekstu pažnja je usmjerena na teorije ravnotežnih ili neravnotežnih stanja. Kao što je navedeno, hipoteze o neravnotežnim stanjima naglašavaju da su ravnotežne sile slabe. Pritom je kompeticija svedena na najmanju razinu, a narušavanje (okolišnih čimbenika i interakcija vrsta u zajednici) je uzrok neostvarivanja kompetitivnog isključivanja [161], [162]. S druge strane, teorija ravnotežnih stabilnih stanja pokazuje se korisnim konceptom pri objašnjavanju dugih sukcesijskih faza dominacije jedne ili nekoliko vrsta fitoplanktona. Prema Whittakeru [163] svaka vrsta u ravnoteži zauzima različitu ekološku nišu i ravnoteža proizlazi direktno iz procesa kompeticije. Pritom je sastav vrsta više-manje stalan i predvidiv s obzirom na ekološke uvjete. Stoga je za zajednicu u ravnoteži esencijalno postojanje vremenske i prostorne razdvojenosti ekoloških niša. U vodenim ekosustavima takva se razdvojenost može dosegnuti ukoliko nema narušavanja u ograničenom vremenu i rezultat će stabilnim stanjem prilikom kojeg će raznolikost vrsta biti svedena na najniže vrijednosti procesom kompetitivnog isključivanja.

Počevši od IDH teorije, Sommer i sur. [161] opisali su tri osnovna uvjeta koji moraju biti zadovoljena pri opisu stabilnog ravnotežnog stanja fitoplanktona. U osnovi zahtjeva su tvrdnje da tijekom ravnotežnog stabilnog stanja u fitoplanktonskoj zajednici mogu dominirati najviše tri vrste, a da pritom obuhvaćaju više od 80% ukupne biomase. Pojavljivanje jedne do tri vrste, odnosno suživot, mora biti zabilježen u istom omjeru više od dva tjedna. Sommer [9], [154] je eksperimentalno pokazao da više od dva tjedna znači i 35 – 60 dana, koliko je prema njegovim rezultatima potrebno da se ravnoteža uspostavi.

Prema nekim autorima stratificirana jezera omogućuju proces kompetitivnog isključivanja i time stabilna ravnotežna stanja [12], [164]. U takvim sustavima stabilno stanje fitoplanktonske zajednice pojavljuje se tijekom ljetne stratifikacije te u uvjetima niske frekvencije i intenziteta narušavanja. S druge strane, polimiktična jezera su uvriježeno sustavi koji se brzo mijenjaju te su opisivana kao jezera s visokim intenzitetom narušavanja i fizikalno gledano nestabilna. Ipak istraživanja [13] pokazuju da su stabilna ravnotežna stanja mnogo češća u polimiktičnim nego

u stratificiranim jezerima. Osim toga, potrebno je naglasiti da su uzastopno miješana jezera fizikalno gledano stabilni, a ne nestabilni sustavi.

Fitoplanktonska stabilna ravnotežna stanja nisu česta u razvoju fitoplanktona [6], [7]. Ako zajednica i dosegne ravnotežno stanje, ono nije prisutno u sustavu dulje od nekoliko tjedana. Dulja ravnotežna stanja zabilježena su jedino u tropskim toplim jezerima [16] i mediteranskim akumulacijama [17]. Nemogućnost uspostavljanja ravnotežnog stanja uzrokovana je učestalim promjenama vodenih ekosustava, brzim odgovorima fitoplanktona i razlikama u sukcesiji.

U sukcesiji fitoplanktona [98] teško je odrediti kada se zajednica nalazi u stabilnom ravnotežnom stanju. Eksperimentalno je dokazano kako kompetitivno isključivanje uzrokuje smanjenje raznolikosti [11], [151]–[153], [155]. Međutim, u prirodi je teže odrediti princip i mehanizam uspostave stabilnog ravnotežnog stanja. Tako promjene u raznolikosti mogu indirektno, kao posljedica, ukazivati na ravnotežu, ali i jačinu i frekvenciju narušavanja i to prema IDH teoriji [15]. Time je i IDH teorija uspješno primijenjena na zajednicu fitoplanktona u laboratorijskim uvjetima [145], [146] i u prirodi [148].

Iako je izvorni opis ravnotežnog stanja temeljen na konceptu dostupnih resursa, odnosno kompeticiji [161], kompeticija nije jedini uvjet koji dovodi do stabilnog ravnotežnog stanja fitoplanktona [18]. Osim ravnoteže proizašle iz kompeticijske interakcije u prirodi su zabilježena i ravnotežna stabilna stanja proizašla iz posebnih prilagodbi pojedinih vrsta, kao što su: miksotrofija [6], [165], mogućnost regulacije gustoće ili pokretljivosti vrsta [165]–[167], prilagodba na zasjenjenje [12], [14], brzina rasta [168], trofički odnosi, osobito selektivni "*grazing*" [169], invazivnost [17], nagli masovni razvitak iz inokuluma u sedimentu [71] i parazitizam [8].

Prema svemu navedenom može se zaključiti da se ravnoteža fitoplanktonske zajednice ne podudara s energetsom ravnotežom te se iz tog razloga naziva stabilnim stanje zajednice. U ekologiji je problematika istraživanja slatkih voda nepobitno povezana s dominacijom pojedinih planktonskih vrsta te je važan zadatak temeljnih znanosti istražiti prirodu takvih stanja [8]. Postojanje stabilnog stanja zajednice za vrijeme jednog do dva tjedna uspostavljeno na osnovi frekvencije narušavanja [15] valjano je za jezera umjerenog pojasa te nije u skladu sa zapažanjima u jezerima toplijih klimatskih područja [16], [17]. Zajednice su strukturirane tenzijom između vanjskih abiotičkih i unutarnjih biotičkih čimbenika. Ovo je zaista vrlo pojednostavljena teza koja se treba nadopunjavati istraživanjima na prostorima različitih zemljopisnih širina i visina, uključujući i različite dubine jezera. Nadalje, u prirodi nije lako razlikovati narušavanje i stres za zajednicu, iako se za stres kao i za „redovito“ narušavanje može konstatirati da su to uvjeti koji

pogoduju uspostavi stabilnog stanja [16]. Korelacije između značajnih naglih promjena biomase i raznolikosti također ukazuju na narušavanje, odnosno stres, iako su manja odstupanja u biomasi u razdoblju stabilnog ravnotežnog stanja prihvatljiva ($\pm 15\%$), s obzirom da promjena biomase može biti uzrokovana promjenom veličina stanica, ali ne i njihove brojnosti [18]. S obzirom na broj ograničavajućih čimbenika u slatkim vodama, koji je veći od tri, broj vrsta koje dominiraju u stabilnom stanju trebao bi se povećati na četiri do pet [12], [13]. Stabilno stanje zajednice u prirodi snažno određuju vrste *K*-strategije, stoga funkcionalne grupe mogu biti korisne u razumijevanju i opisivanju sukcesija fitoplanktonskih zajednica [8].

4. RIJEKE I POTOCI



Slika 6. Rijeka Krka.

Rijeke i potoci su lotički sustavi, odnosno su oni u kojima se voda prvenstveno kreće pod utjecajem sile teže od njenog izvora (Slika 7.) prema ušću u drugu tekućicu ili more/ocean. Najvećim dijelom se takvi sustavi napajaju iz padalina, ali u manjem dijelu također i iz podzemnih voda.

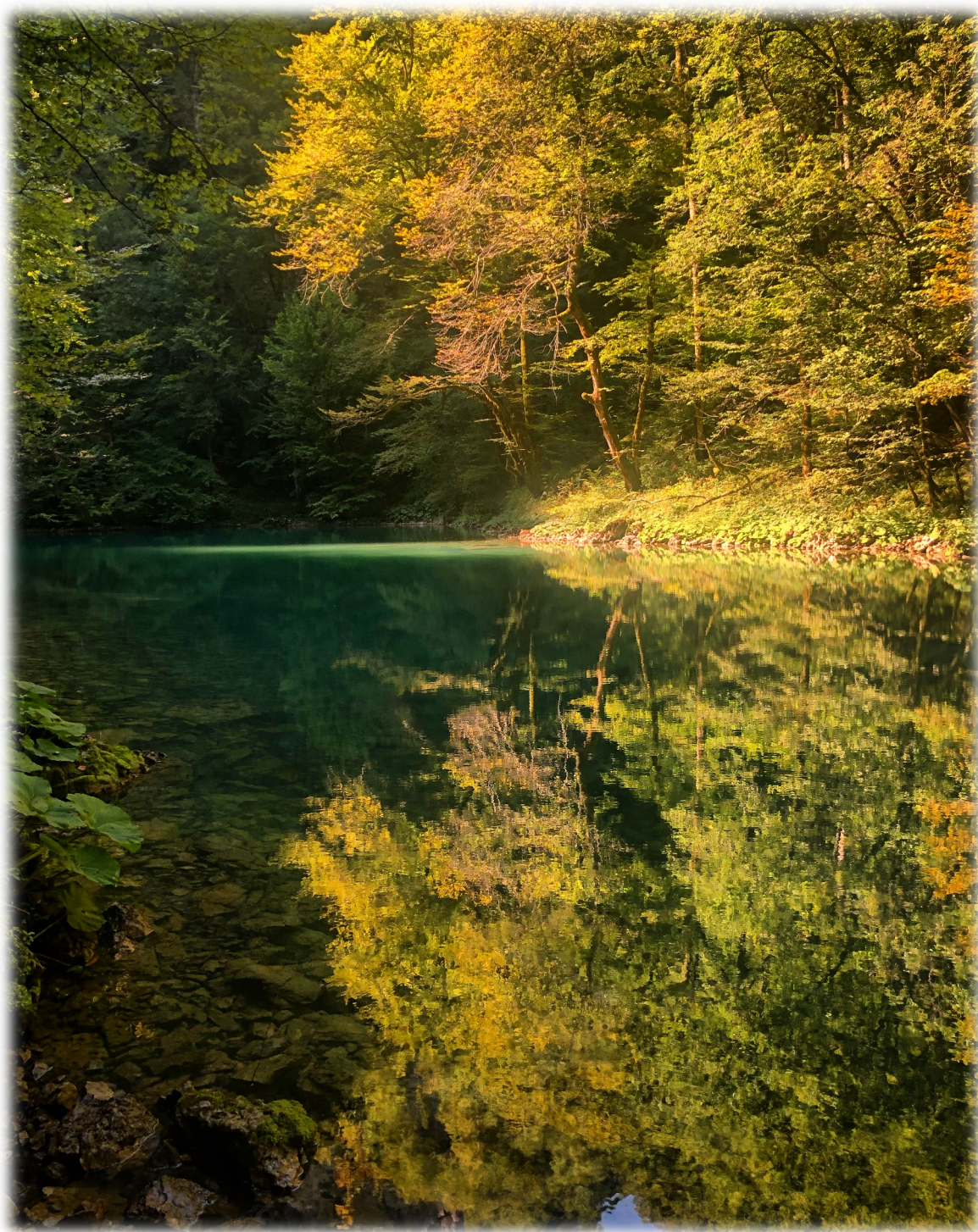
Tok rijeka (Slika 6.) i potoka se može podijeliti na gornji, srednji i donji. Gornji tok tekućice kreće od njenog izvora koji se od ostatka toka razlikuje konstantnim temperaturnim, također i često ostalim fizikalnim, uvjetima. Brzina strujanja u gornjim tokovima je relativno velika zbog čega je podloga korita kamena uz dominaciju većih čestica (veće od 20 cm) dok se sav sitniji materijal ispiri i odnosi u srednje i donje tokove. Za srednji tok je tipično smanjivanje brzine strujanja vode te supstrat u kojem počinju dominirati i manje čestice donesene iz gornjih tokova (od 2 do 20 cm). Donji tok karakteriziraju meandri, a smanjenjem strujanja u donjem toku počinju se taložiti i sitnije čestice kao što su pijesak i mulj [170].

Rijeke i potoci

Lotički sustavi se ugrubo mogu podijeliti u četiri generalna tipa:

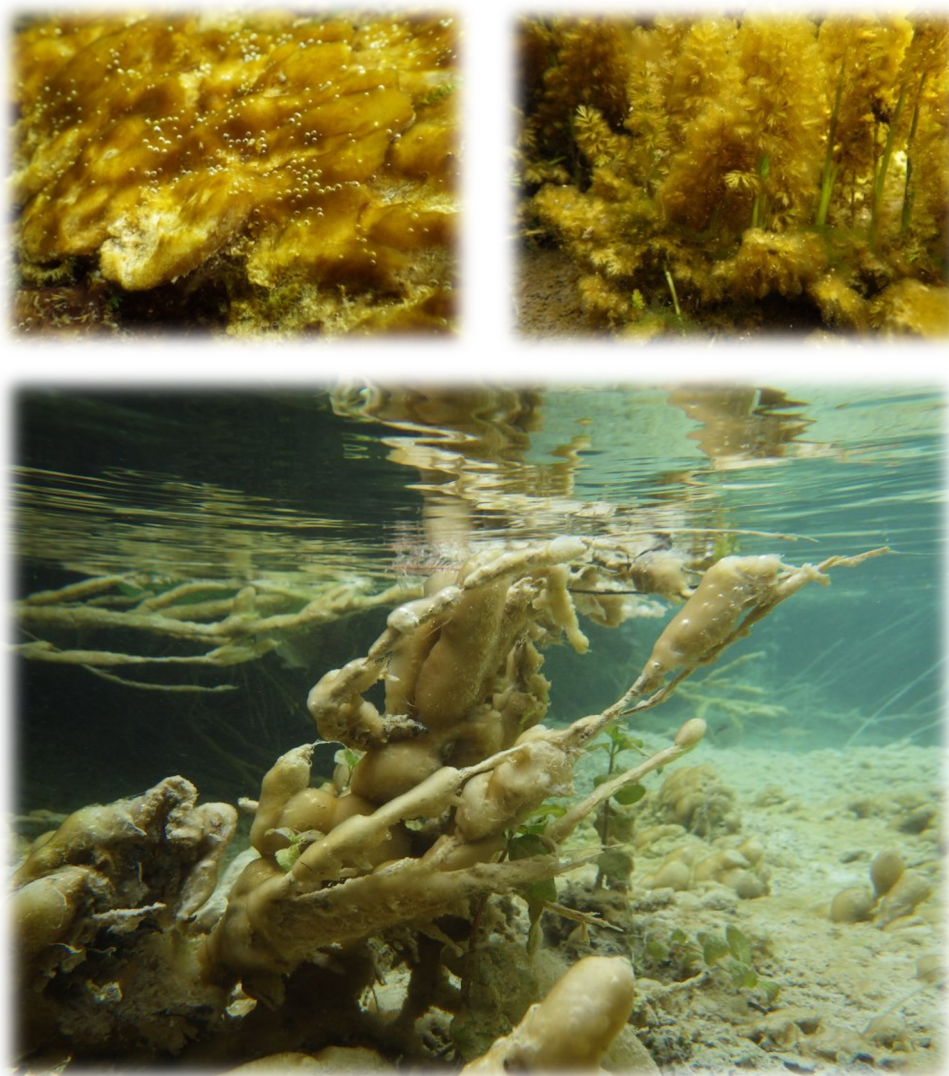
- potoci – tekućice sa srednjim godišnjim protokom vode do $20 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$
- rječice – tekućice sa srednjim godišnjim protokom vode 20 do $200 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$
- rijeke – tekućice sa srednjim godišnjim protokom vode 200 do $2000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$
- velike rijeke – tekućice sa srednjim protokom većim od $2000 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$

Kako u jezerima zajednicu algi kao primarnih proizvođača u najvećem dijelu predstavlja fitoplankton, u rijekama i potocima istu čini perifiton.



Slika 7. Izvor Kupe.

5. PERIFITON



Slika 8. Obraštaj u Plitvičkim jezerima (izvor fotografija: Igor Stanković).

Tijekom proteklih desetljeća definicija perifitona je mnogo puta mijenjana i prilagođavana. Naziv perifiton je prvi upotrijebio Behning 1928. godine [171] za autotrofne („biljne“) organizme koji naseljavaju predmete koji su antropogenim utjecajem dospjeli u vodene ekosustave. Prvotni opis nije obuhvatio gljive, bakterije, cijanobakterije, protozoa i druge pričvršćene životinje koje su sastavni dio zajednice [2]. U njemačkoj literaturi je korišten izraz „aufwuchs“ koji se odnosi na sve organizme koji su pričvršćeni ili se kreću na potopljenoj podlozi, ali koji ne ulaze u podlogu. Šira definicija perifitona pak obuhvaća ukupnu zajednicu sesilnih ili pričvršćenih organizama na bilo kakvoj podlozi [172], [173], pri čemu se tu ne ubrajaju nepričvršćeni organizmi koji se često uhvate u mukopolisaharidnom sloju

perifitonskih zajednica. Pojedini se dijelovi zajednice pokušavaju definirati raznim nazivima, poput euperifiton (nepokretni organizmi pričvršćeni na podlogu) i pseudoperifiton ili metafiton (organizmi koji se mogu pokretati i puzati između ili unutar perifitona) [173]. Specijalizirane struke iz područja pročišćavanja otpadnih voda, tehnologije pitkih voda, obrade hrane i zubarstva koriste i termin „biofilm“, ali se on najčešće odnosi na pričvršćene bakterije i protozoa [174]. Uz navedene, postoje različiti sinonimi za perifiton ovisno o tipu supstrata koji nastanjuje.

Boju perifitona, koja je u rasponu od pričvršćenog ili zelenog biofilma pa sve do velikih plutajućih dijelova zelenkaste ili smeđe boje (Slika 8.), uvjetuju dominantne vrste algi. Neposredni faktori koji utječu na perifitonsku taksonomsku raznolikost i sastav su: (1) vrijeme uronjenosti [23], (2) struja vode [175], (3) podloga [174], [176], (4) kemijski sastav vode [177], (5) herbivori [178], (6) dostupnost hranjivih tvari [179], (7) intenzitet i kakvoća svjetlosti [180] i (8) temperatura [181].

Istraživanja perifitonskih zajednica posljednjih su godina u porastu, prvenstveno zbog činjenice da je perifiton važan, često dominantan, izvor organskog ugljika te kruženja hranjivih tvari u vodenim biotopima. Osim važnosti u primarnoj proizvodnji i kao izvora hrane, alge su pioniri naseljavanja različitih vrsta podloga, stabiliziraju je pa ona može poslužiti kao stanište za druge organizme. Obraštaj smanjuje brzinu strujanja vode koja sa sobom nosi anorganski i organski materijal, a nakon njegovog ugibanja dio se biomase ugrađuje u sediment. Perifiton se kao izvrstan pokazatelj promjena u vodenim sustavima koristi u procjeni kakvoće vode jezera i akumulacija, kao i u pročišćavanju otpadnih voda, uvjetuje povećanje količine dostupnih hranjivih tvari te se koristi u uzgoju riba i školjkaša kao primaran izvor hrane stadijima ličinaka u vodenim biotopima.

Istraživanja perifitona daju uvid u različite prirodne procese, kao što su produktivnost i interakcije u hranidbenoj mreži, kao i antropogeno zakiseljavanje i onečišćenje [182]–[185]. Globalno zagrijavanje i pretjerana uporaba kemikalija i hranjivih tvari u poljoprivredi i pročišćavanju otpadnih voda, krčenje šuma i nestabilnost tla dovode do pretjeranog rasta perifitona u otvorenim vodama [177], [186]–[189].

Kruženje hranjivih tvari u vodenim sustavima uvijek je bilo u središtu ekoloških istraživanja. Tijekom prve polovice 20. stoljeća uloga perifitona u vodenim ekosustavima bila je izrazito zanemarivana, a istraživanja su uglavnom bila usmjerena na ulogu drugih sastavnica biote u kruženju hranjivih tvari, primjerice makrofita, planktona (zooplankton i fitoplankton) i beskralješnjaka (bentos, nekton i neuston). Tek je 1963. godine u svojem preglednom radu Wetzel naglasio važnost perifitona kao zajednice primarnih proizvođača u vodenim ekosustavima [190]. Unatoč tome, značaj perifitona kao zajednice koja doprinosi kruženju i pretvorbi

hranjivih tvari u vodenim ekosustavima, kao i u ukupnim biogeokemijskim procesima na Zemlji i dalje nije u potpunosti rasvijetljen [191].

Kao neizostavan dio zdravog ekosustava, perifiton predstavlja izvor hranjivih tvari za beskralježnjake i bentoske herbivore [46], [192], [193]. Stvaranjem vlastite biomase on pomaže u reguliranju utroška energije, materijala, kao i biogeokemijskih ciklusa [194], [195] te igra ključnu ulogu u bioproduktivnosti, posebice vodenih ekosustava obalnog pojasa u kojima svjetlost nije ograničavajući čimbenik [196], [197]. Veliki broj vrsta koje čine perifitonsku zajednicu koriste u procesu bioremedijacije, odnosno biološkog uklanjanja otrovnih tvari, viška hranjivih tvari i metala iz otvorenih voda [198], [199] te u raznim ekotoksikološkim istraživanjima. Adey i sur. [200] naglašavaju četiri koraka pomoću kojih perifiton sudjeluje u zadržavanju hranjivih tvari iz sustava. Prvo, perifiton omogućuje protok vode uz sediment. U drugom koraku odvija se advektivni prijenos hranjivih tvari sporim protokom vode, nakon čega u trećem koraku hranjive tvari difuzijom ulaze u sediment i makrofitsku vegetaciju. U zadnjem koraku dolazi do unosa hranjivih tvari u obliku čestica.

Budući da perifiton brzo i predvidivo reagira na promjene u količini i dostupnosti hranjivih tvari u vodnim tijelima, koristi se kao pokazatelj promjena u ekosustavu [201]. Razumijevanje strukture hranidbene mreže može pružiti informacije o čimbenicima koji utječu na strukturu zajednice, a koji se dalje mogu koristiti kao pokazatelj poremećaja i pogoršanja uvjeta u vodama. Gusta cvjetanja perifitona utječu na beskralježnjake, kolebanje pH vrijednosti vode i razine otopljenog kisika te mogu negativno utjecati na ekologiju vode. Takva cvjetanja mogu štetno utjecati na ekološke i estetske aspekte vode mijenjanjem boje, mirisa i fizičkog izgleda [202]. Cijanobakterijski cvat može smanjiti kakvoću vode otpuštanjem otrovnih spojeva, što ga čini prijetnjom za ljude i životinje.

Alge pričvršćene na podlogu pokazuju širok spektar morfoloških obilježja, struktura i mehanizama s pomoću kojih su prilagođene ovakvom načinu života. Veličina organizama u perifitonskoj zajednici kreće se od jednostaničnih oblika veličine 1 μm do velikih makroskopskih algi, oblikom odstupaju od jednostavnih, nepokretnih, okruglastih (kokoidnih) oblika do kolonijalnih, nitastih i višestaničnih oblika s razvijenom pokretljivošću.

Svaka se perifitonska zajednica sastoji od dva dijela: biomase sadržane u stanicama i izvanstaničnih polimera (engl. *Extracellular Polymeric Substances*, EPS). Perifitonski organizmi koriste EPS za prihvat na podlogu, kretanje i stvaranje kompleksnih biofilmova [203]. Biomasa stanica može predstavljati 10-90% ukupne organske tvari [204], [205], dok EPS sudjeluje s 50-90% ukupne organske tvari [206], od čega najveći udio imaju različiti oblici polisaharida [207], [208], dok su druge makromolekule poput proteina, nukleinskih kiselina i različitih heteropolimera

prisutne u različitim omjerima. Omjer udjela stanične biomase i EPS-a u ukupnoj organskoj tvari ovisi o vrsti staništa, ali i o samom sastavu perifitonske zajednice te brojnosti vrsta i jedinki u njoj. EPS je prisutan u raznim oblicima: od čvrstih stalaka, sluzavih omotača do ugljikovodika topljivih u vodi, ovisno o stupnju hidracije [209].

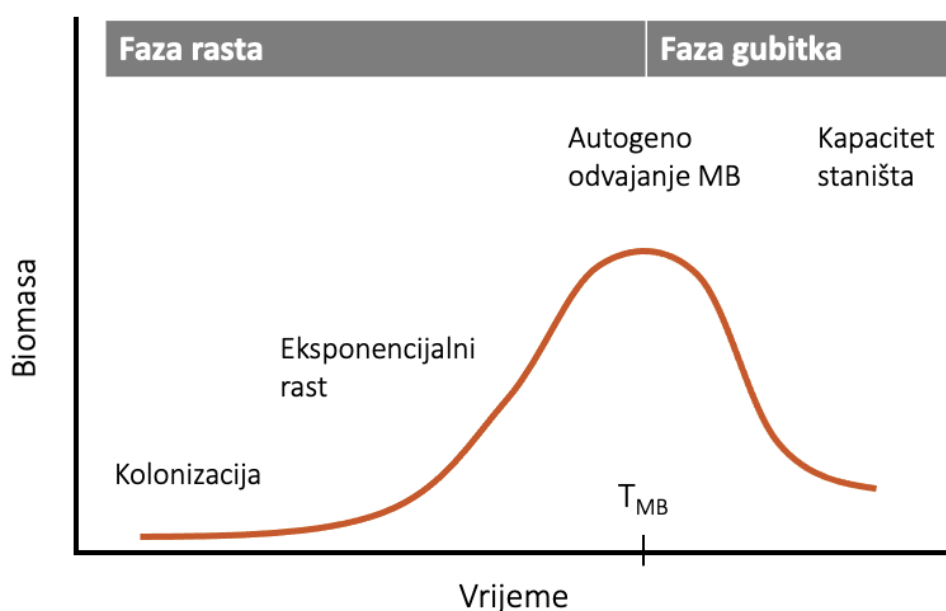
5.1. Kolonizacijski procesi /Procesi naseljavanja

Perifiton se razvija na različitim podlogama potopljenima u vodi, a njegovom biomasom mogu dominirati mikroalge, mikro-, mejo- i mezofauna, gljive, bakterije i detritus, kao i izvanstanični matriks nataloženih karbonata i izlučenih polimera ugljikohidrata te makroalge [210].

Naseljavanje perifitona (Slika 9.) može se podijeliti na četiri faze: površinsko kondicioniranje te primarno, sekundarno i tercijarno naseljavanje. Površinsko kondicioniranje (stvaranje odgovarajućih uvjeta za naseljavanje) uključuje vezivanje hranjivih tvari na površinu. Razvoj perifitonskog sloja na čistoj podlozi započinje elektrostatskim slaganjem omotača otopljenih organskih tvari kojeg većinom tvore aminokiseline i mukopolisaharidi [211]–[214]. Unutar prvih nekoliko sati se putem hidrofobnih reakcija stvara presvlaka bakterija, što predstavlja fazu primarnog naseljavanja. Otopljene i mrtve čestice organske tvari služe kao potpora za prihvaćanje te kao podloga za bakterije [215]. Prisutnost slobodno plivajućih organskih čestica u eutrofnim vodama stimulira taj proces. Bakterije se za podlogu aktivno pričvršćuju mukoznim nitima tvoreći presvlaku koja sadrži mjesta za prihvaćanje raznih koloidnih, organskih i anorganskih čestica. Bakterije također proizvode izvanstanične enzime koji sudjeluju u razgradnji otopljene organske tvari. Iduća je faza sekundarno naseljavanje praživotinjama, mikroalgama (dijatomeje) i cijanobakterijama. Tijekom narednih se dana (prema matematičkim modelima i unutar nekoliko sati) male penatne dijatomeje (rodovi *Cocconeis*, *Navicula*) ili zelene alge (poput rodova *Scenedesmus*, *Characium* te *Chlorococcus*) prihvaćaju za organski matriks koje su izlučile bakterije. Nakon njih slijede uzdignute ili vrste na kratkim stalcima te one na dugim stalcima i dijatomeje u rozetama (dijatomeje rodova *Achnantheidium*, *Synedra*, *Fragilaria*, *Meridion*). Posljednja faza predstavlja tercijarno naseljavanje, odnosno naseljavanje višestaničnih organizama, tijekom koje perifitonska zajednica poprima trodimenzionalnu strukturu [216]. Tijekom vrhunca razvoja zajednice mogu se pojaviti zelene (rodovi *Ulothrix*, *Oedogonium*) ili crvene alge s uspravnim ili dugim nitima čineći tako slojevitou zajednicu. Iako su različite vrste organizama znakovite za različite faze naseljavanja, značajka ranijih faza naseljavanja prvenstveno je velik porast biomase koji ovisi o naseljavanju vrsta, dok je u kasnijim fazama sporiji i

odnosi se prvenstveno na rast i razvoj vrsta već prisutnih u zajednici [217], [218]. Postupak sukcesije u perifitonskim zajednicama algi ovisi o složenom međudjelovanju fizičkih obilježja staništa, alogenih čimbenika poput svjetlosti i temperature, autogenih promjena u zajednici i sastava vrsta [219]–[222].

Steinman [223] je razvio model prema kojem je okomita struktura zajednice prikazana prema zonama hranjenja različitih tipova grejzera. Prva je zona otkidanja i sakupljanja, koja je neotporna na grejzere koji čiste i prikupljaju, druga zona odgovara grejzerima koji koriste mandibule za struganje podloge te sakupljaju, dok treća, najdonja, odgovara onima koji stružu mandibulama ili kao puževi radulama [224].



Slika 9. Prikaz početnog povećanja biomase perifitona pri naseljavanju sterilne podloge. MB – maksimum biomase.

Opći slijed kratkotrajnog povećanja biomase perifitona prikazan je na Slici 9. Na početku se procesom naseljavanja i rasta perifitona biomasa zajednice povećava eksponencijalno te dostiže vrhunac čime završava faza rasta i započinje faza gubitka, koja je uzrokovana uginućem ili odumiranjem stanica, odljepljivanjem/otplavlivanjem i grejzingom [225]. Vrijeme potrebno za postizanje maksimuma biomase traje od nekoliko dana do nekoliko mjeseci, ovisno o dostupnosti svjetla i hranjivih tvari te grejzingu. Ravnoteža perifitonske biomase postiže se kad se broj novih stanica u zajednici (bilo razmnožavanjem ili

naseljavanjem) izjednači s brojem stanica koje odlaze (smrt, grejzing ili otplavlivanje). Čimbenici koji utječu na tu ravnotežu su oni koji kontroliraju razvoj biomase poput hranjivih tvari, svjetlosti i temperature, kao i oni koji utječu na gubitak biomase, uključujući i narušavanja koja su posljedica nestabilnosti podloge, brzine strujanja vode, grejzina (beskralješnjaci i ribe), bolesti, parazitizma te starosti [225]. Postoji razlika između odljepljivanja perifitona i drugih narušavanja uzrokovanih gibanjem vode. Kako se zajednica veličinski povećava, alge bliže podlozi stare zbog ograničene količine svjetlosti i/ili hranjivih tvari te se mogu odvojiti od podloge. Taj proces nazivamo autogeno odljepljivanje. S druge strane, nagle bujice mogu odvojiti vanjske žive slojeve perifitona. Perifitonske zajednice u lotičkim biotopima trebaju pružati visok otpor mehaničkom stresu zbog čega su utvrđene veličinom i stabilnošću podloge te učestalošću bujica. Na nepokretnoj podlozi, kao što su kamene obale i veliki kameni blokovi, na nepravilnim površinama možemo naći male pričvršćene vrste, dok su drugi oblici vrsta ograničeni na zaštićene površine kao što su udubine ili šupljine ili nizvodne strane kamenih blokova [226]. Ove zajednice su pod abrazivnim utjecajem sedimenta u vodi. Ukoliko bujica ne traje dugo, dijatomeje na stalcima stvaraju velike količine sluzi čime tvore čvrstu matricu koja povećava otpornost na mehanički stres [227]. Preplitanje niti cijanobakterija dodatno učvršćuje cijelu matricu [228]. Iako se tijekom poplava, zbog povećanog vodnog i sedimentnog stresa, perifitonske alge često odvoje od supstrata, neke pričvršćene vrste ipak opstaju. Isto tako, kako se razina vode nakon poplave spušta, velik se broj stanica taloži na podlogu bez obzira jesu li pričvršćene ili ne [225]. U lentičkim sustavima nitaste zelene alge (red Zygnemales) polagano rastu i tvore slabo zbijene plutajuće zajednice na podlozi. Kako je u lotičkim sustavima gustoća algi odmah nakon bujice jako smanjena, naseljavanje je nakon velikih bujica polagano [229], dok je tijekom same bujice povećano. Prema tome, za naseljavanje perifitonskih algi izuzetno je značajno i stanje uzvodno od mjesta koje istražujemo.

Zatrpavanje algi tijekom taloženja i nakupljanja istaloženog sedimenta također utječe na produktivnost i sastav zajednice. Veći otpor prema zamućenju vode zabilježen je u zajednicama pri većim brzinama protoka. S obzirom da se stare stanice češće odvajaju od zajednice, češće se stvaraju povoljni uvjeti s dostatnom količinom svjetlosti i hranjivih tvari [227]. Takvo periodično izlaganje narušavanju i micanju „prekobrojne“ biomase može odgoditi starenje zajednice. Na odljepljivanje zajednice također utječe i hidrodinamika vodotoka. Poprečan tok vode iznimno je heterogen blizu površine podloge. Takozvani „viskozni sloj“ nalazi se nekoliko milimetara iznad čvrste površine, gdje je prisutan slab, laminarnan tok vode. Tu se protok tekućina i drugih tvari temelji na molekularnim gibanjima i veličinom je jako ograničen. Tok iznad tog sloja je većim dijelom turbulentan i tu se prijenos tvari

odvija velikom brzinom. Stanice algi u donjem sloju perifitona u potpunosti su uronjene u viskozni sloj. Iako advektivne struje ponekad prodru u taj sloj noseći mu hranjive tvari i kisik, stanice tog sloja su velikim dijelom snažno ograničene koncentracijama kisika i hranjivih tvari, što pridonosi povećanoj smrtnosti. Bez obzira na brzine strujanja, debljina viskoznog sloja ne može biti manja od 10 µm [153], ali pri malim brzinama ili u dobro zaštićenim područjima može biti 10²-10⁵ µm. Tijekom dugih razdoblja bez narušavanja, biomasa algi se nakuplja i stvara debele naslage, a stanice se postupno ugrađuju u nakupinu čime im je onemogućen pristup svjetlu i hranjivim tvarima. Rezultat toga jest starenje i umiranje stanica, čime se povećava vjerojatnost odljepljivanja nakupine. Brzina starenja nakupine ovisi o taksonomskom sastavu i brzini strujanja. Peterson i Grimm [230] su ustanovili da nakupine u kojima dominiraju cijanobakterije mogu podnijeti veće nakupljanje biomase kroz duže razdoblje nego nakupine u kojima dominiraju dijatomeje. Pri uvjetima s velikom količinom dostupnog svjetla i pri višim temperaturama (>15 °C) do odljepljivanja može doći unutar 4 tjedna od početka naseljavanja [231]. Kako površina algalnih nakupina nije inertna, oporavak zajednice nakon narušavanja ovisi o preostaloj biomasi kao i nakupljanju stanica, osim u slučaju nitastih cijanobakterija koje su pokretne i sposobne vrlo brzo prekriti očišćenu površinu [232]. Brzina naseljavanja ovisi o koncentraciji suspendiranih stanica u vodi [211]. U lotičkim sustavima brzina naseljavanja perifitonskih algi je u negativnom odnosu s brzinom strujanja [233]. U područjima umjerenog pojasa sezonska raspodjela perifitona slična je onoj fitoplanktona [73], s dijatomejama koje dominiraju u proljeće, pojačanim razvojem perifitona u ljeto te povećanom brojnošću zelenih i modrozelenih algi u kasno ljeto.

Osim raspoloživosti svjetla [211], [234], ograničavajući čimbenik rasta algi u obraštaju su i hranjive tvari [235]–[238], temperatura, prozirnost [239], brzina strujanja vode [240]–[244], herbivori te teški metali [245], [246] i otrovni spojevi (toksini).

5.2. Tipovi i struktura perifitona na temelju podloge

Prema vrsti podloge možemo razlikovati perifiton na prirodnoj podlozi, poput biljaka, stijena, sedimenata i perifiton na umjetnoj podlozi, poput stakla, industrijskih mekih nosača, polietilenskih limova i sl. [247]–[249]. Prema dosadašnjim istraživanjima perifiton sa prirodnih podloga daje veći doprinos u primarnoj proizvodnji u odnosu na perifiton sa umjetnih podloga, što ukazuje na činjenicu da uporaba umjetnih podloga u istraživanjima perifitona tekućica dovodi do podcjenjivanja produktivnosti te zajednice [250]. Allan i Castillo [251] su

kategorizirali perifiton prirodnih podloga na temelju potopljenih objekata u pet tipova: epifiton, epiliton, epipelon, epipsamon i epiksilon.

- Epifiton je pričvršćen na biljke, biljne dijelove, makrofite ili velike mikroalge,
- Epiliton je pričvršćen na tvrdi podlogu, npr. stijene i kamenje,
- Epipelon živi na površini organskog (muljevitog) sedimenta,
- Epipsamon raste na zrcima pijeska,
- Epiksilon je pričvršćen za drvo.

Biggs i Hickey [202] su toj podjeli dodali još dva tipa perifitona:

- Epizoon živi na površini životinja i ličinaka,
- Metafiton potječe iz sedimenta i sastoji se od slobodno plutajućih algi koje nisu vezane za podlogu.

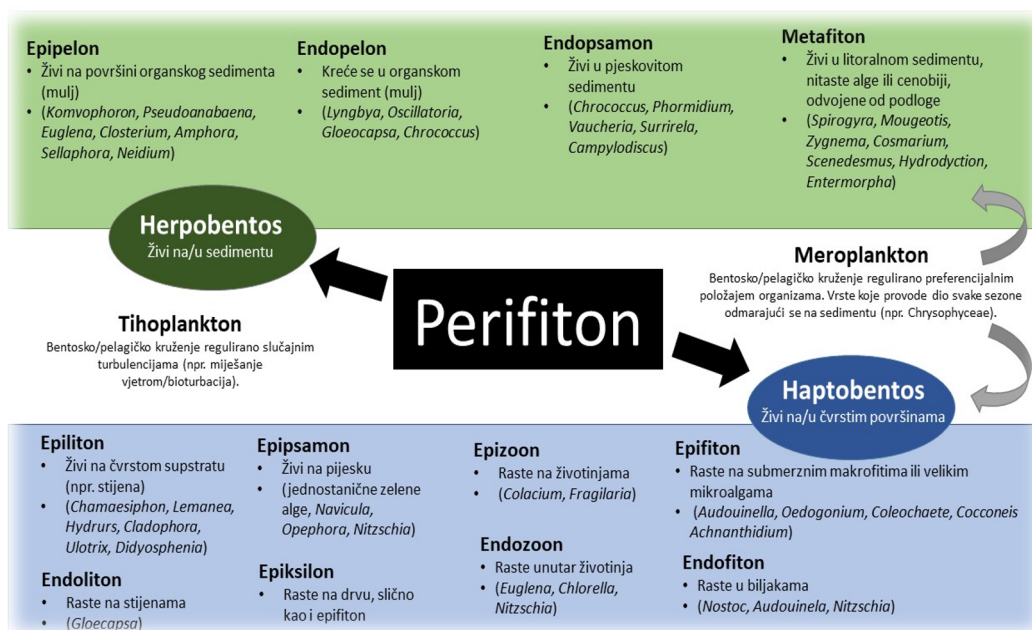
Pouličková i sur. [252] su predstavili još nekoliko drugih tipova, uključujući one unutar životinja (endozoon), unutar biljaka (endofiton) i unutar stijena (endoliton) (Slika 10.).

Predstavnici epipelona i epipsamona odlikuju se brzim naseljavanjem prirodnih i umjetnih medija, prvenstveno zbog pokretljivosti koja im omogućuje lako širenje strujom vode. Epifitonske i epilitonske skupine čvršće su vezane za makrofite, a povezanost se pojačava sluznim izlučevinama [251]. Razlika u jačini toka vode također utječe na rast i prostornu razdiobu perifitona. Epiliton se naseljava u zonama jakog vodenog toka, dok epipelon postoji u zonama niskog protoka gdje ne dolazi do miješanja sedimenta. Epifiton obično živi na biljnim dijelovima, ali ne parazitira na njima. Međutim, prekomjerni rast epifitona može imati negativan utjecaj na biljke [253]. Epipelon je jedan od najpsežnije istraživanih tipova perifitona zbog visoke razine uspješnog naseljavanja površina umjetnih podloga koje se koriste za uzorkovanje te zbog potrošnje ugljika, dušika i fosfora kao hranjivih sastojaka [254].

Meroplankton, tihoplankton ili metafiton predstavljaju tri kategorije organizama na razmeđu između bentosa i vodenog stupca, ovisno o životnom ciklusu i drugim čimbenicima [252].

Perifiton se, ovisno o njegovoj veličini, može kategorizirati kao mikro- ili makro-perifiton. Makro-perifiton su uglavnom nitaste alge koje predstavljaju prvotan izvor za vodene životinje, uključujući insekte, ostale vodene beskralješnjake i ribe. Budući

da ih vodene životinje ne mogu u potpunosti konzimirati, ove morfološki velike, pričvršćene alge mogu razviti vrlo guste populacije. Makro-perifiton može poslužiti i kao površina za pričvršćivanje mikro-perifitona [255].



Slika 10. Podjela perifitona prema [252].

5.3. Primarni abiotski čimbenici

5.3.1. Svjetlost i temperatura

Alge pokazuju izvanredne interspecijsku raznolikost u uvjetima dužih razdoblja smanjene količine svjetlosti. Fini suspendirani sediment koji se taloži nakon bujica u lotičkim te, nakon aktivnosti valova, u lentičkim biotopima smanjuje količinu svjetlosti dostupnu perifitonskim algama. Takvi uvjeti najčešće traju kratko i dugoročno nemaju veliki utjecaj na zajednicu perifitonskih algi. Prilagodbe i mogućnost kretanja perifitonskih algi ovisi o potrebama za količinom svjetlosti pojedine vrste.

Utjecaj svjetla na perifitonsku zajednicu treba promatrati: (i) s razine dubine, unutar stupca vode, na kojoj se perifiton nalazi te (ii) s obzirom na položaj (udaljenost od podloge, debljina sloja) pojedine stanice unutar same zajednice. Kada je perifitonskoj zajednici dostupna dovoljna količina svjetlosti, njome će dominirati mikroalge, dok će u zamućenim vodama, ispod eufotičke zone dubokih jezera ili na

drugim mjestima gdje ne dopire svjetlost (ili čak vladaju i anoksični uvjeti) perifitonska zajednica biti heterotrofna ili će biti dominantne (fakultativno) anaerobne bakterije. Prema tome, svjetlost je jedan od primarnih abiotskih čimbenika i njegova razina će uvjetovati dominaciju različitih vrsta (npr. cijanobakterije dominiraju pri niskim količinama svjetlosti oko dubine kompenzacije (1% površinske svjetlosti) dubokih jezera [256]. U prirodnim sustavima temperatura i svjetlost pokazuju jaku povezanost, što je i logično s obzirom da isto sunce grije i daje svjetlost potrebnu za fotosintezu. Laboratorijskim eksperimentima je dokazano da pri istim temperaturama svjetlost različitih jakosti kojima je bio izložen perifiton (50, 100 i 200 $\mu\text{mol PAR/m}^2/\text{s}$) daje istu logističku krivulju rasta perifitona, dok se pri istoj jakosti svjetlosti, a različitim temperaturama (10, 15, 20 $^{\circ}\text{C}$) one znatno razlikuju [210]. Budući da temperatura utječe na neenzimatske procese, više temperature uvjetuju veće brzine reakcija u mraku, što omogućava brži rast, ali i brže stanično disanje. Ukupan učinak ovih suprotnih procesa i relativne učinkovitosti brzine unosa hranjivih tvari uvelike odlučuju o uspjehu pojedine perifitonske vrste pri nekoj temperaturi. U pokusima Vermaata i Hootsmansa [231] pokazano je da vrste roda *Scenedesmus* dominiraju pri višim temperaturama, dok pri nižim temperaturama dominiraju dijatomeje roda *Navicula*, što odgovara sezonskoj raspodjeli (dijatomeje dominiraju u proljeće, a zelene i/ili modrozelenke alge u ljeto) zabilježenoj u prirodi [73], [257], [258].

5.3.2. Hranjive tvari

Utjecaj hranjivih tvari na perifitonsku zajednicu je predmet mnogih istraživanja [259]–[263], često u odnosu na grejzing. Ako izuzmemo ostale čimbenike, porast koncentracije hranjivih tvari općenito vodi prema promjenama u taksonomskom sastavu (npr. prema dominaciji nitastih zelenih i modrozelenih algi) i povećanju gustoće i debljine perifitonske zajednice. S obzirom da u perifitonskoj zajednici često dominiraju dijatomeje, promjena u koncentraciji silikata može značajno utjecati na taksonomski sastav zajednice. Dodatni unos hranjivih tvari u vodu povećat će i koncentraciju hranjivih tvari unutar stanica. Brzine unosa izmjerene *in situ* ili pri „stabilnom stanju“ pokazuju znatnu promjenjivost ovisno o brzini toka, koncentraciji hranjivih tvari, taksonomskom sastavu zajednice, zdravlju zajednice i postojećim uvjetima. Zbog toga niti maksimalni kapacitet unosa (potencijalni maksimalni kapacitet unosa) često nije dosegnut, a srednja vrijednost konstante poluzasićenja se procjenjuje na 16 μg otopljenog anorganskog fosfora po litri (36 ± 15 , prosjek \pm standardna greška, $n = 17$) [210].

Polagana difuzija hranjivih tvari u perifitonsku zajednicu posebno je ograničavajuća kod debelih naslaga, gdje se visoka stopa produktivnosti održava izraženim

unutarnjim kruženjem hranjivih tvari [264], [265]. Abiotska adsorpcija partikulirane i otopljene organske tvari te umetanje anorganskih hranjivih tvari u mukozni matriks mogu stvoriti koncentracijski mehanizam [266]–[268] koji poboljšava difuziju od matrice zajednice prema organizmima. Ovaj mehanizam ne samo da stimulira metabolizam zajednice, nego u slučaju nekih kationa, kao što su kalcij, magnezij, željezo i mangan, utječe na teksturu i fizikalna svojstva sluzavog matriksa (npr. na hidrofobnost). Izvanstanični matriks može pružiti mjesto prihvaćanja izvanstaničnih enzima kao što su fosfataze i proteaze, ključnih pri uzimanju hranjivih tvari i ugljika [269]. Nakupljene čestice detritusa i kristali nataloženog kalcijevog karbonata, kao i tvari glikokaliksa koji su izlučile bakterije i alge, apsorbiranjem fosfora, amonijevih iona i različitih organskih tvari povećavaju obogaćivanje hranjivim tvarima. One mogu biti asimilirane, ponekad pomoću izlučenih enzima, kao što je fosfataza, iskorištene i otpuštene izlučivanjem, istjecanjem ili lizom stanica. Epifitska mikro- i makrofauna mogu otpuštati fosfataze i hranjive tvari tijekom hranjenja i izlučivanja, primjerice putem fekalnih peleta koji sadrže još žive alge i bakterije koje su u probavilu prikupile određenu količinu hranjivih tvari [2]. Drugi materijali koji pomažu prikupljanju ili otpuštanju hranjivih tvari uključuju anorganski kalcijev karbonat koji se taloži fotosintetskim procesima, silicijske ljušturice mrtvih dijatomeja, organski otpad (nedavno uginule alge i bakterije), te hidrirani glikokaliks/mukopolisaharidi. Mikrofloru i faunu također mogu naseliti ili napasti gljivice, pogotovo u stadijima odumiranja, i taj proces vodi prema remineralizaciji hranjivih tvari i njihovom otpuštanju. Polisaharidni matriks koji stvaraju bakterije i alge je potencijalno isprekidan mikrokanalima koji se mogu ponašati kao vodiči u kojima je difuzija organskih i anorganskih hranjivih tvari brža nego kroz polisaharidni matriks [270], [271]. Veličina je ovih mikrokanala jako promjenjiva, ali obično u rasponu od 5 do 50 μm . Oni prodiru kroz mikrobiotu i matriks poput dendrita. Količina polisaharidnog matriksa i veličine mikrokanala određena je vanjskim utjecajima. Protok hranjivih tvari i otopljenih plinova prema i od sloja vode i među mikrobnim komponentama unutar perifitona brži je u tekućini mikrokanala nego kroz sam matriks. Matriks s mikrokanalima čini fizički medij u kojem je difuzija sporija nego u stupcu vode. Prema konceptualnom modelu Ribera i Wetzela [272] u intersticijskoj tekućini matriksa je koncentracija hranjivih tvari (C_m) produkt brojnih čimbenika koji uključuju unos i otpuštanje hranjivih tvari, bakterija i algi te adsorpciju tvari. C_m će se mijenjati kao funkcija dubine perifitona s obzirom na biološku stratifikaciju i procese izmjene. Koncentraciju na površini matriksa označavamo kao C_o , dok sa C_b označavamo koncentraciju plinova ili hranjivih tvari u stupcu vode koju kontrolira aktivnost perifitona. Izmjena hranjivih tvari ili plinova između dva sustava odvija se kroz difuzijski granični sloj. Protok mase kroz granični sloj, N , dan je općom jednadžbom $N = h (C_b - C_o)$, gdje je h koeficijent prijenosa mase kroz granični sloj, a koji ovisi o hidrodinamičkim uvjetima koji uključuju struje

i vrtloženje u stupcu vode, geometriju podloge i strukturu perifitonske zajednice [273]. S obzirom da ukupni protok ovisi o razlici između koncentracija u slobodnoj vodi i unutar matriksa, protok može ići u oba smjera te se može brzo mijenjati s obzirom na promjene metaboličkih uvjeta. Kada su u oba sustava koncentracije niske i oba su time ograničena, ukupan će protok biti vrlo nizak ili čak jednak nuli. Brzine protoka hranjivih tvari ovise i strukturi perifitonske zajednice s obzirom na nejednak razvoj i raspoređenost perifitona. Razlike u debljini perifitonskog sloja (kao posljedica činjenica da neke vrste rastu više u „visinu“ od drugih) ima za posljedicu povećanje vrtloženja kako se brzina strujanja vode povećava.

Brojne su studije pokazale da obogaćivanje vode hranjivim tvarima, posebice P i N, utječe na povećanje rasta perifitonskih algi, neovisno o podlozi, ali također može voditi prema promjenama u sastavu zajednice. Na primjer, obogaćivanje vode dušikom (tj. njegovim spojevima) ne vodi samo povećanju broja stanica, nego i prema pomaku od zajednice dijatomeja i modrozelenih algi prema zajednici u kojoj dominiraju isključivo dijatomeje [274]. Ipak, perifitonska zajednica često ne reagira na male promjene koncentracije hranjivih tvari, s obzirom da njihova uporaba (recikliranje) unutar same zajednice dozvoljava kratkoročno (dani do tjedni) funkcionalno odvajanje od kemizma stupca vode. S obzirom da su za početne stadije naseljavanja potrebne hranjive tvari iz stupca vode, takvo odvajanje može nastupiti samo u kasnijim stadijima kada je primarna produkcija algi velika, a struktura zajednice velika i kompleksna [275].

5.3.3. Ugljik

Alge i vodeno bilje za rast i razvoj trebaju čest i dostupan izvor ugljika. Slobodni ugljikov dioksid koriste gotove sve skupine algi i većih vodenih biljaka. Veći broj algi i podvodnog bilja, pogotovo mahovine, mogu koristiti isključivo slobodni CO₂. Mnoge alge i vodene vaskularne biljke mogu koristiti CO₂ iz bikarbonatnih iona ukoliko je njihova koncentracija velika, a koncentracija slobodnog CO₂ mala. Tek nekoliko vrsta za svoj razvoj zahtijeva HCO₃⁻ te se ne mogu razvijati samo uz prisustvo slobodnog CO₂ [276]. U većini je vodenih ekosustava brzina disocijacije ionskog oblika CO₂ i održavanje gotovo ravnotežnog stanja između atmosferskog CO₂ i onog u vodi dovoljno velika da je mogućnost ograničavanja fotosinteze algi ugljikom vrlo mala, iako zbog smanjene brzine difuzije prema perifitonskom matriksu ugljik može biti ograničavajući čimbenik za perifitonsku zajednicu. Većina ukupnog ugljika pristupa je u obliku karbonata i bikarbonata koji nisu dostupni svim algama. Tijekom fotosinteze može brzo reducirati ukupni otopljeni anorganski ugljik i povećati pH vode te pomaknuti ravnotežu disocijacije tako da koncentracija otopljenog CO₂ bude jednaka nuli.

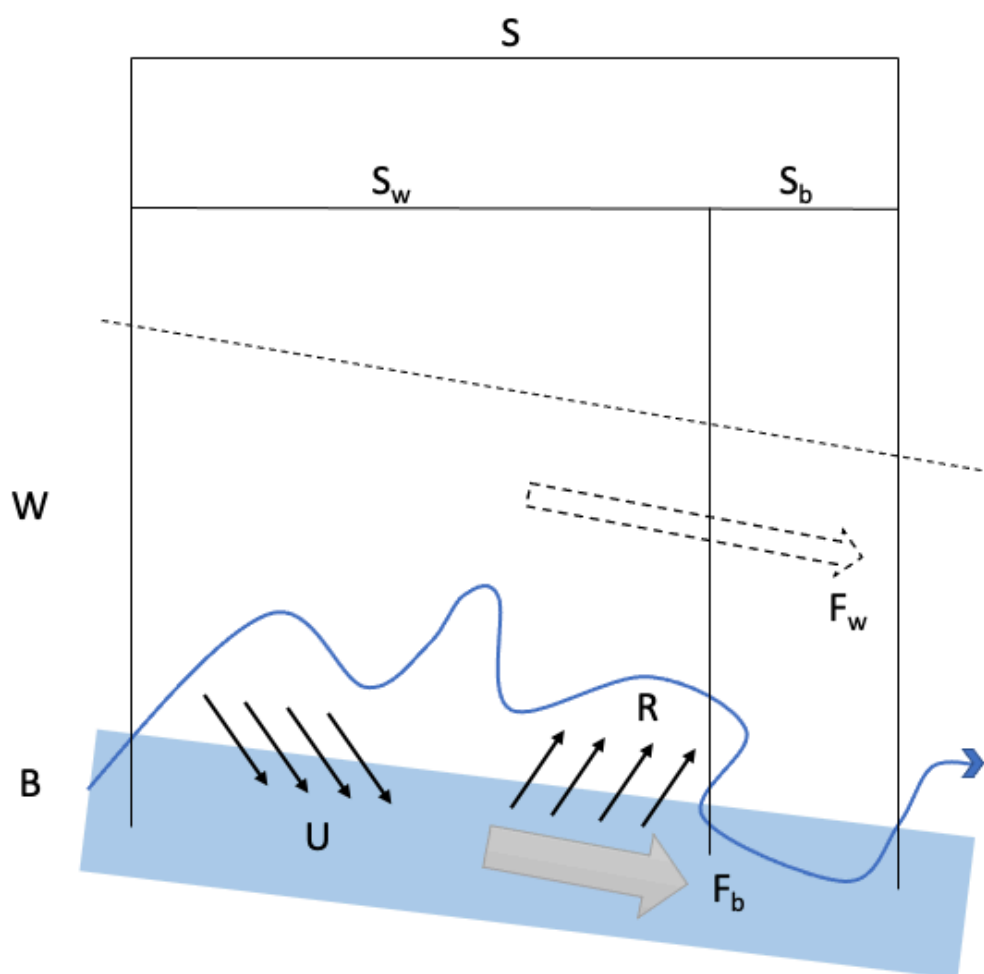
5.3.4. Dušik

Dušik je kao element čest u spojevima na Zemlji, ali je manje od 2% tih spojeva dostupno živim organizmima. Reaktivni dušik (definiran kao N vezan za C, O ili H u formi NO_x , NH_x , organski N) stvara se biološkom fiksacijom nereaktivnog dušika (trostruko vezan u N_2). Osim biogeno, reaktivni dušik se stvara tijekom električnih izbijanja u atmosferi (munje) te antropogeno putem proizvodnje energije, gnojiva i kultiviranjem usjeva (npr. grahorice i riža koji žive u simbiozi s mikroorganizmima fiksatorima dušika). S obzirom na povećane potrebe za hranom rastuće ljudske populacije, za očekivati je da će se u budućnosti antropogeno proizvoditi još veće količine reaktivnog dušika. Dušik se u slatkovodnim sustavima javlja u brojnim oblicima: kao otopljeni molekularni N_2 , kao razne organske molekule poput aminokiselina koje sadrže dušik, amonijevi ioni (NH_4^+), nitriti (NO_2^-) i nitrati (NO_3^-). Izvori dušika uključuju: iz padalina izravno u jezera/rijeke, vezanje dušika u vodi ili u sedimentu te unos s površine i cijedenjem podzemnih voda, dok su gubici putem izljeva iz slivnog područja, redukcijom (bakterijskom denitrifikacijom) NO_3^- do N_2 te sedimentacijom organskih i anorganskih spojeva dušika. U usporedbi s dušikom iz vode, atmosferski dušik čini maleni dio dušika koji završi u vodama i dostupan je algama, ali pri detaljnijem razlučivanju, jasno je da je dušik iz atmosfere jedini izvor dušika planinskim vodotocima na granitnom ležištu [277]. Količina takvog dušika ovisi o lokalnim meteorološkim uvjetima, vjetrovima te položaju vodotoka u odnosu na urbana područja. Javlja se u raznim oblicima, kao otopljeni N_2 , dušična kiselina (HNO_3) i ioni NO_3^- , NH_4^+ te NH_4^+ apsorbiran na anorganske čestice, te kao otopljena ili partikularna organska tvar [278].

Iako N_2 nije dobro topiv u vodi, obično je zasićen s obzirom na temperaturu i atmosferski tlak. Najviše koncentracije N_2 zabilježene su zimi s obzirom da je topivost veća pri niskim temperaturama. Važnost *in situ* vezanja dušika u produkciji tekućica i stajaćica uočena je tek prije dvadesetak godina. Vezanje dušika u jezerima povezivano je prvenstveno s cijanobakterijama koje imaju heterocite [279], ali su otkriveni i jednostanični oblici koji vezuju dušik, ali ne stvaraju heterocite [280]. S obzirom da su za reakciju potrebni reducens i ATP koji se sintetiziraju tijekom fotosinteze, vezanje dušika ovisno je o svjetlu. Osim autotrofa, dušik mogu vezati i neke heterotrofne bakterije poput rodova *Azotobacter* i *Clostridium*.

Osim atmosferskog, važan izvor dušika u vodama je dotok s površine ispiranjem tla ili putem podzemnih voda. Dušik u vodi dolazi u obliku amonijaka (NH_4^+), hidroksilamina (NH_2OH), nitrita (NO_2^-), nitrata (NO_3^-) te otopljenog i partikularnog organskog dušika.

Često je za stanje vodotoka bitan odnos ugljika i dušika u vodi. Organska tvar kopnenih i močvarnih područja prolazi kroz različita stanja razgradnje prije i tijekom prijenosa prema jezeru ili nekoj tekućici, prilikom čega dolazi i do iskorištavanja dijela hranjivih tvari. Prema Hutchinsonu [57] alohtona organska tvar sadrži oko 6% proteina, s omjerom C:N od 45:1 do 50:1. Otopljena organska tvar sadrži visoki postotak spojeva huminske kiseline koji imaju nizak udio dušika [281], dok alohtona organska tvar nastala razgradnjom fitoplanktona sadrži 24% proteina i ima omjer C:N od oko 12:1. Promjene u omjeru proteina, ugljikohidrata i lipida mijenjaju i omjer C:N kao rezultat ograničavanja fosforom ili dušikom. Prema tome, omjer C:N nije samo pokazatelj dostupnosti hranjivih tvari, nego ukazuje i na približne omjere proteina prema ostaloj organskoj tvari, uzevši u obzir da je oko 85% N sadržano u proteinima. Omjer C:N >14,6 često ukazuje na izrazit nedostatak dušika u fitoplanktonu, omjer između 8,3 i 14,6 umjeren nedostatak, dok <8,3 pokazuje da je dušika dovoljno. U tekućicama je situacija drugačija, s obzirom da se hranjive tvari premještaju u jednom pravcu: otopljene tvari se kreću nizvodno, mogu biti iskorištene ili vezane te kasnije opet puštene da bi se nastavile dalje gibati nizvodno. Izmjene tvari između živih i neživih sastavnica riječnog ekosustava, koje se pritom kreću nizvodno, naznava se procesom spiralnog kretanja hranjivih tvari [282], [283]. Iako postoji i migracija hranjivih tvari uzvodno putem migracije riba, uzvodnim letom odraslih vodenih kukaca te vrtlozima, ukupan smjer kretanja hranjivih tvari je nizvodno. Tvari se mogu prenijeti iz pokretnog vodenog stupca u stacionarno dno. Neke od tvari će se zadržati, iskoristiti za izgradnju organizama, potencijalno prenijeti do drugog organizma te na kraju biti otpuštene u vodeni stupac procesima izlučivanja ili razgradnje. Otopljene tvari u tekućicama mogu biti više puta iskorištene od strane organizama ili mogu biti abiotički reaktivne i prema tome ih nazivamo nekonzervativnima. Konzervativnima nazivamo one tvari koje se kemijski ne mijenjaju u normalnim limnološkim uvjetima ili su toliko česte da se njihove kemijske koncentracije ne mijenjaju usprkos biološkom uklanjanju. Važno je primijetiti da je razlika između konzervativnih i reaktivnih tvari relativna i da ovisi o mjestu i vremenu. Molekula (atom) hranjive tvari može biti konstantno iskorištavana kako se kreće nizvodno. Brzina iskorištavanja i otpuštanja ovisi o fizikalnoj i biološkoj moći zadržavanja, većinom putem mikrobiote na dnu vodotoka. Brzina kojom hranjiva tvar putuje nizvodno može biti blizu brzine strujanja vode u velikim rijekama, ali je daleko manja u potocima i rijekama gdje hranjive tvari ostaju duže vrijeme zadržane u sedimentu i organizmima.



Slika 11. Spiralno kretanje hranjivih tvari u riječnom ekosustavu s dva dijela: W – voda i B – biota. Dužina spiralnog kretanja (S) je prosječna dužina koju atom hranjive tvari prođe tijekom jednog ciklusa prolaska kroz vodu i žive organizme. S je suma dužine koju hranjiva tvar prođe u vodi prije uzimanja (S_w) i puta koji pređe od asimilacije u biotu do ponovnog otpuštanja u slobodnu vodu (S_b) što je procijenjeno na temelju nizvodnog strujanja hranjivih tvari (F_w i F_b) i izmjenu brzina unosa (U) i zadržavanja (R). (preuzeto iz [284])

Vrijeme retencije u tekućicama gdje dominiraju perifitonske zajednice je dugo te u njima hranjive tvari dugo kruže i nanovo se iskorištavaju unutar same zajednice, čime postaju ograničavajući čimbenik za ostale zajednice. Dužina spiralnog kretanja hranjive tvari ukazuje na njenu dostupnost i brzine unosa (Slika 11.). Kraće vrijeme spiralnog kretanja jedne hranjive tvari u odnosu na drugu može ukazati na kraće vrijeme kruženja te veću potrebu i moguće ograničavanje rasta tom hranjivom tvari [2].

5.3.5. Fosfor

Kao sastavni dio nukleinskih kiselina i adenozin-trifosfata (baza sinteze proteina i unutarstaničnih sustava prijenosa energije), fosfor je neophodan za rast i razvoj svih algi i biljaka. Kao suprotnost velikom broju oblika dušika u vodenim ekosustavima, najvažniji oblik anorganskog fosfora je ortofosfat (PO_4^{3-}). Veliki dio fosfora u slatkim vodama, više od 90%, prisutan je u obliku organskih fosfata i staničnih dijelova biote te adsorbiran na anorgansku i mrtvu partikuliranu organsku tvar. Fosfor se u vodi obično nalazi u oksidiranom stanju, bilo kao anorganski ortofosfatni ioni (HPO_3^{2-} , H_2PO_4^-) ili u organskim, većinom biogeničkim spojevima. Otopljeni fosfati ulaze u vodu trošenjem fosfatnih minerala (npr. apatita) prisutnih u tlu slivnog područja i obično su prisutni u koncentracijama između 0,1 i 1000 $\mu\text{g P l}^{-1}$; sezonske promjene u dotoku i biološkim pretvaranjima znače da su, u bilo kojoj vodi, određena kolebanja moguća. Relativno velike količine fosfora mogu biti prisutne u česticama različitih veličina, od anorganskih spojeva do koloidnih čestica.

Sedimentacija čestica, stanica algi i fekalnih peleta životinja koje se hrane njima pridonose dotoku fosfora u sediment koji predstavlja spremnik fosfora. Događaji blizu dna jezera, posebno ukoliko pri dnu hipolimniona vladaju uvjeti anoksije, vode do daljnje složenosti i izmjene fosfora sa željezom, aluminijem i organskim tvarima. Brzina otpuštanja fosfata koji bi mogao biti dostupan algama [285] povremeno prelazi brzinu dotoka u sediment.

Otopljeni ortofosfat predstavlja glavni izvor fosfora i stanice kojima nedostaje fosfor mogu uzimati ortofosfat velikom brzinom sve dok koncentracija fosfora u vodi ne padne jako nisko ($< 1 \mu\text{g P l}^{-1}$) [286]. Neposredna mjerenja fosfata u vodi rijetko daju točnu mjeru fosfora dostupnog algama. Štoviše, široko rasprostranjena molibden–blue metoda ne razlučuje između otopljenih i (nedostupnih) koloidno vezanih formi [286]. U novijim se studijama stoga koriste topivi reaktivni fosfor (SRP) i ukupni fosfor (TP), iako ovi pojmovi ni u kom slučaju ne objašnjavaju nedoumicu o tome koji je fosfor doista dostupan algama. Daljnja poteškoća je činjenica da mnoge alge mogu koristiti izvore otopljenog organskog fosfora putem stvaranja alkalnih fosfataza. Za sad je poznato [287] da su fosfataze aktivne već pri niskim vanjskim koncentracijama dostupnog ortofosfata, tako da niske razine stvaranja fosfataza mogu predstavljati dostatnu koncentraciju fosfora unutar stanice.

Koncentracije fosfora koje će ograničiti rast algi u njihovom prirodnom staništu nije moguće odrediti bez uzimanja u obzir mnogih drugih čimbenika i brzine kojima fosfor dolazi ili odlazi iz otvorene vode. Koncentracije SRP-a između 5-10 $\mu\text{g P l}^{-1}$,

još uvijek nije ograničavajući čimbenik za funkcioniranje većine fitoplanktonskih vrsta.

Fosfin (PH_3) je lako promjenjiva sastavnica globalnog biokemijskog kruženja fosfora. Fosfin se stvara anaerobnom enzimatskom redukcijom fosfata u slatkovodnim anoksičnim sedimentima, močvarama, poplavnim ravnicama, rižinim poljima te u postrojenjima za preradu otpadnih voda [288]–[291]. U plitkim područjima sa sedimentima bogatom organskom tvari ili u zasićenim vodenim tlima fosfin može prijeći izravno u atmosferu. Fosfin je reaktivan u oksidnim uvjetima i ne može se otkriti u vodi, dok je u sedimentima prisutan u nanomolarnim koncentracijama [2].

Kinetika unosa fosfora predmetom je brojnih laboratorijskih ispitivanja još od sredine 1960-ih, a do danas dostupni podaci pokazuju da unos fosfora u stanice čiji je rast ograničen upravo fosforom slijedi Michaelis-Mentenov model. Iako su koeficijent poluzasićenja i maksimalan unos izračunati za veći broj slatkovodnih vrsta u kulturi (K_s iznosi od 11 do $364 \mu\text{g P l}^{-1}$) [287], više se napravilo s morskim algama. Tako su Eppley i Thomas [292] zaključili da se K_s vrijednosti 17 fitoplanktonskih vrsta povećavaju s veličinom stanice i s povećanom brzinom rasta, dok je K_s niža u vrsta koja nastanjuju oceane siromašne hranjivim tvarima. Slični bi se zaključci mogli primijeniti za unos fosfora u slatkovodnih vrsta koje nastanjuju oligotrofna i eutrofna jezera.

Dostupnost fosfata kulturama kojima je rast ograničen fosforom obično se pokazuje povećanom brzinom rasta. Kod stalnih uvjeta, Michaelis-Mentenova kinetika opisuje odnos brzine rasta i koncentracije podloge, ali rast i brzina unosa se razlikuju kod prijelaznih nestalnih uvjeta [293] gdje su koncentracije poluzasićenja obično niže [294]–[296]. Kada se stanična podloga uključi u jednadžbu, brzina rasta se može privremeno smanjiti pri velikim brzinama unosa. Interspecifične razlike koncentracija fosfora ograničavaju rast, ujedno i utječu na sastav i dinamičku raznolikost prirodnih voda.

Kinetika unosa fosfora u perifiton ovisi o prijenosu mase kroz granični sloj i eksponencijalnoj funkciji brzine protoka [272]. Računanje kinetike bazirane na mjerenjima obrtaja fosfora pokazalo je da su unutarjni obrtaj te obrtaj unutar graničnog sloja, a ne unos iz stupca vode, odgovorni za najveći dio protoka fosfata unutar netaknute perifitonske zajednice. Pri najpovoljnijim uvjetima, procjenjuje se da je vrijeme obrtaja fosfora toliko brzo da se fosfor među algama i bakterijama obrće svakih 15 s [2].

5.4. Biotički odnosi

5.4.1. Odnosi podloge i perifitona

Veliki je broj studija pokazao da su perifitonske zajednice na makrofitskoj vegetaciji strogo određene „domaćinom“ i da ekološka istraživanja na umjetnim podlogama nisu preporučljiva. Često se ovaj odnos ne može razdvojiti od drugih uvjeta kao što su vrijeme i sezona naseljavanja te položaj podloge. Svojstvenost podloge najviše dolazi do izražaja pri slaboj dostupnosti hranjivih tvari [297], [298], jer perifitonska zajednica može dio hranjivih tvari dobivati od svog „domaćina“.

Obzirom da je u takvim prilikama nemoguće pratiti odnos hranjivih tvari i perifitonske zajednice, te zbog raznolikosti zajednica na prirodnim podlogama, sve su učestalija istraživanja na umjetnim podlogama. Prednosti umjetnih podloga uključuju jednoličnost podloge, mogućnost točnog izračunavanja površine podloge te usporedivost zajednica. Od umjetnih podloga koriste se staklene pločice (najčešće predmetna stakalca), pleksiglas pločice, stakleni filteri, betonski blokovi, kamenje i kamene ploče, pijesak, pločice od raznoraznih plastičnih i metalnih materijala, keramičke pločice te drvo [299]. Istraživanja daju oprečne rezultate o sličnosti perifitonskih zajednica na umjetnoj i prirodnoj podlozi s istog područja uzorkovanja, uz zaključak da se, iako neke često korištene podloge poput predmetnih stakalaca podupiru snažniji početni razvoj dijatomeja, kroz duže vremensko razdoblje udio biomase ostalih skupina algi izjednači s onima na prirodnim podlogama [300], [301].

Za razliku od prirodnih podloga koje su u staništu položene s obzirom na svoju prirodu, umjetne se podloge mogu postaviti na stanište u raznim proizvoljnim položajima. S obzirom na tip vodotoka, umjetne podloge se u tekućice najčešće postavljaju vodoravno položene na dno, dok se okomito postavljanje češće rabi u jezerima, bez obzira na to je li podloga na dnu ili u nekom dijelu vodenog stupca [299].

5.4.2. Kontrola rasta, odumiranje i gubici

Razgradnja perifitonskih mikrobni zajednica ima mnogobrojne posljedice na kruženje hranjivih tvari, produktivnost i protok energije u kopnenim vodama. Treba obratiti pažnju na: (1) odumiranje i izravnu razgradnju perifitona, (2) otpuštanje nepotpuno razgrađenog otopljenog i partikuliranog organskog detritusa od strane grejzera, (3) utjecaj grejzina na odumiranje i relativnu produkciju perifitona i podloge (npr. makrofite) te (4) hranjive tvari i energiju oslobođenu grejzingom [2].

Grejzeri utječu na rast i produktivnost pričvršćene mikrobiote. U slučajevima kada je biomasa epifitskih algi mala, rast i produktivnost po jedinici površine pričvršćene algalne perifitonske zajednice mogu se potaknuti umjerenim grejzingom koji algama povećava pristup hranjivim tvarima i svjetlosti, a time i njihov rast. Na primjer, puževi koji se hrane perifitonom fizičkim narušavanjem te ispuštanjem potpuno ili djelomično razgrađenih hranjivih tvari nakon probave mogu u slobodnoj vodi nadomjestiti hranjive tvari koje bi normalno kružile unutar perifitonske zajednice [2]. Slični su rezultati zabilježeni za maločetinaše i puževe koji se hrane epifitonom jezera [302]. Veliki pritisak grejzera često uzrokuje smanjenje ukupne perifitonske biomase ili produktivnosti, iako na interakciju perifiton-grejzer utječu mnogi čimbenici kao što su: (a) tip herbivora, (b) gustuća perifitona i stupanj razvoja, (c) dostupnost hranjivih tvari, (d) količina i kakvoća svjetla te (e) ranija učestalost narušavanja. Postoji vrlo malo dokaza o pravoj odabirnosti grejzera. Neka su istraživanja pokazala da algivorni protozoa i oligochaeta biraju dijatomeje prema veličini te preferiraju neke vrste [303], [304], tako da mogu učinkovitije ukloniti veće dijatomeje nego male vrste cijanobakterija i zelenih algi. Brojnost herbivora ne mora nužno pratiti sezonske promjene u perifitonskoj proizvodnji, što može uzrokovati prividno minimalni utjecaj grejzinga. U ukupnom odumiranju zajednice perifitona veći je postotak smrtnosti od grejzinga u zajednicama tekućica, nego u stajaćicama [2].

5.5. Zajednice makroalgi u lotičkim sustavima

Alge u perifitonskoj zajednici mogu, s obzirom na funkcionalnost stanice, biti jednostanične ili višestanične, s obzirom na oblik: kokoidalne (pojedinačne stanice) ili kolonijalne (pravilnih ili nepravilnih nakupina/agregata te nitsate), te s obzirom na koloniziranu podlogu mogu biti, položene uz ili pak izdignute od podloge [20].

Najčešće makroskopski vidljive perifitonske strukture u lotičkim sustavima su nakupine cijanobakterija (Cyanobacteria) i algi kremenjašica (Bacillariophyta) te talusi zelenih (Chlorophyta i Streptophyta), crvenih (Rhodophyta) i smeđih algi (Phaeophyta). Žuto-zelene alge (Xanthophyceae), zlatno-žute alge (Chrysophyceae) te neki flagelatni oblici predstavljaju skupine koje najčešće ne predstavljaju kompetitivnu sastavnicu bentičke flore rijeka i potoka. Zelene alge prednjače po broju vrsta u zajednici makroalgi lotičkih sustava [20], [305] s udjelom od 35 do 37% ukupnih vrsta u promatranom ekosustavu. Udio ostalih svojti poredan je po učestalosti s većom ili manjom promjenjivošću: cijanobakterije 24–35%; crvene alge 14–20%; alge kremenjašice i žuto-zelene alge 14–21%. U lotičkim sustavima makroalge mogu dolaziti u obliku više svojstvenih morfoloških tipova

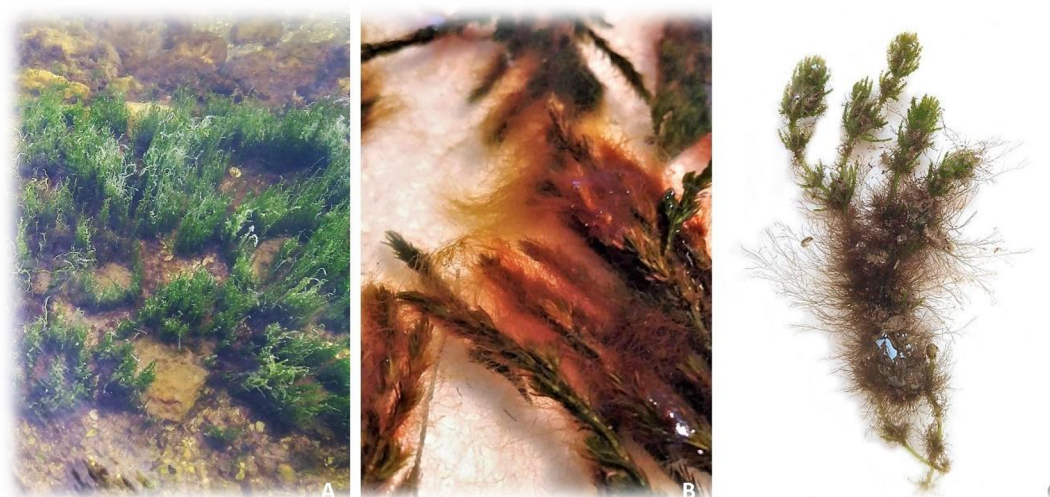
[20], navedenih u Tablici 6. s opisima te učestalostima pojedinih skupina [305]. Većina opisanih tipova relativno je dobro prilagođena mehaničkim pritiscima koje stvara protok vode, čime izbjegavaju stres uzrokovan kidanjem stanica, niti ili dijela organizma [20], [306].

Tablica 6. Morfološki tipovi algi u lotičkim sustavima.

MORFOLOŠKI TIP	OPIS	UČESTALOST U LOTIČKIM SUSTAVIMA
oblici nalik prostirkama	spljošten talus sastavljen od gusto isprepletenih niti	42–52%
želatinozne kolonije	spljošteni ili poluuspravni talus s brojnim nitima u zajedničkom matriksu	18–23%
želatinozna niti	poluuspravne pojedinačne niti unutar matriksa	13–13%
slobodne niti	poluuspravne pojedinačne niti bez matriksa	8–9%
oblici nalik tkivu	poluuspravni parenhimski ili pseudoparenhimski talus	3–7%
oblici nalik čupercima	kratke niti iz kuglastog središta	4–6%
kora	zbijeni pločasti slojevi stanica	1%

Sheath i Vis [307] su podijelili vrste koje nastanjuju lotičke sustave u tri skupine: generalisti, specijalisti i morske invazivne vrste. Generalist lotičkog sustava je svojta koja ima široki raspon pojavnosti u raznolikim ekološkim uvjetima. Najpoznatiji generalist je nitasto razgranjena zelena alga *Cladophora glomerata* (Linnaeus) Kützing 1843, ujedno i kozmopolitska vrsta [20], [308], [309]. Specijalisti su vrste s uskom ekološkom valencijom te su često ograničene raširenosti i mogu biti ograničeni na određene ekosustave. Takav su primjer vrste koje dolaze u posebnim uskim područjima, kao što je crvena alga *Sheathia boryana* (Sirodot) Salomaki & M.L.Vis, zabilježena na uskom području u Italiji [310]. Treću skupinu predstavljaju vrste koje su naselile slatkovodne sustave migracijom ili prijenosom iz mora/oceana ili bočatih voda, često uzvodno iz estuarija. Primjer takvih vrsta su zelena alga *Ulva flexuosa* Wulfen 1803 [311] (Slika 12. a) te crvene alge *Bangia atropurpurea*

(Mertens ex Roth) C. Agardh 1824 (Slika 12. b) i *Polysiphonia subtilissima* Montagne 1840 (Slika 12. c) koje obitavaju u moru/oceanu i slatkim vodama, a poznato je da su prvotno bile isključivo morske vrste [312], [313].



Slika 12. Makroalge zabilježene u lotičkim sustavima, originalno rasprostranjene u morskim ekosustavima: *Ulva flexuosa* na dnu korita (a), *Bangia atropurpurea* na mahovini (b) i *Polysiphonia subtilissima* na algi parožini (c).

Alge su u tekućim vodama često nejednoliko rasprostranjene na dnu. Kako je bogatstvo vrsta u pozitivnom odnosu s brojnošću algi na određenom dijelu dna, velika je vjerojatnost da velike populacije algi sadrže i velik broj različitih vrsta [305], [314], [315]. Nagle promjene fizikalnih i kemijskih čimbenika smatraju se glavnom pokretačkom silom koja određuje pojavu i brojnost makroalgi [316], a zapravo je malo vrsta sposobno uspješno naseliti i rasti u takvim uvjetima. Zbog njihovog brzog reagiranja na promjene u okolišu, bentičke vrste korisne su i kao pokazatelji kakvoće tekuće vode. Bentičke makroalge imaju oportunističke životne strategije koje im omogućuju iskorištavanje težih okolišnih uvjeta.

Prema konceptu riječnog kontinuuma, netaknuti lotički ekosustavi smatraju se mrežom vodnih tijela s kontinuitetom uzdužno povezanih gradijenata resursa u kojima biološke zajednice reagiraju na prostorne promjene na više načina. Primarna proizvodnja u gornjim dijelovima određene tekućice bit će relativno niska zbog jakog zasjenjivanja krošnjama helofitske i kopnene vegetacije. Primarna proizvodnja dostiže svoj vrhunac u srednjem toku kao odgovor na povećanje podvodnog odbijanja (refleksije) svjetlosti i smanjenja unosa alohtonih organskih tvari. U većim tekućicama koncept kontinuuma predviđa da će veća količina sitnijih čestica doplavljenih iz uzvodnih dijelova toka ograničavati primarnu produkciju.

Biggs i suradnici [317] ukomponirali su nekoliko aspekata Grimeove teorije [318] kako bi definirali odnos *konkurentna vrsta – ruderalna vrsta – stres tolerantna vrsta* u odnosu na produktivnost, odnosno eutrofikaciju. Alge u lotičkim sustavima mogu slijediti različite strategije rasta koje vode istovjetnim (konvergentnim) oblicima rasta (Tablica 7.). Različiti tipovi rasta algi u lotičkim sustavima u velikoj se mjeri razlikuju prema svojstvenom prostornom položaju vodotoka koji je često popraćen i promjenjivim smjerom i brzinom protoka [319].

Tablica 7. Tipovi strategija rasta makroalgi te nakupina jednostaničnih i kolonijalnih svojiti uz prikaz istovjetnog (konvergentnog) oblika i primjera svojite za svaki tip.

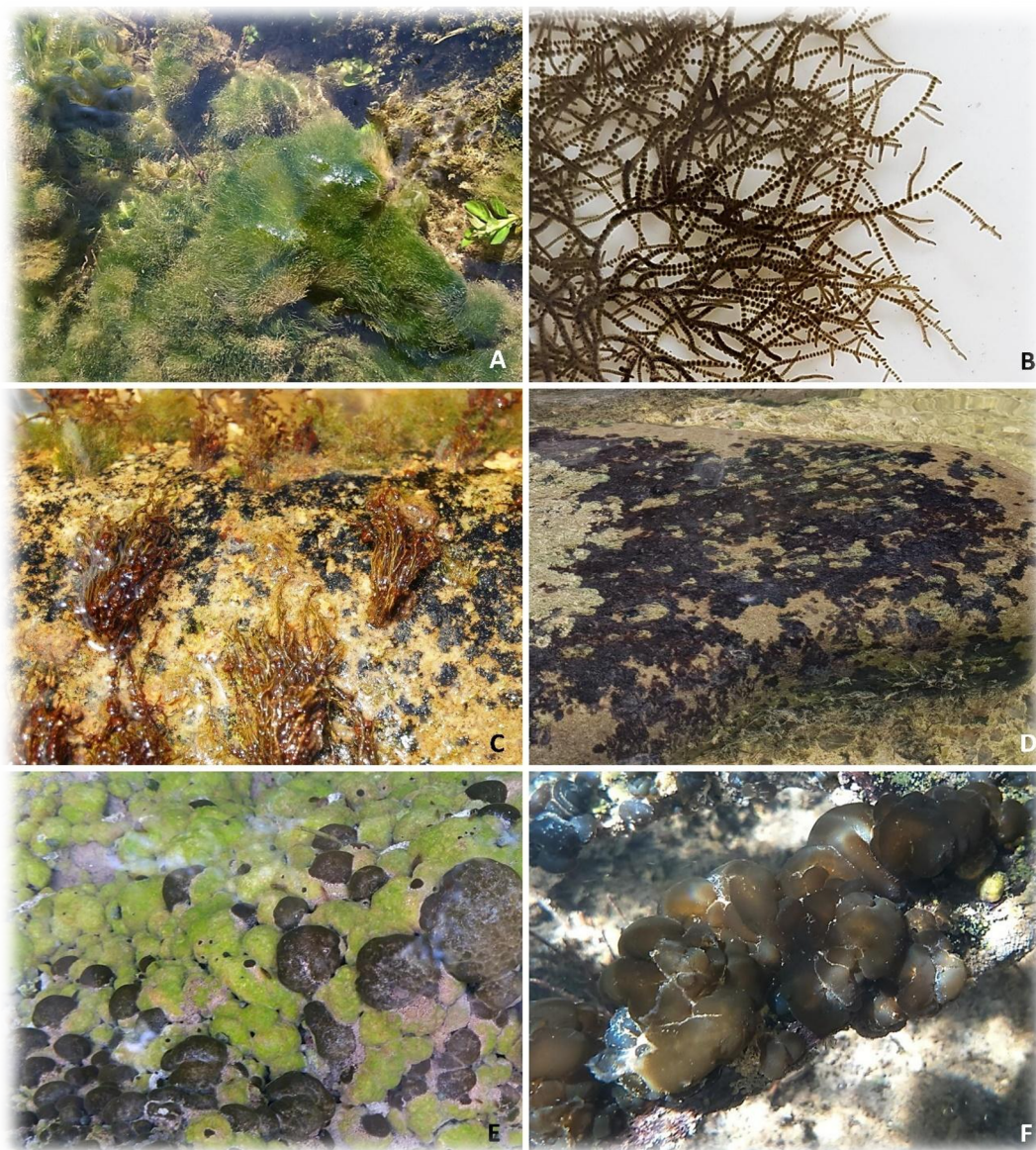
STRATEGIJA RASTA	KONVERGENTNE FORME	PRIMJERI
produžene nitaste prostirke	pojedinačne nerazgranate proširene niti s pravilnim stanicama	<i>Spirogyra</i> sp., <i>Mougeotia</i> sp., <i>Microspora</i> sp., <i>Oedogonium</i> sp., <i>Rhizoclonium</i> sp., <i>Tribonema</i> sp., <i>Ulothrix</i> sp., <i>Zygnema</i> sp.
	čvrsto povezane razgranate niti s vršnim rastom i višejezgrenim stanicama	<i>Audouinella</i> sp., <i>Cladophora glomerata</i> (Slika 13.a), <i>Chroodactylon</i> sp., <i>Stigeoclonium</i> sp.
	mreža beskonačno rastućih, slabo razgranatih, višejezgrenih sifonalnih trihoma	<i>Botrydium</i> sp., <i>Vaucheria</i> sp.
oblici nalik čupercima koje tvore jednostruke niti	kortificirane niti s grmastim čvorastim grananjem	<i>Batrachospermum</i> sp. (Slika 13.b)
	jednostruke pseudoparenhimske cijevi koje potječu iz središnje osi	<i>Compsopogon</i> sp., <i>Lemanea</i> sp., <i>Paralemanea</i> sp. (Slika 13.c)

	čvorasti razgranati primjerci s vršnom raščlambom stanica	alge parožine (Charophyta)
koraste strukture	veliki pojedinačni primjerci nabijeni uz podlogu s radijalnim širenjem	<i>Hildenbrandia</i> sp., <i>Heribaudiella fluviatilis</i> (Slika 13.d)
	nakupine stanica koje tvore nepravilne mrlje na podlozi	<i>Chamaesiphon</i> sp.
kalcificirane sferoidne kolonije	stanice poredane u galertastim tokovima s bočnim grananjem	<i>Gongrosira</i> sp., <i>Oocardium</i> sp.
	nepravilne kuglaste, meke kolonije s agregiranim nitima u većim nakupinama	<i>Chaetophora</i> sp., <i>Schizothrix</i> sp.
	čvrste kalcificirane kolonije s lažno razgranatim nitima koji tvore kalcifikacijske prstenove	<i>Rivularia</i> sp. (Slika 13.e)
sluzave strukture	sluz s unutarnjom staničnom raščlambom	<i>Hydrurus foetidus</i>
	sluz bez unutarnje stanične raščlambe	<i>Tetraspora</i> sp., <i>Nostoc</i> sp. (Slika 13.f)

Boja i tekstura promatranih svojiti bitna je značajka u određivanju sastava vrsta određenog vodnog tijela. Skala boje kod slatkovodnih algi odstupa od tamno plave (crne) do zelene, žute, smeđe, narančaste i tamno crvene. Boja određene skupine može se mijenjati tijekom vremena – starenjem stanica, tijekom izlaganja isušivanju [320], različitim jačinama osvjetljenja (kromatska adaptacija) [321]–[323] ili tijekom izlaganja stanica ultraljubičastom zračenju [324]. Konkretno boje nakupina algi određene su kompleksnim kombinacijama pigmenata u njihovim stanicama.

Sve grupe fotosintetskih organizama, pa tako i alge, sadrže glavni zeleni pigment klorofil *a*, dok su popratni pigmenti različito prisutni kod različitih grupa. Na primjer, karotenoidi daju crvenkasto hrđavi ton kod vrste *Trentepohlia aurea* (Linnaeus) C.F.P. Martius, fikocijanin daje modro zelenu boju cijanobakterijama, dok

fikoeritrin daje crvenkaste tonove crvenim algama. Ostale svojstvene morfološke značajke lotičkih vrsta vezane su za strukture stanične stijenke i dojam koje talus određene skupine daje prilikom dodira. Tako se mogu razlikovati svileno glatke (npr. *Zygnema* sp.), želatinozne (npr. *Phormidium* sp.), hrapavo sluzave (npr. *Cladophora glomerata*), spužvaste (npr. *Vaucheria* sp.), glatke i blago kalcificirane (*Schizothrix* sp.), tvrdo kalcificirane, ali blago sluzave (npr. *Rivularia* sp.) ili tvrdo hrapave (npr. *Gongrosira* sp., *Oocardium* sp.).



Slika 13. Tipovi strategija rasta makroalgi te nakupina jednostaničnih i kolonijalnih svojiti: produžene vlaknaste prostirke – *Cladophora glomerata* (a); oblici nalik čupercima koje tvore jednostruke niti – *Batrachospermum* sp. (b) i *Paralemanea* sp. (c); koraste strukture – *Heribaudiella fluviatilis* (d); kalcificirane sferoidne kolonije – *Rivularia* sp. (e); sluzave strukture – *Nostoc* sp. (f).

5.6. Prostorno vremenski koncept lotičkih algi

Iako se smatra da su sve makroskopske slatkovodne alge, kao i nakupine jednostaničnih ili kolonijalnih svojiti, prostorno sveprisutni [325], većina vrsta prednost daje točno određenom staništu. U svojstvenim ekološkim nišama alge imaju značajnu ulogu u funkciji ekosustava i mogu djelovati na ublažavanje negativnih okolišnih uvjeta u lotičkim sustavima [326]. Stoga je važno da se ekološki spektri određene vrste ili morfološkog tipa (vidi Tablicu 7.) okarakteriziraju unutar određenog odsječka pojedinog lotičkog sustava, između različitih tipova takvih sustava, kao i duž toka te unutar većih ekoregija [307].

Tijekom povijesti istraživanja mikroorganizama dugo je vremena bila najzastupljenija ideja bila "sve je posvuda i okoliš odabire" [327], no mnogo puta se pokazalo da organizmi sadrže kriptičnu raznolikost koja je često svojstvena za određena zemljopisna područja [328], [329]. Stoga je trenutno mišljenje da su slatkovodne vrste algi zemljopisno prostorno više ograničene nego što se prvotno smatralo. Na primjer, skupine poput algi kremenjašica i krasnica (Desmidiaceae) koje se mogu lako rasprostranjivati, ipak nisu kozmopolitske [330], [331]. Biogeografski trendovi slatkovodnih algi proučavani su prvenstveno na osnovi morfoloških prepoznavanja i molekularnih analiza [20], [305], [329], [332]. Napretkom molekularnih tehnika postavljeni su novi biogeografski trendovi temeljeni na morfološkim podacima, ali su također mnogi postojeći promijenjeni ili dovedeni u pitanje. Istraživanja o biogeografiji većine jednostaničnih riječnih algi i dalje su oskudna. Za razliku od njih, istraživanja na dijatomejama ili algama kremenjašicama puno su brojnija zbog njihove korisnosti kao bioloških pokazatelja (bioindikatora) kakvoće tekuće vode u mnogim lokalnim ili regionalnim projektima biomonitoringa površinskih kopnenih voda [333]. Budući da se te studije prvenstveno bave kakvoćom vode, postoje izdašni fizikalni i kemijski podaci povezani sa sastavom vrsta na nekom području koji mogu pružiti korisne informacije o ekološkoj niši pojedinih vrsta i objasniti njihovu raširenost [334].

Biogeografija lotičkih algi usko je povezana s mogućnostima i mehanizmima širenja pojedinih svojiti. Budući da su mnoge vrste sesilne, a one pokretne (npr. neke svojite algi kremenjašica ili bičaša) imaju ograničene sposobnosti kretanja unutar ili između različitih tekućica, gotovo se sve oslanjaju na metode širenja. Lotičke alge, kao i drugi slatkovodni organizmi, imaju četiri moguća načina širenja – vodu, zrak, pokretne organizme u vodi i ljude [335], iako je često prisutan način upravo mješavina više načina širenja [336].

Vremensko trajanje živih populacija algi u tekućicama povezano je s veličinom, oblikom rasta, strategijom naseljavanja i svojstvenom ekofiziološkom sposobnošću korištenja resursa te otpornost na poremećaje i ponovno uspostavljanje populacije nakon poremećaja. Pojedinačna vremena ponovnih uspostavljanja populacija nakon poremećaja mogu odstupati od nekoliko dana do nekoliko mjeseci [337]. Višegodišnje skupine najčešće su prisutne u gornjim tokovima ili izvorišnim dijelovima tekućica zbog stabilnosti lokalnih okolišnih uvjeta [338]. U takvim uvjetima najduže preživljavaju kalcificirane svojte koje mogu biti prisutne cijelu godinu ili duža vremenska razdoblja, čak i kad ih prerastu epifitske vrste (npr. u izvorišnim potocima gdje se uslijed smanjenja protoka često kratkotrajno nasele pripadnici skupine Zygnematales ili alge kremenjašice).

Većina vrsta u izvorišnim i gornjim tokovima tekućica, kao i u većim vodotocima i u njihovim donjim tokovima, podnosi povremeno obraštanje drugim algama. Kod pojedinih svojti, kao na primjer kod pripadnika iz roda *Rivularia*, mogu se primijetiti sezonski prirasti kalcita koji ukazuju na dugogodišnju prisutnost na nekom području. Dvosezonski rast opisuje se kod vrsta koje se najčešće razvijaju u proljeće i jesen. Dvosezonski rast populacija tipičan je za mikroalge, posebice alge kremenjašice, koje u nekim slučajevima jesensku populaciju mogu održati živom i tijekom cijele zime. Jednokratni sezonski izboji, često veoma kratki, prisutni su kod skupina sa svojstvenim ekofiziološkim kapacitetima kojima pokazuju potencijal izuzetno učinkovite uporabe kratkotrajno dostupnih resursa te brzim rastom u uvjetima slabijeg protoka. Primjer takvih skupina su vrste hladnih vodotoka, koje ujedno doživljavaju svoj vrhunac tijekom hladnih mjeseci (npr. *Hydrurus foetidus* (Villars) Trevisan 1848)

6. FITOPLANKTON U VELIKIM RIJEKAMA

Iako bentičke alge dominiraju u potocima i rijekama, fitoplankton je vrlo važan u velikim i nizinskim rijekama [339], [340]. Zacharias [341] je prvi upotrijebio pojam potamoplankton za slobodno plutajuće organizme u tekućicama. Danas ga koristimo za razvijeni riječni fitoplankton, otpplavljene bentičke alge i/ili fitoplankton iz jezera kroz koja rijeke protječu [82]. U potamoplanktonu je prisutan visok udio bentičkih algi. Ovi meroplanktonski oblici dolaze u plankton ispiranjem sedimenta ili perifitona. Iako jezera i pritoci povezani s rijekom jesu jedan od izvora potamoplanktona, oni se ne smatraju pravim ishodištem potamoplanktona [340]. Uz to, postoje velike rijeke bogate riječnim fitoplanktonom čiji glavni tokovi nisu povezani s mnoštvom jezera ili pritoka, stoga je taj izvor zanemariv [339].

7. FITOBENTOS U JEZERIMA

Metabolička važnost perifitona u jezerima definirana je morfometrijom i značajkama podloge litoralne zone. U oligotrofnim jezerima, osobito onima s malo makrofita, perifiton može biti važna sastavnica primarne proizvodnje cjelokupnog jezerskog sustava. Primjerice, u oligotrofnom jezeru litoralna zona obuhvaća 15% jezera, ali perifiton doprinosi 70–85% primarnoj proizvodnji jezera. Naprotiv, fitoplankton je primarna sastavnica eutrofnih jezera, tako da zasjenjenje uzrokovano fitoplanktonom smanjuje udio perifitona i makrofita.

8. FITOPLANKTON I FITOBENTOS KAO BIOLOŠKI POKAZATELJI STANJA

8.1. Fitobentos

U svjetlu rastućeg utjecaja klimatskih promjena na vodene ekosustave, poseban interes usmjeren je na zajednice slatkovodnih bentičkih algi, koje obuhvaćaju fotoautotrofne eukariote i prokariote vezane uz različite oblike pridnenih i potopljenih podloga vodenih ekosustava [342]. Ekološka važnost bentičkih algi proizlazi iz mnoštva funkcija ekosustava koje pružaju, uključujući nakupljanje i biostabilizaciju sedimenata [343], regulaciju ciklusa hranjivih tvari [344], kao i temeljnu ulogu u primarnoj proizvodnji i trofičkim interakcijama [345], [346]. Dijatomeje su često dominantna skupina bentičkih fotoautotrofnih organizama [347], [348], stoga se redovito koriste za praćenje (monitoring) i ocjenu ekološkog stanja tekućica i jezera. Dijatomeje naseljavaju razna mikrostaništa unutar lotičkih i lentičkih ekosustava, omogućujući tako ciljano uzorkovanje staništa i ocjenjivanje više točaka, odnosno detaljnu prostornu razlučivost, kao i kompozitnu karakterizaciju više staništa [349]. Postupci uzorkovanja i laboratorijske obrade dijatomeja su standardizirani, precizni i lako ponovljivi [350], a svoj se mogu determinirati do razine vrste na temelju morfoloških značajki. Nadalje, dijatomeje se brzo razmnožavaju i brzo reagiraju na promjene u okolišu, što ih čini visoko osjetljivim pokazateljima organskog onečišćenja, razgradnje i eutrofikacije [351]. Unatoč činjenici da sve države članice nemaju razvijenu jednaku metodologiju, dijatomeje se koriste u ocjenama kakvoće vode u svim državama članicama EU-a kao najosjetljiviji predstavnici bentičke zajednice.

Indeksi za ocjenu ekološkog stanja temeljem dijatomeja izračunavaju se na osnovu relativne brojnost svih svojti u uzorku i autekoloških vrijednosti svake svojte. Autekološke vrijednosti uključuju ekološki optimum i toleranciju svojti prema okolišnim pritiscima, a različite su obzirom na zemljopisnu regiju i promjenjivosti okoliša [348]. Snaga takvih ekoloških indeksa očituje se u njihovoj širokoj primjenjivosti [352].

U posljednja dva desetljeća u porastu je broj istraživanja koja se bave ocjenom ekološkog stanja temeljenih na dijatomejama [353], [354], prvenstveno zahvaljujući Okvirnoj direktivi o vodama (ODV) [355] i posljedičnim vježbama interkalibracije [356] provedenim među državama članicama unutar sličnih biogeografskih tipova kako bi se uskladile gornje dvije klase granica svih nacionalnih metoda ocjene [357]. Iako se većina metodologija za ocjenu ekološkog stanja prvenstveno zasniva na uzorkovanju dijatomeja s potopljenih čvrstih prirodnih podloga, poput većih i manjih tipova kamenja, bentičke zajednice krških tekućica najčešće tipiziraju uzorci sa sedrenih podloga [358].

8.2. Fitoplankton

Fitoplanktonski organizmi predstavljaju jednu od najvažnijih sastavnica u primarnoj proizvodnji i trofičkim interakcijama te kruženju organske tvari u jezerima, posebice u pelagičkoj zoni [359]. Alge i cijanobakterije pelagijala omogućuju funkcioniranje hranidbene mreže lentičkih sustava, tako da i najmanje promjene u fitoplanktonskoj zajednici utječu na čitav vodeni ekosustav. Kratko generacijsko vrijeme te osjetljivost na najmanje promjene u okolišu uvjetuju brz i neposredan odgovor fitoplanktonskih vrsta, zbog čega zajednica fitoplanktonskih organizama može poslužiti kao sustav ranog upozorenja, kao i za moguću kontrolu i/ili ublažavanje promjena u vodenom ekosustavu. U mnogim državama, uključujući i Hrvatsku, antropogena eutrofikacija vode predstavlja jedan od najizraženijih pritisaka na vodene ekosustave, zbog čega raste potreba za proučavanjem fitoplanktonskih zajednica i njihovih suodnosa s drugim vodenim organizmima te abiotičkim čimbenicima [113].

Sastav i biomasa fitoplanktona uvelike ovise o hranjivim tvarima. Pokazatelji negativnih utjecaja obogaćivanja hranjivim tvarima u mnogim ekosustavima uključuju: cvjetanje algi koje luče toksine, pojačan rast epifitskih algi i/ili makroalgi, gubitak potopljene makrofitske vegetacije uslijed zasjenjivanja, pojava hipoksičnih (i anoksičnih) uvjeta uslijed razgradnje istaložene biomase te promjene u strukturi zajednice zoobentosa uslijed nedostatka kisika ili razvoja fitoplanktonskih vrsta koje luče toksine [360].

Tijekom povijesti razvijene su različite metode ocjene kakvoće vode koje određuju biomasu fitoplanktona (izraženu kao klorofil *a*) ili otkrivaju strukturu fitoplanktonske zajednice (dominantne i indikatorske vrste). Prvi sustavi za ocjenu kakvoće vode temeljeni su na taksonomskom sastavu vrsta, često uz pridružene indikatorske vrijednosti koje ukazuju na stupanj trofije sustava [361]–[364], ili su koristili različite brojčane indekse poput Simpsonovog indeksa i Shannon-Wienerovog indeksa raznolikosti [365], [366]. S druge strane, prvi sustavi ocjene stanja vode temeljeni na biomasi (odnosno koncentraciji klorofila *a*) ili biovolumenu fitoplanktona razvijeni prije više od 40 godina [363], [367]. Primjena ODV-a u EU u novom je stoljeću potaknula jači razvoj i unapređenje niza nacionalnih metoda, pri čemu neke države članice razvijaju složenije multimetričke indekse kao kombinaciju osnovnih indeksa koji su precizniji i osjetljiviji na okolišne pritiske, primjerice Carlsonov indeks za određivanje stupnja eutrofikacije objedinjuje podatke koncentracije klorofila *a* i ukupnog fosfora te Secchi dubinu. Budući da niti jedan od indeksa nije u potpunosti primjenjiv u različitim zemljopisnim regijama i tipovima okoliša, u ocjeni kakvoće vode prvenstveno se koriste vrijednosti brojnosti i biomase fitoplanktona, dok se taksonomska struktura fitoplanktonske zajednice prikazuje samo opisno [116].

Fitoplankton je jedan od sastavnih bioloških elemenata kakvoće u sklopu Okvirne direktive o vodama. Prema odrednicama ODV-a [355] obveza je svih država članica EU razviti ili usvojiti već razvijene, testirane i kalibrirane metode za uzorkovanje fitoplanktona, laboratorijsku analizu te izračuna ocjene ekološkog stanja vode temeljem fitoplanktona. Svaka metoda mora uključivati (i) biomasu ili brojnost, (ii) taksonomski sastav i (iii) učestalost i intenzitet cvjetanja. Strategija uzorkovanja i metoda ocjene moraju biti specifične za abiotski tip jezera, s utvrđenim referentnim uvjetima i dobivene na temelju brojčanih indeksa koji omogućuju izračun OEK-a (omjera ekološke kakvoće) u rasponu od 0 do 1 OEK predstavlja omjer između indeksa određenog vodnog tijela i referentne vrijednosti koja opisuje to vodno tijelo.

9. LITERATURA

- [1] E. G. Bellinger and D. C. Sigeo, *Freshwater Algae: Identification and Use as Bioindicators*. Chichester, West Sussex, UK: Wiley-Blackwell, 2010.
- [2] R. G. Wetzel, *Limnology: Lake and River Ecosystems*. New York: Academic Press, 2001.
- [3] M. Scheffer, *Ecology of Shallow Lakes*. London, United Kingdom: Chapman and Hall, 1998.
- [4] B. Moss, S. McGowan, and L. Carvalho, "Determination of phytoplankton crops by top down and bottom up mechanisms in a group of English Lakes, the West Midland Meres," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 39, pp. 1020–1029, 1994.
- [5] J. Padisák and C. S. Reynolds, "Shallow lakes: the absolute, the relative, the functional and the pragmatic," *Hydrobiologia*, vol. 506, pp. 1–11, 2003.
- [6] J. Padisák, G. Borics, G. Fehér, I. Grigorszky, I. Oldal, A. Schmidt, and Z. Zábóné-Doma, "Dominant species, functional assemblages and frequency of equilibrium phases in late summer phytoplankton assemblages in Hungarian small shallow lakes," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 157–168, 2003.
- [7] E. Willén, "Dominance patterns of planktonic algae in Swedish forest lakes," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 315–324, 2003.
- [8] L. Naselli-Flores, J. Padisák, M. Dokulil, and I. Chorus, "Equilibrium/steady-state concept in phytoplankton ecology," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 395–403, 2003.
- [9] U. Sommer, "The role of competition for resources in phytoplankton succession," in *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities*, U. Sommer, Ed. New York: Springer-Verlag, pp. 57–107, 1989.
- [10] G. Hardin, "The competitive exclusion principle," *Science (80-)*, vol. 131, pp. 1292–1298, 1960.
- [11] D. Tilman, "Resource competition between planktonic algae: An experimental and theoretical approach," *Ecology*, vol. 58, pp. 338–348, 1977.
- [12] G. Morabito, A. Oggioni, and P. Panzani, "Phytoplankton assemblage at equilibrium in large and deep subalpine lakes: a case study from Lago

- Maggiore (N. Italy)," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 37–48, 2003.
- [13] B. Nixdorf, U. Mischke, and J. Rucker, "Phytoplankton assemblages and steady state in deep and shallow eutrophic lakes – an approach to differentiate the habitat properties of Oscillatoriales," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 111–121, 2003.
- [14] U. Mischke and B. Nixdorf, "Equilibrium phase conditions in shallow German lakes: How cyanoprokaryota species establish a steady state phase in late summer," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 123–132, 2003.
- [15] J. Connell, "Diversity in tropical rain forests and coral reefs," *Science (80-.)*, vol. 199, pp. 1304–1310, 1978.
- [16] J. Komárková and R. Tavera, "Steady state of phytoplankton assemblages in the tropical Lake Catemaco (Mexico)," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 187–196, 2003.
- [17] L. Naselli-Flores and R. Barone, "Steady-state assemblages in a Mediterranean hypertrophic reservoir. The role of *Microcystis* ecomorphological variability in maintaining an apparent equilibrium," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 133–143, 2003.
- [18] C. Rojo and M. Álvarez-Cobelas, "Are there steady state phytoplankton assemblages in the field?," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 3–12, 2003.
- [19] R. J. Stevenson, "The Stimulation and Drag of Current," in *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, Eds. Academic Press Elsevier, pp. 321–340, 1996.
- [20] R. G. Sheath and K. M. Cole, "Biogeography of stream macroalgae in North America," *J. Phycol.*, vol. 28, pp. 448–460, 1992.
- [21] M. D. Guiry and G. . Guiry, "AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway.," 2020.
- [22] M. D. Guiry, "How many species of algae are there?," *J. Phycol.*, vol. 48, pp. 1057–1063, 2012.
- [23] M. E. Azim and T. Asaeda, "Periphyton structure, diversity and colonization," in *Periphyton: ecology, exploitation and management*, CABI, 2005.
- [24] W. M. Lewis Jr., "A revised classification of lakes based on mixing," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 40, pp. 1779–1787, 1983.

Literatura

- [25] J. Imberger and P. F. Hamblin, "Dynamics of lakes, reservoirs and cooling ponds," *Annu. Rev. Fluid Mech.*, vol. 14, pp. 153–187, 1982.
- [26] E. Gorham and F. M. Boyce, "Influence of lake surface area and depth upon thermal stratification and the depth of the summer thermocline," *J. Great Lakes Res.*, vol. 15, pp. 233–245, 1989.
- [27] C. S. Reynolds, "Dynamics, selection and composition of phytoplankton in relation to vertical structure in lakes," *Ergebnisse der Limnol.*, vol. 35, pp. 13–31, 1992.
- [28] C. S. Reynolds, *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Oldendorf/Luhe: Ecology Institute, 1997.
- [29] K. Patalas, "Mid-summer mixing depths of lakes of different latitudes," *Verhandlungen der Int. Vereinigung für Theor. und Angew. Limnol.*, vol. 22, pp. 97–102, 1984.
- [30] C. S. Reynolds, "The limnology of the eutrophic meres of the Shropshire Cheshire plain," *F. Stud.*, vol. 5, pp. 93–173, 1979.
- [31] B. Finlay and S. Maberly, *Microbial diversity in priest Pot: a productive pond in the English Lake District*. Ambleside: Freshwater Biological Association, 2000.
- [32] I. Grigorszky, S. Nagy, L. Krienitz, K. T. Kiss, M. M. Hamvas, A. Tóth, G. Borics, "Seasonal succession of phytoplankton in a small oligotrophic oxbow and some consideration to the PEG model," *Verh Intern. Verein Theor Angew Limnol*, vol. 27, pp. 152–156, 2000.
- [33] R. M. May, "Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states," *Nature*, vol. 269, pp. 471–477, 1977.
- [34] J. Connell and W. Sousa, "On the evidence needed to judge ecological stability or persistence," *Am. Nat.*, vol. 121, pp. 789–824, 1983.
- [35] M. Scheffer, H. Hosper, M. L. Meijer, B. Moss, and E. Jeppesen, "Alternative equilibria in shallow lakes," *Trends Ecol. Evol.*, vol. 8, pp. 275–279, 1993.
- [36] J. Van de Koppel, M. Rietkerk, and F. J. Weissing, "Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems," *Trends Ecol. Evol.*, vol. 12, pp. 352–356, 1997.
- [37] M. Nystrom, C. Folke, and F. Moberg, "Coral reef disturbance and resilience

- in a human-dominated environment," *Trends Ecol. Evol.*, vol. 15, pp. 413–417, 2000.
- [38] S. Carpenter, "Achievement and Challenge," in *Ecology*, London: Blackwell Science, 2001.
- [39] C. S. Holling, "Understanding the complexity of economic, ecological and social systems," *Ecosystems*, vol. 4, pp. 390–405, 2001.
- [40] M. Scheffer, S. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke, and B. Walker, "Catastrophic shifts in ecosystems," *Nature*, vol. 413, pp. 591–596, 2001.
- [41] M. Scheffer, S. Rinaldi, A. Gragnani, L. R. Mur, and E. H. Van Nes, "On the dominance of filamentous cyanobacteria in shallow, turbid lakes," *Ecology*, vol. 78, pp. 272–282, 1997.
- [42] B. Moss, *Ecology of Freshwaters: Man and Medium and Past to Future*. Oxford: Backwell Science, 1998.
- [43] M. Scheffer and E. H. Van Nes, "Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size," *Hydrobiologia*, vol. 584, pp. 455–466, 2007.
- [44] W. G. Mook, *Environmental isotopes in the hydrological cycle: principles and applications*. UNESCO, 2000.
- [45] I. Mikac, Ž. Fiket, S. Terzić, J. Barešić, N. Mikac, and M. Ahel, "Chemical indicators of anthropogenic impacts in sediments of the pristine karst lakes," *Chemosphere*, vol. 84, pp. 1140–1149, 2011.
- [46] P. C. Hanson, D. L. Bade, S. R. Carpenter, and T. K. Kratz, "Lake metabolism: Relationships with dissolved organic carbon and phosphorus," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 48, pp. 1112–1119, 2003.
- [47] C. E. Williamson, W. Dodds, T. K. Kratz, and M. A. Palmer, "Lakes and streams as sentinels of environmental change in terrestrial and atmospheric processes," *Front. Ecol. Environ.*, vol. 6, pp. 247–254, 2008.
- [48] R. A. Vollenweider, "Input-output models with special reference to the phosphorus loading concept in limnology," *Schweizerische Zeitschrift für Hydrol.*, vol. 37, pp. 53–84, 1975.
- [49] R. H. Foy, "A phosphorus loading model for northern Irish Lakes," *Water Res.*, vol. 26, pp. 633–638, 1992.

Literatura

- [50] M. Straškraba, I. Dostálková, J. Hejzlar, and V. Vyhnálek, "The effect of reservoirs on phosphorus concentration," *Int. Rev. der gesamten Hydrobiol. und Hydrogr.*, vol. 80, pp. 403–413, 1995.
- [51] W. Ambrosetti, L. Barbanti, and N. Sala, "Residence time and physical processes in lakes," *J. Limnol.*, vol. 62, pp. 1–15, 2003.
- [52] F. Rueda, E. Moreno-Ostos, and J. Armengol, "The residence time of river water in reservoirs," *Ecol. Modell.*, vol. 191, pp. 260–274, 2006.
- [53] D. M. Imboden and A. Wüest, "Mixing mechanisms in lakes," in *Physics and Chemistry of Lakes*, Berlin Heidelberg: Springer, pp. 83–138, 1995.
- [54] S. A. Socolofsky and G. H. Jirka, "Large-scale flow structures and stability in shallow flows," *J. Environ. Eng. Sci.*, vol. 3, no. 5, pp. 451–462, doi: 10.1139/s04-032, 2004.
- [55] J. Padišák, "Phytoplankton," in *The Lakes Handbook Volume I*, P. E. O'Sullivan and C. S. Reynolds, Eds. Blackwell Science Ltd, pp. 251–308, 2005.
- [56] G. E. Hutchinson and H. Löffler, "The thermal classification of lakes," *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 42, pp. 84–86, 1956.
- [57] G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology: Geography, physics, and chemistry*. New York: Wiley, 1957.
- [58] B. Boehrer and M. Schultze, "Stratification of lakes," *Rev. Geophys.*, vol. 46, pp. 1–27, 2008.
- [59] I. Findenegg, "Limnologische untersuchungen im Kärntner Seengebiete. Ein beitrag zur kenntnis der stoffhaushaltes in Alpenseen," *Int. Rev. der Hydrobiol. Leipzig*, vol. 32, pp. 369–423, 1935.
- [60] H. Löffler, "The origin of lake basins," in *The Lakes Handbook, Volume 1*, P. E. O'Sullivan and C. S. Reynolds, Eds. Blackwell Science Ltd, pp. 8–60, 2007.
- [61] P. O'Sullivan and C. S. Reynolds, *The Lakes Handbook: Limnology and Limnetic Ecology*. John Wiley & Sons, 2008.
- [62] C. S. Reynolds, *The ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 1984.
- [63] V. Hensen, "Ueber die Bestimmung des Planktons oder des im Meere treibende Materials an Pflanzen und Thieren," *Ber Komm Wiss Unters Dt*

- Meere*, vol. 5, pp. 1–109, 1887.
- [64] A. Sournia, M. Chrétiennot-Dinet, and M. Ricard, "Marine phytoplankton: how many species in the world ocean?," *J. Plankton Res.*, vol. 13, pp. 1093–1099, 1991.
- [65] P. Tett and J. D. Barton, "Why are there about 5000 species of phytoplankton in the sea?," *J. Plankton Res.*, vol. 17, pp. 1693–1704, 1995.
- [66] C. S. Reynolds, *Ecology of Phytoplankton*. Cambridge: Cambridge University Press, 2006.
- [67] Jm. Sieburth, V. Smetacek, and J. Lenz, "Pelagic ecosystem structure: Heterotrophic compartments of the plankton and their relations to plankton size fractions," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 23, pp. 1256–1263, 1978.
- [68] E. Mortensen, E. Jeppesen, M. Søndergaard, and K. N. L, *Nutrient dynamics and biological structure in shallow freshwater and Brackish Lakes*. New York: Springer-Verlag, 2013.
- [69] J. Shapiro, "The role of carbon dioxide in the initiation and maintenance of blue-green dominance in lakes," *Freshw. Biol.*, vol. 37, pp. 307–323, 1997.
- [70] S. Carpenter and J. Kitchell, *The trophic cascade in lakes*. Cambridge: Cambridge University Press, 1993.
- [71] J. Padisák, "Phytoplankton," in *The Lakes Handbook 1. Limnology and Limnetic Ecology*, P. E. O'Sullivan and C. S. Reynolds, Eds. Oxford: Blackwell Science Ltd, pp. 251–308, 2003.
- [72] G. E. Hutchinson, *A Treatise on Limnology, Volume 2. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. New York: Wiley, 1967.
- [73] U. Sommer, Z. M. Gliwicz, W. Lampert, and A. Duncan, "The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters," *Arch. für Hydrobiol.*, vol. 106, pp. 433–471, 1986.
- [74] C. S. Reynolds, V. L. de M. Huszar, C. Kruk, L. Naselli-Flores, and S. Melo, "Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton," *J. Plankton Res.*, vol. 24, pp. 417–428, 2002.
- [75] R. H. MacArthur and E. O. Wilson, *The Theory of Island Biogeography*. New Jersey: Princeton University Press, 1967.

- [76] R. Margalef, "Life Forms of Phytoplankton as Survival Alternatives in an Unstable Environment," *Oceanol. Acta*, vol. 1, pp. 493–509, 1978.
- [77] U. Sommer, "The role of r- and K- selection in the succession of phytoplankton in lake Constance," *Acta Oecologica*, vol. 4, pp. 327–342, 1981.
- [78] C. Reynolds, S. Wiseman, B. Godfrey, and C. Butterwick, "Some effects of artificial mixing on the dynamics of phytoplankton populations in large limnetic enclosures," *J. Plankton Res.*, vol. 5, pp. 203–234, 1983.
- [79] J. P. Grime, "Competitive exclusion in herbaceous vegetation," *Nature*, vol. 242, pp. 344–347, 1973.
- [80] J. P. Grime, *Plant Strategies and vegetation processes*. Chichester: John Wiley, 1979.
- [81] C. S. Reynolds, "The concept of ecological succession applied to seasonal periodicity of freshwater phytoplankton," *Verhandlungen der Int. Vereinigung für Theor. und Angew. Limnol.*, vol. 23, pp. 683–691, 1988.
- [82] C. S. Reynolds, "Functional morphology and the adaptive strategies of freshwater phytoplankton," in *Growth and Reproductive Strategies of Freshwater Phytoplankton*, C. D. Sandgren, Ed. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 388–433, 1988.
- [83] T. J. Smayda and C. S. Reynolds, "Community assembly in marine phytoplankton: application of recent models to harmful dinoflagellate blooms," *J. Plankton Res.*, vol. 23, pp. 447–461, 2001.
- [84] R. Caroni, G. Free, A. Visconti, and M. Manca, "Phytoplankton functional traits and seston stable isotopes signature: a functional-based approach in a deep, subalpine lake, Lake Maggiore (N. Italy)," *J. Limnol.*, vol. 71, pp. 84–94, 2012.
- [85] L. Naselli-Flores and R. Barone, "Phytoplankton dynamics in permanent and temporary Mediterranean waters: Is the game hard to play because of hydrological disturbance?," *Hydrobiologia*, vol. 698, pp. 147–159, 2012.
- [86] C. S. Reynolds, "Ecosystem exploitation, sustainability and biodiversity: Are they compatible?," *Freshw. Forum*, vol. 4, pp. 189–202, 1994.
- [87] N. Salmaso and J. Padišák, "Morpho-Functional Groups and phytoplankton development in two deep lakes (Lake Garda, Italy and Lake Stechlin,

- Germany)," *Hydrobiologia*, vol. 578, pp. 97–112, 2007.
- [88] E. Litchman and C. A. Klausmeier, "Trait-based community ecology of phytoplankton," *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, vol. 39, pp. 615–639, 2008.
- [89] C. Kruk, V. L. Huszar, E. T. Peeters, S. Bonilla, L. Costa, M. Lüring, C. S. Reynolds, M. Scheffer, "A morphological classification capturing functional variation in phytoplankton," *Freshw. Biol.*, vol. 55, pp. 614–627, 2010.
- [90] C. S. Reynolds and A. E. Irish, "Modelling phytoplankton dynamics in lakes and reservoirs: the problem of in-situ growth rates," *Hydrobiologia*, vol. 349, pp. 5–17, 1997.
- [91] G. Weithoff, "The concepts of 'plant functional types' and 'functional diversity' in lake phytoplankton – A new understanding of phytoplankton ecology?," *Freshw. Biol.*, vol. 48, pp. 1669–1675, 2003.
- [92] L. Forsström, *Phytoplankton ecology of the subarctic lakes in Finnish Lapland*. University of Helsinki, Faculty of Biosciences, Department of Biological and Environmental Sciences, Aquatic Sciences and Kilpisjärvi Biological Station, 2006.
- [93] C. Violle, D. R. Nemergut, Z. Pu, and L. Jiang, "Phylogenetic limiting similarity and competitive exclusion," *Ecol. Lett.*, vol. 14, pp. 782–787, 2011.
- [94] C. O. Webb, D. D. Ackerly, M. A. McPeck, and M. J. Donoghue, "Phylogenies and community ecology," *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 33, pp. 475–505, 2002.
- [95] J. Padišák and C. S. Reynolds, "Selection of phytoplankton associations in Lake Balaton, Hungary, in response to eutrophication and restoration measures, with special reference to the cyanoprokaryotes," *Hydrobiologia*, vol. 384, pp. 41–53, 1998.
- [96] B. J. McGill, B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby, "Rebuilding community ecology from functional traits," *Trends Ecol. Evol.*, vol. 21, pp. 178–185, 2006.
- [97] J. Mieleitner, M. Borsuk, H.-R. Bürgi, and P. Reichert, "Identifying functional groups of phytoplankton using data from three lakes of different trophic state," *Aquat. Sci.*, vol. 70, pp. 30–46, 2008.
- [98] C. S. Reynolds, "Phytoplankton assemblages and their periodicity in stratifying lake systems," *Holarct. Ecol.*, vol. 3, pp. 141–159, 1980.
- [99] J. Padišák, G. Borics, I. Grigorszky, and É. Soróczki-Pintér, "Use of

- phytoplankton assemblages for monitoring ecological status of lakes within the Water Framework Directive: the assemblage index," *Hydrobiologia*, vol. 553, pp. 1–14, 2006.
- [100] J. Padisák, L. Crossetti, and L. Naselli-Flores, "Use and misuse in the application of the phytoplankton functional classification: a critical review with updates," *Hydrobiologia*, vol. 621, pp. 1–19, 2009.
- [101] B. M. Fonseca and C. E. de M. Bicudo, "Phytoplankton seasonal variation in a shallow stratified eutrophic reservoir (Garças Pond, Brazil)," *Hydrobiologia*, vol. 600, pp. 267–282, 2007.
- [102] V. Becker, V. L. M. Huszar, L. Naselli-Flores, and J. Padisák, "Phytoplankton equilibrium phases during thermal stratification in a deep subtropical reservoir," *Freshw. Biol.*, vol. 53, pp. 952–963, 2008.
- [103] L. O. Crossetti and C. E. de M. Bicudo, "Adaptations in phytoplankton life strategies to imposed change in a shallow urban tropical eutrophic reservoir, Garças Reservoir, over 8 years," *Hydrobiologia*, vol. 614, pp. 91–105, 2008.
- [104] M. C. P. Gemelgo, J. L. N. Mucci, and D. Navas-Pereira, "Population dynamics: seasonal variation of phytoplankton functional groups in Brazilian reservoirs (Billings and Guarapiranga, São Paulo)," *Brazilian J. Biol.*, vol. 69, pp. 1001–1013, 2009.
- [105] M. M. Molisani *et al.*, "Trophic state, phytoplankton assemblages and limnological diagnosis of the Castanhão Reservoir, CE, Brazil," *Acta Limnol. Bras.*, vol. 22, pp. 1–12, 2010.
- [106] M. Katsiapi, M. Moustaka-Gouni, E. Michaloudi, and K. A. Kormas, "Phytoplankton and water quality in a Mediterranean drinking-water reservoir (Marathonas Reservoir, Greece)," *Environ. Monit. Assess.*, vol. 181, pp. 563–575, 2011.
- [107] L. Wang, Q. Cai, Y. Xu, L. Kong, L. Tan, and M. Zhang, "Weekly dynamics of phytoplankton functional groups under high water level fluctuations in a subtropical reservoir-bay," *Aquat. Ecol.*, vol. 45, pp. 197–212, 2011.
- [108] L.-J. Xiao, T. Wang, R. Hu, B. P. Han, S. Wang, X. Qian, J. Padisák, "Succession of phytoplankton functional groups regulated by monsoonal hydrology in a large canyon-shaped reservoir," *Water Res.*, vol. 45, pp. 5099–5109, 2011.
- [109] J. Rakočević, "Summer aspect of phytoplankton communities in some

- Montenegrin lakes: Are there changes after more than two decades?," *Arch. Biol. Sci.*, vol. 64, pp. 745–755, 2012.
- [110] Alves-de-Souza, M. M. C., and V. Huszar, "Phytoplankton composition and functional groups in a tropical humic coastal lagoon, Brazil," *Acta Bot. Brasilica*, vol. 20, pp. 701–708, 2006.
- [111] L. S. Costa, V. L. de M. Huszar, and A. R. Ovalle, "Phytoplankton functional groups in a tropical estuary: hydrological control and nutrient limitation," *Estuaries Coasts J. Coast. Estuar. Res. Fed.*, vol. 32, pp. 508–521, 2009.
- [112] J. C. Nabout and I. S. Nogueira, "Spatial and temporal dynamics of phytoplankton functional group in a blocked valley (Brazil)," *Acta Limnol. Bras.*, vol. 19, pp. 305–314, 2007.
- [113] P. Žutinić, M. G. Udovič, K. K. Borojević, A. Plenković-Moraj, and J. Padišák, "Morpho-functional classifications of phytoplankton assemblages of two deep karstic lakes," *Hydrobiologia*, vol. 740, pp. 146–166, 2014.
- [114] M. Gligora Udovič, P. Žutinić, K. Kralj Borojević, and A. Plenković-Moraj, "Co-occurrence of functional groups in phytoplankton assemblages dominated by diatoms, chrysophytes and dinoflagellates," *Fundam. Appl. Limnol.*, vol. 187, no. 2, pp. 101–111, doi: 10.1127/fal/2015/0759, 2015.
- [115] G. C. Pereira, A. R. de Figueiredo, P. M. Jabor, and N. F. F. Ebecken, "Assessing the ecological status of plankton in Anjos Bay: A flow cytometry approach," *Biogeosciences Discuss.*, vol. 7, pp. 6243–6264, 2010.
- [116] A. Pasztaleniec and M. Poniewozik, "Phytoplankton based assessment of the ecological status of four shallow lakes (Eastern Poland) according to Water Framework Directive – a comparison of approaches," *Limnol. Ecol. Manag. Inl. Waters*, vol. 40, pp. 251–259, 2010.
- [117] M. Souza, C. Barros, F. Barbosa, É. Hajnal, and J. Padišák, "Role of atelomixis in replacement of phytoplankton assemblages in Dom Helvécio Lake, South-East Brazil," *Hydrobiologia*, vol. 607, pp. 211–224, 2008.
- [118] E. N. Soylu and A. Gönüloğlu, "Functional classification and composition of phytoplankton in Liman Lake," *Turkish J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 10, pp. 53–60, 2010.
- [119] M. Tolotti, H. Thies, U. Nickus, and R. Psenner, "Temperature modulated effects of nutrients on phytoplankton changes in a mountain lake,"

- Hydrobiologia*, vol. 698, pp. 61–75, 2012.
- [120] N. Salmaso, L. Naselli-Flores, and J. Padisák, "Impairing the largest and most productive forest on our planet: how do human activities impact phytoplankton?," *Hydrobiologia*, vol. 698, pp. 375–384, 2012.
- [121] I. Izaguirre, L. Allende, R. Escaray, J. Bustingorry, G. Pérez, and G. Tell, "Comparison of morpho-functional phytoplankton classifications in human-impacted shallow lakes with different stable states," *Hydrobiologia*, vol. 698, pp. 203–216, 2012.
- [122] R. Hu, B. Han, and L. Naselli-Flores, "Comparing biological classifications of freshwater phytoplankton: a case study from South China," *Hydrobiologia*, vol. 701, pp. 219–233, 2012.
- [123] C. Kruk, E. T. H. M. Peeters, E. H. Van Nes, V. L. de M. Huszar, L. S. Costa, and M. Scheffer, "Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups," *Limnology Oceanogr.*, vol. 56, pp. 110–118, 2011.
- [124] C. Kruk and A. M. Segura, "The habitat template of phytoplankton morphology-based functional groups," *Hydrobiologia*, vol. 698, pp. 191–202, 2012.
- [125] G. Borics, G. Várbiró, I. Grigorszky, E. Krasznai, S. Szabó, and K. K. Tihamer, "A new evaluation technique of potamo-plankton for the assessment of the ecological status of rivers," *Arch. für Hydrobiol. Suppl. Large rivers*, vol. 17, pp. 465–486, 2007.
- [126] P. Keddy, *Competition*. London: Chapman & Hall, 1989.
- [127] M. Crawley, *Plant Ecology*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1986.
- [128] M. Begon, J. L. Harper, and C. R. Townsend, *Ecology*. Oxford: Blackwell Science, 1996.
- [129] V. Volterra, "Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi," *Mem Acad Lincei*, vol. 2, pp. 31–113, 1926.
- [130] G. J. Gause, *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams & Wilkins, 1934.
- [131] O. M. Phillips, "The equilibrium and stability of simple marine biological systems. I. Primary nutrient consumers," *Am. Nat.*, vol. 107, pp. 73–93, 1973.

- [132] J. A. Leon and D. B. Tumpson, "Competition between two species for two complementary or substitutable resources," *J. Theor. Biol.*, vol. 50, pp. 185–201, 1975.
- [133] R. A. Armstrong and R. McGehee, "Competitive exclusion," *Am. Nat.*, vol. 115, pp. 151–170, 1980.
- [134] J. P. Grover, "Influence of cell shape and size on algal competitive ability," *J. Phycol.*, vol. 25, pp. 402–405, 1989.
- [135] J. L. Harper, *Population Biology of Plants*. London: Academic Press, 1978.
- [136] R. E. Ricklefs, *Ecology*. Sunbury: Middlesex, Thomas Nelson and Sons Ltd, 1979.
- [137] R. M. May, *Theoretical Ecology – Principles and Applications*. Oxford: Blackwell Scientific Publications, 1981.
- [138] G. E. Hutchinson, "The paradox of plankton," *Am. Nat.*, vol. 95, pp. 137–147, 1961.
- [139] R. Peterson, "The paradox of the plankton: an equilibrium hypothesis," *Am. Nat.*, vol. 109, pp. 35–49, 1975.
- [140] D. Tilman, *Resource Competition and Community Structure*. Princeton: Princeton University Press, 1982.
- [141] P. J. Richerson, R. Armstrong, and C. R. Goldman, "Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the 'paradox of the plankton,'" *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, vol. 67, pp. 1710–1714, 1970.
- [142] J. V. Robinson and C. D. Sandgren, "The effect of temporal environmental heterogeneity on community structure: a replicated experimental study," *Oecologia*, vol. 57, pp. 98–102, 1983.
- [143] W. Ebenhoh, "Coexistence of an unlimited number of algal species in model systems," *Theor. Popul. Biol.*, vol. 34, pp. 130–144, 1988.
- [144] A. Gaedeke and U. Sommer, "The influence of periodic disturbances on the maintenance of phytoplankton diversity," *Oecologia*, vol. 71, pp. 98–102, 1986.
- [145] U. Sommer, "Disturbance-diversity relationships in two lakes of similar nutrient chemistry but contrasting disturbance regimes," *Hydrobiologia*, vol.

- 249, pp. 59–65, 1993.
- [146] U. Sommer, "An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis using cultures of marine phytoplankton," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 40, pp. 1271–1277, 1995.
- [147] S. Flöder and U. Sommer, "Diversity in planktonic communities. An experimental test of the intermediate disturbance hypothesis," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 44, pp. 1114–1119, 1999.
- [148] K. Hambright and T. Zohary, "Phytoplankton species diversity control through competitive exclusion and physical disturbance," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 45, pp. 110–122, 2000.
- [149] J. Padisák, C. Reynolds, and U. Sommer, "The intermediate disturbance hypothesis in phytoplankton ecology," *Hydrobiologia*, vol. 249, pp. 1–199, 1993.
- [150] J. Huisman and F. J. Weissing, "Biodiversity of plankton by species oscillations and chaos," *Nature*, vol. 402, pp. 407–410, 1999.
- [151] D. Tilman, "Tests of resource competition theory using four species of Lake Michigan algae," *Ecology*, vol. 62, pp. 802–815, 1981.
- [152] D. Tilman, S. S. Kilham, and P. Kilham, "Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients," *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, vol. 13, pp. 349–372, 1982.
- [153] E. W. Koch, "Hydrodynamics, diffusion-boundary layers and photosynthesis of the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Cymodocea nodosa*," *Mar. Biol.*, vol. 118, pp. 767–776, 1984.
- [154] U. Sommer, "Comparison between steady state and nonsteady state competition: Experiments with natural phytoplankton," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 30, pp. 335–346, 1985.
- [155] D. Tilman and R. W. Sterner, "Invasions of equilibria: tests of resource competition using two species of algae," *Oecologia*, vol. 61, pp. 197–200, 1984.
- [156] E. Litchman, "Population and community responses of phytoplankton to fluctuating light," *Oecologia*, vol. 117, pp. 247–257, 1998.
- [157] D. Tilman, "Competition and biodiversity in spatially structured habitats,"

- Ecology*, vol. 75, pp. 2–16, 1994.
- [158] D. Tilman, "Biodiversity: population versus ecosystem stability," *Ecology*, vol. 77, pp. 350–363, 1996.
- [159] C. H. Krebs, *Ecology. Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. San Francisco: Addison Wesley, 2001.
- [160] R. Peters, *A Critique for Ecology*. Cambridge: Cambridge University Press, 1991.
- [161] U. Sommer, A. Gaedeker, and A. Schweizer, "The first decade of oligotrophication in Lake Constance. II: The response of phytoplankton taxonomic composition," *Oecologia*, vol. 93, pp. 276–284, 1993.
- [162] G. P. Harris, *Phytoplankton Ecology. Structure, function and fluctuation*. Cambridge: University Press, 1986.
- [163] R. H. Whittaker, *Communities and Ecosystems*. New York: Macmillan, 1975.
- [164] L. Allende and I. Izaguirre, "The role of physical stability on the establishment of steady state in the phytoplankton community of two Maritime Antarctic lakes," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 211–224, 2003.
- [165] I. O'Farrell, R. Sinistro, I. Izaguirre, and F. Unrein, "Do steady state assemblages occur in shallow lentic environments from wetlands?," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 197–209, 2003.
- [166] M. Albay and R. Akcaalan, "Factors determining the phytoplankton steady state assemblages in a drinking-water reservoir (Ömerli reservoir, Istanbul)," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 85–95, 2003.
- [167] G. Flaim, E. Rott, F. Corradin, and G. Toller, "Long-term trends in species composition and diurnal migration of dinoflagellates in Lake Tovel (Trentino, Italy)," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 357–366, 2003.
- [168] E. Ortega-Mayagoitia, C. Rojo, and M. Rodrigo, "Controlling factors of phytoplankton assemblages in wetlands: an experimental approach," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 177–189, 2003.
- [169] K. Teubner, M. Tolotti, S. Greisberger, H. Morscheid, M. T. Dokulil, and H. Morscheid, "Steady state phytoplankton in a deep pre-alpine lake: species and pigments of epilimnetic versus metalimnetic assemblages," *Hydrobiologia*, vol. 502, pp. 49–64, 2003.

Literatura

- [170] D. Hering, O. Moog, L. Sandin, and P. F. M. Verdonshot, "Overview and application of the AQEM assessment system," *Hydrobiologia*, vol. 516, pp. 1–20, 2004.
- [171] S. Behning, "Das leben der Wolga. Zugleich eine Einfürung in die Fluss-Biologie," *Die Binnengewässer*, vol. 5, 1928.
- [172] G. K. Reid and R. D. Wood, *Ecology of inland waters and estuaries*. New York: Van Nostrand, 1976.
- [173] R. L. Weitzel and A. S. Water, *Methods and measurements of periphyton communities: a review*. ASTM International, 1979.
- [174] M. E. Azim, *Periphyton: ecology, exploitation and management*. CABI, 2005.
- [175] R. S. Stelzer and G. A. Lamberti, "Effects of N:P ratio and total nutrient concentration on stream periphyton community structure, biomass, and elemental composition," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 46, pp. 356–367, 2001.
- [176] J. N. Murdock and W. K. Dodds, "Linging benthic algal biomass to stream substratum topography," *J. Phycol.*, vol. 43, no. 3, pp. 449–460, 2007.
- [177] B. Chessman, I. Grouns, J. Currey, and N. Plunkett-Cole, "Predicting diatom communities at the genus level for the rapid biological assessment of rivers," *Freshw. Biol.*, vol. 41, no. 2, pp. 317–331, 1999.
- [178] C. G. Peterson, M. A. Horton, M. C. Marshall, H. M. Valett, and C. N. Dahm, "Spatial and temporal variation in the influence of grazing macroinvertebrates on epilithic algae in a montane stream," *Arch. für Hydrobiol.*, vol. 153, no. 1, pp. 29–54, 2001.
- [179] B. J. F. Biggs and M. E. Close, "Periphyton biomass dynamics in gravel bed rivers: the relative effects of flows and nutrients," *Freshw. Biol.*, vol. 22, no. 2, pp. 209–231, 1989.
- [180] L. Goldsborough *et al.*, "Periphyton in freshwater lakes and wetlands," *Periphyt. Ecol. Exploit. Manag.*, pp. 71–89, 2005.
- [181] D. M. DeNicola, "Periphyton responses to temperature at different ecological levels," in *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, Eds. San Diego: Academic Press Elsevier, pp. 149–181, 1996.
- [182] B. Chaessman, "Estimates of ecosystem metabolism in the La Trobe river,

- Victoria," *Mar. Freshw. Res.*, vol. 36, no. 6, pp. 873–880, 1985.
- [183] B. E. Cuker, "Competition and coexistence among the grazing snail *Lymnaea*, Chironomidae, and microcrustacea in an Arctic epilithic lacustrine community," *Ecology*, vol. 64, no. 1, pp. 10–15, 1983.
- [184] C. Cushing and E. Wolf, "Primary production in Rattlesnake Springs, a cold desert springstream," *Hydrobiologia*, vol. 114, no. 3, pp. 229–236, 1984.
- [185] D. J. Lowe and A. G. Hogg, "Tephrostratigraphy and chronology of the Kaipō Lagoon, an 11,500 year-old montane peat bog in Urewera National Park, New Zealand," *J. R. Soc. New Zeal.*, vol. 16, no. 1, pp. 25–41, 1986.
- [186] B. H. Bojsen and D. Jacobsen, "Effects of deforestation on macroinvertebrate diversity and assemblage structure in Ecuadorian Amazon streams," *Arch. für Hydrobiol.*, vol. 158, no. 3, pp. 317–342, 2003.
- [187] L. Cascallar *et al.*, "19 Periphytic algae as bioindicators of nitrogen inputs in lakes," *J. Phycol.*, vol. 39, pp. 7–8, 2003.
- [188] A. Giorgi and L. Malacalza, "Effect of an industrial discharge on water quality and periphyton structure in a pampean stream," *Environ. Monit. Assess.*, vol. 75, no. 2, pp. 107–119, 2002.
- [189] J. G. Winter and H. C. Duthie, "Effects of urbanization on water quality, periphyton and invertebrate communities in a southern Ontario stream," *Can. Resour. J.*, vol. 23, no. 3, pp. 245–257, 1998.
- [190] R. G. Wetzel, "Primary productivity of periphyton," *Nature*, vol. 197, no. 4871, pp. 1026–1027, 1963.
- [191] S. Saikia, S. Nandi, and S. Majumder, "A review on the role of nutrients in development and organization of periphyton," *J. Res. Biol.*, vol. 3, pp. 780–788, 2013.
- [192] I. Munoz, M. Real, H. Guasch, E. Navarro, and S. Sabater, "Effects of atrazine on periphyton under grazing pressure," *Aquat. Toxicol.*, vol. 55, no. 3–4, pp. 239–249, 2001.
- [193] M. Pusch, D. Fiebig, I. Brettar, H. Eisenmann, B. K. Ellis, L. A. Kaplan, M. A. Lock, M. W. Naegeli, and W. Traunspurger, "The role of micro-organisms in the ecological connectivity of running waters," *Freshw. Biol.*, vol. 40, no. 3, pp. 453–495, 1998.

Literatura

- [194] A. M. Roman and S. Sabater, "Effect of primary producers on the heterotrophic metabolism of a stream biofilm," *Freshw. Biol.*, vol. 41, no. 4, pp. 729–736, 1999.
- [195] S. L. Woodruff, W. A. House, M. E. Callow, and B. S. C. Leadbeater, "The effects of biofilms on chemical processes in surficial sediments," *Freshw. Biol.*, vol. 41, no. 1, pp. 73–89, 1999.
- [196] J. R. Nelson, J. E. Eckman, C. Y. Robertson, R. L. Marinelli, and R. A. Jahnke, "Benthic microalgal biomass and irradiance at the sea floor on the continental shelf of the South Atlantic Bight: spatial and temporal variability and storm effects," *Cont. Shelf Res.*, vol. 19, no. 4, pp. 477–505, 1999.
- [197] K. Wolfstein, F. Colijn, and R. Doerffer, "Seasonal dynamics of microphytobenthos biomass and photosynthetic characteristics in the northern German Wadden Sea, obtained by the photosynthetic light dispensation system," *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, vol. 51, no. 5, pp. 651–662, 2000.
- [198] B. H. Hill, W. T. Willingham, L. P. Parrish, and B. H. McFarland, "Periphyton community responses to elevated metal concentrations in a Rocky Mountain stream," *Hydrobiologia*, vol. 428, no. 1, pp. 161–169, 2000.
- [199] J. Vymazal, "The use of periphyton communities for nutrient removal from polluted streams," *Hydrobiologia*, vol. 166, no. 3, pp. 225–237, 1988.
- [200] W. Adey, C. Luckett, and K. Jensen, "Phosphorus removal from natural waters using controlled algal production," *Restor. Ecol.*, vol. 1, no. 1, pp. 29–39, 1993.
- [201] E. E. Gaiser, J. C. Richards, D. L. Childers, D. Lee, A. L. Edwards, L. J. Scinto, K. Jayachandran, G. B. Noe, R. D. Jones, "Cascading ecological effects of low-level phosphorus enrichment in the Florida Everglades," *J. Environ. Qual.*, vol. 34, no. 2, pp. 717–723, 2005.
- [202] B. J. Biggs and C. . Hickey, "Periphyton responses to a hydraulic gradient in a regulated river in New Zealand," *Freshw. Biol.*, vol. 32, no. 1, pp. 49–59, 1994.
- [203] F. E. Round, R. M. Crawford, and D. G. Mann, *The Diatoms: Biology and morphology of the genera*. Cambridge: Cambridge University Press, 1990.
- [204] B. E. Christensen and W. G. Characklis, "Physical and chemical properties of biofilms," in *Biofilms*, W. . Characklis and K. . Marshall, Eds. New York: Wiley,

- pp. 93–130, 1990.
- [205] D. H. Applegate and J. D. Bryers, "Effects of carbon and oxygen limitations and calcium concentrations on biofilm removal processes," *Biotechnol. Bioeng.*, vol. 37, pp. 17–25, 1991.
- [206] P. H. Nielsen, A. Jahn, and R. Palmgren, "Conceptual model for production and composition of exopolymers in biofilms," *Water Sci. Technol.*, vol. 36, no. 1, pp. 11–19, 1997.
- [207] B. E. Christensen, "The role of extracellular polysaccharides in biofilms," *J. Biotechnol.*, vol. 10, pp. 181–202, 1989.
- [208] K. E. Cooksey, "Extracellular polymers in biofilms," in *Biofilms-Science and Technology*, Dordrecht: Kluwer Academic Press, Springer, pp. 137–148, 1992.
- [209] G. J. Underwood and D. M. Paterson, "The importance of extracellular carbohydrate production by marine epipelagic diatoms," *Adv. Bot. Res.*, vol. 40, pp. 184–231, 2003.
- [210] J. E. Vermaat, "Periphyton dynamics and influencing factors," in *Periphyton: ecology, exploitation and management*, M. E. Azim, M. C. J. Verdegem, A. A. van Dam, and M. C. M. Beveridge, Eds. Wallingford: CABI, pp. 35–49, 2005.
- [211] K. D. Hoagland, A. Zlozsky, and C. G. Peterson, "The Source of algal colonizers on rock substrates in a freshwater impoundment," in *Algal biofouling*, K. D. Evans, L.V. i Hoagland, Ed. Amsterdam: Elsevier, pp. 21–39, 1986.
- [212] A. J. Horne and C. R. Goldman, *Limnology*, 2nd ed. New York: McGraw-Hill, 1994.
- [213] M. J. Cowling, T. Hodgkiess, A. C. Parr, M. J. Smith, and S. J. Marrs, "An alternative approach to antifouling based on analogues of natural processes," *Sci. Total Environ.*, vol. 258, pp. 129–137, 2000.
- [214] A. A. Van Dam, M. C. M. Beveridge, M. E. Azim, and M. C. J. Verdegem, "The potential of fish production based on periphyton," *Rev. fish Biol. Fish.*, vol. 1, pp. 1–31, 2002.
- [215] J.-F. Carrias, J.-P. Serre, T. Sime-Ngando, and C. Amblard, "Distribution, size, and bacterial colonization of pico- and nano-detrital organic particles (DOP) in two lakes of different trophic status," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 47, pp. 1202–1209, 2002.

Literatura

- [216] M. R. Casartelli and C. Ferragut, "The effects of habitat complexity on periphyton biomass accumulation and taxonomic structure during colonization," *Hydrobiologia*, vol. 807, no. 1, pp. 233–246, 2018, doi: 10.1007/s10750-017-3396-8.
- [217] H. Hillebrand and U. Sommer, "Effect of continuous nutrient enrichment on microalgae colonizing hard substrates," *Hydrobiologia*, vol. 426, pp. 185–192, 2000.
- [218] T. Ž. Pfeiffer, M. Mihaljević, F. Stević, and D. Špoljarić, "Periphytic algae colonization driven by variable environmental components in a temperate floodplain lake," *Ann. Limnol. - Int. J. Limnol.*, vol. 49, no. 3, pp. 179–190, 2013.
- [219] M. Borduqui and C. Ferragut, "Factors determining periphytic algae succession in a tropical hypereutrophic reservoir," *Hydrobiologia*, vol. v. 683, no. 1, pp. 109-122–2012 v.683 no.1, 2012, doi: 10.1007/s10750-011-0943-6.
- [220] T. Rodrigues dos Santos and C. Ferragut, "The successional phases of a periphytic algal community in a shallow tropical reservoir during the dry and rainy seasons," *Limnetica*, vol. 32, no. 2, pp. 337–352, 2013, doi: 10.23818/limn.32.26.
- [221] C. Ferragut and D. de Campos Bicudo, "Periphytic algal community adaptive strategies in N and P enriched experiments in a tropical oligotrophic reservoir," *Hydrobiologia*, vol. 646, pp. 295-309, 2010.
- [222] R. Franca, M. R. M. Lopes, and C. Ferragut, "Structural and successional variability of periphytic algal community in a Amazonian lake during the dry and rainy season (Rio Branco, Acre)," *Acta Amaz.*, vol. 41, pp. 257-266, 2011.
- [223] A. D. Steinman, "Effects of Grazers on Freshwater Benthic Algae.," in *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, Academic Press Elsevier, pp. 341–373, 1996.
- [224] T. A. Wellnitz and J. V. Ward, "Herbivory and irradiance shape periphytic architecture in a Swiss alpine stream," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 45, pp. 64–75, 2000.
- [225] B. J. F. Biggs, "Patterns in benthic algae of streams," in *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems*, R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, and R. L. Lowe, Eds. Acaemic Press, pp. 31–56, 1996.

- [226] C. G. Peterson, A. C. Weibel, N. B. Grimm, and S. G. Fisher, "Mechanisms of benthic algal recovery following spates: comparison of simulated and natural events," *Oecologia*, vol. 98, pp. 280–290, 1994.
- [227] C. G. Peterson and R. J. Stevenson, "Post-spate development of epilithic algal communities in different current environments," *Can. J. Bot.*, vol. 68, pp. 2092–2102, 1990.
- [228] A. C. Neumann, C. D. Gebelein, and T. P. Scoffin, "The composition, structure and erodability of subtidal mats, Abaco, Bahamas," *J. Sediment. Res.*, vol. 40, pp. 274–297, 1970.
- [229] R. J. Stevenson, "Benthic Algal Community Dynamics in a Stream during and after a Spate," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 9, pp. 277–288, 1990.
- [230] C. G. Peterson and N. B. Grimm, "Temporal Variation in Enrichment Effects during Periphyton Succession in a Nitrogen-Limited Desert Stream Ecosystem," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 11, pp. 20–36, 1992.
- [231] J. E. Vermaat and M. J. M. Hootsmans, "Periphyton dynamics in a temperature -light gradient," in *Lake Veluwe, a macrophyte-dominated system under eutrophication stress*, W. Van Vierssen, M. J. M. Hootsmans, and J. . Vermaat, Eds. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, pp. 193–212, 1994.
- [232] V. A. Donkor, D. H. A. K. Amewowor, and D.-P. Häder, "Effects of tropical solar radiation on the motility of filamentous cyanobacteria," *FEMS Microbiol. Ecol.*, vol. 12, pp. 143–147, 1993.
- [233] C. D. McIntire, "Some effects of current velocity on periphyton communities in laboratory streams," *Hydrobiologia*, vol. 27, pp. 559–570, 1966.
- [234] E. D. Keithan and R. L. Lowe, "Primary productivity and spatial structure of phytolithic growth in streams in the Great Smoky Mountains National Park, Tennessee," *Hydrobiologia*, vol. 123, pp. 59–67, 1985.
- [235] E. H. Stanley, R. A. Short, J. W. Harrison, R. Hall, and R. C. Wiedenfeld, "Variation in nutrient limitation of lotic and lentic algal communities in a Texas (USA) river," *Hydrobiologia*, vol. 206, pp. 61–71, 1990.
- [236] J. C. Smoot, D. E. Langworthy, M. Levy, and R. H. Findlay, "Periphyton growth on submerged artificial substrate as a predictor of phytoplankton response to nutrient enrichment," *J. Microbiol. Methods*, vol. 32, pp. 11–19, 1998.

Literatura

- [237] A. J. Rodusky, A. D. Steinman, T. L. East, B. i Sharfstein, and R. H. Meeker, "Periphyton nutrient limitation and other potential growth-controlling factors in Lake Okeechobee; U.S.A.," *Hydrobiologia*, vol. 448, pp. 27–39, 2001.
- [238] J. Soininen and K. Könönen, "Comparative study of monitoring South-Finnish rivers and streams using macroinvertebrate and benthic diatom community structure," *Aquat. Ecol.*, vol. 38, pp. 63–75, 2004.
- [239] J. Soininen, "Assessing the current related heterogeneity and diversity patterns of benthic diatom communities in a turbid and a clear water river," *Aquat. Ecol.*, vol. 38, pp. 495–501, 2005.
- [240] R. J. Stevenson and C. G. Peterson, "Variation in benthic diatom (Bacillariophyceae) immigration with habitat characteristics and cell morphology," *J. Phycol.*, vol. 25, pp. 120–129, 1989.
- [241] M. Ghosh and J. P. Gaur, "Current velocity and the establishment of stream algal periphyton communities," *Aquat. Bot.*, vol. 60, pp. 1–10, 1998.
- [242] B. Primc-Habdija, I. Habdija, and A. Plenković-Moraj, "Tufa deposition and periphyton overgrowth as factors affecting the ciliate community on travertine barriers in different current velocity conditions," *Hydrobiologia*, vol. 457, pp. 87–96, 2001.
- [243] W. K. Dodds and B. J. F. Biggs, "Water velocity attenuation by stream periphyton and macrophytes in relation to growth form and architecture," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 21, pp. 2–15, 2002.
- [244] S. Abe, K. Kiso, O. Katano, S. Yamamoto, T. Nagumo, and J. Tanaka, "Impacts of differential consumption by the grazing fish, *Plecoglossus altivelis*, on the benthic algal composition in the Chikuma River, Japan," *Phycol. Res.*, vol. 54, pp. 94–98, 2006.
- [245] S. Sabater, "Diatom communities as indicators of environmental stress in the Guadiamar River, S-W. Spain, following a major mine tailings spill," *J. Appl. Phycol.*, vol. 12, pp. 113–124, 2000.
- [246] R. G. Verb and M. L. Vis, "Periphyton Assemblages as Bioindicators of Mine-Drainage in Unglaciated Western Allegheny Plateau Lotic Systems," *Water Air Soil Pollut.*, vol. 161, pp. 227–265, 2005.
- [247] A. Cattaneo and M. C. Amireault, "How Artificial Are Artificial Substrata for Periphyton?," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 11, pp. 244–256, 1992.

- [248] R. A. Danilov and N. Ekelund, "Comparison of usefulness of three types of artificial substrata (glass, wood and plastic) when studying settlement patterns of periphyton in lakes of different trophic status," *J. Microbiol. Methods*, vol. 45, no. 3, pp. 167–170, 2001.
- [249] M. L. Tuchman and R. J. Stevenson, "Comparison of clay tile, sterilized rock, and natural substrate diatom communities in a small stream in southeastern Michigan, USA," *Hydrobiologia*, vol. 75, no. 1, pp. 73–79, 1980.
- [250] T. S. Nielsen, W. H. Funk, H. L. Gibbons, and R. M. Duffner, "A comparison of periphyton growth on artificial and natural substrates in the upper Spokane River," *Northwest Sci.*, vol. 58, no. 4, pp. 243–248, 1984.
- [251] J. D. Allan and M. Castillo, *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. Springer, 2007.
- [252] A. Poulíčková, P. Hašler, M. Lysáková, and B. Spears, "The ecology of freshwater epipellic algae: an update," *Phycologia*, vol. 47, no. 5, pp. 437–450, 2008.
- [253] J. L. Martin, *Hydro-environmental Analysis: Freshwater Environments*. Taylor & Francis Publishing, 2013.
- [254] B. P. Hunt, "Food relationships between Florida spotted gar and other organisms in the Tamiami Canal, Dade County, Florida," *Trans. Am. Fish. Soc.*, vol. 82, no. 1, pp. 13–33, 1953.
- [255] M. E. Azim, "Photosynthetic periphyton and surfaces," in *Encyclopedia of Inland Waters*, Oxford: Academic Press, pp. 181–191, 2009.
- [256] S. L. Loeb and J. E. Reuter, "The epilithic community: a five lake comparative study of community productivity, nitrogen metabolism and depth distribution of standing crop," *Verhandlungen Int. Vereinigung für Theor. und Angew. Limnol.*, vol. 21, pp. 346–352, 1981.
- [257] A. Cattaneo and J. Kalff, "Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: A study of interactions between epiphytes and their substrate," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 24, pp. 1031–1037, 1979.
- [258] J. T. Meulemans and P. J. Roos, "Structure and architecture of the periphytic community on dead reed stems in Lake Maarsseveen," *Arch. für Hydrobiol.*, vol. 103, pp. 487–502, 1985.

Literatura

- [259] B. Moss, "The Effects of Fertilization and Fish on Community Structure and Biomass of Aquatic Macrophytes and Epiphytic Algal Populations: An Ecosystem Experiment," *J. Ecol.*, vol. 64, pp. 313–342, 1976.
- [260] M. L. Bothwell, "Growth rate responses of lotic periphytic diatoms to experimental phosphorus enrichment: The influence of temperature and light," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 45, pp. 261–270, 1988.
- [261] J. Chetelat, F. R. Pick, A. Morin, and P. B. Hamilton, "Periphyton biomass and community composition in rivers of different nutrient status," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 56, pp. 560–569, 1999.
- [262] H. Hillebrand and M. Kahlert, "Effect of grazing and water column nutrient supply on biomass and nutrient content of sediment microalgae," *Aquat. Bot.*, vol. 72, pp. 143–159, 2002.
- [263] W. K. Dodds, V. H. Smith, and K. Lohman, "Nitrogen and phosphorus relationships to benthic algal biomass in temperate streams," *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, vol. 59, pp. 865–874, 2002.
- [264] R. G. Wetzel, "Gradient-dominated ecosystems: sources and regulatory functions of dissolved organic matter in freshwater ecosystems," *Hydrobiologia*, vol. 229, pp. 181–198, 1992.
- [265] R. G. Wetzel, "Microcommunities and microgradients: Linking nutrient regeneration, microbial mutualism, and high sustained aquatic primary production," *Netherlands J. Aquat. Ecol.*, vol. 27, pp. 3–9, 1993.
- [266] M. Lock, "River epilithon - a light and organic energy transducer," in *Perspectives in running water ecology*, M. Lock and D. D. Williams, Eds. New York: Plenum Press, pp. 3–40, 1981.
- [267] M. A. Lock, R. R. Wallace, J. W. Costerton, R. M. Ventullo, and S. E. Charlton, "River Epilithon: Toward a Structural-Functional Model," *Oikos*, vol. 42, pp. 10–22, 1984.
- [268] S. C. Roemer, K. D. Hoagland, and J. R. Rosowski, "Development of a freshwater periphyton community as influenced by diatom mucilages," *Can. J. Bot.*, vol. 62, pp. 1799–1813, 1984.
- [269] R. G. Wetzel, "Land-Water Interfaces: Metabolic and Limnological Regulators," *Int. Vereinigung fuer Theor. und Angew. Limnol. Verhandlungen Ivtl.*, vol. 24, pp. 6–24, 1990.

- [270] M. A. Lock, "Attached microbial communities in rivers," in *Aquatic microbiology: an ecological approach*, T. Ford, Ed. Boston: Blackwell Scientific Publications, pp. 113–138, 1993.
- [271] D. De Beer, P. Stoodley, F. Roe, and Z. Lewandowski, "Effects of biofilm structures on oxygen distribution and mass transport," *Biotechnol. Bioeng.*, vol. 43, pp. 1131–1138, 1994.
- [272] H. H. Riber and R. G. Wetzel, "Boundary-Layer and Internal Diffusion Effects on Phosphorus Fluxes in Lake Periphyton," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 32, pp. 1181–1194, 1987.
- [273] A. Skelland, *Diffusional mass transfer*. New York: Wiley, 1974.
- [274] I. Hawes and R. Smith, "Effect of localised nutrient enrichment on the shallow epilithic periphyton of oligotrophic Lake Taupo, New Zealand," *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, vol. 27, pp. 365–372, 1993.
- [275] W. V. Sobczak, "Epilithic Bacterial Responses to Variations in Algal Biomass and Labile Dissolved Organic Carbon during Biofilm Colonization," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 15, pp. 143–154, 1996.
- [276] L. J. M. Felfoldy, "Experiments on the carbonate assimilation of some unicellular algae by Ruttner's conductometric method," *Acta Biol. Hung.*, vol. 11, pp. 67–75, 1960.
- [277] G. Likens, F. H. Bormann, R. S. Pierce, J. S. Eaton, and N. M. Johnson, *Biogeochemistry of a forested ecosystem*, 2nd ed. New York: Springer-Verlag, 1977.
- [278] P. D. Chapin, J.D. i Uttormark, "Atmospheric contributions of nitrogen and phosphorus," *Tech. Rep. Wis-Wrc*, vol. 73, pp. 1–35, 1973.
- [279] A. Riddolls, "Aspects of nitrogen fixation in Lough Neagh. II. Competition between *Aphanizomenon flos-aquae*, *Oscillatoria redekei* and *Oscillatoria agardhii*," *Freshw. Biol.*, vol. 15, pp. 299–306, 1985.
- [280] G. E. Fogg, "Nitrogen fixation," in *Algal physiology and biochemistry*, W. D. P. Stewart, Ed. Oxford: University of California Press, pp. 560–582, 1974.
- [281] J. Shapiro, "Chemical and Biological Studies on the Yellow Organic Acids of Lake Water," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 2, pp. 161–179, 1957.
- [282] J. R. Webster and B. C. Patten, "Effects of Watershed Perturbation on Stream

- Potassium and Calcium Dynamics," *Ecol. Monogr.*, vol. 49, pp. 51–72, 1979.
- [283] J. D. Newbold, R. V. O'Neill, J. W. Elwood, and W. V. Winkle, "Nutrient Spiralling in Streams: Implications for Nutrient Limitation and Invertebrate Activity," *Am. Nat.*, vol. 120, pp. 628–652, 1982.
- [284] J. D. Newbold, "Cycles and spiral of nutrients," in *The Rivers Handbook, Vol. I, Hydrological and Ecological Principles*, P. Calow and G. E. Petts, Eds. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 79–408, 1992.
- [285] H. L. Golterman, C. C. Bakels, and J. J. Jakobs-Mogelin, "Availability of mud phosphates for the growth of algae," *Verhandlungen Int. Vereinigung fur Theor. und Angew. Limnol.*, vol. 17, pp. 467–479, 1969.
- [286] F. H. Rigler, "A tracer study of the phosphorus cycle in lake water," *Ecology*, vol. 37, pp. 550–562, 1956.
- [287] C. Nalewajko and D. R. S. Lean, "Growth and excretion in planctonic algae and bacteria," *J. Phycol.*, vol. 8, pp. 361–366, 1972.
- [288] Devai, I., L. Felföldy, I. Wittner, and S. Plosz, "Detection of phosphine: new aspects of the phosphorus cycle in the hydrosphere," *Nature*, vol. 333, pp. 343–345, 1988.
- [289] G. Gassmann and E. Schorn, "Phosphine from Harbor surface sediments," *Naturwissenschaften*, vol. 80, pp. 78–80, 1993.
- [290] D. Glindemann, U. Stottmeister, and A. Bergmann, "Free phosphine from the anaerobic biosphere," *Environ. Sci. Pollut. Res.*, vol. 3, pp. 17–19, 1996.
- [291] G. Gassmann, "Phosphine in the fluvial and marine hydrosphere," *Mar. Chem.*, vol. 45, pp. 197–205, 1994.
- [292] R. W. Eppley and W. H. Thomas, "Comparison of half-saturation constants for growth and nitrate uptake of marine phytoplankton," *J. Phycol.*, vol. 5, pp. 375–379, 1969.
- [293] I. J. Gotham and G.-Y. Rhee, "Comparative kinetic studies of phosphate-limited growth and phosphate uptake in phytoplankton in continuous culture," *J. Phycol.*, vol. 17, pp. 257–265, 1981.
- [294] G. W. Fuhs, S. D. Demmerle, E. Canelli, and M. Chen, "Characterization of phosphorus-limited plankton algae," in *American society of limnology and oceanography special symposia. Presented at the American society of*

- limnology and oceanography special symposia*, pp. 113–133, 1972.
- [295] M. R. Droop, "The nutrient status of algal cells in continuous culture," *J. Mar. Biol. Assoc. United Kingdom*, vol. 54, pp. 825–855, 1974.
- [296] D. Tilman and S. S. Kilham, "Phosphate and silicate growth and uptake kinetics of the diatoms *Asterionella formosa* and *Cyclotella meneghiniana* in batch and semicontinuous culture," *J. Phycol.*, vol. 12, pp. 375–383, 1976.
- [297] D. Eminson and B. Moss, "The composition and ecology of periphyton communities in freshwaters - 1 The influence of host type and external environment on community composition," *Br. Phycol. J.*, vol. 15, pp. 429–446, 1980.
- [298] R. E. Moeller, J. M. Burkholder, and R. . Wetzel, "Significance of sedimentary phosphorus to a rooted submersed macrophyte (*Najas flexilis* (Willd.) Rostk. and Schmidt) and its algal epiphytes," *Aquat. Bot.*, vol. 32, pp. 261–281, 1988.
- [299] A. Cattaneo and M. C. Amireault, "How artificial are artificial substrata for periphyton?," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 1, no. 2, pp. 244–256, 1992.
- [300] S. D. Brown and A. P. Austin, "Diatom Succession and Interaction in Littoral Periphyton and Plankton," *Hydrobiologia*, vol. 43, pp. 333–356, 1973.
- [301] G. A. Lamberti and V. Resh, "Comparability of introduced tiles and natural substrates for sampling lotic bacteria, algae and macro invertebrates," *Freshw. Biol.*, vol. 15, pp. 21–30, 1985.
- [302] T. Kairesalo and I. Koskimies, "Grazing by oligochaetes and snails on epiphytes," *Freshw. Biol.*, vol. 17, pp. 317–324, 1987.
- [303] D. W. Bowker, M. T. Wareham, and M. A. Learner, "The ingestion and assimilation of algae by *Nais elinguis* (Oligochaeta: Naididae)," *Oecologia*, vol. 67, pp. 282–285, 1985.
- [304] P. V. McCormick, "Lotic Protistan Herbivore Selectivity and Its Potential Impact on Benthic Algal Assemblages," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 10, pp. 238–250, 1991.
- [305] O. J. Necchi, C. C. Z. Branco, and L. H. Z. Branco, "Distribution of stream macroalgae in São Paulo State, southeastern Brazil," *Arch. Hydrobiol. Suppl. Algol. Stud.*, vol. 97, pp. 43–45, 2000.
- [306] R. G. Sheath and J. Hambrook, "Mechanical adaptations to flow in freshwater

- red algae," *J. Phycol.*, vol. 24, pp. 107–111, 1988.
- [307] R. G. Sheath and M. L. Vis, *Biogeography of freshwater algae*. Chichester: John Wiley and Sons, 2013.
- [308] B. A. Whitton, *Ecology of European Rivers*. Oxford: Blackwell Scientific, 1984.
- [309] D. M. John, B. A. Whitton, and A. J. Brook, *The Freshwater Algal Flora of the British Isles: An Identification Guide to Freshwater and Terrestrial Algae*, 2nd ed. Cambridge University Press, 2011.
- [310] N. Abdelahad, R. Bolpagni, and G. J. Lasinio, "Distribution, morphology and ecological niche of *Batrachospermum* and *Sheathia* species (Batrachospermales, Rhodophyta) in the fontanili of the Po plain (northern Italy)," *Eur. J. Phycol.*, vol. 50, pp. 318–329, 2015.
- [311] A. Rybak, A. Czerwoniec, M. Gąbka, and B. Messyasz, "*Ulva flexuosa* (Ulvaceae, Chlorophyta) inhabiting inland aquatic ecosystems: molecular, morphological and ecological discrimination of subspecies," *Eur. J. Phycol.*, vol. 49, no. 4, pp. 471–485, Oct. 2014, doi: 10.1080/09670262.2014.976662.
- [312] K. M. Müller, K. M. Cole, and R. G. Sheath, "Systematics of *Bangia* (Bangiales, Rhodophyta) in North America. II. Biogeographical trends in karyology: chromosome numbers and linkage with gene sequence phylogenetic trees," *Phycologia*, vol. 42, no. 3, pp. 209–219, 2003.
- [313] D. W. Lam, M. E. García-Fernández, M. Aboal, and M. L. Vis, "*Polysiphonia subtilissima* (Ceramiales, Rhodophyta) from freshwater habitats in North America and Europe is confirmed as conspecific with marine collections," *Phycologia*, vol. 52, no. 2, pp. 156–160, 2013.
- [314] R. G. Sheath, M. L. Vis, J. A. Hambrook, and K. M. Cole, "Tundra stream macroalgae of North America: composition, distribution and physiological adaptations," in *Biogeography of Freshwater Algae*, J. Kristiansen, Ed. Kluwer Academic Publishers, pp. 67–82, 1996.
- [315] R. G. Sheath, P. B. Hamilton, J. A. Hambrook, and K. M. Cole, "Stream macroalgae of the eastern boreal forest region of North America," *Can. J. Bot.*, vol. 67, no. 12, pp. 3353–3362, 1989.
- [316] R. G. Sheath and J. M. Burkholder, "Characteristics of softwater streams in Rhode Island II. Composition and seasonal dynamics of macroalgal communities," *Hydrobiologia*, vol. 128, no. 2, pp. 109–118, 1985, doi:

10.1007/BF00008730.

- [317] B. J. F. Biggs, R. J. Stevenson, and R. L. Lowe, "A habitat matrix conceptual model of periphyton," *Arch. fur Hydrobiol.*, vol. 143, pp. 21–56, 1998.
- [318] J. P. Grime, "Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory," *Am. Nat.*, vol. 111, no. 982, pp. 1169–1194, 1977, [Online]. Available: <http://www.jstor.org/stable/2460262>.
- [319] A. D. Steinman, P. J. Mulholland, and W. R. Hill, "Functional Responses Associated with Growth Form in Stream Algae," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 11, no. 2, pp. 229–243, 1992, doi: 10.2307/1467388.
- [320] V. M. Algarte, N. S. Siqueira, and L. Rodrigues, "Desiccation and recovery of periphyton biomass and density in a subtropical lentic ecosystem," *Acta Sci. Biol. Sci.*, vol. 35, pp. 311–318, 2013.
- [321] A. N. I. Bautista and O. J. Necchi, "Photoacclimation in three species of red algae," *Brazilian J. Plant Physiol.*, vol. 19, pp. 23–34, 2007.
- [322] A. Sobczyk, G. Schyns, N. Tandeau de Marsac, and J. Houmard, "Transduction of the light signal during complementary chromatic adaptation in the cyanobacterium *Calothrix* sp. PCC 7601: DNA-binding proteins and modulation by phosphorylation," *EMBO J.*, vol. 12, no. 3, pp. 997–1004, Mar. 1993, [Online]. Available: <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/8458347>.
- [323] A. F. Tonetto, C. C. Z. Branco, and C. K. Peres, "Effects of irradiance and spectral composition on the establishment of macroalgae in streams in southern Brazil," *Int. J. Phycol.*, vol. 48, pp. 363–370, 2012.
- [324] M. DeNicola and K. D. Hoagland, "Effects of Solar Spectral Irradiance (Visible to UV) on a Prairie Stream Epilithic Community," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 15, no. 2, pp. 155–169, 1996.
- [325] T. Fenchel and B. J. Finlay, "The Ubiquity of Small Species: Patterns of Local and Global Diversity," *Bioscience*, vol. 54, no. 8, pp. 777–784, 2004.
- [326] D. A. Caron and P. D. Countway, "Hypotheses on the role of the protistan rare biosphere in a changing world," *Aquat. Microb. Ecol.*, vol. 57, no. 3, pp. 227–238, 2009, [Online]. Available: <https://www.int-res.com/abstracts/ame/v57/n3/p227-238/>.

- [327] B. J. Finlay, "Global dispersal of free-living microbial eukaryote species.," *Science*, vol. 296, no. 5570, pp. 1061–1063, 2002.
- [328] D. A. Casamatta, M. L. Vis, and R. G. Sheath, "Cryptic species in cyanobacterial systematics: a case study of *Phormidium retzii* (Oscillatoriales) using RAPD molecular markers and 16S rDNA sequence data," *Aquat. Bot.*, vol. 77, no. 4, pp. 295–309, 2003, doi: <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.08.005>.
- [329] R. Stancheva, J. D. Hall, R. M. McCourt, and R. G. Sheath, "Identity and phylogenetic placement of *Spirogyra* species (Zygnematophyceae, Charophyta) from California streams and elsewhere(1).," *J. Phycol.*, vol. 49, no. 3, pp. 588–607, 2013.
- [330] P. F. M. Coesel and L. Krienitz, "Diversity and geographic distribution of desmids and other coccoid green algae," *Biodivers. Conserv.*, vol. 17, no. 2, pp. 381–392, 2008, doi: 10.1007/s10531-007-9256-5.
- [331] J. P. Kociolek and S. A. Spaulding, "Freshwater diatom biogeography," *Nov. Hedwigia*, vol. 71, pp. 223–241, 2000.
- [332] J. L. Moreno, M. Aboal, and L. Monteagudo, "On the presence of *Nostochopsis lobata* Wood ex Bornet et Flahault in Spain: morphological, ecological and biogeographical aspects," *Nov. Hedwigia*, vol. 95, no. 3–4, pp. 373–390, 2012, doi: 10.1127/0029-5035/2012/0052.
- [333] F. Rimet, "Recent views on river pollution and diatoms," *Hydrobiologia*, vol. 683, no. 1, pp. 1–24, 2012, doi: 10.1007/s10750-011-0949-0.
- [334] M. Potapova and D. F. Charles, "Distribution of benthic diatoms in U.S. rivers in relation to conductivity and ionic composition," *Freshw. Biol.*, vol. 18, no. 8, pp. 1311–1328., 2003.
- [335] J. Kristiansen, "Dispersal of freshwater algae—a review," *Hydrobiologia*, vol. 336, pp. 151–157, 1996.
- [336] N. Koletić, A. Rimac, A. Alegro, J. Lajtner, N. Vuković, and V. Šegota, "Dynamics of epizoic populations of *Thorea hispida* (Thore) Desvaux (Thoreaceae, Rhodophyta) on aquatic gastropods in the carbonate stream in Croatia," *Nov. Hedwigia*, vol. 109, pp. 1–15, 2019.
- [337] R. E., "Methodological aspects and perspectives of the use of periphyton for monitoring and protecting rivers," in *The use of algae for monitoring rivers*, B. A. Whitton and G. R. Friedrich, Eds. Innsbruck: Inst Bot Univ Innsbruck, pp.

- 9–16, 1991.
- [338] M. Cantonati, E. Rott, D. Spitale, N. Angeli, and J. Komárek, "Are benthic algae related to spring types?," *Freshw. Sci.*, vol. 31, no. 2, pp. 481–498, 2012.
- [339] C. S. Reynolds and J-P. Descy, "The production, biomass and structure of phytoplankton in large rivers," *Large Rivers*, vol. 10, no. 1–4, pp. 161–187, 1996, doi: 10.1127/lr/10/1996/161.
- [340] I. Stanković, T. Vlahović, M. Gligora Udovič, G. Várbíró, and G. Borics, "Phytoplankton functional and morpho-functional approach in large floodplain rivers ," *Hydrobiologia* , vol. 698, no. 1. pp. 217–231, 2012, doi: 10.1007/s10750-012-1148-3 .
- [341] O. Zacharias, "Das Potamoplankton," *Zool. Anzeiger Leipzig*, vol. 21, pp. 41–48, 1898.
- [342] A. Poulíčková, J. Špačková, M. G. Kelly, M. Duchoslav, and D. G. Mann, "Ecological variation within Sellaphora species complexes (Bacillariophyceae): specialists or generalists?," *Hydrobiologia*, vol. 614, pp. 373–386, 2008.
- [343] I. G. Droppo, N. Ross, M. Skafel, and S. N. Liss, "Biostabilization of cohesive sediment beds in a freshwater wave-dominated environment," *Limnol. Oceanogr.*, vol. 52, pp. 577–589, 2007.
- [344] W. K. Dodds, "The role of periphyton in phosphorus retention in shallow freshwater aquatic systems," *J. Phycol.*, vol. 39, pp. 840–849, 2003.
- [345] W. K. Dodds, B. J. F. Biggs, and R. L. Lowe, "Photosynthesis-irradiance patterns in benthic microalgae: variations as a function of assemblage thickness and community structure," *J. Phycol.*, vol. 35, pp. 42–53, 1999.
- [346] P. S. Giller and B. Malmqvist, *The biology of streams and rivers*. Oxford: Oxford University Press, 1999.
- [347] R. J. Stevenson, M. Bothwell, R. Lowe, and J. H. Thorp, *Algal ecology: freshwater benthic ecosystem*. Academic Press, 1996.
- [348] J. P. Smol and E. F. Stoermer, *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences*, 2nd ed. Cambridge: Cambridge University Press, 2010.
- [349] J. D. Wehr, R. G. Sheath, and J. P. Kociolek, *Freshwater Algae of North America: Ecology and Classification*. Elsevier, 2015.

- [350] M. G. Kelly *et al.*, "Recommendations for the routine sampling of diatoms for water quality assessments in Europe," *J. Appl. Phycol.*, vol. 10, no. 2, p. 215, 1998, doi: 10.1023/A:1008033201227.
- [351] M. J. Feio, S. F. P. Almeida, S. C. Craveiro, and A. J. Calado, "Diatoms and macroinvertebrates provide consistent and complementary information on environmental quality," *Fundam. Appl. Limnol.*, vol. 169, no. 3, pp. 247–258, 2007, doi: 10.1127/1863-9135/2007/0169-0247.
- [352] R. J. Stevenson, Y. Pan, K. M. Manoylov, C. A. Parker, D. P. Larsen, and A. T. Herlihy, "Development of diatom indicators of ecological conditions for streams of the western US," *J. North Am. Benthol. Soc.*, vol. 27, no. 4, pp. 1000–1016, 2008, doi: 10.1899/08-040.1.
- [353] M. Kelly, "The semiotics of slime: visual representation of phytobenthos as an aid to understanding ecological status," *Freshw. Rev.*, vol. 5, pp. 105–119, 2012.
- [354] S. Poikane, M. Kelly, and M. Cantonati, "Benthic algal assessment of ecological status in European lakes and rivers: Challenges and opportunities," *Sci. Total Environ.*, vol. 568, pp. 603–613, 2016, doi: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.02.027>.
- [355] E. Commission, "Directive of the European Parliament and of the Council 2000/60/EC establishing a framework for Community action in the field of water policy," 2000. [Online] Available: http://europa.eu/legislation_summaries/agriculture/environment/l28002b_en.htm.
- [356] S. Poikane, N. Zampoukas, A. Borja, S. P. Davies, W. van de Bund, and S. Birk, "Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union: Lessons learned and way forward," *Environ. Sci. Policy*, vol. 44, pp. 237–246, 2014, doi: <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2014.08.006>.
- [357] S. Birk, N. J. Willby, M. G. Kelly, W. Bonne, A. Borja, S. Poikane, W. Van de Bund, "Intercalibrating classifications of ecological status: Europe's quest for common management objectives for aquatic ecosystems," *Sci. Total Environ.*, vol. 454–455, pp. 490–499, 2013, doi: 10.1016/j.scitotenv.2013.03.037.
- [358] P. Žutinić, A. Kulaš, Z. Levkov, M. Šušnjara, S. Orlić, S. Kukić, G. Goreta, M. G. Udovič, "Ecological status assessment using periphytic diatom communities

- case study Krka River," *Maced. J. Ecol. Environ.*, vol. 22, pp. 29–44, 2020.
- [359] A. Pasztaleniec, "Phytoplankton in the ecological status assessment of European lakes – advantages and constraints," *Environ. Prot. Nat. Resour. J. Inst. Environ. Prot. Res. Institute.*, vol. 27, no. 1, pp. 26–36, 2016, doi: <https://doi.org/10.1515/oszn-2016-0004>.
- [360] S. B. Bricker, C. G. Clement, D. E. Pirhalla, S. P. Orlando, and D. R. G. Farrow, "National estuarine eutrophication assessment: effects of nutrient enrichment in the nation's estuaries," 1999.
- [361] S. Thunmark, *Zur soziologie des süßwasserplanktons: eine methodologisch-ökologische Studie*. Lund: Gleerupska Universitetsbokhandeln, 1945.
- [362] G. Nygaard, *Studies on some Danish Ponds and Lakes. part II. The quotient hypothesis and some new or little known phytoplankton organisms*. Copenhagen: Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter, 1949.
- [363] P. Heinonen, "Quantity and composition of phytoplankton in Finnish inland waters," Helsinki, 1980. [Online]. Available: <https://helda.helsinki.fi/handle/10138/30308>.
- [364] G. Rosen, "Phytoplankton indicators and their relations to certain chemical and physical factors," *Limnologica*, vol. 13, pp. 236–290, 1981.
- [365] C. E. Shannon and W. Weaver, *The mathematical theory of communication*. Urbana, Illinois: University of Illinois Press, 1949.
- [366] E. H. Simpson, "Measurement of Diversity," *Nature*, vol. 163, no. 4148, p. 688, 1949, doi: 10.1038/163688a0.
- [367] OECD, "Eutrophication of waters: monitoring, assessment and control," 1982.