

A biológia számos terén azonban a „miért”-ig el sem jutva, a kutatás megtorpan a „faj” ill. a „sok” valamilyen szintű kezelésén. A vizsgált objektum méretével fordított arányban nő a bizonytalanság: a makroszkópikus világban a fajok számbavétele (többé-kevésbé) megoldottnak tekinthető, a mikrovilágban ez egyre bonyolultabbnak tűnik. Addig amíg a klasszikus morfológiai eszköztárral, a fénymikroszkóp nyújtotta felbontással, a körülöttünk lévő mikroszkópikus világot lassan leírtnak tekinthetnénk, a 21. század genetikai vizsgálatainak eredményei alapjaiban szabják át rendszertani mintázatokat (pl. Keeling 2004).

A munkatervemnek megfelelően elsősorban a nem-planktonikus kovaalgák előfordulásait vizsgáltam, mohákhoz (ún. briofita diatómák), és békalencsékhez kötődően, valamint makroszkópikus méretű algagyepékben. Külön figyelmet fordítottam a savanyú (7 pH érték alatti) élőhelyek diatómáira, mivel ezek kutatása hazánkban mellőzött, illetve ritka előfordulásuk miatt a rutin vizsgálatokból általában kiszorulnak. Juhász-Nagy Pált idézve algapopulációk koegzisztenciális mintázatait vizsgálva adatokat gyűjtöttem, a térbeli mintázatra (szünmorfológia), időbeli mintázatra (szündinamika) valamint az ismétlődő koegzisztenciális egységekre (szüntaxonómia).

- Briofita diatómák vizsgálata során a magyar flórára 6 új diatómát találtam:

Ezek az adatok, fotódokumentáltan nyomtatásban megjelentek (Buczko 2005).

- Ugyancsak az ország flórájára új adat a *Diademesis brekkaenoides* (W. Bock) Moser, Lange-Bertalot et Metzeltin. A 117 m mély Kiskőhádi zsombolyban, a felszín alatt mintegy tíz méterrel ez az aerophyta faj nagy tömegben gyűjthető (Buczkó 2003). Bock 1963-ban írta le a fajt az Alpokból, és újabb adata azóta nem került publikálásra. A Kiskőhádi zsombolyban élő

populáció a faj második adata a világon. Azóta egy újabb előfordulásáról tudunk, az ausztriai Graz közelében lévő "Schüsserlbrunn"-ból. (Reichart 2004).

- Az algagyepekben és Lemna fajok között élő diatómák között florisztikai ritkaság nem került elő. Említést csak a *Cocconeis placentula* var. *klinoraphis* érdemel, amely több hazai vizünkéből ismert, de általában nem túl gyakori. A békalencse között azonban relatív gyakorisága 2003-ban megközelítette a 60 %-ot.

- A magyarországi lápokon szerzett tapasztalatokat alkalmazva lehetőség nyílt az erdélyi Szent Anna tó florisztikai, palaeolimnológiai vizsgálatára. Ennek során, egy 4 méteres fúrás feldolgozása során 73 diatómataxont határoztunk meg, amelyek közül Caraus 2002-es munkájával összehasonlítva 25 (!) új Románia flórájára. Ezek a következők:

*Aulacoseira crassipunctata* Krammer 1991, *Eunotia groenlandica* (Grunow) Lange-Bertalot & Nörpel-Schempp 1998?, *Eunotia jemtlandica* (Font) Berg. 1939, *Eunotia rhomboidea* Hustedt 1950, *Eunotia steineckeii* Petersen 1950, *Achnanthes* cf. *buccola* Cholnoky 1966, *Achnanthes acidoclinata* Lange-Bertalot 1996, *Neidium alpinum* Hustedt 1943, *Navicula leptostriata* Jorgensen 1948, *Kobayasiella pseudosubtilissima* (Manguin) Lange-Bertalot & Reichardt 1999, *Kobayasiella parasubtilissima* (Kobayasi & Nagumo) Lange-Bertalot 1999, *Luticola acidoclinata* Lange-Bertalot 1996, *Luticola mitigata* (Hust.) Mann 1990, *Muelleria gibbula* (Cleve) S.A. Spaulding et Stoermer 1997, *Stauroneis gracillima* Hustedt 1943, *Diploneis minuta* Petersen 1928, *Cymbella gaeumannii* Meister 1934, *Gomphonema parvulus* (Lange-Bertalot & Reichart) Lange-Bertalot & Reichart 1996, *Chamaepinnularia rhombelliptica* Lange-Bertalot 1996, *Pinnularia mareifalana* Krammer 2000, *Pinnularia subanglica* Krammer 2000, *Pinnularia sinistra* Krammer 1992, *Pinnularia nodosa* cf. var. *pseudogracillima* Mayer, *Pinnularia macilenta* Ehrenberg 1856, *Pinnularia rhombarea* Krammer 1998.

A Szent Anna tó teljes holocén flórájáról részletes fotódokumentáció készült, az eredményeket eddig még nem publikáltuk, az adatok kézirat formájában hozzáférhetőek.

Fontos megjegyezni, hogy az új fajok egy része 1990 után került leírásra ill. új nemzetségbe való átsorolásra, de még így is meglepően magas a román flórára új fajok száma a fajszegény flórához képest. Összehasonlításként: a Balatonból 385 taxont vettünk számba, 17 fúrás anyagából. Annak ellenére, hogy a Balatonban az egyes fúrások felbontása sokkal durvább volt (a Balatonban bizonyos fúrásoknál csak 20 cm-ként történt a határozás, a Szent Anna tóban 4-8 cm-ként), még így is minden fúrásban magasabb volt a balatoni fajszám: átlag 142, szórás 32,6 (Buczkó és mtsai 2005). E pályázat keretein belül készült el az a publikáció ami összegyűjtötte a MÁFI által végzett fúrásokban előforduló diatómákat a Balatonból. Ez az adatbázis lehetővé teszi a Balaton fejlődéstörténetének pontosítását a diatómák alapján.

A fenti adatok arra utalnak, hogy a Szent Anna tó florisztikai szempontból is egyedülálló, ritka természeti érték.

-Egy, a tudományra új faj is leírásra került a Szent Anna tóból *Kobayasiella elongata* Buczkó et Wojtal néven (Buczkó & Wojtal 2006)

## **Briófita diatómák**

(publikált eredmények)

Első lépésként összegyűjtöttem a magyarországi lápokról közölt, mohákhoz kötöten élő diatómák előfordulási adatait. Uherkovich, Halász, Stollmayer-Boncz, Vízkelety, Palik és Borics publikációi alapján (Buczkó 2003). A lista 121 taxont tartalmaz. Ez a szám azonban fenntartással kezelendő, egyrészt a szinonímok miatt, másrészt az utóbbi években történt a "fajrobbanás" miatt. A kovaalgáknál - elsősorban Horst Lange-Bertalot és Ditmar Metzeltin

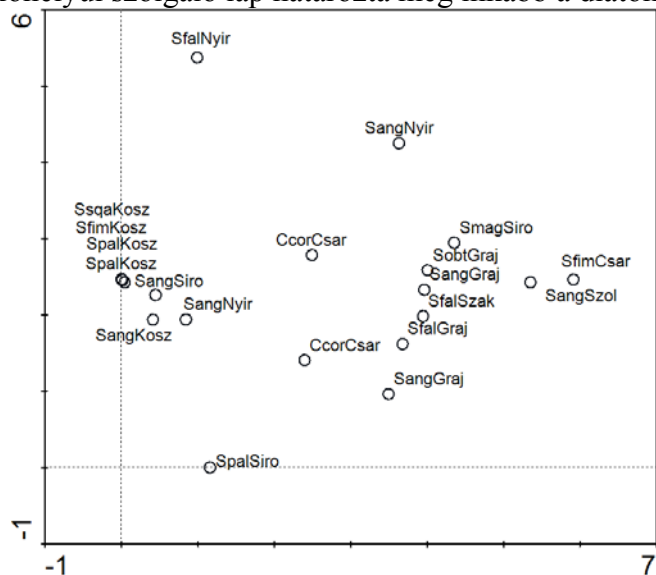
valamint szeszótársaik munkásságának köszönhetően - a leírt fajok száma nagy ütemben nő. Jó példa erre pl. a *Navicula subtilissima*-ként ismert faj esete, amely a magyarországi lápoknak is konstans diatómája. 1996-ban *Kobayasia* néven külön nemzetséget állítottak fel ezeknek a finoman strukturált gracilis diatómáknak. Később, a nemzetségnév érvénytelen volta miatt 1999-ben *Kobayasiella*-ra változott a nemzetségnév, és 2004-ben már 19 fajt (köztük 7 európaít) soroltak ide. Saját vizsgálataink alapján is egyértelmű, hogy a *Navicula subtilissima* néven közölt kovaalgák között több, hasonló faj különíthető el, pl. a siroki Nyírjes tavon. Hazánk flórájának megismeréséhez szükség van a helyek újbóli vizsgálatára.

A briofita diatómák megismeréséhez 11 hazai lápon élő (Bábtava, Nyíres tó, Nagy-Mohos-láp, Kis-Mohos-tó, Nyírjes-tó, Kőszeg Nagyláp, Fekete-tó, Ördög-tó, Grajka-patak, Szakonyfalvi-patak, Felsőszőlőnk), 13 különböző tőzegmohafaj diatómáit határoztam meg. Összesen 48 mintát dolgoztam fel, oly módon, hogy Szurdoki Erzsébet gyűjtéseiből, az általa meghatározott mohafajokat ioncserélt vízben feláztatva lemostam róluk az algákat. Az így nyert vizes mintát hidrogénperoxiddal roncsoltam, majd a szokásos mosások után ZRAX műgyantába (törésmutatója 1,7) ágyaztam, ahol a minta sűrűsége lehetővé tette 400 diatómavázlat számoltam meg. Becsültem a taxonok relatív gyakoriságát.

97 diatóma láponkénti előfordulásáról számoltam be.

Közülük - az irodalommal összehasonlítva - a *Pinnularia subcapitata* var. *elongata*, az *Adlafia bryophila*, valamint a *Pinnularia stomatophora* tekinthető egyértelműen briofita diatómának (sfagnofil fajnak).

Arra a kérdésre, hogy vajon az élőhely vagy a szubsztrátul szolgáló mohafaj van-e nagyobb befolyással a diatómákra, detrendelt korrespondencia analízist (DCA) végeztünk. DCA analízis eredménye szerint a különböző mohafajokon élő diatómák nem mutattak elválást, az élőhelyül szolgáló láp határozta meg inkább a diatómavegetációt.



1. ábra: A tőzegmoha fajokon élő diatómák relatív gyakoriságának DCA analízise. Az első négy karakter a mohanevét kódolja, míg a második 4 karakter az láp megnevezése. Az ábrán látható, hogy az elválás inkább a lápok szerint, nem a mohafajok alapján történt.

Egyedül a *Sphagnum fallax* moha két különböző élőhelyén találtam olyan szüntaxonómiailag érdekes közösséget, amely meglepően azonos és ritka fajokból áll, ezek a következők: *Chamaepinnularia mediocris*, *Eunotia exigua*, *Adlafia bryophila*, *Eunotia lapponica*,

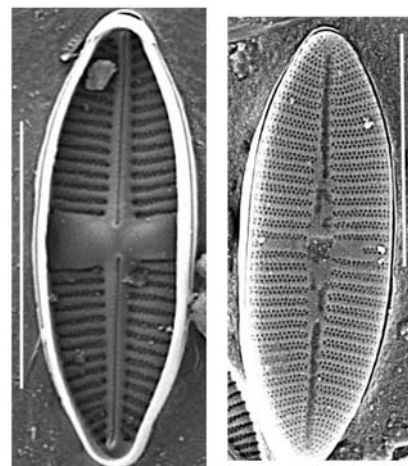
*Frustulia crassinervia*, és a *Pinnularia subcapitata* var. *elongata*. Valamennyi faj ritka a magyar flórában. Együttes előfordulásuk véletlenszerűen nem várható.

### Lemnaceae fajokhoz kötött diatómák

(még publikására váró anyag)

A szigetközi monitoring vizsgálatok során a békalencsével benőtt vízfelszínek évtizedes vizsgálata során bebizonyosodott, hogy a békalencséhez kötődően jellegzetes diatómaközösség alakul ki a sűrűn benőtt, árnyékolt vízben.

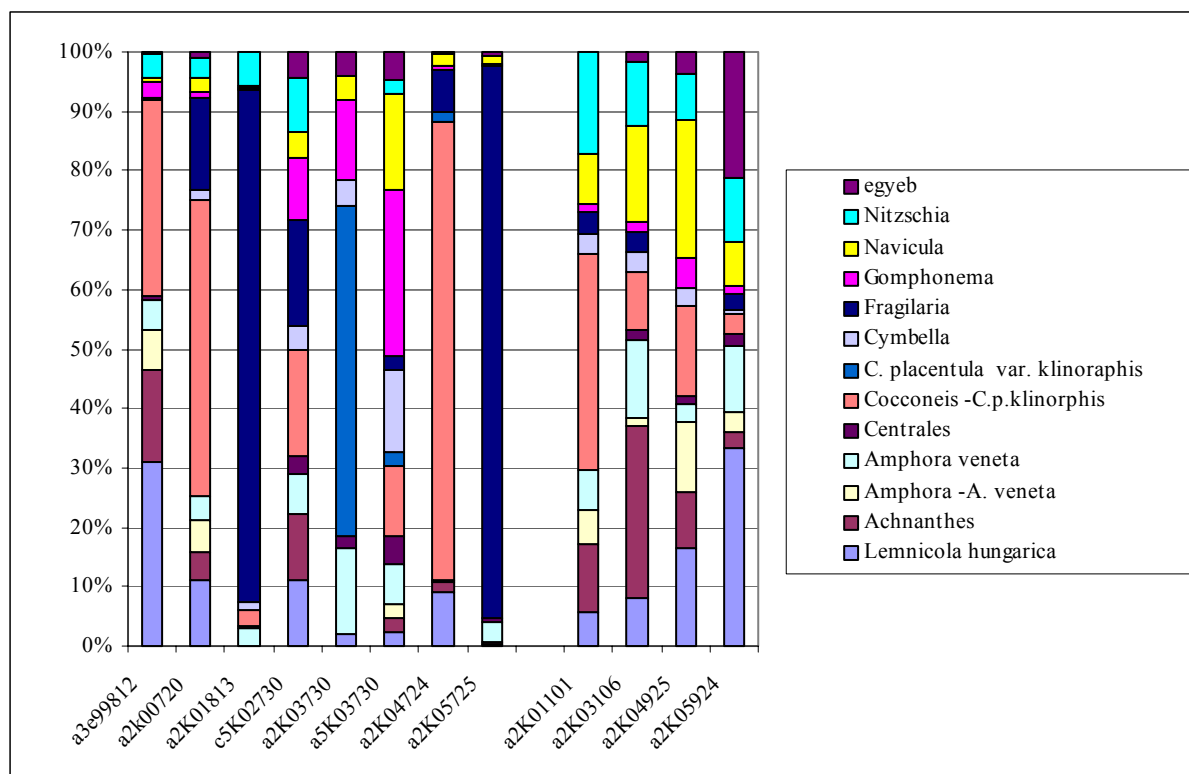
A közösség karakterisztikus faja a *Lemnicola hungarica*.



2. ábra: *Lemnicola hungarica*

Külön érdekessége a fajnak, hogy a Balatonból írta le Grunow, 1863-ban *Achnantheidium hungaricum* néven. 1999-ban Round és Basson önálló nemzetség rangra emelte. A jellemző élőhelyhez kötött faj a Lemnicola nemzetségbe került, amelynek egyetlen tagja a *Lemnicola hungarica*. Az eutróf vizekben közönséges, a szennyezéseket jól tűrő faj jelenleg terjedőben van a világon.

Pályázatomban arra kerestem választ, hogy milyen fajok fordulnak elő a békalencséhez kötötten.



3. ábra. A békalencséhez kötötten élő diatómafajok a Szigetközben 1999 és 2005 között.

Az x tengelyen szereplő kódok a gyűjtés helyére utalnak (a=ásványrárói c=cikolaszigeti ágrendszer). K a békalencsét jelenti. A következő 2 szám az évszám: 99-05 vagyis 1999 és 2005 között változik. A 6. karakter a gyűjtés hónapja értelemsszerűen, ill. az 1 októbert jelöl, az utolsó 2 számjegy a gyűjtés napja. Az ábra bal oldalán a nyári, a jobb oldalon az őszi mintavétel során gyűjtött mintákban talált diatómák relatív gyakoriságai láthatóak.

A közönséges és konstans bevonatlakó diatómák mellett (*Achnanthes minutissima*, *Cocconeis placentula*, *Nitzschia fonticola* mellett említést érdemel az *Amphora veneta* jelentős és konstans jelenléte. Az algagyepekre jellemző kovaalga valószínűleg jól tűri az árnyékolást, ezért képes mind a gyepekben mind a békalencse alatt nagyobb populációkat alkotni. Köveken, más vízi makrofitonokon előfordulása szórványos.

A *Fragilaria* fajok (elsősorban a *F. capucina* és változatai, *gracilis*, *mesolepta*, *rumpens*) ugyancsak jól tűrik az árnyékolást, a Szigetközben a felszín alatt egy, másfél méterrel gyakoriak. A békalencse körüli vízben, - itt természetesen a levegő-vízfelszín határán - ugyancsak nagy tömegben találhatók, akár 90 %-t meghaladó arányban. Ha több a *Fragilaria* a *Lemnicola* visszaszorul, amint az a 2003-as és 2005-ös nyári mintáknál megfigyelhető. Érdekes, hogy a kozmopolita, gyakori bevonatalakító fajok, annak ellenére, hogy a békalencse nem kínál ideális alzatot a tapadásukhoz, mégis jelentős az arányban képviseltetik magukat a közösségben.

A másik megválaszolandó kérdés, hogy vajon a Lemnaceae fajokon belül mutat-e preferenciát a *Lemnicola*, vagyis a különböző békalencsék között tesz-e különbséget. Saját gyűjtéseim feldolgozása kiderült, hogy a békalencsék vegyes állományokban találhatók, vagyis különböző fajok annyira keverten fordulnak elő, hogy ezekben fajpreferencia nem vizsgálható. Ekkor az MTM Növénytarában kerestem összehasonlítható anyagot. A Kárpát-medencében gyűjtött anyagok ugyancsak kevertek voltak, ehhez a kérdésfeltevéshez nem használhatóak. Végül Herbarium Generale gyűjtéseit vettem számba. A választás szempontjai a következők voltak: lehetőleg sok legyen a gyűjtött anyag, egy fajt tartalmazzon, valamint lehetőleg kapszulában legyen tárolva az anyag, így valószínűsíthető, hogy nem keveredtem hozzá más algafajok. Erre a célra leginkább az exsiccata alkalmasak.

|                             |                                                                                                                            |
|-----------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| <b>Sirodella polyrrhyza</b> | Dánia (1969.9.15.), Finnország (1883.09.20.), Olaszország (1909. 06.) Krajna, Szlovénia                                    |
| <b>Lemna trisulca</b>       | Finnország (1893.09.05.) Olaszország (1907.04.12.), Lengyelország (1935.07.03.), Dánia (1969.09.03.) Románia (1970.06.10.) |
| <b>Lemna minor</b>          | Románia (1970.06.10.) Finnország (1975.07.07.) Bulgária (1954.09.24.)                                                      |
| <b>Lemna gibba</b>          | Olaszország (1909.06.) Finnország (1933.07.26.) Moldavia (1938.07.22.)                                                     |
| <b>Wolffia arrhiza</b>      | Csehország (1962.09.27.), Lengyelország. (1935.05.28), Ukrajna (1897.08.07.) Olaszország (1907.07.10.)                     |

1. táblázat: Herbarium Generale exsiccatai közül kapszulas anyagról készült kovapreparátumok.

Az exsiccatakból nyert mintákban a *Lemnicola hungarica* jóval magasabb arányban fordul elő (akár 97 % finn *Sirodella*-n,) mint a hazai gyűjtésekben. Ez azzal magyarázható, hogy a békalencséhez valóban kötődik a *Lemnicola*, a vízből kiemelt példányokon már csak ez marad meg, míg a saját gyűjtéseimnél a vízben élő diatómák "felhígítják" a *Lemnicola*-t. Az eredmények publikálása folyamatban van.

## Metafita diatómák

(publikált eredmények)

Az algagyepekben élő diatómák vizsgálata. Természetes vizeinkben a fonalas algák olykor hatalmas tömegben szaporodnak el. Irodalmi adatok szerint gyepek nem kedveznek

változatos, diverz algaflóra kialakulásának, mert a gyepekben megtelepülő diatómák a víz minőségétől többé-kevésbé független, tápanyagdús életkörülményeket találnak – abiotikus stressz ritkán éri őket.

A nagykiterjedésű *Cladophora* gyepekben élő diatómákat hasonlítottam össze a kövi vegetációval, a Szigetközben 2001-ben és 2002-ben gyűjtött mintákat alapul véve. Az 54 (41 körül 13 algagyepből nyert) minta elemzése során 170 taxon került feljegyzésre. Csak egyetlen faj, az *Amphora veneta* volt az, ami szignifikánsan jellemző volt a gyepekre. Ez egyezik az irodalmi adatokkal, a gyepekben általában nem alakul ki jellegzetes flóra, közönséges fajok népesítik be. A PCA elemzés alapján a kövi és gyepekben élő közösség közötti különbségért az *Achnanthes minutissima*, *Diatoma vulgare* és *Navicula lanceolata* felelős, vagyis ezek azok a fajok amelyek abundanciája jelentősen eltér a két szubsztráttípusban.

A hipotézisnek megfelelően a köveken változatosabb, fajgazdagabb közösséget találtunk, az átlagos fajsza 25,5 (szórás 10,1), míg a gyepekben 16,6 (szórás 5,24) volt.

A hazai algagyeppek legnagyobb részét *Cladophora*-ból „szövődnek össze”, de *Enteromorpha* és *Hydrodictyon* (hálomoszat) is gyakran gyűjthető. Ritkábban kékalgagyep is úszik a víz felszínén. Ezek általában vékonyak, sötétkékek vagy szinte feketék, a vízből kiemelve könnyen szétfoszlanak. E négy gyeptípusban hasonlítottam össze a diatómaközösséget, 38 minta elemzésével.

A clusteranalízis eredménye szerint leginkább a kékalgagyep válnak el a másik három fonalas alga diatómaközösségétől. Ugyanakkor az *Enteromorpha* és *Hydrodictyon*-ban élő diatómák nem különülnek el.

A PCA analízis eredménye szerint az elválás leginkább a *Diatoma vulgare*-nak és a *Rhicosphaenia curvata*-nak tulajdonítható.

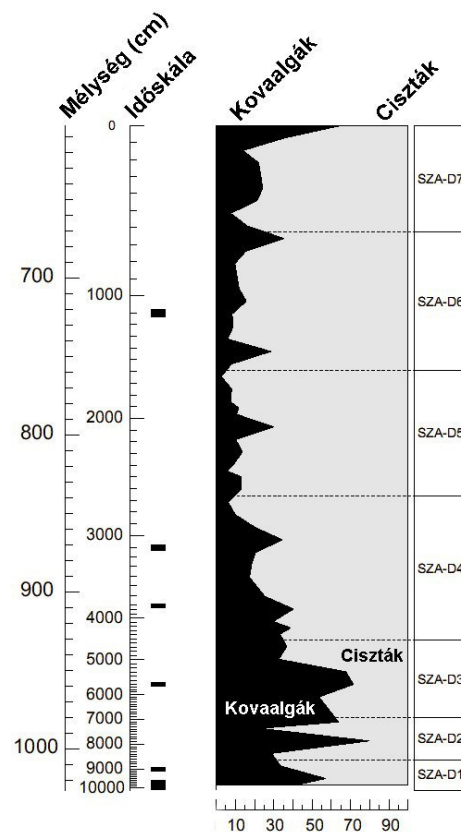
### A Szent Anna tó nem planktonikus diatómáinak változásai az elmúlt tízezer év során (részben publikált eredmények)

A tőzeglápok vizsgálata során vált nyilvánvalóvá számunkra, hogy a savanyú vizek diatómaflórájának ismerete hazánkban elmarad a magasabb pH értékkel jellemezhető vizekben élő diatómák ismerete mögött.

A Keleti Kárpátokban fekvő ombotróf (csak csapadék által táplált) Szent Anna krátertő, különösen ígéretes az acidofil diatómaflóra és vegetáció tanulmányozásához. Lehetőségünk nyílt bekapcsolódni a tó holocén üledékének „multi-proxy” vizsgálatába, ami a következő elemekből állt: radiokarbon kormeghatározás, nyomelem mérés, pollen analízis, makrofosszília- és szilícium vázas mikrofosszília (= diatóma és Chrysophyta sztomatociszta). Várhatóan különleges acidofil flórájuk miatt vizsgálatuk új eredményeket ígért.

73 diatóma taxon közül az *Eunotia* (18 taxon), a *Pinnularia* (15) valamint az 1999-ban leválasztott *Kobayasiella* (5 taxon) volt a legjellemzőbb. A négy méter hosszú üledék mintegy 10 000 év történetét dokumentálja amelynek során a következő fajok voltak meghatározóak:

*Brachysira brebissonii*, *Cymbella gaeumannii*, *Eunotia paludosa*, *E. rhomboidea*, *Frustulia saxonica*, *Pinnularia macilenta*, *P. microstauron* var. *nonfasciculata*, *P.*



*rhombarea, Tabellaria flocculosa.*

A 73 taxon közül csupán egy, a *Asterionella ralfsii* planktonikus, vagyis a Szent Anna tó diatómáinak változása is a nem-planktonikus diatómák szünderdinamikájának tekinthető.

7 diatómazónát különítettünk el, amely alapján a tó fejlődését a következőképpen képzeljük el: a tó keletkezését követően (~ 10 000 év) először tőzegmohás dagadóláp alakult ki, mely egy kis kiterjedésű láptavat övezett. Ekkor jellemző volt az 5,5 alatti pH-t kedvelő *Pinnularia nodosa* dominanciája. A diatómavizsgálatokból levonható következtetések 8600 és 6600 BP évek között lecsökkennek, ugyanis a vázak legtöbbje, összetöredezett, feloldódott. Az üledékképződés megváltozása időszakai kiszáradásra, magas oxigéntelítettségre utal. 5500 év körül a tó vize átmenetileg megemelkedett. Erre a planktonikus *Asterionella ralfsii* elszaporodásából következtethetünk.

Ha szoros összefüggést feltételezünk a víz trofitása és a tó vízmélysége között, akkor 2700 és 1600 év között lehetett a legmélyebb a tó vize.

A Szent Anna tó vizsgálata során a diatómákon kívül más, kovavázaz algák is megőrződtek a minták feltárása során. A Chrysophyceae sztomatociszták alaposabb megismerése csak a szkennig elektromikroszkóp széleskörű elterjedésével indulhatott meg az algológiában. A diatómák és a Chrysophyceae sztomatociszták koegzisztenciája ill. kompetíciója a palaeolimnológiában, és így a tó fejlődéstörténetének rekonstruálásában fontos szerepet kap. A diatómák előretörése a tó trofitásának növekedésére, míg a kovaalgák visszaszorulása a tápanyagkínálat csökkenésére utal. A Szent Anna tóban ez a mutató az utóbbi években az eutrofizálódásra utal (kedvelt turisztikai központ lett.)

### ***Víz Keretirányelv***

Az eredeti munkatervben nem szerepel, de az OTKA támogatással beszerzett mikroszkóp tette lehetővé, hogy résztvegyek 2005-ben végzett, a Víz Keretirányelvvel összefüggő, országos állapotfelmérési munkákban. „Ecological Survey of Surface Water, Hungary” (EuropeAid/114951/D/SV/2002-000-180-04-01-02-02, közzététele: 2005 október). 45 mintavételi pont, főleg tavak feldolgozását végeztem el.

### ***Kárpát-medence növényei és gombái***

A mikroszkóppal készített képek a 2006 áprilisban, a Kossuth könykiadó gondozásában megjelenő: A Kárpát-medence növényei és gombái könyvben is szerepelnek.

### ***Iconographia Algarum Hungariae adatbázis***

Pályázatom legfontosabb eredményei között tartom számon, hogy az OTKA támogatás lehetővé tette egy olyan kutatómikroszkóp (részbeni) beszerzését, amivel biztosított továbbiakban a nemzetközi szinten végezhető kovaalgakutatást.

A digitális fotózás széleskörű elterjedése lehetővé tette, hogy egy-egy terület, víztér, ország algaflórája mindenki számára elérhető legyen. Kisebb-nagyobb projektek teljes flórája ugyanúgy kereshető mint a nagy összefoglaló munkák (pl.

<http://silicasecchidisk.conncoll.edu/DiatomFramesets/DiatomGeneralList.html>,

<http://craticula.ncl.ac.uk/EADiatomKey/html/index.html>, <http://craticula.ncl.ac.uk/Eddi/jsp/>,

<http://www.biolib.cz/en/taxon/id58356>). Az OTKA pályázat 3 éve alatt több mint 1500 diatómafelvétel készült, amelyek folyamatosan válnak on-line elérhetővé.

<http://www.diadez.hu/alga/adatbazis/>

Végül, az OTKA zárójelentés “elvi állásfoglalás”-ában megjelentek alapján 2 év múlva kérem az OTKA pályázatom minősítésének kiegészítő eljárásban történő felülvizsgálatát, a közeljövőben megjelenő publikációk figyelembevételével.

***Irodalom:***

Caraus, J. (2002): The algae of Romania. – Studii si Cercetari, Biologie 73: 1-694.

Keeling, J.P. (2004): Diversity and evolutionary history of plastids and their hosts - *American Journal of Botany* 91:1481-1493.)

Grunow, A. (1863): Über einige neue und unbekannte Arten und Gattungen von Diatomaceen. 2. Folge. - Verh. Kais. Königl. Zool.-Bot. Ges. Wien, 13, 137-162.

Reichardt, E (2004): Eine bemerkenswerte Diatomeenassoziation in einem Quellhabitat im Grazer Ber-gland, Österreich. in Werum, M. & Lange-Bertalot, H. Diatoms in springs from Central Europe and elsewhere under the influence of hydrogeology and anthropogenic impacts. in Lange-Bertalot, H. (ed).. Iconographia Diatomologica. Annotated Diatom Micrographs Vol 13., A.R.G. Gantner Verlag, K. G. Ruggell. 419-479.

SMOL, J.P. (1985): The ratio of diatom frustules to chrysophycean statospores: a useful paleolimnological index. – *Hydrobiologia*, 123: 199-208.

Sommer, U. & Worm, B. (2002): Competition and Coexistence – Ecological Studies 161 Springer