

XI. Erdélyi Tudományos Diákköri Konferencia - Kolozsvár, 2008.
május 23–24.

“BABEŞ-BOLYAI” TUDOMÁNYEGYETEM, BIOLÓGIA-GEOLÓGIA
KAR BIOLÓGIA SZAK, KOLOZSVÁR

MTA BALATONI LIMNOLÓGIAI KUTATÓINTÉZETE, TIHANY

*A fitoplankton fotoszintézisének vizsgálata
folyamatosan változó fényviszonyok mellett*

KÉSZÍTETTE:

ÁGYI ÁKOS “BABEŞ-BOLYAI” TUDOMÁNYEGYETEM
BIOLÓGIA-GEÓLOGIA KAR, BIOLÓGIA SZAK, KOLOZSVÁR, IV.
ÉV

VEZETŐ TANÁROK:

DR. VÖRÖS LAJOS TUDOMÁNYOS KUTATÓ, MTA BALATONI
LIMNOLÓGIAI KUTATÓINTÉZETE, TIHANY

DR. FODORPATAKI LÁSZLÓ DOCENS, “BABEŞ-BOLYAI”
TUDOMÁNYEGYETEM, BIOLÓGIA-GEOLÓGIA KAR, KÍSÉRLETI
BIOLÓGIA TANSZÉK

KOLOZSVÁR 2008

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék	3
Bevezetés	4
Irodalmi áttekintés	4
A fitoplankton fotoszintézise, az elsődleges termelés jelentősége felszíni vizekben	4
A fotoszintézis fényintenzitás-függése	5
A fotoszintézis-fényintenzitás (P-I) görbék.....	6
Az elsődleges termelés mérési módszerei.....	7
A ¹⁴ C módszer.....	7
Az elsődleges termelés becslése.....	8
Az inkubációs módszerek áttekintése	9
Statikus terepi inkubáció.....	9
Statikus laboratóriumi inkubáció.....	9
A statikus inkubáció kritikája.....	10
Az ultrabolya sugárzás hatása a fitoplankton fotoszintézisére	11
Az ultrabolya sugárzás-hatása a balatoni fitoplankton fotoszintézisére	12
Célkitűzés.....	12
Anyag és módszer	14
A ¹⁴ C módszer gyakorlata.....	14
Az alkalmazott fotoszintetron leírása.....	15
A terepi statikus inkubálás módszere.....	17
A terepi dinamikus inkubáció módszere.....	18
Mintavételi helyek	19
Az a-klorofill koncentráció mérése.....	20
A fotoszintetikusán aktív sugárzás mérése	21
Az adatok feldolgozása	22
Eredmények	22
A terepi és a laboratóriumi statikus mérések eredményei	22
A terepi dinamikus inkubáció mérési eredményei.....	25
Az eredmények megbeszélése	27
A statikus terepi és a statikus laboratóriumi mérések összehasonlító értékelése.....	27
A statikus és a dinamikus inkubációs módszer összehasonlító értékelése	32
Következtetések	34
Köszönetnyilvánítás.....	35
Felhasznált irodalom.....	36

Bevezetés

A vizek ökológiai rendszerében a legfontosabb elsődleges termelők az algák. Számos kontinentális állóvízben az eutrofizáció miatt a planktonikus algák túlszaporodása jelenti az egyik fő környezeti problémát. A nitrogén- és foszforterhelés csökkenésével számos vízi környezetben sikerült az algák mennyiségét korlátok között tartani, de nehéz elérni az ökológiailag kívánatosnak tartott mértéket és a fitoplankton összetételében rendszerint túl nagy hányadban szerepelnek cianobaktériumok, melyek között számos toxintermelő ismert. A fitoplankton elsődleges termelésének meghatározása az egyik legfontosabb követelmény a vízi ökoszisztémák állapotának vizsgálatában, valamint a tavi fitoplankton szén-, nitrogén- és foszfor-anyagcseréjének megismerésében. A fitoplankton elsődleges termelésének meghatározására több inkubációs módszer létezik. A fitoplankton elsődleges termelését leggyakrabban statikus terepi inkubációval határozzák meg. Újabban laboratóriumban - szintén statikus módszerrel - fotoszintetron segítségével mérik a fitoplankton produkcióját. A statikus módszereket számos kritika érte, mivel megakadályozzák a fitoplankton sejtek vertikális mozgását a vízoszlopban. A jelen tanulmány célja a fitoplankton elsődleges termelésének megismerése egy nagy sekély tóban: a Balatonban, és a terepi statikus és a terepi dinamikus, valamint a terepi és a laboratóriumi inkubációs módszerek összehasonlító értékelése.

Irodalmi áttekintés

A fitoplankton fotoszintézise, az elsődleges termelés jelentősége felszíni vizekben

Az autotróf, zöld növények pigmentjeik, fotorendszereik révén képesek fényenergia megkötésére. A fotonok formájában érkező fényenergia kémiai energiává alakul át, és a pigmentek közül az a-klorofill felé halad, mely képessé teszi ezeket a szervezeteket szerves anyagok felépítésére szervesetlen anyagokból, nevezetesen a CO₂-asszimiláció révén.

A tengerekben és édesvizekben zajló fotoszintézis túlnyomó részben planktonikus szervezetek anyagcseréjének eredménye. Kisebb hányadát a vízben élő magasabb

szerveződésű szinten álló növények végzik, illetve a makroszkópikus algák. A fitoplankton, vagy alga kifejezés nem egységes növénycsoportot jelöl, gyűjtőneve különböző fejlődési és szerveződési fokon álló élőlényeknek. A mérsékelt égöv leggyakoribb algacsoportjai a kovamoszatok és a zöldalgák.

A fitoplankton képviseli az egyik legfontosabb ökoszisztémát bolygónkon, a vízi élelmi lánc alapját képezi és bármely változás a méretében, és összetételében befolyásolja az élelmiszer termelést az emberek számára a vízi forrásokból. Másik fontos szerepe a széndioxid elnyelése és az oxigén felszabadítása a fotoszintézis során végbemenő vízbontáskor (Hader 2001).

Életmódunk, annak minden vonzata, a kiépített életkörülményeink különösen az utóbbi száz évben jelentős terhelést rónak a körülöttünk lévő természeti környezetre. Az antropogén terhelés lehet lassúbb, gyorsabb, kisebb, vagy nagyobb mértékű, de mindenképp a természeti környezet degradálódásához vezet, ami előbb-utóbb természetesen a mi lehetőségeink korlátozódását, életminőségünk romlását eredményezi. Az emberi hatások: az urbanizáció, a mezőgazdasági és ipari tevékenységek, megnövelik a foszfor és a nitrát mennyiségét a felszíni vizekben eutrofizálódást okozva. A tavak eutrofizálódása jelenleg világméretű probléma (Jorgensen & Matsui 1997).

A fotoszintézis fényintenzitás-függése

A mikroalga sejtek és a vízi makrofitonok fotoszintézisének mértéke a sugárzó fényenergia megkötésének és vegyi energiává való átalakításának mértékétől függ. Ezt a fotoszintézist végző biomassza fényabszorpciós tulajdonságai, valamint a fotonfluxus sűrűsége és a fény spektrális minősége határozzák meg. A fotoszintézis mértéke azonban nem egyenesen arányos a befogott fotonok számával. Az elnyelt fényenergiának a CO₂ megkötéséhez felhasznált része változik a növényi sejtek élettani állapotának számos tényezőjének függvényében. A pigmentek fényelnyelése gyorsabb, mint ahogy azt az elektronszállítók és az enzimek hasznosítani tudnák. Különösen magas fényintenzitás esetén a feleslegben elnyelt energia inaktiválhatja a fotoszintézist végző rendszert.

A fotoszintézis intenzitása kifejezhető bruttó vagy nettó fotoszintézisként. A bruttó fotoszintézis a teljes CO₂ megkötés mértéke, figyelmen kívül hagyva, hogy ebből

valamennyi CO₂ légzéskor elvész. A nettó fotoszintézist úgy kapjuk meg, hogy a bruttó értékből levonjuk a légzési CO₂ veszteséget.

A fotoszintézis-fényintenzitás (P-I) görbék

Sötétben nincs fotoszintézis (P), így a sejtlégzés következtében O₂ fogyasztás és CO₂ termelés figyelhető meg. Ahogy a fényintenzitás (I) fokozatosan nő, az O₂ termelés és CO₂ fogyasztás kerül előtérbe, de nagyon alacsony intenzitásnál az O₂ termelés csökkenése, bruttó O₂ fogyasztáshoz vezet. Azaz van bruttó-, de nincs nettó fotoszintézis. Azt a fényintenzitást, ahol az O₂ termelés egyenlő az O₂ fogyasztással *fénykompenzációs pontnak* nevezzük. E ponton túl a termelés egy ideig lineárisan nő a fényintenzitással, majd a válaszgörbe ellapul és a fotoszintézis eléri a maximális értéket (P_{max}). A fényintenzitás további növelésével P gyakran csökken, ezt a jelenséget *fénygátlásnak* nevezzük. A fotoszintézis-fényintenzitás görbék leírására számos empirikus modellt szerkesztettek. Ezek egyike az Eilers és Peeters (1988) által kidolgozott függvény (1. ábra, 1. egyenlet):

$$P=I/((aI^2)+(bI)+c) \quad (1)$$

Ahol:

P: fotoszintézis

I: fényintenzitás

a, b és c: paraméterek ($a=1/sI_m^2$, $b=1/P_m-2/sI_m$, $c=1/s$)

Az egyenlet alapján kiszámítható:

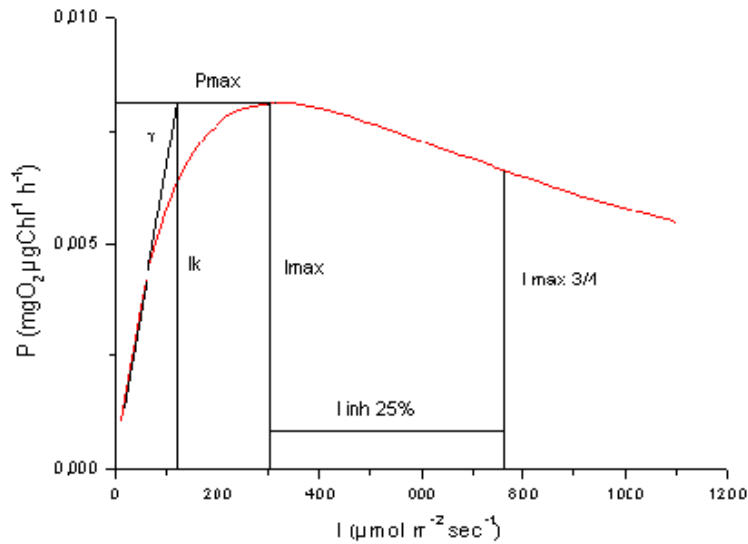
P_{max}: maximális fotoszintézis

I_k: fénytelítési paraméter

I_{max}: optimális fényintenzitás

α: fényhasznosítási együttható (P_{max}/I_k)

I_{inh25%}: fénygátlási paraméter



1. ábra: Az Eilers & Peeters modell (1988) a fotoszintézis fényintenzitás-függéséről
(Somogyi *et al.*, 2007)

A fotoinhibíció az $I_{\text{inh25\%}}$ paraméter segítségével jellemezhető, mely az I_{max} és az $I_{\text{max3/4}}$ különbsége. Ennek a szakasznak a hossza lesz arányos a fénygátlás mértékével: minél hosszabb ($I_{\text{inh25\%}}$ értéke annál nagyobb), annál kisebb lesz a fénygátlás mértéke (Somogyi *et al.* 2007).

Az elsődleges termelés mérési módszerei

A ^{14}C módszer

Az elsődleges termelés (a fotoszintézis eredménye) intenzitása meghatározható a megkötött CO_2 vagy a felszabadult O_2 mennyiségének mérésével. Aktívabb fotoszintetikus rendszereknél (algákban gazdag eutróf vizek vagy tenyészetek) egyszerűbb O_2 termelést mérni kémiai analízis, oxigénelektród vagy manométer használatával. A fotoszintézis mérésének legújabb eljárását jelenti a fluoreszcencia mérése (konvencionális és modulált), ezek használata napjainkban kezd meghonosodni a limnológiai gyakorlatban (Dewez *et al.* 2008, Falkowski *et al.* 2004, Falkowski & Raven 2007).

A fitoplankton fotoszintézisének mérésére a legérzékenyebb, és alacsony produktivitású vizekben az egyedüli alkalmazható módszer a $^{14}\text{CO}_2$ megkötésének mérése. A radioizotópos eljárás bevezetője Steemann Nielsen (1952), eredetileg az oligotróf óceánok fitoplanktonjára dolgozta ki a módszert, majd az ötvenes évek végén Észak-Európában kezdték alkalmazni tiszta vizű algákban szegény tavak vizsgálatára.

Napjaikban a ^{14}C technika igen elterjedt módszer az elsődleges termelés mérésére, hiszen két nagy előnye is van. Az első: a ^{14}C izotóp gyenge β -sugárzó, a kockázat és biztonsági problémák minimálisak, bár nem lehet ezeket maradéktalanul elhanyagolni. A második: a ^{14}C -el jelölt minták hosszú ideig tárolhatók anélkül, hogy aktivitásuk csökkenne, mert a ^{14}C felezési ideje igen hosszú, megközelítőleg 4700 év (Vollenweider 1969).

Az eljárás lényege, hogy a vízmintákhoz $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ -ot adunk, majd bizonyos idő után meghatározzuk az algák által felvett radioaktivitást. Ebből és a vízminta összes szén-sav (szervetlen szén) tartalmából kiszámítjuk a fotoszintézis során megkötött szenet.

A mintákhoz adott NaHCO_3 ^{14}C izotópjának algákba beépült mennyiségét az izotóp béta sugárzásának mérésével határozzák meg. Béta sugárzás mérésére a legáltalánosabban elterjedt a folyadék-szcintillációs módszer. A jelzett algákat tartalmazó mintákat $0,45\ \mu\text{m}$ pórusméretű membránszűrőre viszik, majd a szűrőket sósavgőzbe helyezik 45 percre, hogy a karbonát formában megmaradt szervetlen ^{14}C széndioxidá alakulva távozzon. Ezt követően a szűrőlapokat, küvettékbe helyezve, szcintillációs koktélaban oldják és mérik a radioaktivitásukat.

Az inkubált mintákkal párhuzamosan sötétben lefolyó szénfixálás a más szerves vegyületek lebontásából származó energia segítségével történő karboxilációs folyamatok eredménye, ezért ezt az értéket a fényben tartott minták értékéből le kell vonni.

Az elsődleges termelés becslése

Az inkubált tóvíz fitoplanktonjának elsődleges termelését a fotoszintetikus rátával jellemezhetjük, ami kifejezi, hogy egységnyi idő alatt a vízminta egységnyi térfogatában mennyi szervetlen szén asszimilálódott (Vollenweider 1969):

$$P = {}^{12}\text{C}_{\text{asszimilált}} / (V \cdot 0,001) \cdot 1 / t \quad (2)$$

ahol: P: fotoszintetikus ráta ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ óra}^{-1}$);

${}^{12}\text{C}_{\text{asszimilált}}$: a mintában asszimilált szén (μg);

V: az inkubált vízminta térfogata (ml);

t: az inkubáció időtartama (óra).

A fotoszintézis intenzitása, legyen az bruttó vagy nettó, kifejezhető egységnyi biomasszára (specifikus fotoszintézis ráta), egységnyi területre vagy víztérfogatra is. A fotoszintézis mértéke (P) egy fitoplankton együttesre kifejezhető mg O_2 , vagy $\mu\text{g C}$ (szén) $\mu\text{g chl-a}^{-1} \text{ óra}^{-1}$ -ban, de kifejezhető $\text{mg C m}^{-2} \text{ óra}^{-1}$ -ban, vagy $\text{mg C m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ -ban, vagy $\text{g C m}^{-2} \text{ év}^{-1}$ -ben.

Az inkubációs módszerek áttekintése

Statikus terepi inkubáció

A statikus terepi inkubáció a fitoplankton elsődleges termelése meghatározásának klasszikus módszere. Az eljárás során az inkubálóedények különböző mélységekben vannak felfüggesztve a vízben, így különböző fényintenzitásnak vannak kitéve a bennük lévő algák.

Statikus laboratóriumi inkubáció

A statikus terepi inkubáció egyik alternatívája a laboratóriumban fotoszintetron segítségével végzett inkubáció. A fotoszintetronok, mesterséges fényforrással rendelkező inkubátorok, amelyekben a fitoplankton fotoszintézisét különböző fényintenzitásokon a tó víz hőmérsékletén mérik. Nagy előnye a terepi inkubációs módszerrel szemben, hogy olcsó és termelékeny eljárás, hátránya pedig az, hogy szinte lehetetlen imitálni benne a természetes fény spektrális összetételét.

A statikus inkubáció kritikája

A statikus módszereket számos kritika érte. A statikus inkubáció során a felszín közelben rendszeresen megfigyelhető a fénygátlás jelensége, így van ez a Balatonban is (Herodek & Tamás 1976, Pálffy & Vörös 2003). A statikus módszerek legfőbb hátránya az, hogy lehetetlen szimulálni azt a természetes fényt ami a fitoplanktont éri a sekély tavakban, folyótorkolatokban, vagy a mély tavak keveredő rétegében a vertikális keveredés során. (MacIntyre 1993, Maestrini *et al.* 1993) A szél által indukált vertikális keveredés következtében a fitoplankton sejtek fel-le mozognak a vízoszlopban és folyamatosan változó fényviszonyoknak vannak kitéve. Így elkerülik a felszíni víz rétegben a magas fényintenzitás és az UV-sugárzás által okozott stresszt ellentétben az inkubáció során fix mélységben (a vízfelszín közelében) rögzített inkubálóedényekben található sejtekkel. Az ilyen fény és UV stressz fénygátlást (fotoinhibíciót) okoz, mely az elsődleges termelés jelentős alulbecsléséhez vezet a felszíni rétegekben (Nixdorf *et al.* 1990, MacIntyre 1993). Gocke és Lenz (2004) szerint az algák képesek hatékonyan használni a nagyon magas fénysugárzást, de csak rövid ideig (körülbelül 10 percig). Hosszabb besugárzás komoly fotoinhibíciót indukálhat, a fotoszintézis több mint 50%-os csökkenésével már egy órán belül. Ez megmagyarázza azt, hogy a mozgó algák miért tudják felhasználni jobban a felszíni rétegekben a magas fényintenzitást, mint a rögzített társaik (Gocke & Lenz 2004). Tehát a statikus inkubáció a felszíni rétegben fotoinhibíciót okozhat.

A fitoplankton inkubáló palackokba zárása mesterséges, minden vízmozgás nélküli környezetet jelent. Ilyen körülmények között az úszásra képes algák a palack felső részében a gyorsan süllyedő kovamoszatok és szuszpendált szilárd anyagok a palack alján tömörülnek. (Geravis *et al.* 1997). Geravis (1999) és munkatársai dinamikus inkubációval (az inkubáló edények mozogtak a vízoszlopban) minden esetben magasabb elsődleges termelést mértek, mint a statikussal. Méréseik megerősítették Marra (1978), Nixdorf *et al.* (1990, 1992), Nixdorf & Behrendt (1991) eredményeit, miszerint dinamikus terepi inkubáció magasabb elsődleges termelés értékeket eredményezhet mint a statikus módszer.

Csak, nagyon kevés olyan tanulmány létezik, amely kisebb integrált produkciót mért dinamikus inkubáció esetén, mint statikus esetben (Ferris & Christian 1991). Randall és Day (1987) egy turbid folyótorkolatban észlelt ilyen jelenséget. Geravis *et al.* (1999) szerint számos faktor (fajösszetétel, vízmélység, turbulencia, turbiditás, fényintenzitás, nappalok hossza, az inkubáció és a mérés módszere) befolyásolja a fitoplankton változó fényviszonyokra adott választát, nem csoda tehát, hogy sok nyitott kérdés vár megválaszolásra.

Az ultraibolya sugárzás hatása a fitoplankton fotoszintézisére

Az UV-B sugárzás hatását a planktonikus algák fotoszintézisére és szaporodására természetes és laboratóriumi körülmények között már számos esetben bizonyították (Moeller 1994, Furgal & Smith 1997).

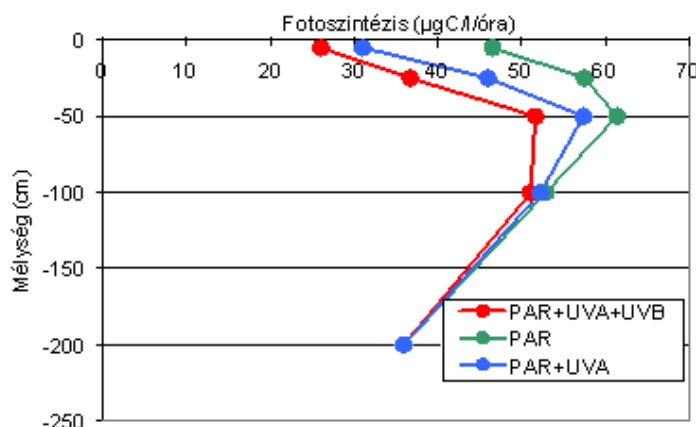
Az UV-B sugárzás befolyásolhatja a fitoplankton tápanyagfelvételét is. A nitrogén felhasználásával kapcsolatban azt tapasztalták, hogy az UV-B csökkenti a fitoplankton nitrát, ammónium és urea felvételét (Fauchot *et al.*, 2000). Nilawati és munkatársainak (1997) két északi sarkvidéki kovamoszattal folytatott kísérleteiben mesterséges UV-B sugárzás hatására az algák érzékenyebbek lettek a fotoszintetikusan aktív sugárzás által okozott fénygátlásra, ami bizonyos szinergizmust sugall az UV-B és a látható fény által kiváltott károsodások között. UV-B sugárzás hatására csökkent a szaporodási sebesség, a sejtszámra és a-klorofill-ra vonatkoztatott szénasszimiláció ugyanakkor megnőtt, tehát a sejtek képesek voltak ellensúlyozni a fotoszintetikus apparátus károsodását.

Az UV-B sugárzás gátló hatását algákra elsősorban a DNS (van de Poll *et al.* 2001) és a PSII fotokémiai rendszer károsításán (Nilawati *et al.* 1997) keresztül fejti ki. A sejtek molekuláris összetevőiben fellépő negatív változások azonban UV nélkül, erős fotoszintetikusan aktív sugárzás hatására is végbemehetnek. A PSII fotokémiai rendszer rendkívül érzékeny az UV-B sugárzásra, elsősorban a D1 protein UV-B abszorbeáló komponensein keresztül. A PSII donor oldalán a vízbontási reakció gátlását UV-B hatására számos tanulmányban kimutatták. Az akceptor oldal UV-B által kiváltott módosulása a kinon kötési helyek aktivitásának és számának változását vonja maga után. Ezen túlmenően az UV-B a kloroplasztisz ultrastruktúráját is károsíthatja (Teramura & Ziska 1996).

Az ultraibolya sugárzás-hatása a balatoni fitoplankton fotoszintézisére

Pállfy és Vörös (2003) 2001-ben vizsgálta az UV sugárzás hatását a balatoni fitoplanktonra. Kísérleteiket statikus helyszíni inkubációs módszerrel végezték.

A Balaton két medencéjében végzett vizsgálataik eredményei alapján az UV sugárzás gátló hatása kimutatható volt a fitoplankton fotoszintézisének vertikális profiljában. Az okozott gátlás a felszínen volt a legnagyobb, mivel az UV sugárzás intenzitása a növekvő vízmélységgel csökken a vízoszlopban, és extinkciója nagyobb, mint a fotoszintetikusan aktív sugárzásé. Ennek megfelelően az UV által indukált gátlás általában véve csökkent a mélységgel. Ha összehasonlítjuk az általuk mért vízfelszíni gátlásokat, egyértelmű, hogy az ultraibolya sugárzás jóval nagyobb gátlást okoz, mint a fotoszintetikusan aktív sugárzás (2. ábra). A kapott eredmények alapján nem zárható ki, hogy a jelentős gátlás műtermék a statikus inkubáció következménye.



2. ábra. A fotoszintézis vertikális profilja Keszthelynél 1999. július 19-én látható fényben (PAR), valamint UV-A (PAR+UV-A) és UV-B (PAR+UV-A+UV-B) sugárzásnak is kitett kísérleti variánsokban (Pállfy és Vörös 2003).

Célkitűzés

Jelen munka célja a különböző inkubációs eljárások összehasonlítása volt. A 2006-ban az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben egy új fotoszintetron terveztek és építettek (Üveges *et al.* 2007). Mivel a fotoszintetronban (laboratóriumban) kapott

eredményeket a Balaton esetében még senki sem vetette össze a terepen kapott eredményekkel ezért célunk volt a hiány pótlása, a fotoszintetron alkalmazhatóságának vizsgálata az algák elsődleges termelésének mérésére.

Emellett tekintettel arra hogy, a Balaton esetében még nem vizsgálták a fitoplankton fotoszintézisét dinamikus módszerrel folyamatosan változó fényviszonyok között, célunk volt, a terepi inkubáció statikus és dinamikus módszerének összevetése is. Ezért, 2006 és 2007 nyarán Tihanynál vett vízmintával elvégeztük a laboratóriumi és a terepi statikus mérés összehasonlítását. 2007 nyarán pedig összehasonlítottuk a terepi statikus és a terepi dinamikus inkubáció eredményeit.

Anyag és módszer

A ^{14}C módszer gyakorlata

A fitoplankton elsődleges termelésének meghatározásához minden inkubáló edénybe a lehető leggyorsabban $100\ \mu\text{l}$ ^{14}C izotópot ($0,1\ \text{MBq}$) pipettáztunk, félhomályos környezetben, majd a fényen való inkubációt megelőzően az edényeket sötétben tároltuk. Az algákat az izotóppal két órán át fényen inkubáltuk. A két óra letelte után az inkubáló edényeket tálcára helyeztük, majd alufóliával gondosan letakartuk, megakadályozva a további fotoszintézist.

Ezután a mintákat Millipore cellulóz-acetát $0,45\ \mu\text{m}$ pórusméretű membránfilterre szűrtük. Száradás után a szűrőlapokat 45 percre sósavgőzbe helyeztük, így megszabadultunk a szűrőn megtapadt, de az algák által be nem épített $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$ -tól.

Miután a sav elpárolgott, a szűrőket szcintillációs küvetkákba helyeztük és mindegyikhez $10\ \text{ml}$ Bray-féle szcintillációs koktélt adagoltunk.



3. ábra: A folyadék-szcintillációs radioaktivitásmérő készülék

A szcintillációs küvettákat a mintákkal 24 óra oldódás után behelyeztük a folyadék-szcintillációs készülékbe (3. ábra) (Pacard tri-carb 2001tr). E készülék a radioaktív anyag által kibocsátott β -sugárzás és a Bray koktél molekulái közötti ütközések (felvillanások) percenkénti számát, a percenkénti beütésszámot (cpm) méri, amelyből a hatásfok görbe alapján számítjuk ki a percenkénti bomlások számát (dpm). Az algák által felvett radioaktivitást elosztva a mintához adott összes radioaktivitással megkapjuk, hogy az algák a jelzett szénsav hányad részét vették fel. Amekkora részét a jelzett szénsavnak felvették, akkora részét vették fel az összes szénsavnak is. Így a szerves vegyületbe épített szén tömege úgy számítható ki, hogy az összes szénsavban levő szén tömegét szorozzuk a megkötött radioaktivitással, elosztjuk az összes aktivitással, és végül az izotóphatás kiküszöbölése miatt (ugyanis az algák kissé lassabban veszik fel a ^{14}C mint a ^{12}C -t) megszorozzuk 1,06-dal. A víz eredeti oldott szerves szén (DIC= dissolved inorganic carbon) koncentrációját Elementar High TOC szerves szén analízátorral határoztuk meg. A méréshez a vizet GF/5-ös üvegszálalás filteren szűrtük. A sötétben inkubált párhuzamos mintákban történő szénfixálás a más szerves vegyületek lebontásából származó energia segítségével folyó karboxilációs folyamatok eredménye, ezért ezt az értéket a fényben tartott minták értékéből levontuk. Az így kapott értéket (P) ($\mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$) elosztottuk a vízminta a-klorofill-koncentrációjával, így megkaptuk az algák elsődleges termelését egységnyi klorofillra vonatkoztatva ($\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$).

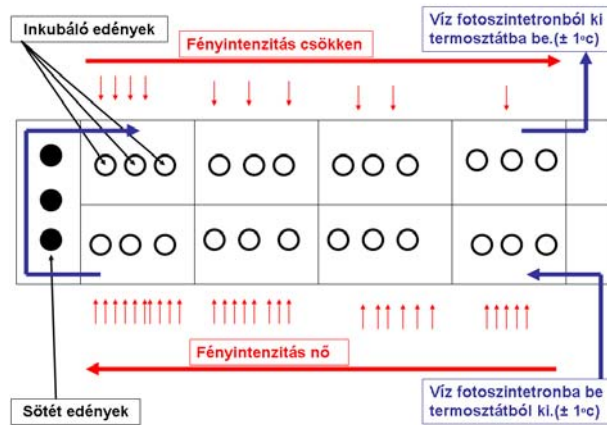
Az alkalmazott fotoszintetron leírása

A fotoszintetronban fényforrásként Tungstam cool light F 47 típusú fénycsöveket használtunk, így maximálisan $1022 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitást tudtunk elérni. Felépítését tekintve (4. ábra, 5. ábra) a fotoszintetron egy sajátos vízzel töltött üvegcád, ami cellákra van osztva. A cellákat tükrök határolják, kivéve a fényforrás felé eső falukat. A fénygrádiens különböző rétegszámú (0-10) neutrális (azonos mértékben nyelik el a különböző hullámhosszú fényt) fóliák (3M, Scotchtint TM árnyékoló fólia) biztosítják. A fotoszintetron tehát több, különbözőképpen árnyékolt rekesszel rendelkezett, így különböző fényintenzitásokon tudtuk az algák fotoszintézisét mérni. A víz mozgatását és állandó hőmérsékleten tartását Neslab RTE-211 típusú ultratermosztáttal oldottuk meg. A vízfürdő hőmérsékletét a tóvíz aktuális hőmérsékletére állítottuk be. A vízmintából 15

ml-t pipettáztunk minden egyes inkubáló üvegedénybe és ezeket a 6. ábrán látható módon helyeztük be.



4. ábra: A fotoszintetron a fitoplankton minták inkubálására



5. ábra: A fotoszintetron vázlatos rajza



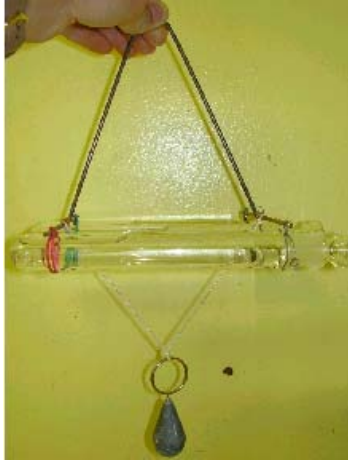
6. ábra: Az inkubáló edények (küveták)

A terepi statikus inkubálás módszere

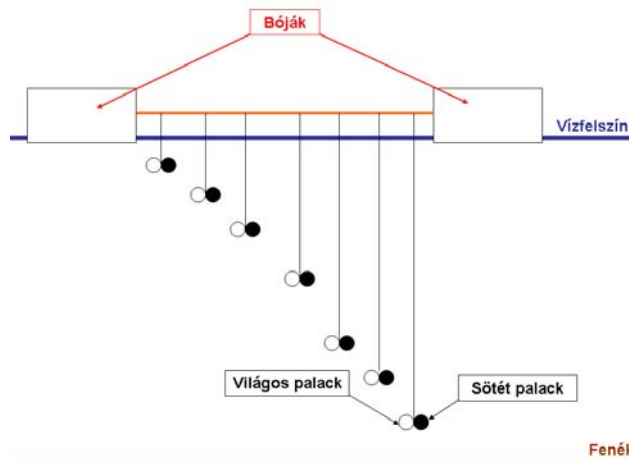
Célunk volt annak meghatározása, hogy mennyire reálisak a fotoszintetronban kapott eredmények, ezért végrehajtottunk egy kísérletet, melynek során kint terepen (*in situ*) az eredeti környezetben statikus és dinamikus módszerrel, és bent a laboratóriumi fotoszintetronban ugyanazt a vízmintát inkubáltuk.

A terepi statikus kísérletet kémcsőfűzérrel végeztük. A fűzért úgy kellett megszerkeszteni, hogy kihelyezése és beszedése percek alatt megoldható legyen, hogy a kvarc exponáló kémcsövekben lévő algaszuszpenzió csak a vízi fényviszonyokra tudjon reagálni. Az alkalmazott kvarckémcsöveket egy speciálisan erre a kísérletre tervezett, vastagabb drótból készült csatlakoztató eszközhöz erősítettünk (7. ábra).

Az inkubáció előtt a megfelelő vízmélységű helyen vízmintát vettünk. A partra visszaérve a tóvizet a kvarc exponálóedényekbe töltöttük, hozzáadtuk a jelzett ^{14}C izotópot (0,1 MBq), majd a kémcsövek csiszolatos dugóit parafilmmel rögzítettük, sötét dobozba (jégakku nélküli hűtőtáskába) helyeztük és visszahajóztunk a kísérlet helyszínére, ahol felfüggesztettük azokat a korábban kihelyezett tartószerkezetre (8. ábra) és megkezdtük a kétórás inkubációt délelőtt 11:30-kor. A kémcsőfűzér aljára ólomsúlyokat helyeztünk, hogy valamennyi kvarckémcső a megfelelő mélységre álljon be (7. ábra).



7. ábra: A kvarc inkubáló edények a felfüggesztett ólomsúlyal



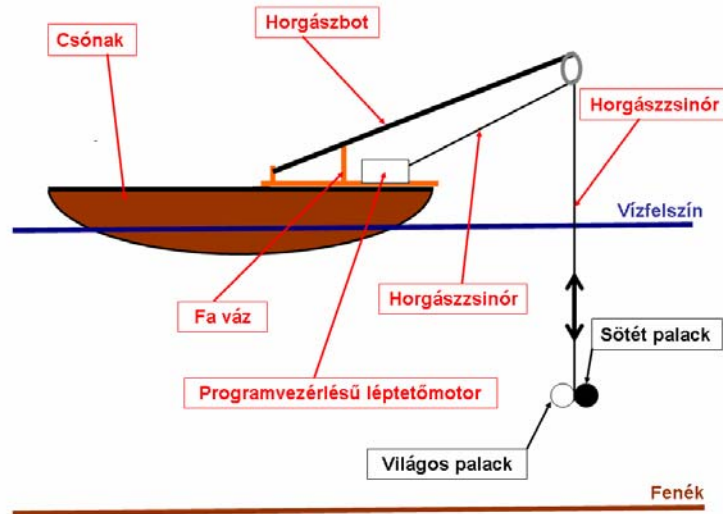
8. ábra: A statikus terepi inkubáló berendezés vázlatos rajza

A terepi dinamikus inkubáció módszere

A dinamikus inkubáció esetében a kémcsőfűzér mozgását a vízoszloban le és fel, egy programozható léptetőmotor segítségével oldottuk meg. A kémcsőfűzérre hat kvarckémcsövet erősítettünk, ezek közül hármat UV elnyelő fóliával vontunk be. A fólia transzmittanciáját (fényáteresztőképességét) Shimadzu UV-VIS spektrofotométer segítségével megmértük (2. függelék).

A dinamikus inkubáció eszközének a lelke a léptető motor volt, amelynek sebességét a Balatonban csendes időben mért turbulens áramlás sebességére ($1,5 \text{ cm sec}^{-1}$) (dr. G.-Tóth László szóbeli közlés) programoztunk. A motort, egy 12V-os akkumulátorral működtettük és egy fából készült vázra erősítettük. E favázra erősítettünk

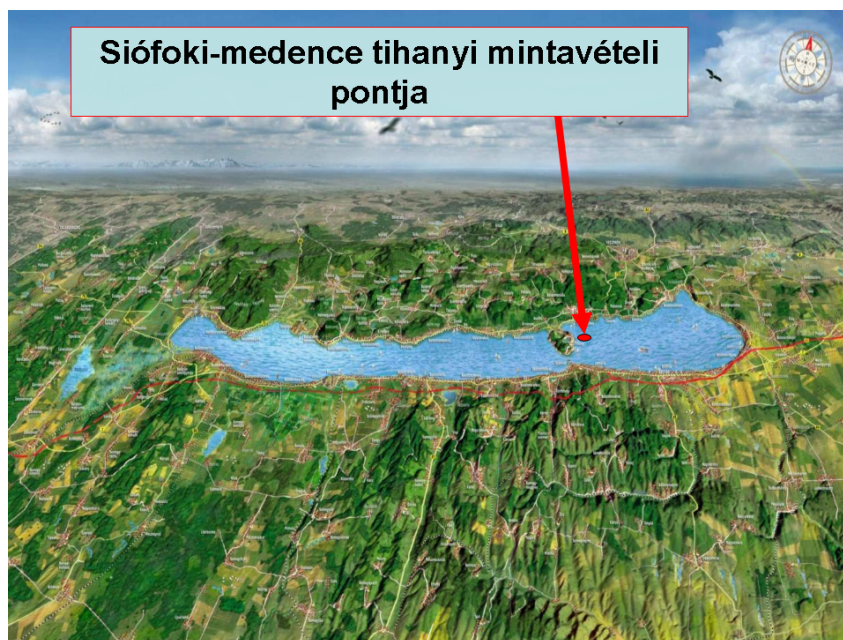
még egy 3 méter hosszú horgászbottal, melyen átvett horgászsinór segítségével mozgatta a motor a kémcsőfüzért. A horgászbotnak, pontosabban rugalmas utolsó részének fontos szerepe volt a hullámvás keltette mozgás csillapításában.(9. ábra, 1. függelék)



9. ábra: A dinamikus inkubáló berendezés vázlatos rajza

Mintavételi helyek

A különböző inkubációs módszerek összehasonlításához a Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján vettünk mintát, mivel ez a pont volt a legközelebb a laboratóriumhoz, így egy időben tudtuk elvégezni ugyanazzal a vízmintával a laboratóriumban és a természetben a fotoszintézis mérést. (10. ábra)



10. ábra : A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontja

Az a-klorofill koncentráció mérése

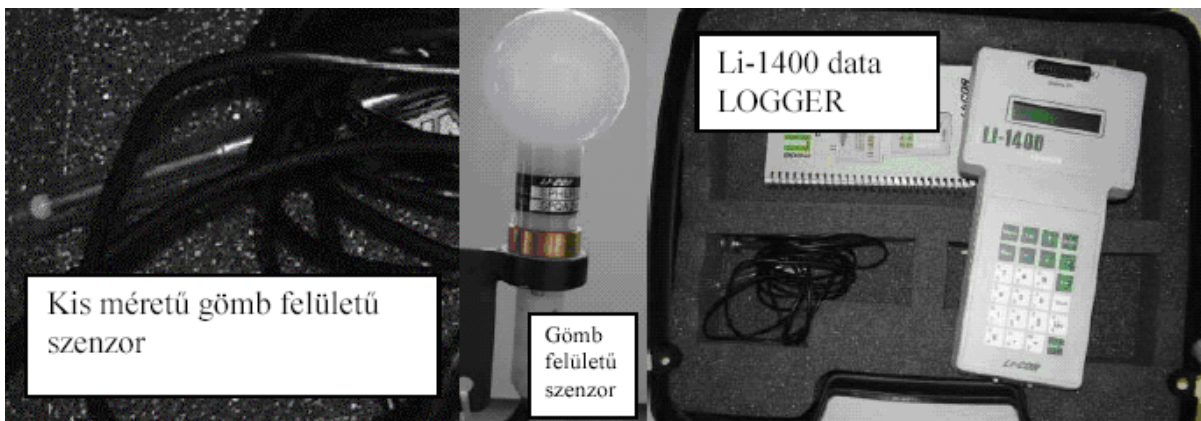
Az algák mennyiségének meghatározására mértük a víz a-klorofill koncentrációját spektrofotometriás módszerrel, forró metanolos kivonást követően. Az algák klorofilltartalma átlagban 1-2%-a a száraz tömegüknek (Scheffer 1998). Az a-klorofill mérése az inkubáció kezdetekor a helyszínen vett, izotóppal nem jelölt vízmintából történt. A vízmintákat Whatman GF/C jelű üvegrost filteren szűrtük, a szűrletet kémcsőben 5 ml metanollal egy percig forraltuk a kioldás meggyorsítása végett, majd a kihűlt kivonatot centrifugálással tisztítottuk (10 percen át 8000 g-vel), majd a felülúszót a fotométer küvettájába töltöttük. Mértük a pigmentkivonat fényelnyelését (extinkcióját) 1 cm-es küvettában 653, 666 és 750 nm-en Shimadzu UV-Vis 160 A spektrofotométerrel. A vízminta klorofill-koncentrációját az alábbi képlettel (3. egyenlet) (Felföldy 1979) számoltuk:

$$\text{A-klorofill } (\mu\text{g/l}) = (E_{666} - E_{750}) * 17,12 - (E_{653} - E_{750}) * 8,68 / 1000 * V_m * 1000 / V_v * 1000 / k, \quad (3)$$

ahol: **E** – extinkció különböző hullámhosszakon (a 750nm-es hullámhosszon történő mérés segítségével a metanolos klorofilloldat zavarosságát határoztuk meg) , **V_m** – metanol térfogata ml-ben, **V_v** – leszűrt víz térfogata ml-ben, **k** – a küvetta hossza (1cm).

A fotoszintetikusan aktív sugárzás mérése

A tápelemekkel való ellátottság (N, P és esetenként Fe) mellett a fotoszintézis alapvetően a fényintenzitástól függ adott hőmérsékleten, ezért a fotoszintézis mérésekkel párhuzamosan mértük a víz alatti fény intenzitását. A fényintenzitás méréseket a Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, és Siófoki-medencében LI-1400 radiométerrel és LICOR SPHERICAL SPQA3486-as gömbfelületű szenzorral. A fotoszintetronban a méréseket szintén LI-1400 radiométerrel és egy kisebb méretű gömb szenzorral (US-SQS/L Spherical (4 π) Quantum Microsensor (Walz) végeztük) (11. ábra).



11. ábra: A fényméréshez használt eszközök

A különböző mélységekben mért fényintenzitások értékeiből a víz függőleges fénykioltási együtthatóját (extinkciós koefficiens) az adott időpontokra vonatkozólag a Lambert-Beer törvény alapján számítottuk ki (4. egyenlet):

$$I_n = I_0 \cdot e^{K_d \cdot n} \quad (4)$$

ahol:

I_0 : a felszínre eső fényintenzitás;

I_n : n méter mélységben mért fényintenzitás;

K_d : az adott vízrétegre jellemző extinkciós együttható (m^{-1}).

A 4. számú egyenletből az együttható az alábbi módon számítható:

$$K_d = 1/n \cdot (\ln I_0 - \ln I_n)$$

Az extinkciós együtthatóból kiszámítható az eufotikus mélység (z_{eu}), az a vízmélység, ahol a sugárzás a felszíni fényintenzitás 1%-ára csökken (Kirk, 1994).

Feltételezve, hogy a PAR sugárzás extinkciós együtthatója a vízszlopban megközelítőleg állandó, az eufotikus mélység az 5. egyenlet alapján számítható.

$$z_{eu} = 4,6 / K_d \quad (5)$$

Az adatok feldolgozása

A kísérleteink során mértük a fotoszintézis fényintenzitás függését. A kapott adatokból megszerkesztettük a fotoszintézis-fényintenzitás görbéket a már bemutatott Eilers és Peeters féle modell alapján (1. egyenlet) és meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket Origin Pro 7.5 software használatával (P_{max} , I_k , I_{max} , α).

A laboratóriumban és helyszínen végzett fotoszintézis mérés összehasonlítása során a mért értékeket ANOVA (Origin Pro 7.5 software) teszt segítségével elemeztük, ahol szignifikanciát $P < 0,05$ szinten állapítottunk meg.

Eredmények

A terepi és a laboratóriumi statikus mérések eredményei

2006 augusztus 17-én a Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján vett vízminta elsődleges termelését mértük egyazon időpontban laboratóriumi és helyszíni inkubációval. A víz a-klorofill koncentrációja $7,13 \mu\text{g l}^{-1}$, hőmérséklete $22 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A laboratóriumi inkubáció során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $26 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $3,64 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ volt. A fénytelítési paraméter (I_k) $278 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,013$, a fénygátlási paraméter ($I_{inh25\%}$) pedig $773 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (3. függelék).

A helyszíni inkubációt 11.30 és 13.30 óra között végeztük. A maximális elsődleges termelést $1,55 \text{ m}$ mélységben, $626 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson mértük ($3,1 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$). A másfél méteres mélységtől felfelé és lefelé haladva a produkció csökkenését tapasztaltuk, egy méteres mélységben ($1017 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitás mellett) $2,4 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl-1 h-1}$, $0,3 \text{ m}$ -en ($2042 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $1,4 \mu\text{gC } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ produkciót mértünk. A maximális értéktől lefelé haladva 2 m -es mélységben ($388 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson) $2,8 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl-1 h-1}$, $2,7 \text{ m}$ -en ($218 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $1,8 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl-1 h-1}$ produkciót mértünk (4. függelék).

A helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje segítségével meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket is. A maximális elsődleges termelés (P_{\max}) $21 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $2,99 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $348 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható 0,008, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $702 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt (5. függelék).

Az Eilers-Peeters modell segítségével a laboratóriumi és a helyszíni inkubáció eredményeit egy tengelyen ábrázolva látható, hogy a laboratóriumi inkubáció magasabb elsődleges termelés értékeket eredményezett, mint a helyszíni inkubáció (6. függelék), amely megmutatkozik a P_{\max} értékekben is. A laboratóriumi mérés során kapott maximális elsődleges termelés értékek szignifikánsan nagyobbak voltak, mint a helyszíni mérés értékei ($P=0,00185$).

2007 nyarán három ízben végeztünk összehasonlító méréseket a fotoszintetronban és a természetben.

Az első mérést 2007 augusztus 2-án végeztük. A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján vett vízminta elsődleges termelését mértük meg egyazon időpontban laboratóriumi és helyszíni inkubáció segítségével. A Siófoki-medence a-klorofill koncentrációja $6,53 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $21,5 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A laboratóriumi inkubáció során a maximális elsődleges termelés (P_{\max}) $31,75 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $4,77 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $267 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható 0,017, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $1062 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ volt (7. függelék).

A helyszíni inkubációt 11.30 és 13.30 óra között végeztük. A maximális elsődleges termelést $1,47 \text{ m}$ mélységben, $435 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson mértük ($4,8 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$). A másfél méteres mélységtől felfelé és lefelé haladva is a produkció csökkenését tapasztaltuk, egy méteres mélységben ($780 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás mellett) $3,7 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$, $0,27 \text{ m}$ -en ($1985 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $1,4 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$ értéket mértünk. A maximális értéktől lefelé haladva $2,3 \text{ m}$ -es mélységben ($152 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) $3,5 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$, $2,61 \text{ m}$ -en ($102 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $2,4 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$ produkciót mértünk (8. függelék).

A helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje segítségével meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket. A maximális elsődleges termelés (P_{\max}) $31,5 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $5,02 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $182 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,028$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $447 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (9. függelék).

Az Eilers-Peeters modell segítségével a laboratóriumi és a helyszíni inkubáció eredményeit egy tengelyen ábrázolva látható, hogy a P_{\max} értékekben nincs számottevő különbség a fotoszintetron és a természet között, de a két görbe lefutása eltérő (10. függelék).

2007 augusztus 9-én ismét megmértük a Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján az elsődleges termelést egyazon időpontban laboratóriumi és helyszíni inkubációval. A Siófoki-medence a-klorofill koncentrációja $2,13 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $23,4 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A laboratóriumi inkubáció során a maximális elsődleges termelés (P_{\max}) $13,73 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $6,38 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $373 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,017$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $757 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (11. függelék). A helyszíni inkubáció esetében a maximális elsődleges termelést $0,64 \text{ m}$ mélységben, $1012 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson mértük ($5,22 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). A 65 cm mélységtől felfelé és lefelé haladva a produkció csökkenését tapasztaltuk (12. függelék). A 65 cm -es mélységben tapasztalt P_{\max} igen szokatlan, és nagy valószínűséggel a kísérlet napján tapasztalható borús időnek, azaz a csökkent globál sugárzásnak tulajdonítható.

A helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje segítségével meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket. A maximális elsődleges termelés (P_{\max}) $13,47 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $5,62 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $471 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,011$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $935 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (13. függelék).

Az Eilers-Peeters modell segítségével a laboratóriumi és a helyszíni inkubáció eredményeit egy tengelyen ábrázolva látható, hogy a laboratóriumi inkubáció magasabb elsődleges termelés értékeket eredményezett, mint a helyszíni inkubáció (14. függelék), amely megmutatkozik a P_{\max} értékekben is.

2007 augusztus 16-án elvégeztük a harmadik összehasonlító mérést a tihanyi mintavételi ponton. A víz a-klorofill koncentrációja $4,04 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $23,7^\circ\text{C}$ volt. A laboratóriumi inkubáció során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $17,97 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $3,84 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $279 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,013$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $985 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (15. függelék). A helyszíni inkubáció során a maximális elsődleges termelést $1,58 \text{ m}$ mélységben, $719 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ fényintenzitáson mértük ($4,01 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$). Az $1,58$ méteres mélységtől felfelé és lefelé haladva is a produkció csökkenését tapasztaltuk (16. függelék). A helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje segítségével meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket.

A maximális elsődleges termelés (P_{max}) $16,23 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $4,04 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{ h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $692 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,005$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $440 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ volt (17. függelék).

Az Eilers-Peeters modell szerint a laboratóriumi és a helyszíni inkubáció eredményei nem különböztek számottevően (18. függelék).

A terepi dinamikus inkubáció mérési eredményei

2007 nyarán az összehasonlító kísérleteinket kibővítettük egy mozgó kémcsőfűzérrel, mivel kíváncsiak voltunk arra, hogy milyen hatással van a vízoszlopban történő vertikális mozgás és az ezzel járó folyamatosan változó fény a fitoplankton fotoszintézisére. A fitoplankton sejteinek helyzete a vízoszlopban természetes körülmények között folyamatosan változik aktív és passzív mozgások következtében. A hagyományos statikus helyszíni inkubáció során a felszín közeli inkubálóedényekben tapasztalt fénygátlás feltehetően műtermék. Munkánk jelentősége és időszerűsége abban rejlik, hogy a dinamikus inkubációs eljárások – annak ellenére, hogy jobban szimulálják a valóságot – csak az utóbbi időben kezdenek terjedni a limnológiai gyakorlatban, a Balaton esetében, pedig mindeddig csak statikus inkubációval határozták meg a fitoplankton elsődleges termelését.

2007 augusztus 2.-án Tihanynál végzett összehasonlító vizsgálat során a dinamikus inkubációs eljárás alkalmával a következő eredményeket kaptuk. A nem árnyékolt, vagyis a teljes napsugárzásnak (PAR+UV) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $22,96 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva pedig $3,19 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$. A csak fotoszintetikusán aktív sugárzásnak (PAR) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $27,83 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva pedig $4,26 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$.

2007 augusztus 9.-én a teljes napsugárzásnak (PAR+UV) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $8,89 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva, pedig $4,17 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$. A fotoszintetikusán aktív sugárzásnak (PAR) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $7,76 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva, pedig $3,64 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$. Az UV nélkül inkubált agák esetében, az alacsonyabb elsődleges termelés értékek a felhős időjárás különleges fényviszonyainak (alacsonyabb fényintenzitásnak) köszönhetőek, a teljes spektrumot kapó algák az UV okozta stressz hatására felfokozhatták fotoszintetikus életműködéseiket egy magasabb szintre mintegy megelőzés képen, tehát az UV sugárzás serkentette fotoszintézisük intenzitását.

2007 augusztus 16.-án a teljes napsugárzásnak (PAR+UV) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $9,44 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva pedig $2,33 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$. Az árnyékolt, vagyis a fotoszintetikusán aktív sugárzásnak (PAR) kitett fitoplankton esetében az elsődleges termelés értéke $11,34 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$ volt, egységnyi klorofillra vonatkoztatva pedig $2,80 \mu\text{g C } \mu\text{g Chl}^{-1} \text{h}^{-1}$.

A terepi statikus inkubációk esetén integráltuk a már bemutatott P-I görbék alatti területet és kiszámítottuk az elsődleges termelést egységnyi vízfelületre vonatkoztatva ($\text{mg C m}^{-2} \text{h}^{-1}$). Az összehasonlítás érdekében a laboratóriumi inkubáció esetén az Eilers & Peeters féle modell alapján kiszámított fotoszintetikus paraméterek segítségével megbecsültük az egységnyi vízfelületre vonatkoztatott elsődleges termelést terepi fényviszonyokat feltételezve. 2007 augusztus 2-án a következő eredményeket kaptuk (19. függelék). A statikus és a dinamikus inkubáció között nem volt szignifikáns különbség, csak akkor ha kizártuk az UV-sugárzást. Nem volt szignifikáns különbség a laboratóriumi

statikus inkubáció és a terepi statikus és dinamikus UV-sugárzásnak kitett inkubációs módszerek eredményei között (egy próbás ANOVA).

A második 2007 augusztus 9.-i borús időben végzett kísérlet adatait összehasonlítva a következő eredményt kaptuk (20. függelék).

A statikus és a dinamikus inkubáció között nem volt szignifikáns különbség, az UV-sugárzás kizárása sem okozott szignifikáns különbséget. A fotoszintetronban ellenben szignifikánsan nagyobb értékeket kaptunk. A terepi statikus és a laboratóriumi statikus inkubációs módszer között 36%-os eltérést tapasztaltunk, a terepi statikus és a terepi dinamikus módszer eredményei között a különbség elhanyagolható volt.

2007 augusztus 16.-án a következő eredményeket kaptuk (21. függelék). Ez alkalommal, a fotoszintézis mérésekre ismét napos időben került sor. A terepi statikus és a statikus laboratóriumi inkubáció eredményei között 16%-os különbséget észleltünk a laboratórium javára, de a különbség nem volt szignifikáns. A terepi statikus mérés eredménye 34%-al haladta meg a terepi dinamikus mérés eredményét de ez a különbség sem volt szignifikáns.

Az eredmények megbeszélése

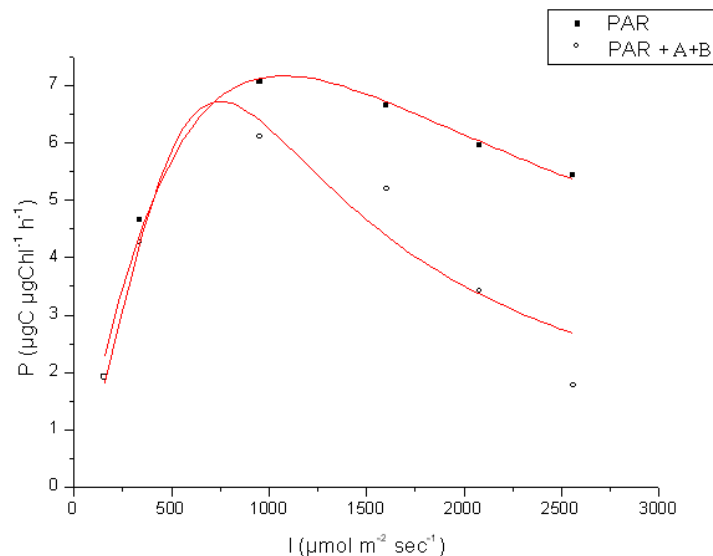
A statikus terepi és a statikus laboratóriumi mérések összehasonlító értékelése

Amint azt már korábban kifejtettük a fitoplankton fotoszintézis mérésének legáltalánosabban elterjedt módszere a statikus terepi inkubáció, több tekintetben is kritizálható egyik jelentős hátránya az, hogy egyidejűleg csak egy mintavételi ponton végezhető a mérés, ami egyrészt költséges másrészt időigényes. Nagyon nehéz ily módon megfelelő számú és összehasonlításra alkalmas adatot gyűjteni. Ennek a nehézségnek a kiküszöbölésére vezették be a kontrollált laboratóriumi körülmények közötti inkubációt, azaz a fotoszintetronban való mérést. Utóbbi berendezésben lehetőség van a természetes fény- és hőmérsékleti viszonyok szimulálására és egyidejűleg több víztérből származó vízminta inkubálására (Furet *et al.* 1983, Figueiras *et al.* 1994, Evens *et al.* 2000, Eloranta & Sarminem 1984.)

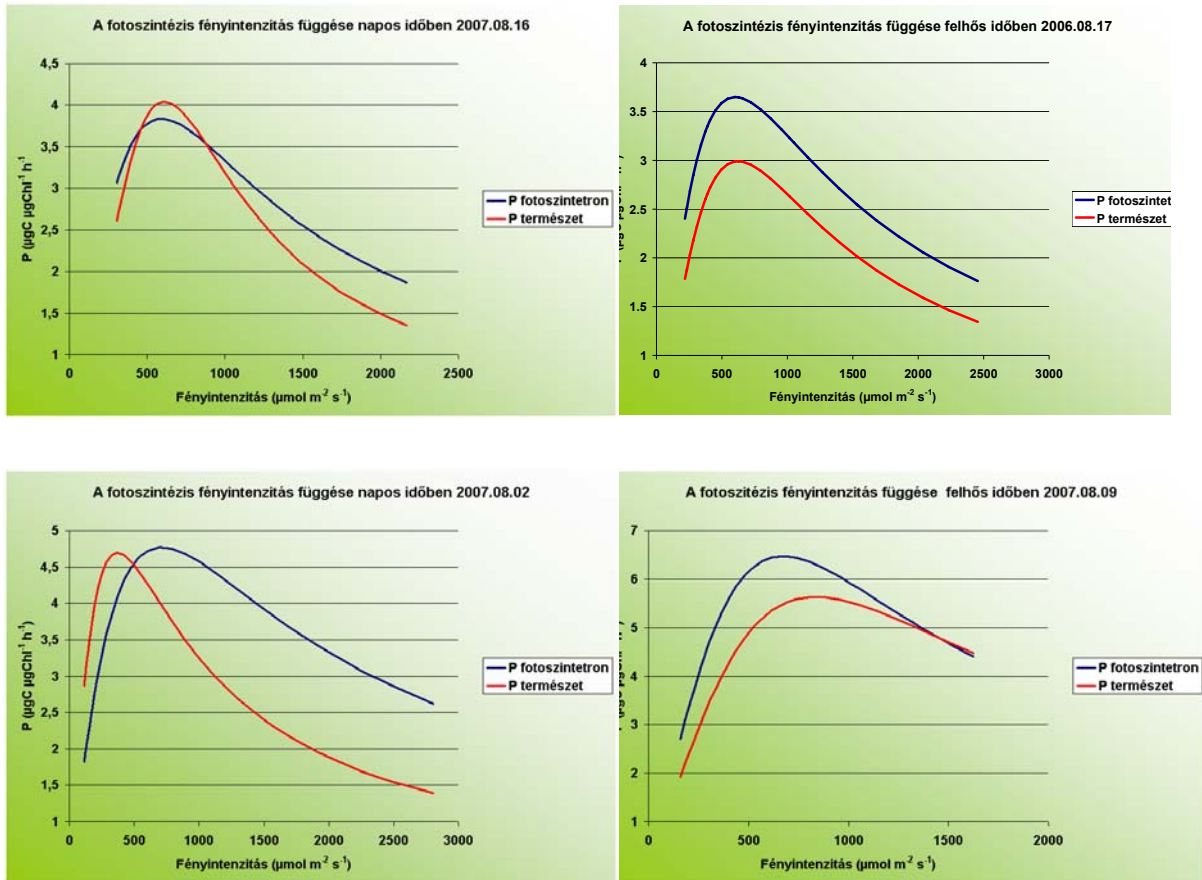
Balaton méréseink eredményei szerint nem volt jelentős különbség a statikus laboratóriumi és a statikus terepi inkubációs módszer között a P_{max} esetében. A négy mérés közül két esetben volt szignifikáns különbség: 2007.08.09.-én 14,7%-al mértünk nagyobb elsődleges termelést a laboratóriumban, 2006.08.17.-én pedig 20%-al mértünk nagyobb produkció értékeket (22. függelék). A P_{max} értékeivel szemben a fotoadaptációban jelentős eltéréseket tapasztaltunk. Az I_k értékek laboratóriumban rendre kisebbek voltak, mint a terepen mértek (23. függelék). Megmutatkozik ez az alfa értékek eltéréseiben is, amelyek a laboratóriumban voltak magasabbak (24. függelék). A fenti megállapítás alól kivételt képez a 2007 augusztus 2.-ai mérés ezen a nyári napon a természetben mért I_k értékek voltak a kisebbek és a laborban mért alfa értékek voltak a nagyobbak. A laboratóriumban és a terepen észlelt eltérések magyarázathoz további információkra lenne szükség, mint például a fitoplankton faji összetétele, tápanyag ellátottsága, hidrometeorológiai körülmények pontos ismerete beleértve az ultraibolya sugárzás intenzitását. A P-I görbék laboratóriumban és terepen észlelt eltérő lefutása azonban minden bizonnyal összefügg azzal a ténnyel, hogy a laboratóriumban inkubált algák nincsenek kitéve ultraibolya sugárzásnak szemben a terepi inkubációval. (13. ábra). Erősíti ezt a megállapítást az, hogy a vizsgált esetek felében a terepen jelentősen nagyobb fényátlást tapasztaltunk ugyanolyan intenzitású fotoszintetikusan aktív sugárzás esetén, mint a laboratóriumban (25. függelék), ami magyarázható azzal, hogy a laboratóriumi inkubátorból hiányzik a természetes napsugárzással érkező UV-A és UV-B sugárzás.

A legutóbbi kutatások szerint a Naptól érkező ultraibolya sugárzás azonban nem csak negatív hatással lehet a fitoplankton produktivására hanem bizonyos körülmények között serkentheti is azt. Helbling és munkatársai (2003) trópusi fitoplanktonnal kísérleteztek Dél-kelet Kína parti tengereiben. Azt tapasztalták, hogy 2 méteres vízmélységben, ha kiszűrték az UV-sugárzást szignifikánsan kisebb elsődleges termelést mértek, mint teljes spektrum esetén. Eredményeink összhangban állnak ezzel a felfedezéssel amennyiben jól megfigyelhető volt 2007 augusztus 2.-án és 16.-án napsütéses időben alacsony fényintenzitáson a természetben az UV sugárzás serkentette a fotoszintézist, jól látható, hogy a természetben történt inkubáció P-I görbéje alacsony fényintenzitáson meredekebben emelkedik, mint a fotoszintetronban történt inkubáció P-I görbéje. Felhős időben 2006 augusztus 17.-én és 2007 augusztus 9.-én amikor a

természetben minden bizonnyal nemcsak a fotoszintetikusán aktív hanem az ultraibolya sugárzás is alacsonyabb volt ez a serkentő hatás nem volt észlelhető (13. ábra). Magas fényintenzitáson a fotoszintetron rendre túlbecsülte az elsődleges termelést. Ennek legvalószínűbb oka az, hogy ilyen körülmények között kinn a természetben az ultraibolya sugárzás is gátolja a fotoszintézist. Ezt a gátló hatást a felszíni vízrétegekben számos szerző kimutatta úgy tengeri, mint édesvízi körülmények között (Olesen & Maberly 2001, Kim & Watanabe 1994, Villafane *et al.* 1999). A fotoszintetronban történt inkubálás során az algák nem voltak kitéve UV sugárzásnak (az alkalmazott fényforrások csak látható fényt bocsátanak ki), a természetben történt inkubálás során viszont kvarcedényeket használtunk, amelyek átengedték az UV sugárzást. Pálffy és Vörös 2003-ban vizsgálták az UV sugárzás hatását a balatoni algák elsődleges termelésére. Azt tapasztalták, hogy az UV sugárzásnak kitett algák esetében az elsődleges termelés alacsonyabb volt a vízfelszín közelében, mint a csak fotoszintetikusán aktív sugárzásnak (PAR) kitett algák esetében. Méréseik rámutattak arra, hogy az UV sugárzás erősebb fotoinhibíciót okoz a felszín közelében, mint a fotoszintetikusán aktív sugárzás (12. ábra). A tárgyalt eltérések ellenére úgy látszik hogy ezek a különbségek a Pmax valamint az alapterületre vonatkoztatott elsődleges termelés becslésének megbízhatóságát nem érintik számottevően.



12. ábra: Az UV sugárzás hatása a fitoplankton elsődleges termelésére (Pálffy és Vörös (2003) adatai alapján illetve Eilers és Peeters egyenlete szerint)



13. ábra: A fotoszintetron és a természetes megvilágítás összehasonlítása

Ökológiai, limnológiai szempontból alapvető a planktonikus algák felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelésének az ismerete. Ezért eredményeink alapján kiszámítottuk a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelés értékeit is, majd összehasonlítottuk a laboratóriumi és a terepi inkubáció eredményeit azért, hogy megállapítsuk, hogy alkalmas e a laboratóriumi inkubálás egy vízterület elsődleges termelésének megbízható becslésére. 2007 augusztus 2.-án a fotoszintetronban 10%-al nagyobb elsődleges termelést mérünk, de a különbség nem volt szignifikáns. 2007 augusztus 9.-én felhős időben a fotoszintetronban szignifikánsan magasabb értékeket kaptunk mint a terepi inkubáció esetében. A fotoszintetronban 24%-al magasabb értékeket mérünk mint a terepen. 2007 augusztus 16.-án 14%-al mértünk magasabb elsődleges termelés értékeket a fotoszintetronban, a különbség nem volt szignifikáns. 2006 augusztus 17. én szignifikánsan magasabb értékeket mértünk a laboratóriumban (1. táblázat). A fentiek alapján levonható az a következtetés, hogy a fotoszintetronban

végzett statikus laboratóriumi inkubáció 10-24%-al felülbecsli a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelést a terepi statikus inkubációhoz képest. Mivel lényegesen olcsóbb mint a helyszíni inkubáció és gyorsabb ez olyan előny, hogy megéri fotoszintetront használni a fitoplankton fotoszintézisének becslésére. Következésképpen a fotoszintetron alkalmas a fitoplankton fotoszintézisének durva becslésére. Fontosnak tartom megjegyezni, hogy nincs egy állandó faktor amivel a laboratóriumban kapott eredményeket átszámolhatnánk a természetre. A természetes alga együttesek viselkedésének megértéséhez (a P-I görbék paramétereinek vizsgálatához) a terepi inkubáció előnyösebb.

Ugyanakkor nem feledkezhetünk meg arról sem, hogy *in situ* kísérleteinket a statikus inkubáció során helyhez kötött fitoplankton mintákkal végeztük. Természetes körülmények között a planktonikus algák sejtjei a víz turbulens áramlása miatt állandó mozgásban vannak, ami a Balatonra nézve sekélysege és a gyakori erős szél miatt különösen igaz. Így valószínű, hogy a sejtek az inkubáció idejénél rövidebb ideig tartózkodnak a felszín közelében, rövidebb ideig vannak kitéve a fotoszintézis optimális működéséhez szükséges sugárzásnál nagyobb fényintenzitásnak (valamint az UV sugárzás gátló hatásának), ami a gátlás túlbecsüléséhez vezet (Pálffy & Vörös 2003; Kirk 1994). A laboratóriumi inkubáció során kapott értékek e megfontolás alapján közelebb állhatnak a valóságos produkció mértékéhez, mint a helyhez kötött fitoplankton minták inkubációja során kapott értékek. A balatoni fitoplankton fotoszintézisének általunk mért gátlása nem feltétlenül műtermék, a valóságban is előfordulhat, sőt talán meg is haladhatja azt az ún. mikrorétegzettség kialakulása esetén (Entz 1979, Vörös *et al.* 1983). Ekkor a nappali felmelegedés a felső vízréteg hőmérsékletének emelkedését eredményezi, amely a sűrűségkülönbség miatt nem keveredik az alatta lévő hidegebb vízzel. Ezt az éjszakai lehűlés általában felborítja, de hosszabb szélcsend, illetve az éjjel és nappal közötti kis hőmérsékletkülönbség hatására időszakosan tartóssá válhat. Ekkor az algák a felszínközeli, erős PAR és UV sugárzással jellemezhető vízrétegben csapdába eshetnek, ami fotoszintézisük drasztikus csökkenéséhez vezethet.

A fenti kérdéskör jobb megismerése érdekében 2007-ben új módszertani kísérleteket indítottunk a statikus és a dinamikus inkubáció összehasonlító értékelése céljából.

1.táblázat: Terepi statikus és laboratóriumi statikus inkubációval (fotoszintetron) meghatározott felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelés a Siófoki medencében

Dátum	Kezelés	P (mg C m ⁻² h ⁻¹)	±SD
2007 08. 02.	statikus természet PAR+UV	57	7,59
2007 08. 02.	statikus fotoszintetron PAR	63	3,9
2007 08. 09.	statikus természet PAR+UV	23	3,32
2007 08. 09.	statikus fotoszintetron PAR	30	1,01
2007 08. 16.	statikus természet PAR+UV	31	3,93
2007 08. 16.	statikus fotoszintetron PAR	36	4,02
2006 08. 17.	statikus természet PAR+UV	41	4,7
2006 08. 17.	statikus fotoszintetron PAR	53	1,93

A statikus és a dinamikus inkubációs módszer összehasonlító értékelése

Számos kutató (Geravis *et al.* 1997, 1999, Marra 1978, Nixdorf *et al.* 1990, 1992, Nixdorf & Behrendt 1991) azt találta, hogy a dinamikus *in situ* inkubáció magasabb elsődleges termelés értékeket eredményezhet, mint a klasszikus statikus *in situ* módszer. Csak, nagyon kevés olyan tanulmány létezik, amely kisebb integrált produktivitást mért dinamikus inkubáció esetén, mint statikus inkubáció esetén. (Ferris & Christian 1991). Randall és Day (1987) is észlelt ilyet egy turbid torkolatban.

A mi kísérleteink során amint az alábbi táblázatban látható a terepi statikus és a terepi dinamikus inkubációs módszerek között nem sikerült szignifikáns különbséget kimutatni a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelésben, amikor az inkubált minták a víz alatti fény teljes spektrumának (PAR+UV) ki voltak téve (2. táblázat). Az UV sugárzás kizárásával napos időben végzett kísérletek eredményei arra engednek következtetni (3. táblázat), hogy sekély tavakban az UV-sugárzás gátló hatása nem csak a statikus, hanem a dinamikus inkubáció esetén is érvényesül.

2007 augusztus 9.-én felhős időben az UV-sugárzás kizárása nem okozott magasabb elsődleges termelés értékeket, ellenkezőleg 14%-kal alacsonyabb értéket eredményezett. (3. táblázat)

2. táblázat: A terepi statikus és a terepi dinamikus inkubációval meghatározott felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelés a Siófoki medencében (mindkét kísérleti variáns látható fényt és UV-sugárzást is kapott)

Dátum	Kezelés	P (mgC m ⁻² h ⁻¹)	±SD
2007 08. 02.	statikus természet PAR+UV	57	7,59
2007 08. 02.	dinamikus természet PAR+UV	59	5,7
2007 08. 09.	statikus természet PAR+UV	22	3,32
2007 08. 09.	dinamikus természet PAR+UV	23	2,36
2007 08. 16.	statikus természet PAR+UV	31	3,93
2007 08. 16.	dinamikus természet PAR+UV	24	4,01

3. táblázat: A terepi dinamikus inkubációs eljárások eredményei UV-sugárzással (PAR+UV) és annak kizárásával(PAR).

Dátum	Kezelés	P (mgC m ⁻² h ⁻¹)	±SD
2007 08. 02.	dinamikus természet PAR+UV	57	5,7
2007 08. 02.	dinamikus természet PAR	72	0,45
2007 08. 09.	dinamikus természet PAR+UV	23	2,36
2007 08. 09.	dinamikus természet PAR	20	5,53
2007 08. 16.	dinamikus természet PAR+UV	24	4,01
2007 08. 16.	dinamikus természet PAR	29	0,48

A dinamikus inkubációval kapott eredmények, valamint a statikus terepi és a statikus laboratóriumi inkubációs módszer összehasonlító értékeléséből látható, hogy az UV sugárzásnak fontos szerepe van a fitoplankton fotoszintézisének szabályozásában. A dinamikus inkubációval észlelt UV gátlás, valamint a terepi statikus (PAR+UV) és a laboratóriumi statikus (PAR) inkubációs módszer eredményei közötti eltérések megerősítik Pálffy és Vörös (2003) azon eredményeit miszerint az UV-A és az UV-B sugárzásnak is jelentős fotoszintézis gátló szerepe van a Balatonban. Mindemellett, tisztában vagyunk azzal, hogy a bemutatott három mérés túl kevés ahhoz, hogy végleges következtetéseket vonjunk le az algák turbulens közegben való viselkedéséről. Úgy ítéljük, meg hogy a dinamikus inkubációs kísérleteket a jövőben folytatni kell, a vertikális mozgás sebességének változtatásával különböző hidrometeorológiai körülményeket kell szimulálni. Valamint a fotoszintetikusan aktív sugárzás mellett mérni kell az UV-sugárzást is a terepen.

Következtetésként eddigi eredményeink alapján elmondható, hogy a Balaton esetében a dinamikus inkubációs eljárás ugyan olyan jól használható mint a hagyományos statikus inkubációs módszer a fitoplankton elsődleges termelésének becslésére, sőt az általunk kidolgozott dinamikus inkubáló berendezés kisebb eszköz és izotóp igénye (statikus terepi inkubáció esetén 7 különböző mélységben mérünk, 7x3 kvarc inkubáló

edényre van szükségünk, és 7x3 edénybe kell izotópot adagolnunk, a dinamikus inkubáció esetén csak 2x3 - 3 UV-elnyelő fóliával, 3 fólia nélküli - inkubáló edényt használtunk) miatt a fitoplankton elsődleges termelésének meghatározásának legjobb módszere. Tehát, a kétféle terepi inkubációs módszer közül a dinamikus a jobb, ha nem célunk a fotoszintetikus paraméterek meghatározása és vizsgálata, ha csak a termőképességet akarjuk meghatározni.

Következtetések

- **Napsütéses időben** alacsony fényintenzitáson a természetben az UV sugárzás serkentette a fotoszintézist, a természetben történt inkubáció P-I görbéje alacsony fényintenzitáson meredekebben emelkedik, mint a fotoszintetronban történt inkubáció P-I görbéje. **Felhős időben**, amikor a természetben minden bizonnyal nemcsak a fotoszintetikusán aktív, hanem az ultraibolya sugárzás is alacsonyabb volt, ez a serkentő hatás nem volt észlelhető.
- Nem volt jelentős különbség a statikus laboratóriumi és a statikus terepi inkubációs módszer között a Pmax (maximális produkció értékek) esetében.
- Magas fényintenzitáson a fotoszintetron rendre túlbecsülte az elsődleges termelést. Ennek legvalószínűbb oka az, hogy ilyen körülmények között kint a természetben az ultraibolya sugárzás is gátolja a fotoszintézist.
- A tárgyalt eltérések ellenére úgy látszik, hogy ezek a különbségek a Pmax valamint a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelés becslésének megbízhatóságát nem érintik számottevően. A fotoszintetronban végzett statikus laboratóriumi inkubáció 10-24%-kal felülbecsli a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelést a terepi statikus inkubációhoz képest. Mivel lényegesen olcsóbb, mint a helyszíni inkubáció és gyorsabb is, ez olyan előny, hogy megéri fotoszintetront használni a fitoplankton fotoszintézisének becslésére. Következésképpen a fotoszintetron alkalmas a fitoplankton fotoszintézisének durva becslésére.

- A terepi statikus és a terepi dinamikus inkubációs módszerek között nem sikerült szignifikáns különbséget kimutatni a felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelésben, amikor az inkubált minták a víz alatti fény teljes spektrumának (PAR+UV) ki voltak téve.
- Az UV sugárzás kizárásával napos időben végzett kísérletek eredményei arra engednek következtetni, hogy sekély tavakban az UV-sugárzás gátló hatása nem csak a statikus, hanem a dinamikus inkubáció esetén is érvényesül.
- Az általunk kidolgozott dinamikus inkubáló berendezés kisebb eszköz- és izotópigénye miatt a fitoplankton elsődleges termelésének meghatározásának legjobb módszere. Tehát a kétféle terepi inkubációs módszer közül a dinamikus a jobb, ha nem célunk a fotoszintetikus paraméterek meghatározása és vizsgálata, hanem csak a termőképességet akarjuk meghatározni.

Köszönetnyilvánítás

Köszönetemet szeretném kifejezni külső konzulensemnek dr. Vörös Lajosnak, akinek segítségével a vizsgálatokat a MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetében készíthettem el, és aki szakmai tudásával, irányításával, tanácsadásával nagy segítséget nyújtott mind a kísérletek elvégzésében, mind a dolgozat megírásában.

Köszönettel tartozom belső konzulensemnek dr. Fodorpataki Lászlónak, hogy segített átlátni a kutatás elméleti kérdéseit, és gyakorlati tanácsaival munkámat támogatta.

Köszönöm az intézet igazgatójának dr. Bíró Péternek, hogy engedélyezte az intézetben folytatott munkámat.

Köszönettel tartozom az intézet kutatóinak, különösen dr. V.-Balogh Katalinnak a szerves szén koncentrációjának mérésénél nyújtott segítségért és Somogyi Boglárkának a szakmai módszertani kérdések tisztázásában nyújtott segítségéért.

Külön köszönettel tartozom Németh Baláznak és Dobos Géának a kísérleti eszközök elkészítésénél, a mintavételek, fénymérések, és az *in situ* inkubálás alkalmával nyújtott értékes gyakorlati segítségéért, továbbá köszönöm Kismődiné Lakatos Erzsébet

intézeti mérnök technikai segítségét. Továbbá szeretném megköszönni Vanyovszki József és Kis András egyetemi hallgatóknak a laboratóriumi munkákban nyújtott segítséget.

Végül, de nem utolsó sorban köszönetet mondok szüleimnek tanulmányaim során nyújtott szerető támogatásukért.

Felhasznált irodalom

Dewez, D.; Didur, O.; Vincent-Héroux, J.; Popovic, R. (2008): Validation of photosynthetic fluorescence parameters as biomarkers for isotopuron toxic effect on alga *Scenedesmus obliquus*, *Environ. Pollut.*, 151(1): 93-100.

Eilers, P. H. C & Peeters, J. C. H. (1988): A model for the relationship between light intensity and rate of photosynthesis in phytoplankton, Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam 42: 199-215

Eloranta, P.V. & Salminen, R. (1984): Phytoplankton primary production in a eutrophic cooling water pond. *Hydrobiologia* 118: 267-274

Entz, B. (1979): Physikalische und chemische Mikroschichtungen im seichten Balatonsee. *Biol. Forsch. Inst. Burgenland Bericht* 33: 3-17.

Evens, T. J.; Chapman, D. J.; Robbins, R. A.; D'Asaro, E. A. (2000): An analytical flat-plate photobioreactor with a spectrally attenuated light source for the incubator of phytoplankton under dynamic light regimes. *Hydrobiologia* 434: 55-62

Falkowski, P. G.; Koblizek, M.; Gorbunov, M.; Kolber, Z. (2004): Development and application of variable chlorophyll fluorescence techniques in marine ecosystems. In: Papageorgiou, G. C., Govindjee (szerk.): *Chlorophyll-a fluorescence: a signature of photosynthesis*, Springer, Dordrecht, 757-778.

Falkowski, P. G.; Raven, J. A. (2007): *Aquatic photosynthesis*, Princeton Univ. Press, Princeton, 106-113.

Fauchot, J.; Gosselin, M.; Levasseur, M.; Mostajir, B.; Belzile, C.; Demers, S.; Roy, S.; Villegas, P. Z. (2000): Influence of uv-b radiation on nitrogen utilization by a natural assemblage of phytoplankton. *J. Phycol.* 36: 484-496.

Felföldy L. (1979): *A biológiai vízminőség, Vízdok*, Budapest: 242.

Ferris, J. M. & Christian, R. (1991): Aquatic primary production in relation to microalgal responses to changing light: a review. – *Aquat. Sci.* 52: 187-217

Figueiras, F. G.; Perez, F. F.; Pazos, Y.; Rios, A. F. (1994): Light and productivity of Antarctic phytoplankton during austral summer in an ice edge region in the Weddell-Scotia Sea. *J. of Plankton Res.* 3: 233-253

Furet, J. E.; Benson-Evans, K.; Grey, J. E. (1983): A battery operated incubator for *in situ* primary productivity studies in small lakes and rivers. *Hydrobiologia* 101: 243-245

Furgal, J. A. & Smith, R. E. H. (1997): Ultraviolet radiation and photosynthesis by Georgian Bay phytoplankton of varying nutrient and photoadaptive status. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1659-1667.

Geravis, F.; Hintze, T.; & Behrendt, H.; (1999) An incubator for the simulation of a fluctuating light climate in studies of planktonic primary productivity. - *Internat. Rev. Hydrobiol.* 84/1: 49-60

Gervais, F.; Opitz, D.; Behrendt, H. (1997): Influence of small scale turbulence and large-scale mixing on phytoplankton primary production, *Hydrobiologia* 342/343: 95-105

Gocke, K. & Lenz, J.(2004) A new turbulence incubator for measuring primary production in non-stratified waters. – *J. of Plankton Res.* 26/3: 357-369.

Hader, D – P. (2000): Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems, *Adv Space Res*, Vol. 26, No 12: 2029-2040.

Helbling, E. W. ; Gao, K.; Gonclaves, R. J.; Wu, H. ; Villafane, V. E. (2003) Utilization of solar UV radiation by coastal phytoplankton assemblages off SE China when exposed to fast mixing. *Mar Ecol Prog Ser* Vol. 259: 59-66.

Herodek, S. & Tamás, G. (1976): A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása. *Hidrológiai Közlöny*: Vol. 56: 219-228.

Jorgensen, S. E.; Matsui, S.(1997): The World's Lakes in Crisis. *International Lake Environment Committee*: pp. 184

Kim, D.-S.; Watanabe, Y. (1994): Inhibition of growth and photosynthesis of freshwater phytoplankton by ultraviolet A (UVA) radiation and subsequent recovery from stress. *J. of Plankton Res.* 16: 1645-1654.

Kirk, J. T. O. (1994): Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. *Cambridge University Press, Cambridge*: pp. 305.

MacIntyre, S. (1993): Vertical mixing in a shallow eutrophic lake: possible consequences for the light climate of phytoplankton. – *Limnol. Oceanogr.* 38: 798-817.

Maestrini, S. Y.; Sournia, A. & Herbland, A. (1993): Measuring phytoplankton production in 1992 and the coming years: a dilemma? – ICES mar. Sci. Symp. 197: 244-259.

Marra, J. (1978): Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.* 46: 203-208.

Moeller, R. E. (1994): Contribution of ultraviolet radiation (UV-A, UV-B) to photoinhibition of epilimnetic phytoplankton in lakes of differing UV transparency. *Arch. Hydrobiol. Beih.* 43: 157-170.

Nilawati, J.; Greenberg, B. M.; Smith, R. E. H. (1997): Influence of ultraviolet radiation on growth and photosynthesis of two cold ocean diatoms. *J. Phycol.* 33: 215-224.

Nixdorf, B. & Behrendt, H. (1991). Discrepancies between O₂ and ¹⁴C-method resulting from measurements of primary production under consideration of vertical mixing in a shallow eutrophic lake. *Ver. Limnol.* 24: 1268-1271.

Nixdorf, B.; Behrendt, H. & Stellmacher, R. (1990): Comparison of methods for estimation of integral primary production in shallow aquatic ecosystems with special regard to turbulent mixing. *Limnologica* 20: 53-56.

Nixdorf, B.; Pagenkopf W. G.; Behrendt, H. (1992): Diurnal patterns of mixing depth and its influence on primary production in a shallow lake . *Int. Revue ges. Hydrobiol.* 77: 349-360.

Oelsen, B.; Maberly, S. C. (2001): The effect of high levels of visible and ultraviolet radiation on the photosynthesis of phytoplankton from a freshwater lake. *Arch. Hydrobiol.* 151: 301-315.

Pálffy, K. & Vörös, L. (2003): Effect of ultraviolet radiation on phytoplankton primary production in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 506-509: 289-295.

Randall, J. M. & Day J. W. (1984): Effects of river discharge and vertical circulation on aquatic primary production in a turbid Louisiana (USA) estuary. – *Neth. J. Sea Res.* 21: 231-242.

Scheffer, M. (1998): *Ecology of shallow lakes*, Chapman & Hall, London, Weinheim, New York, Tokio, Melbourne, Madras: pp. 509.

Somogyi, B.; Vanyovszki, J.; Ágyi, Á.; Vörös, L. (2007): Eukarióta és prokarióta pikoalga törzsek fotoszintézisének összehasonlító vizsgálata. Hidrológiai közlöny Vol.: 87: 119-121.

Steemann Nielsen, E. (1952): The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. J. Const. Int. Explor. Mer. 18: 117-140.

Üveges, V.; Kovács, W. A.; Tóth, V.; Padisák, J.; Vörös, L. (2007) A balatoni fitobentosz fotoszintézise I. Az inkubáló berendezés és vizsgálati módszerek. Hidrológiai közlöny Vol. 87: 144-147

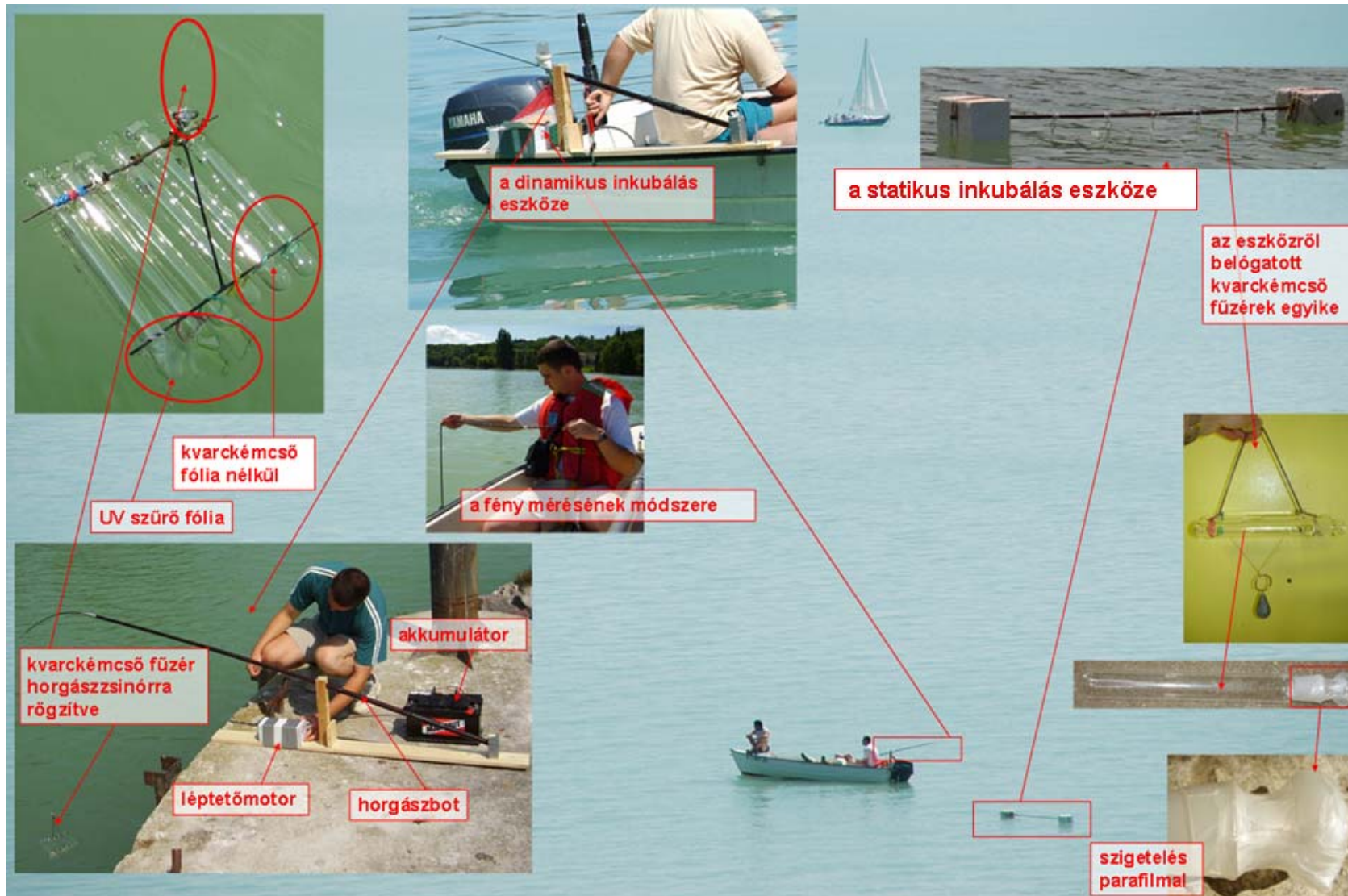
Van de Poll, W. H.; Eggert, A.; Buma, A. G. J.; Breeman, A. M. (2001): Effects of UV-B-induced DNA damage and photoinhibition on growth of temperate marine red macrophytes: habitat-related differences in UV-B tolerance. J. Phycol. 37: 30-37.

Villafane, V. E.; Andrade, M.; Lairana, V.; Zaratti, F.; Helbling, E. W. (1999): Inhibition of phytoplankton photosynthesis by solar ultraviolet radiation: studies in lake Titicaca, Bolivia. Freshwater Biology 42: 215-224

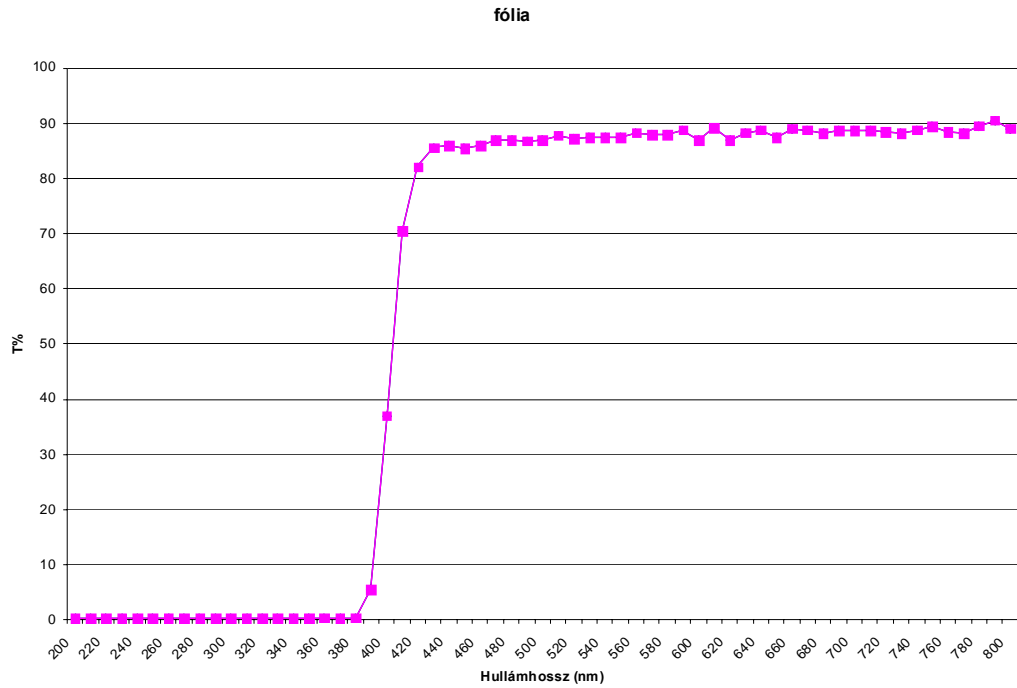
Vollenwieder, R. A. (ed.) (1969): Primary Production in Aquatic Environments. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh: pp. 49

Vörös, L.; Vizkeleti, É.; Tóth, F.; Németh, J. (1983): Trofitás vizsgálatok a Balaton keszthelyi-medencéjében. Hidrológiai Közöly Vol:63: 390-398.

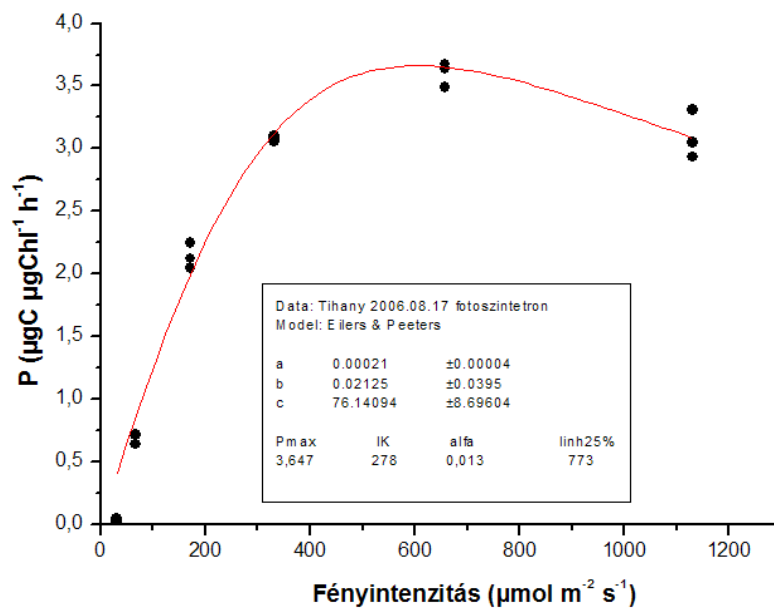
Függelék



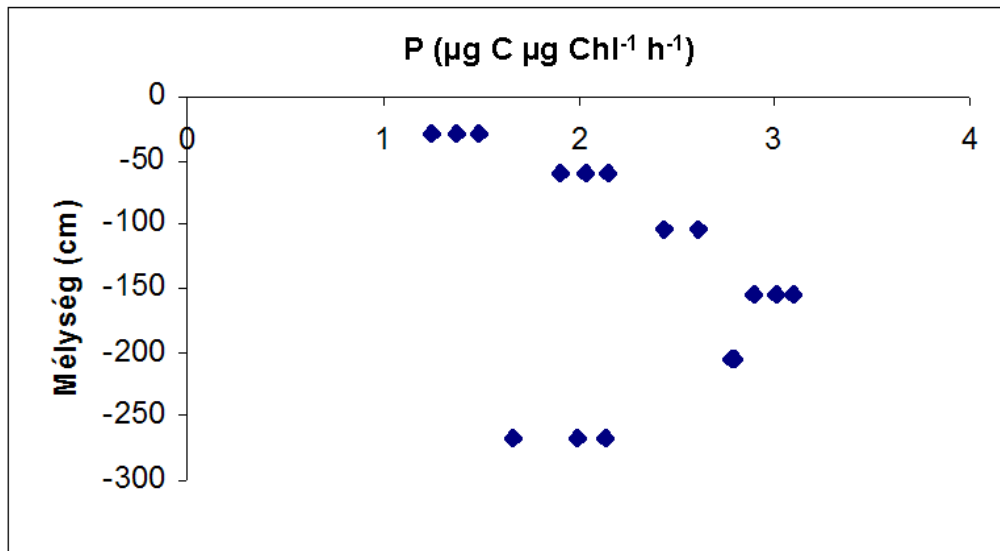
1. függelék: A helyszíni statikus és dinamikus inkubáció eszközei.



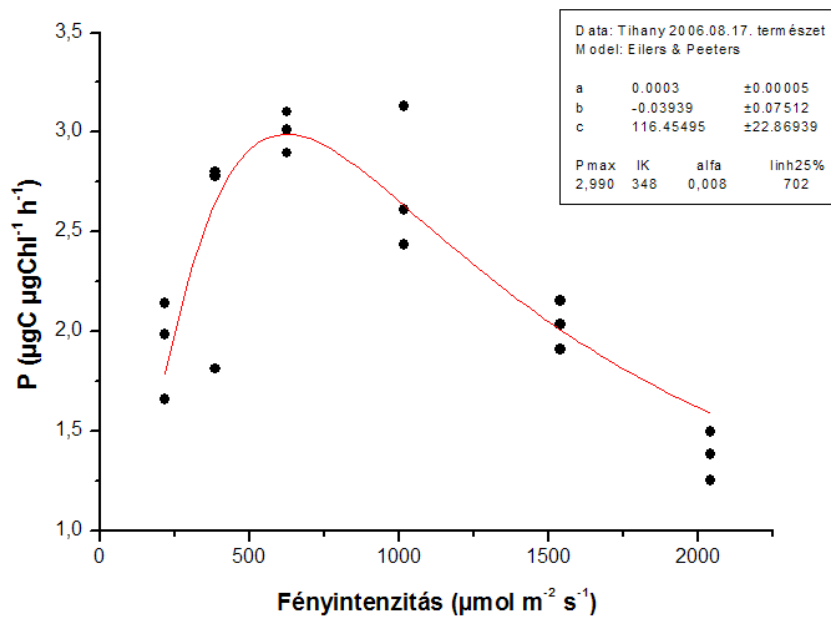
2. függelék: A fólia transzmittanciája a hullámhossz függvényében



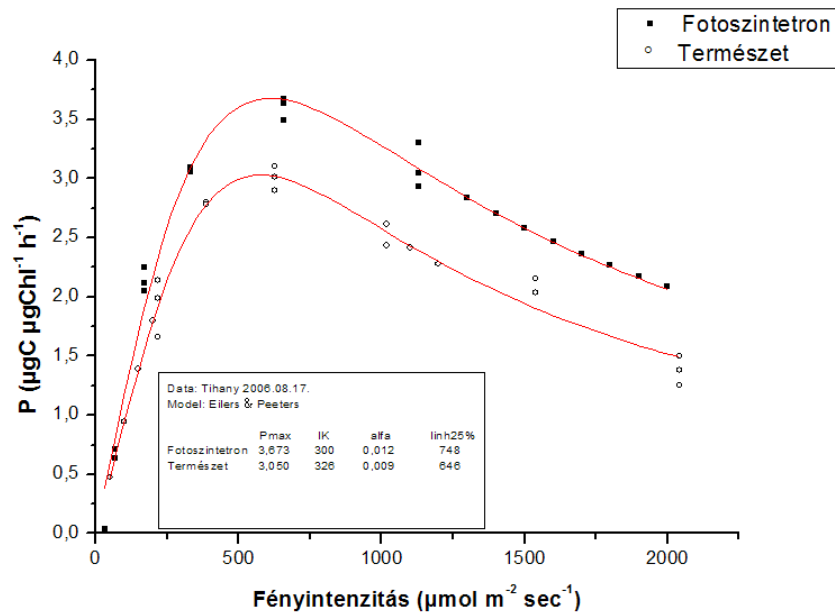
3. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2006.08.17-én a laboratóriumi inkubáció során



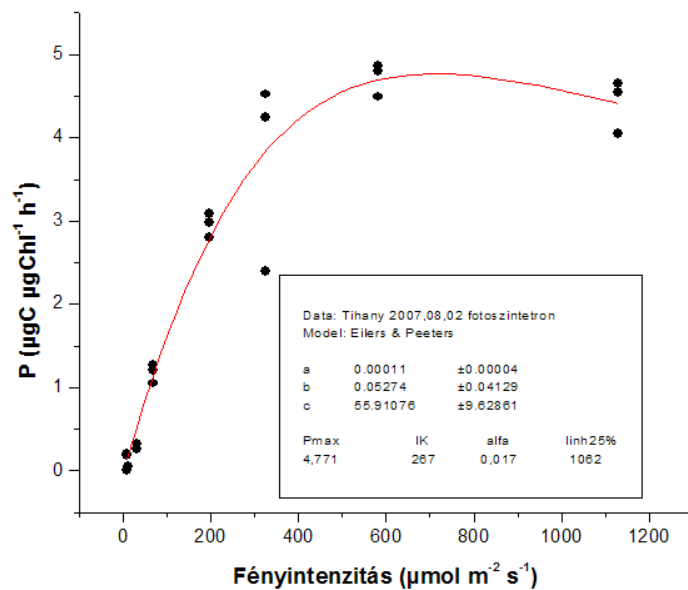
4. függelék: A fitoplankton elsődleges termelése Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján 2006.08.17-én a vízméllység függvényében



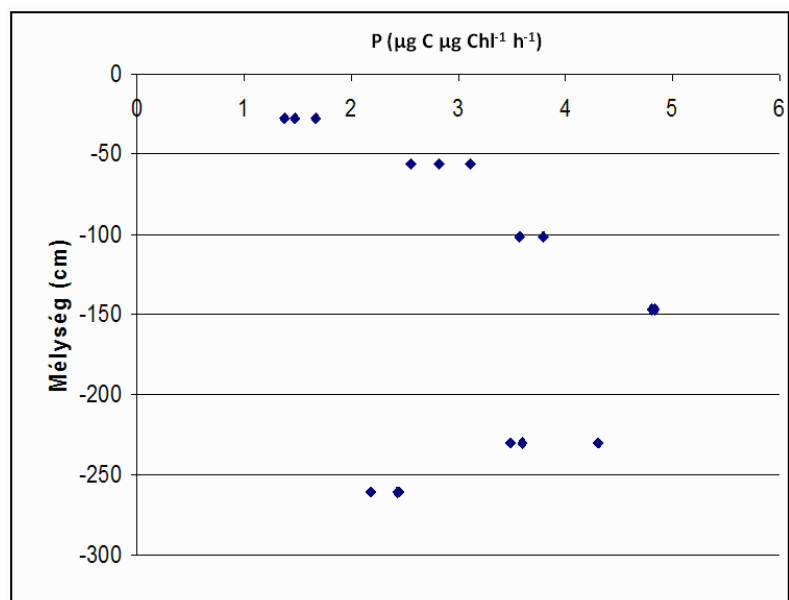
5. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peters modell segítségével illetve) 2006.08.17-én a helyszíni inkubáció során



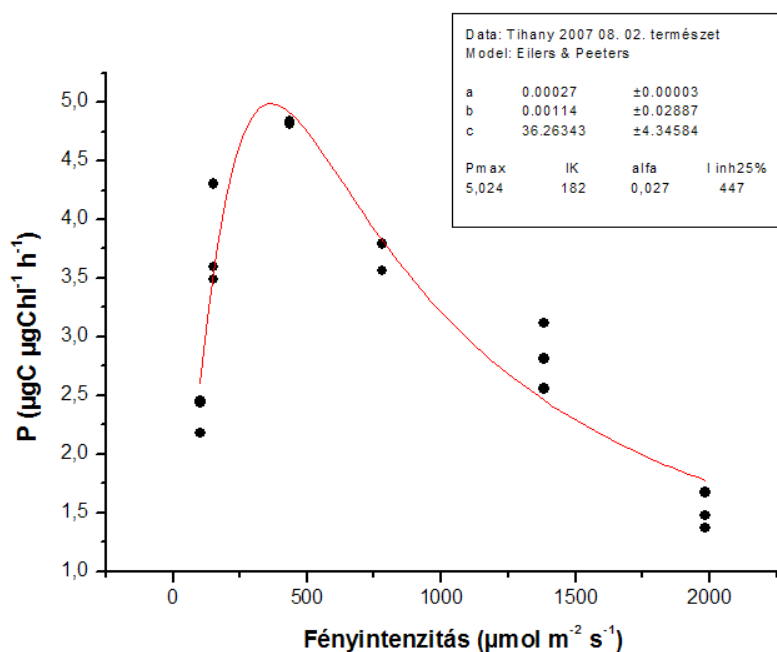
6. függelék: A laboratóriumi és a helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján 2006.08.17-én



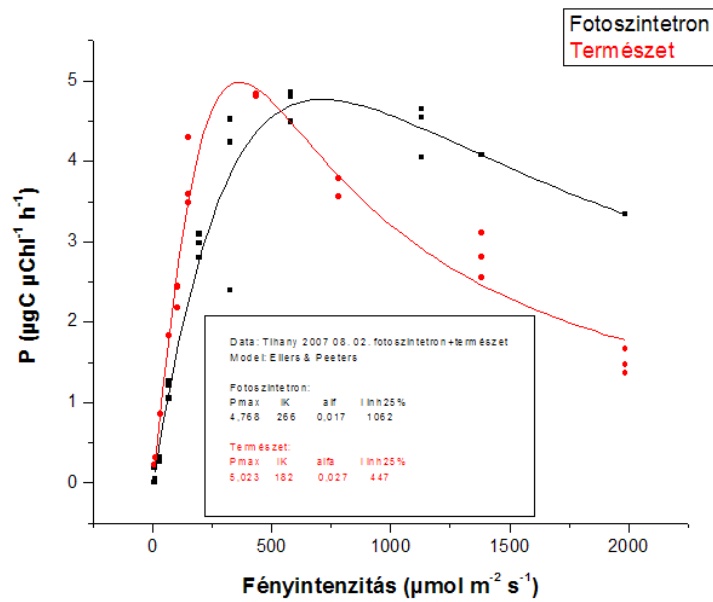
7. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2007.08.02-án a laboratóriumi inkubáció során



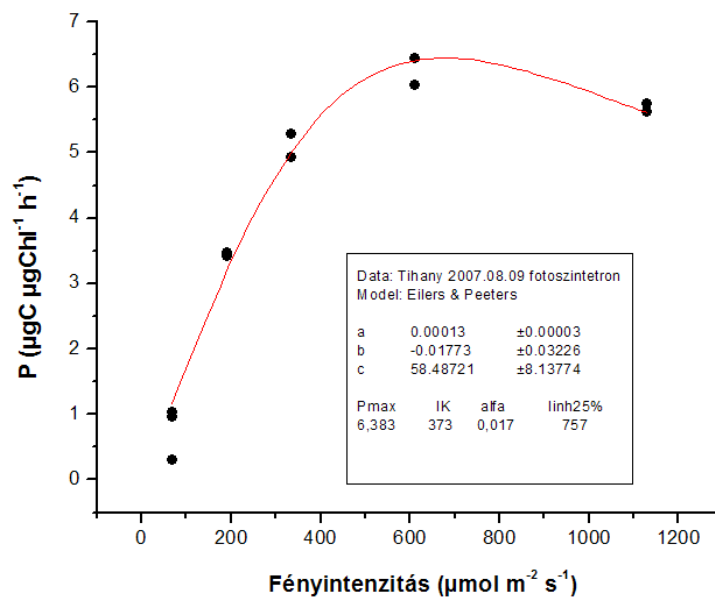
8. függelék: A fitoplankton elsődleges termelése Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján 2007.08.02-án a vízméllység függvényében



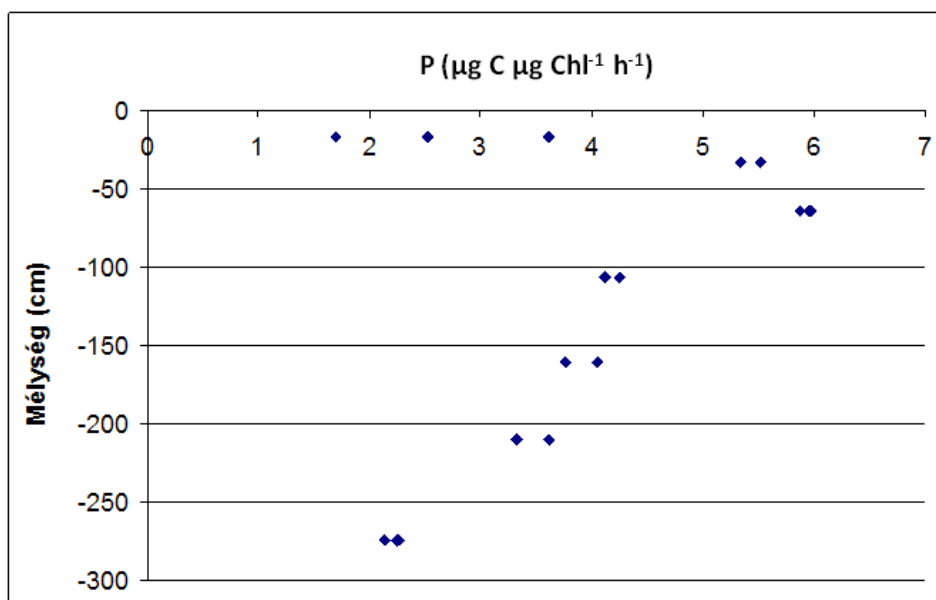
9. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2007.08.02.-án a helyszíni inkubáció során



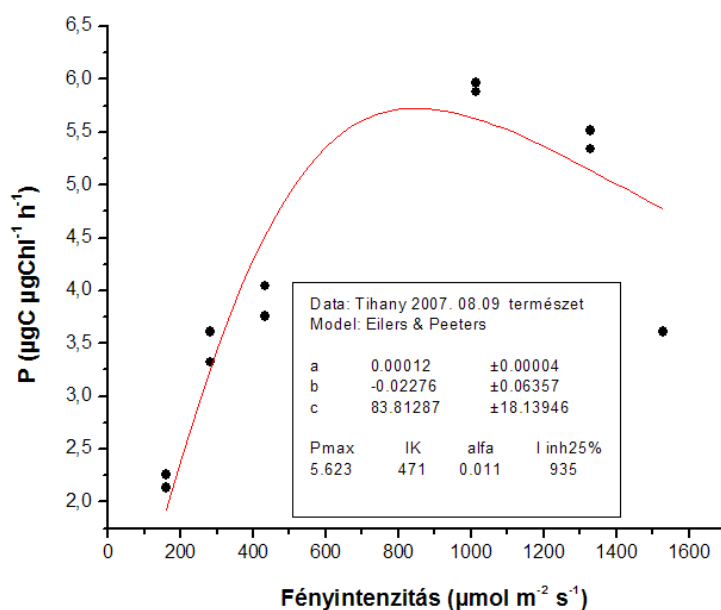
10. függelék : A laboratóriumi és a helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján 2007.08.02-én



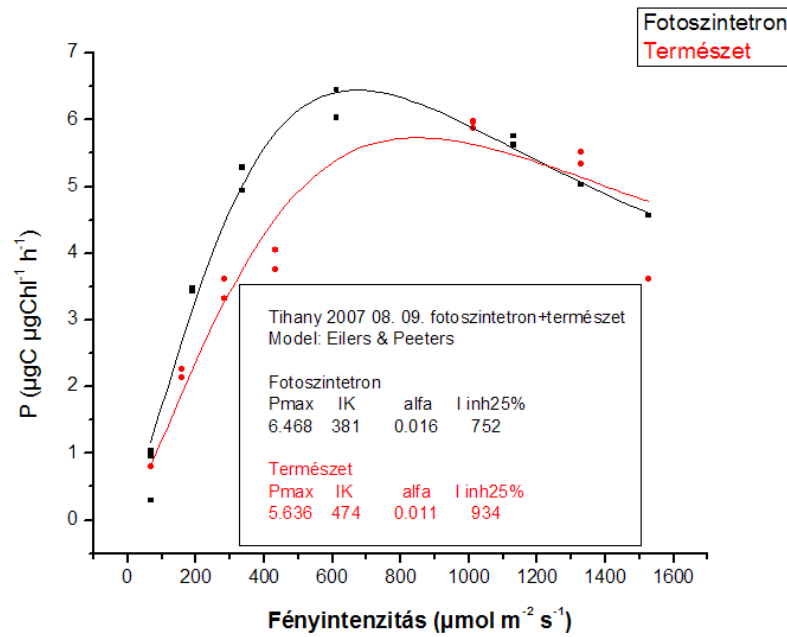
11. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2007.08.9-én a laboratóriumi inkubáció során



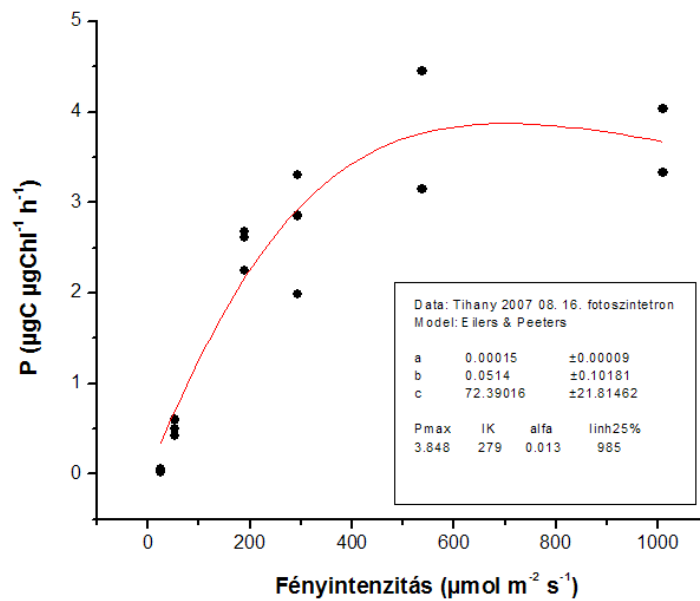
12. függelék: A fitoplankton elsődleges termelése Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján 2007.08.9-én a vízméllység függvényében



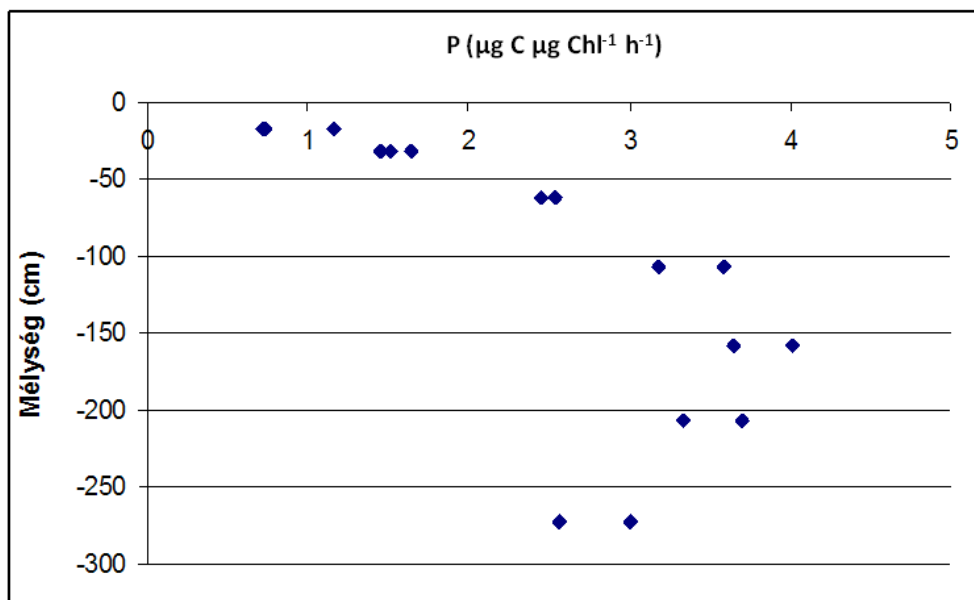
13. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illesztve) 2007.08.9-én a helyszíni inkubáció során



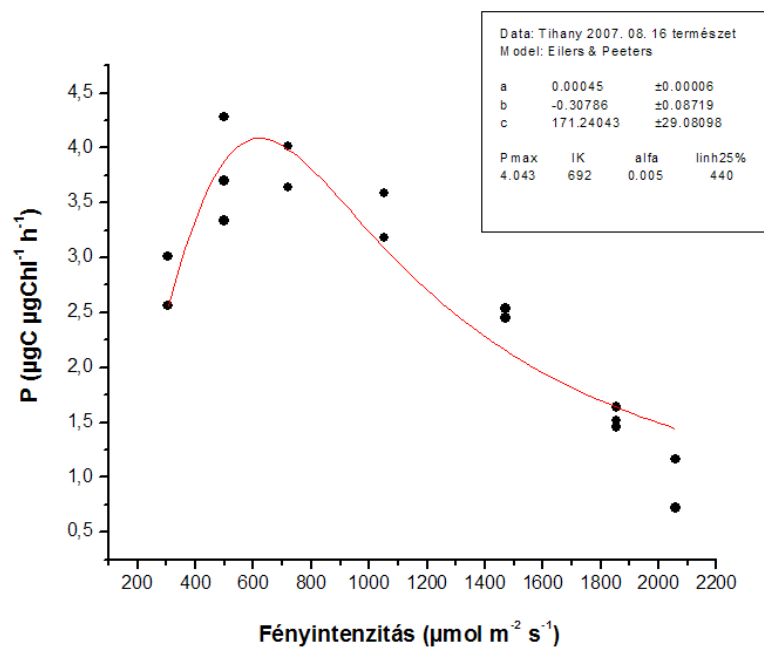
14. függelék: A laboratóriumi és a helyszíni inkubáció fotszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve



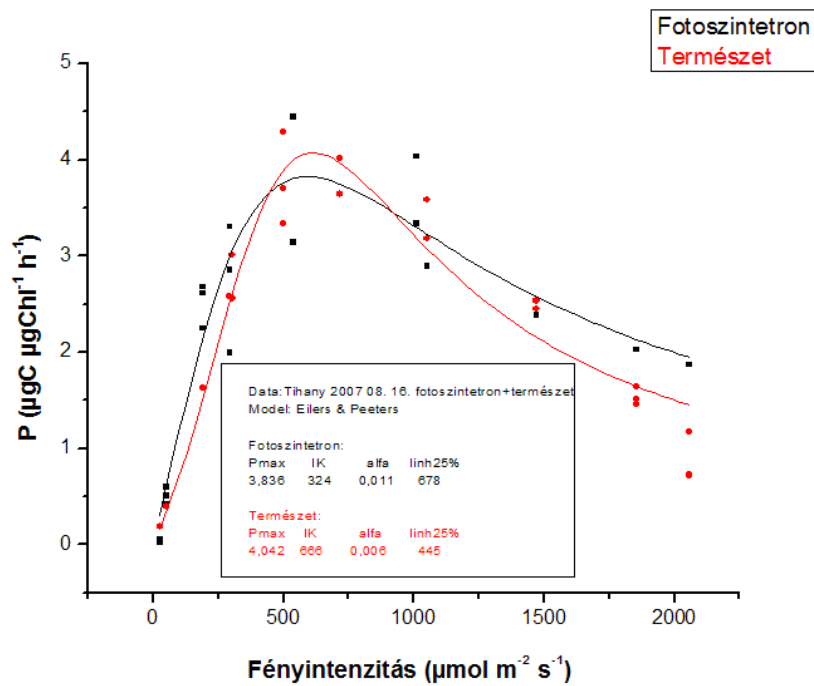
15. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2007.08.16-án a laboratóriumi inkubáció során



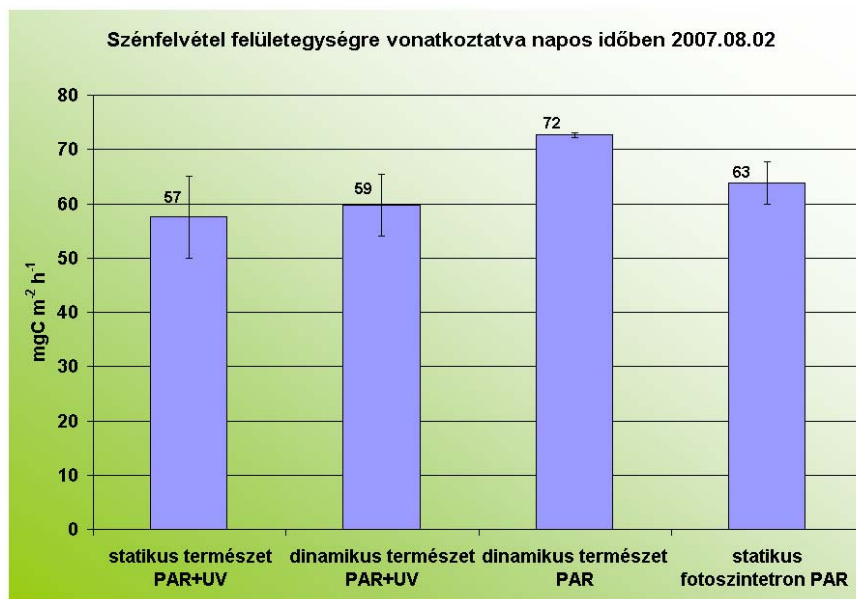
16. függelék: A fitoplankton elsődleges termelése a vízmélység függvényében



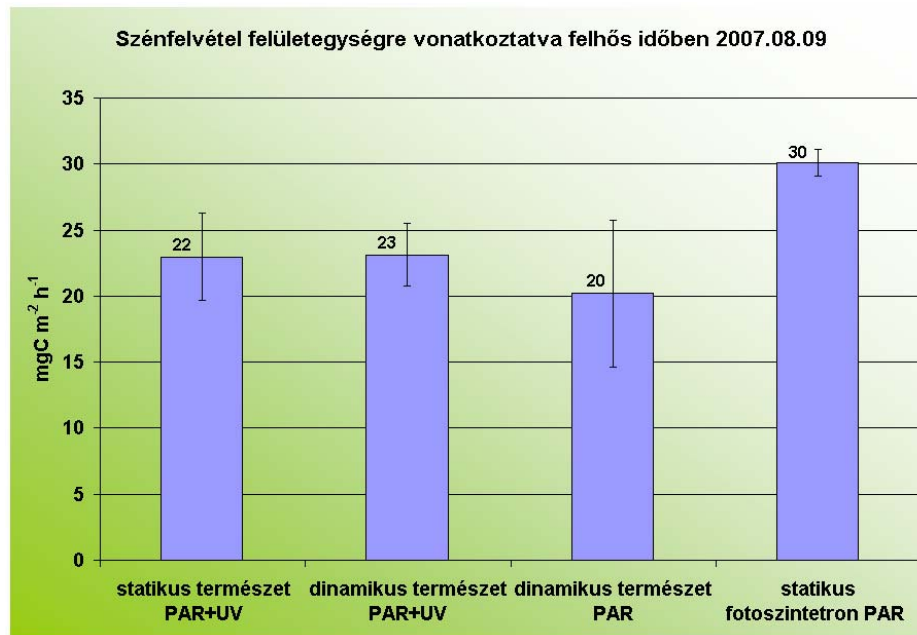
17. függelék: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peters modell segítségével illetve) 2007.08.16-án a helyszíni inkubáció során



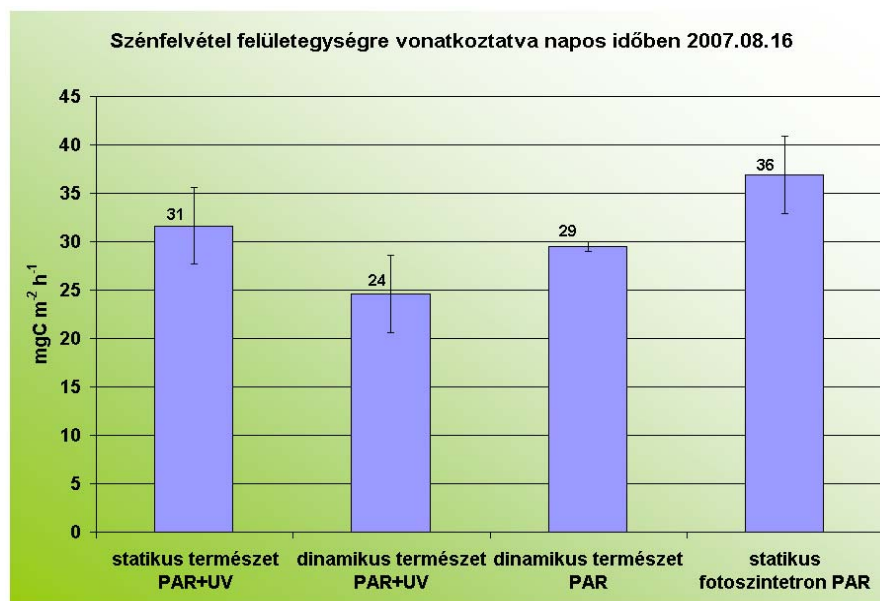
18. függelék: A laboratóriumi és a helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve



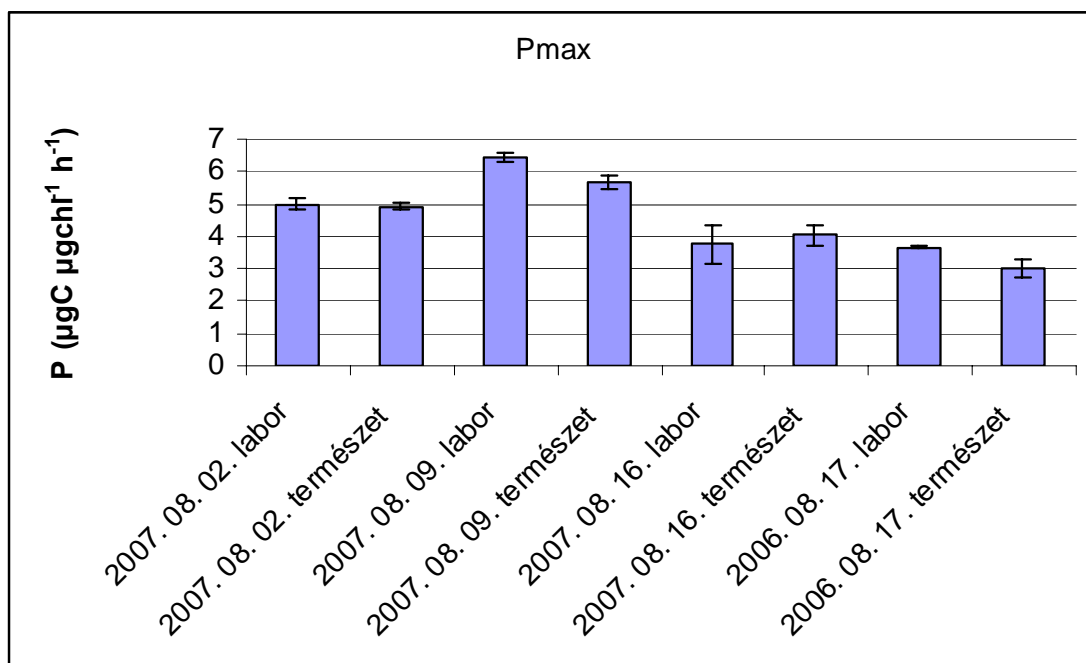
19. függelék: A fitoplankton felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelése a terepi statikus a terepi dinamikusan valamint a fotoszintetronban végzett mérések alapján Tihanyánál 2007 augusztus 2.-án.



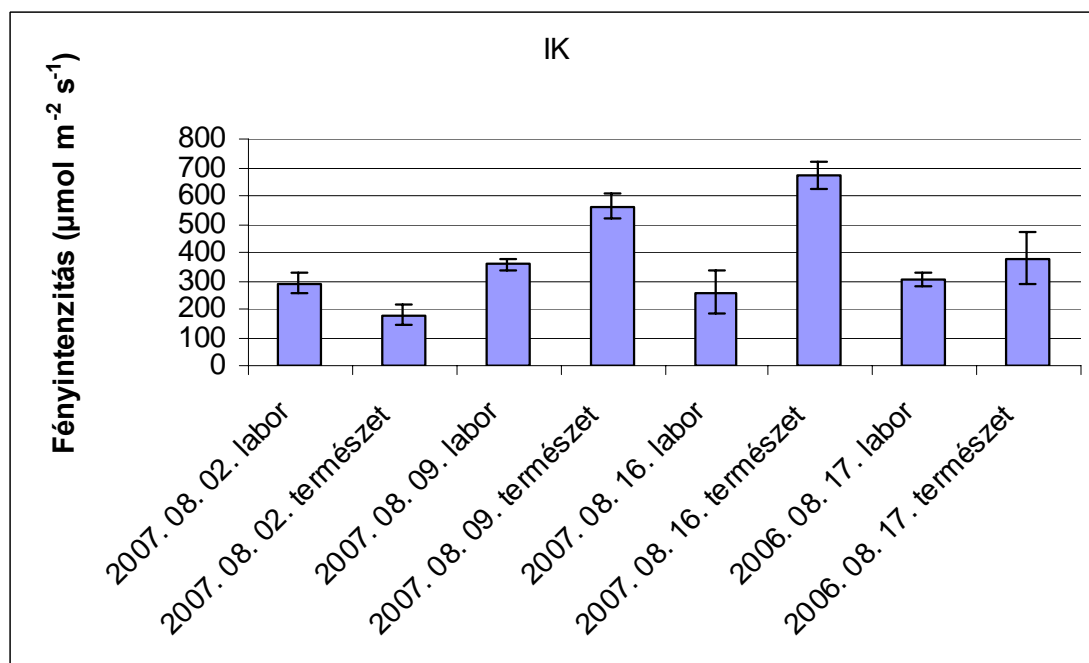
20. függelék: A fitoplankton felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelése a terepi statikus a terepi dinamikus valamint a fotoszintetronban végzett mérések alapján Tihanynál 2007 augusztus 9.-én.



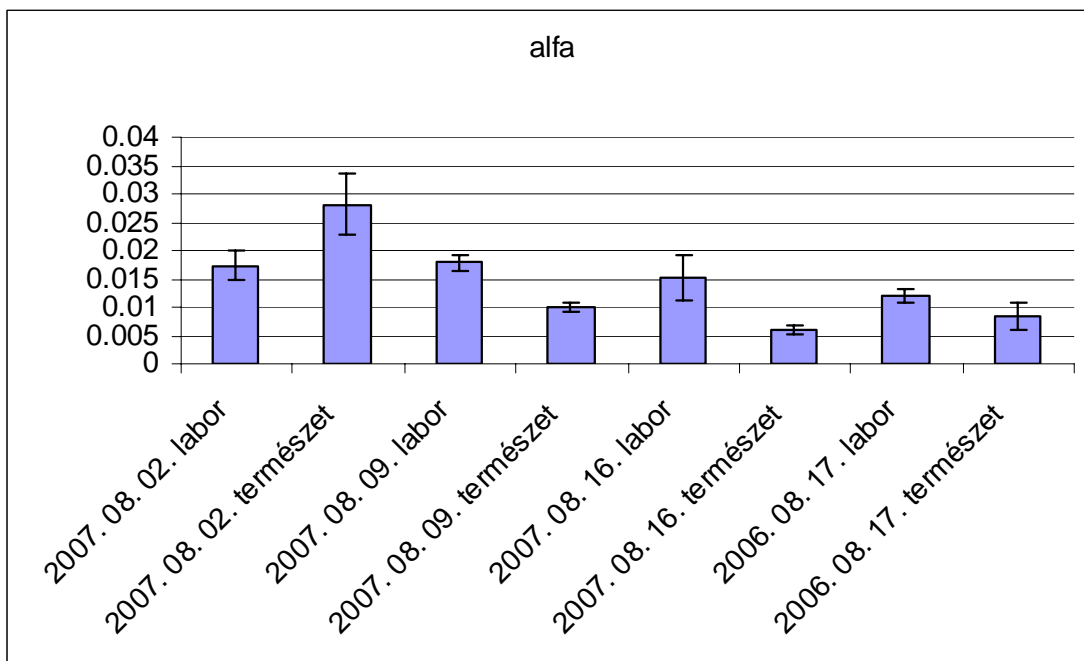
21. függelék: A fitoplankton felületegységre vonatkoztatott elsődleges termelése a terepi statikus a terepi dinamikus valamint a fotoszintetronban végzett mérések alapján Tihanynál 2007 augusztus 16-án.



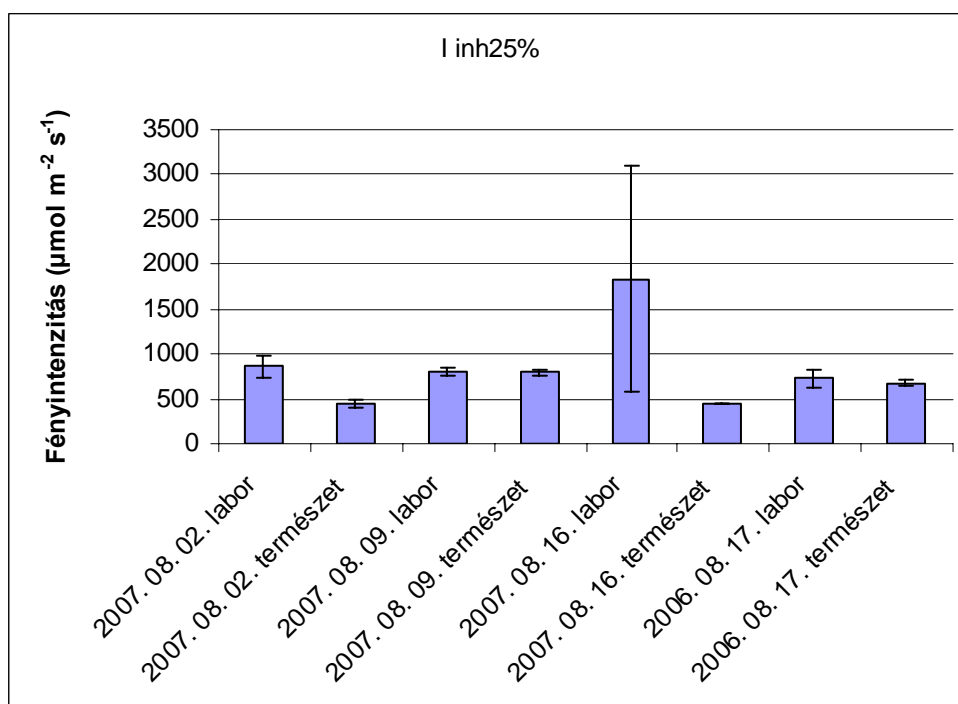
22. függelék: A laboratóriumban és terepen mért maximális elsődleges termelés értékek.



23. függelék: A laboratóriumban és terepen mért maximális fényteltési együttható értékek.



24. függelék: A laboratóriumban és terepen mért fény hasznosítási együttható értékek.



25. függelék: A laboratóriumban és terepen mért fényátlási paraméter értékek.