

IX. Erdélyi Tudományos Diákköri Konferencia

Kolozsvár, 2006 november 25-26

"BABEŞ-BOLYAI" TUDOMÁNYEGYETEM,

BIOLOGIA-GEOLOGIA KAR, BIOLOGIA SZAK KOLOZSVÁR

MTA BALATONI LIMNOLÓGIAI KUTATÓINTÉZET TIHANY

***A FITOPLANKTON ELSŐDLEGES
TERMELÉSÉNEK FÉNYINTENZITÁS-
FÜGGÉSE***

KÉSZÍTETTE:

ÁGYI ÁKOS "BABEŞ-BOLYAI" TUDOMÁNYEGYETEM BIOLÓGIA-GEOLÓGIA KAR,
BIOLÓGIA SZAK, 3. ÉV

VEZETŐ TANÁROK:

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

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

Kolozsvár 2006

Tartalomjegyzék

| | |
|---------------------------------------------------------------------------------------|----|
| Bevezetés..... | 3 |
| Irodalmi áttekintés..... | 3 |
| A fotoszintézis fényintenzitás-függése..... | 3 |
| A fotoszintézis-fényintenzitás (P-I) görbék..... | 4 |
| Az ultraibolya sugárzás hatása a fotoszintézisre..... | 5 |
| Az elsődleges termelés mérése..... | 6 |
| A ¹⁴ C módszer..... | 6 |
| Az elsődleges termelés kiszámítása..... | 7 |
| A fitoplankton fotoszintézisének mérése a tó vizében..... | 8 |
| Célkitűzés..... | 8 |
| Anyag és módszer..... | 9 |
| Mintavételi helyek..... | 9 |
| A fény mérésének módszere..... | 9 |
| A fotoszintézis mérése..... | 10 |
| Eredmények..... | 16 |
| A fotoszintetronban kapott eredmények..... | 16 |
| A laboratóriumban és a helyszínen végzett fotoszintézis mérések összehasonlítása..... | 20 |
| Eredmények értékelése..... | 23 |
| Köszönetnyilvánítás..... | 29 |
| Felhasznált irodalom..... | 30 |

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 túl nagy hányadban szerepelnek cianobaktériumok, melyek számos faja cianotoxinokat termel. A fitoplankton elsődleges termelésének meghatározása az egyik legfontosabb követelmény a vízi ökoszisztémák állapotának vizsgálatában, valamint a tavi fitoplankton szén-, nitrogén- és foszfor-anyagcseréjében. A jelen tanulmány célja a fitoplankton elsődleges termelésének vizsgálata egy nagyobb kiterjedésű tóban: a Balatonban.

Irodalmi áttekintés

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 tudják. 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 inkább az O₂ fogyasztásban van csökkenés, mintsem a nettó O₂ termelés lenne megfigyelhető. Azaz van bruttó fotoszintézis, 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 ellaposodik és a fotoszintézis eléri a maximális értéket (P_{max}). A fényintenzitás további növelésével P csökkenni kezd, ezt a jelenséget *fénygátlásnak* nevezzük. A fotoszintézis-fényintenzitás görbék leírására számos empirikus modellt készítettek. Az Eilers és Peeters (1988) által kidolgozott empirikus modell a fotoszintetikus termelést írja le a fényintenzitás függvényében (1. ábra):

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

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:

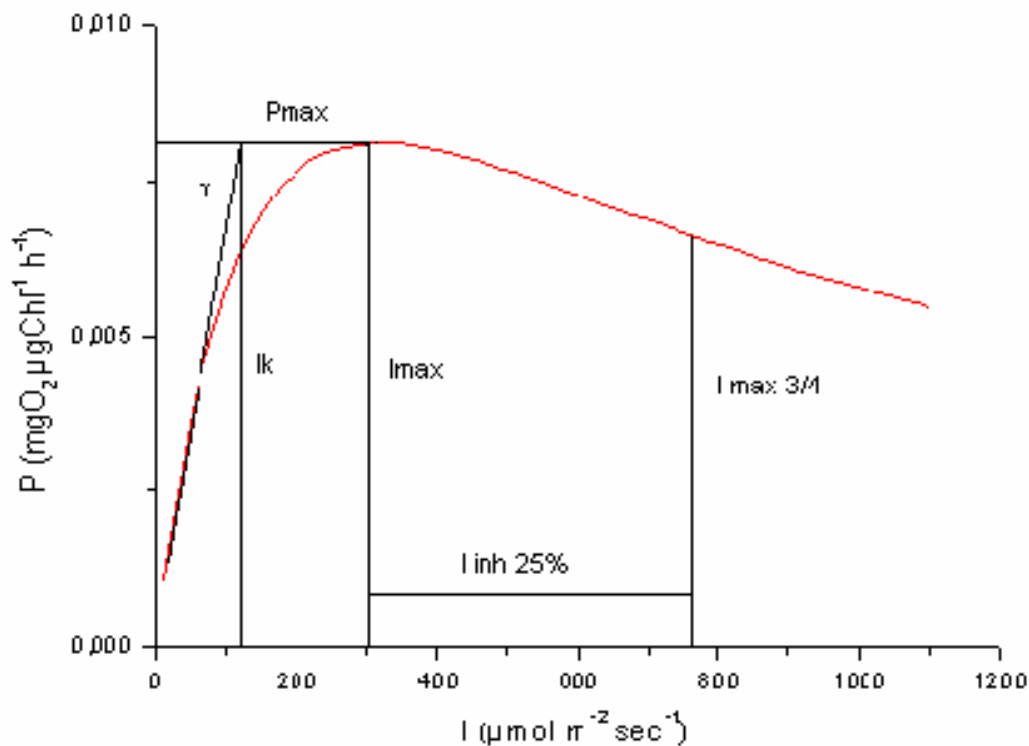
P_{max}: maximális fotoszintézis

I_k: fényteltési paraméter

I_{max}: optimális fényintenzitás

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

I_{inh25%}: fénygátlási paraméter



1. ábra: Az Eilers & Peeters modell (1988) a fotoszintetikus produkció fényintenzitás-függéséről (Somogyi *et al.*, in press)

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

Az ultraibolya sugárzás hatása a fotoszintézisre

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 fotoszintetikusán 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 és Ziska, 1996).

Az UV-B sugárzás hatását a planktonikus algák fotoszintézisére és szaporodására természetes és laboratóriumi körülmények között már számos esetben bizonyították (Moeller, 1994, Furgal és 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 vizsgálataik során 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 fény által kiváltott károsodások között. UV-B sugárzás hatására csökkent a szaporodási sebesség, a sejtszámra és klorofill-a-ra vonatkoztatott szénasszimiláció ugyanakkor megnőtt, tehát a sejtek képesek voltak ellensúlyozni a fotoszintetikus apparátus károsodását.

Az elsődleges termelés mérése

Az elsődleges termelés intenzitása meghatározható a megkötött CO₂ vagy a felszabadult O₂ mennyiségének mérésével. A folyamat egyenletének sztöchiometriája szerint egy O₂ felszabadulása esetén egy CO₂ kerül megkötésre. A fotoszintetikus együttható O₂/CO₂ azonban nem pontosan 1,0, hanem inkább 1,1 vagy 1,2 értékű. Aktívabb fotoszintetikus rendszereknél egyszerűbb O₂ termelést mérni kémiai analízis, oxigénelektrod vagy manométer használatával.

A ¹⁴C módszer

A fitoplankton fotoszintézisének mérésére a legérzékenyebb, és alacsony produktivitású vizekben az egyedüli alkalmazható módszer a ¹⁴CO₂ megkötésének mérése. A radioizotópos eljárás bevezetője Stiemann Nielsen (1952), eredetileg az óceánok fitoplanktonjára dolgozta ki a módszert, majd az ötvenes évek végén Észak-Európában kezdték alkalmazni a tavak vizsgálatában is.

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

Az eljárás lényege, hogy a vízmintákhoz NaH¹⁴CO₃-ot adunk, majd bizonyos idő után meghatározzuk az algák által felvett radioaktivitást. Ebből és a vízminta összes szénsav (szervetlen szén) tartalmából kiszámítjuk a fotoszintézis során megkötött szenet.

A ^{14}C -technikában a ^{14}C izotópnak a fitoplankton szerves anyagába való beépülését az elsődleges termelés mértékének mérőszámaként tekintik. 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 megmaradt szerves ^{14}C (CO_3 formában) CO_2 -dá alakulva távozzon. Ezt követően a szűrőket, szcintillációs küvettkébe 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 kiszámítása

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

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

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 $\text{mgC m}^{-2} \text{ óra}^{-1}$ -ban, vagy $\text{mgC m}^{-2} \text{ nap}^{-1}$ -ban, vagy $\text{gC m}^{-2} \text{ év}^{-1}$ -ben.

A fitoplankton fotoszintézisének mérése a tó vizében

A hatvanas évek elején Böszörményi és munkatársai vezették be a ^{14}C -módszert (Stemann Nielsen, 1952) a Balaton kutatásában. Később, a múlt század hetvenes éveiben a tó eutrofizálódása egyre nagyobb méreteket öltött, állapotának felmérése érdekében a hetvenes évek elején részletes vizsgálatokat végeztek. 1972-73-ban a Siófoki-medencében, 1973-74-ben pedig a Keszthelyi-medencében folytatott vizsgálatok célja a primer produkció éves ciklusának tanulmányozása volt (Herodek és Tamás, 1976). A kísérletek során 25, 100, 200, valamint Keszthelynél 275 cm-es, Tihanynál 300 cm-es mélységből gyűjtöttek vízmintákat Pyrex üvegpalackokba, amihez ^{14}C izotóppal jelölt NaHCO_3 -ot adtak, majd az eredeti mélységekbe engedték vissza, 4 órás inkubációs időre (10 órától 14 óráig).

Vörös 1986-ban a pikoplankton (a fitoplankton 0,2-2,0 μm -es mérettartományba eső része) állománysűrűségét és elsődleges termelésből való részesedését mérte a Keszthelyi- és a Siófoki-medencében. A pikoplankton hozzájárulása a primer produkcióhoz jelentősen meghaladta a biomasszájuk részarányát. Eredményei azt mutatták, hogy a Balatonban a pikoalgák jelentősége a trofitás növekedésével csökken (Vörös, 1986).

A fent leírt kísérletek mind a természetben (*in situ*) való inkubáción alapultak. E módszernek számos hátránya van. Például költséges és időigényes, az inkubáció idejére lefoglalja a hajót, annak személyzetét és a kutatót egyaránt, így egyszerre csak egy helyen végezhet a kutató inkubációs kísérletet. Ezért elkezdtek különböző szimulációs technikákat alkalmazni (fotoszintetronokban) a helyi inkubálás kiváltására. Fotoszintetronban több különböző fényintenzitáson egyszerre több különböző helyről származó vízmintát is lehet inkubálni, ezzel pedig időt, energiát és pénzt lehet megtakarítani.

Célkitűzés

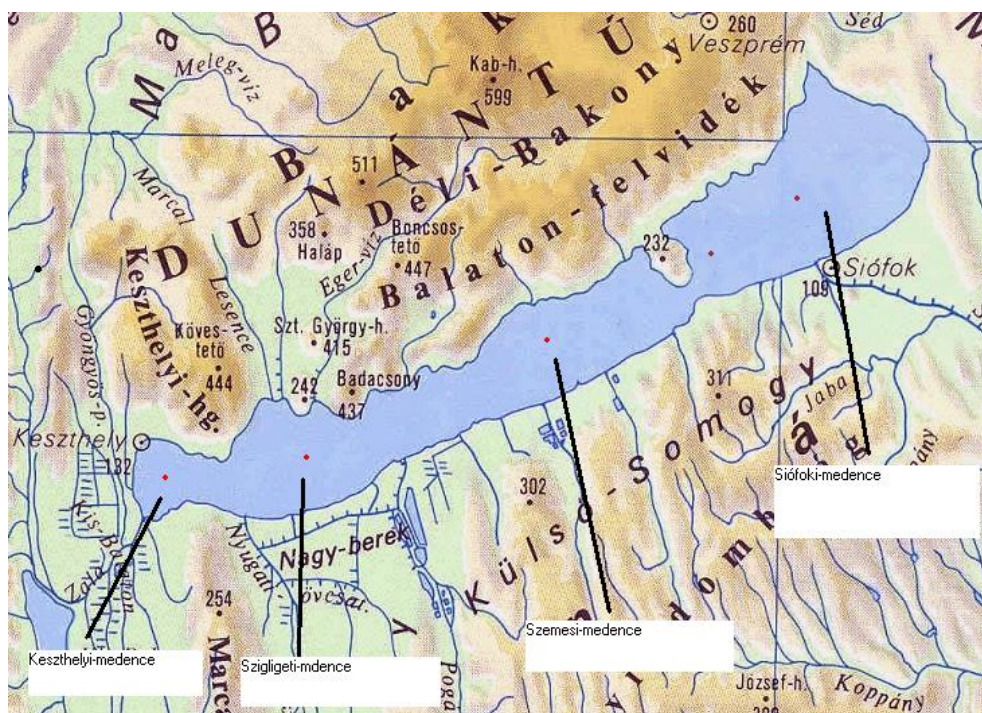
A 2005-2006 évek folyamán az MTA Balatoni Limnológiai Kutatóintézetben egy új fotoszintetront terveztek és építettek (Üveges *et al.*, in press). Ezt a berendezést használtuk mi is 2006 augusztusában a Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, és Siófoki-medencéből gyűjtött vízminták inkubálásakor. A fenti vízminták elsődleges termelésének meghatározása mellett

célunk volt az új módszer alkalmazhatóságának vizsgálata is. Ezért Tihanynál vett vízmintával elvégeztük a laboratóriumi és a terepi mérés összehasonlítását.

Anyag és módszer

Mintavételi helyek

A mintavételi helyeink a Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, és Siófoki-medencében voltak. A Siófoki-medencéből két pontról is gyűjtöttünk mintákat: Tihany előtt és Balatonalmádi térségében tóközépen vettük a mintákat vízoszlop-mintavevővel (2. ábra).



2. ábra : Mintavételi helyek a Balatonon

A fény mérésének módszere

A fotoszintetikusan aktív sugárzás (PAR) intenzitását LI-COR radiométerrel, gömb felületű (4π) szenzorral mértük a fotoszintetronban, a terepen a vízfelszínen és a vízoszlopban. A különböző mélységekben mért fényintenzitások értékeiből a víz függőleges extinkciós együtthatóját az adott időpontokra vonatkozólag a Lambert-Beer törvény alapján számítottuk ki:

$$I_n = I_0 \cdot e^{K_d \cdot n}$$

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 képletből kiszámítható az együttható:

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

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 vízoszlopban megközelítőleg állandó, az eufotikus mélység számítása a következő összefüggés alapján végezhető el:

$$z_{eu} = 4,6 / K_d$$

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 vízalatti fény intenzitását. A fényintenzitás méréseket a Keszthelyi-, Szigligeti-, Szemesi-, és Siófoki-medencében LI-1400 radiométerrel és LI-COR SPHERICAL SPQA3486-as gömbfelületű szenzorral. A fotoszintetronban a méréseket szintén LI-1400 radiométerrel és egy kisebb méretű gömb szenzorral (US-SQS/L Spherical (4pi) Quantum Microsensor (Walz) végeztük) (3. ábra).



3. ábra: A fényméréshez használt eszközök

A fotoszintézis mérése

A fotoszintetronban fényforrásként Tungstam cool light F 47 típusú fénycsöveket használtunk, így maximálisan $1022 \mu mol m^{-2} s^{-1}$ fényintenzitást tudunk elérni. Felépítését tekintve (5. ábra) a fotoszintetron egy sajátos üveggád, ami cellákra van osztva. A cellákat

tükrök határolják, kivéve a fényforrás felé eső falukat. A fénygrádiens különböző rétegszámú (0-10) fóliák (3M, Scotchtint TM árnyékoló fólia) biztosítják. A fotoszintetron tehát több, különbözőképpen árnyékolt rekesszel rendelkezik, így különböző fényintenzitásokon tudtuk az algák fotoszintézisét vizsgálni. Az inkubáció alatt az állandó hőmérsékletet vízfürdővel tartottuk fenn. A víz mozgását 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 az alábbi képen látható módon helyeztük be a fotoszintetronba (4. ábra).



4. ábra: Az inkubáló edények (küveták)



5. ábra: A fotoszintetron a fitoplankton minták inkubálására

Egy órát hagytuk az algákat akklimatizálódni, majd ennek letelte után minden küvetába a lehető leggyorsabban 100 μl ^{14}C izotópot (0,1 MBq) pipettáztunk. Az algákat az izotóppal két órán át inkubáltuk. A két óra letelte után a küvetákat tálcára helyeztük, majd alufóliával gondosan letakartuk, megakadályozva így a további fotoszintézist.

Ezután a mintákat Millipore cellulóz-acetát 0,45 μm pórusméretű membránszűrőre helyeztük. Száradás után a szűrőket 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 küvettákba helyeztük és mindegyikhez 10 ml Bray-féle szcintillációs koktélt adagoltunk a radioaktivitás meghatározásához.



6. ábra: A folyadék-szcintillációs radioaktivitásmérő készülék

A szcintillációs küvettákat 24 óra oldódás után behelyeztük a folyadék-szcintillációs készülékbe (6. ábra) (Pacard tri-carb 2001tr). E készülék a radioaktív anyag által kibocsátott sugárzás és a Bray koktél molekulái közötti ütközések (felvillanások) percnkénti számát, a percnkénti beütésszámot (dpm) méri. 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 lassabban veszik fel a radioaktívan jelölt C-et) megszorozzuk 1,06-dal. A víz eredeti oldott szerves szén (DIC= dissolved inorganic carbon) koncentrációját Elementar High TOC szerves szén analizátorral 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 klorofill-koncentrációjával, így megkaptuk az algák elsődleges termelését a klorofilltartalomra vonatkoztatva ($\mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$).

Az adatainkat az Origin® program segítségével az Eilers-Peeters modell segítségével értékeltük.

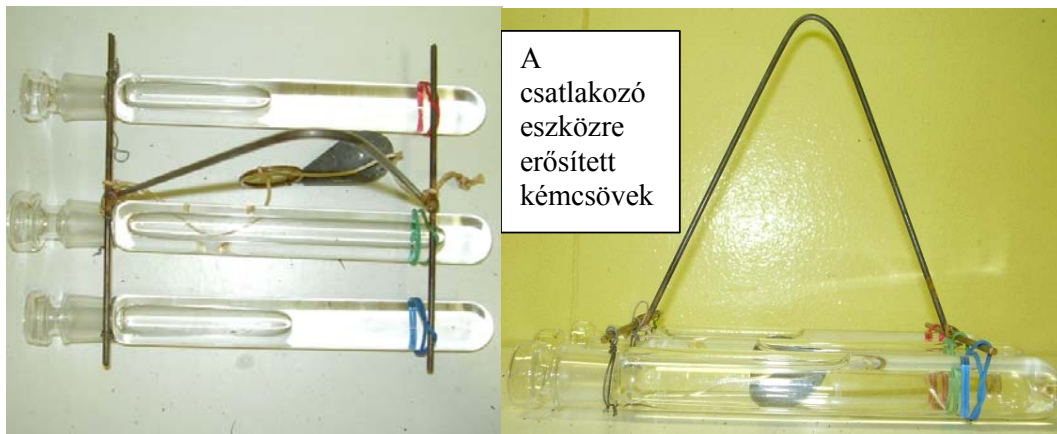
Az algák mennyiségének meghatározására mértük a víz klorofill-a koncentrációját spektrofotometriás módszerrel, forró metanolos kivonást követően. Az algák klorofilltartalma átlagban 1-2%-a a száraz tömegüknek (Marten Scheffer, 1998). A klorofill-a mennyiségének meghatározása az inkubáció kezdetekor a helyszínen vett, izotóppal nem jelölt vízmintából történt. A vízmintákat Whatman GF/C jelű üvegrost filteren szűrtük, a szűrletet kémcsőben 5 ml metanollal egy percre forraltuk a kioldás folyamatának meggyorsítása végett, majd a kihűlt kivonatot centrifugálással tisztítottuk, a centrifugacső tartalmát küvettába öntöttük, ügyelve arra, hogy eközben a leülepedett frakció a centrifugacső alján maradjon. Meghatároztuk a pigmentkivonat fényelnyelését (extinkcióját) 1 cm-es küvettában 653, 666 és 750 nm-en Shimadzu UV-Vis 160 A spektrofotométerrel. A pigmentkivonat klorofillkoncentrációját az alábbi képlettel (Felföldy 1974) számoltuk:

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

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 szélessége (1cm).

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

A terepi 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).



7. ábra: A kémcsőfüggesztő eszköz

Az inkubáció előtt (11.30-13.30 óra között) 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 kvarc exponáló kémcsövek csiszolatos dugóit parafilmmel rögzítettük, sötét dobozba helyeztük és visszamentünk a kísérlet helyszínére, ahol felfüggesztettük azokat a korábban kihelyezett tartószerkezetre (8. ábra) és megkezdtük a kétórás inkubációt.



8. ábra: A lehorgonyzott kísérleti eszköz

A kémcsőfüzér aljára ólomsúlyokat helyeztünk, hogy valamennyi kvarckémcső a megfelelő mélységre álljon be (9. ábra).

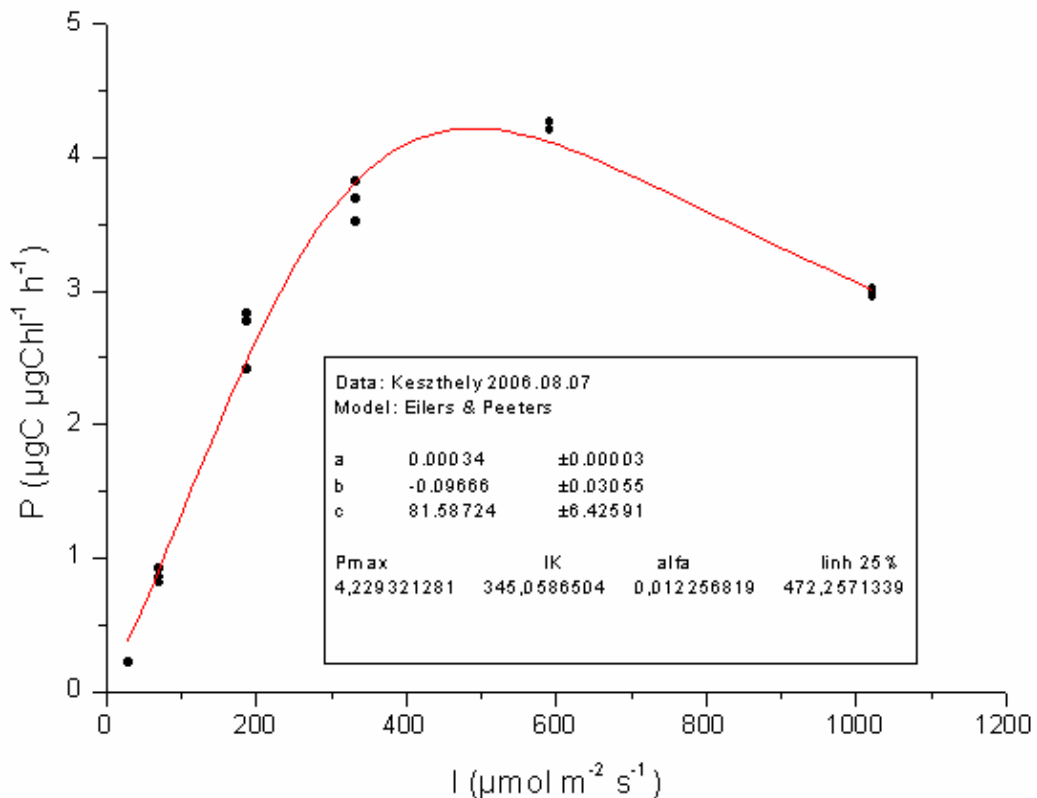


9. ábra: A kvarc inkubáló edények a felfüggesztett ólomsúllyal

Eredmények

A fotoszintetronban kapott eredmények

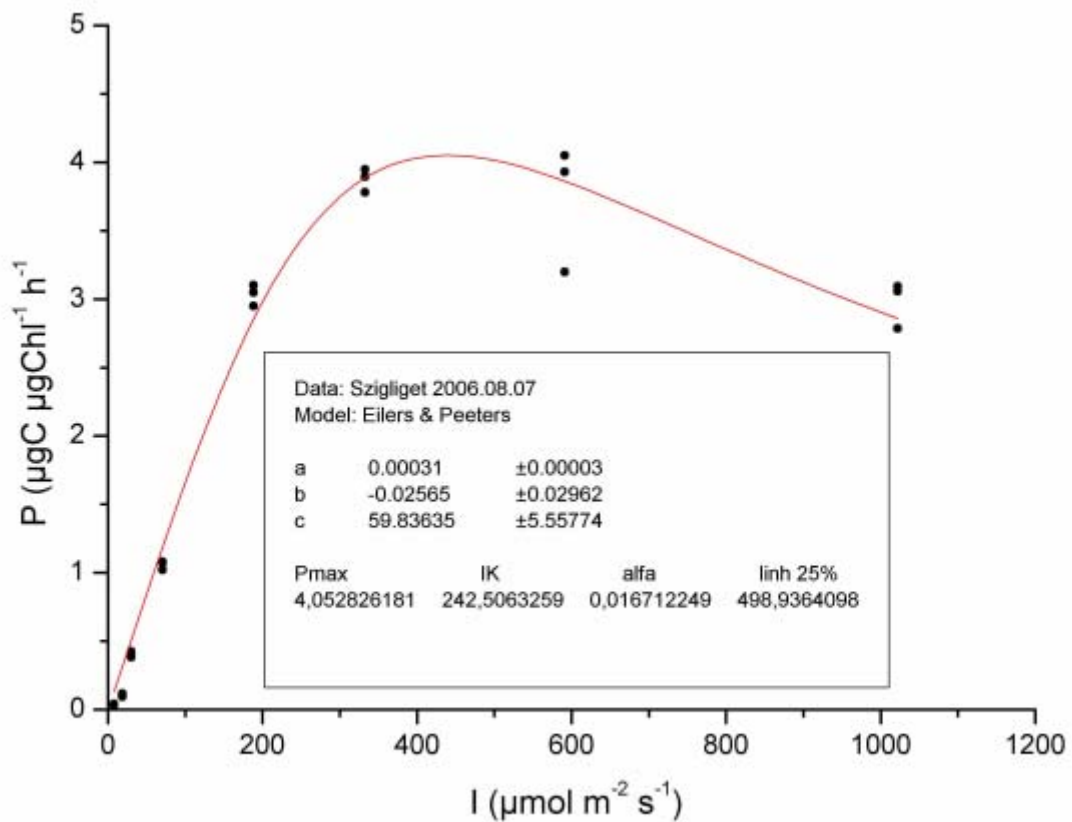
2006 augusztus 7-én a Keszthelyi-medence klorofill-a koncentrációja $61,13 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $22,3 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A fitoplankton fotoszintézisének mérése során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $258 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $4,22 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $345 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható (α) $0,012$, a fényátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $472,257$ volt (10. ábra).



10. ábra: A Keszthelyi-medence fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illesztve

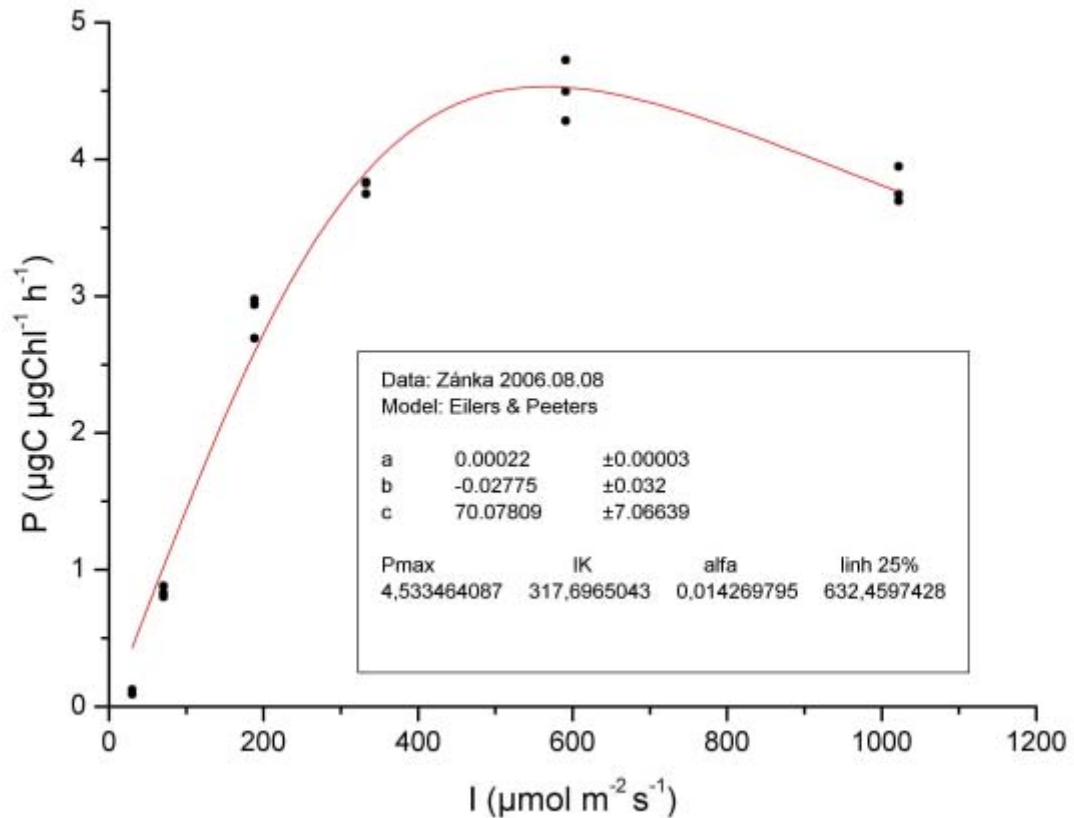
2006 augusztus 7-én a Szigligeti-medence klorofill-a koncentrációja $48,35 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $22,3 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A fitoplankton fotoszintézisének mérése során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $195,8 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $4,05 \mu\text{g C}$

$\mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $242,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható (α) $0,016$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig $498,93$ volt (11. ábra).



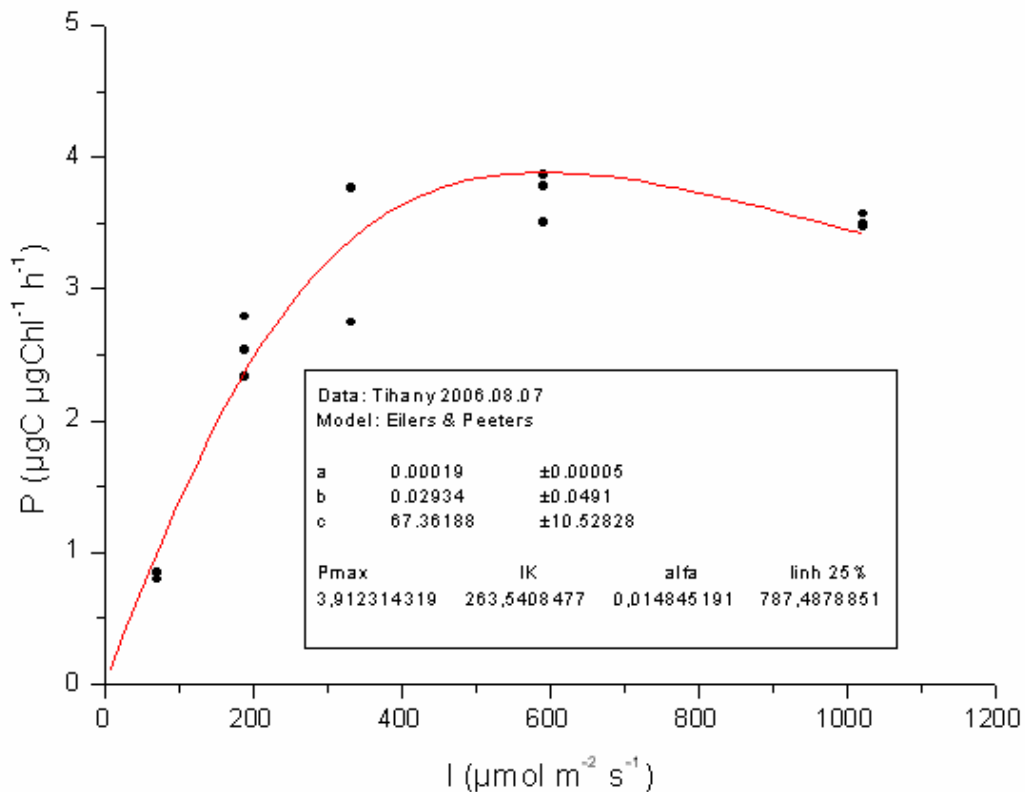
11. ábra: A Szigligeti-medence fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve

2006 augusztus 8-án a Szemesi-medence klorofill-a koncentrációja $21,72 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz hőmérséklete $21,1 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A fitoplankton fotoszintézisének mérése során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $98,4 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $4,53 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $318 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható (α) $0,014$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig 633 volt (12. ábra).



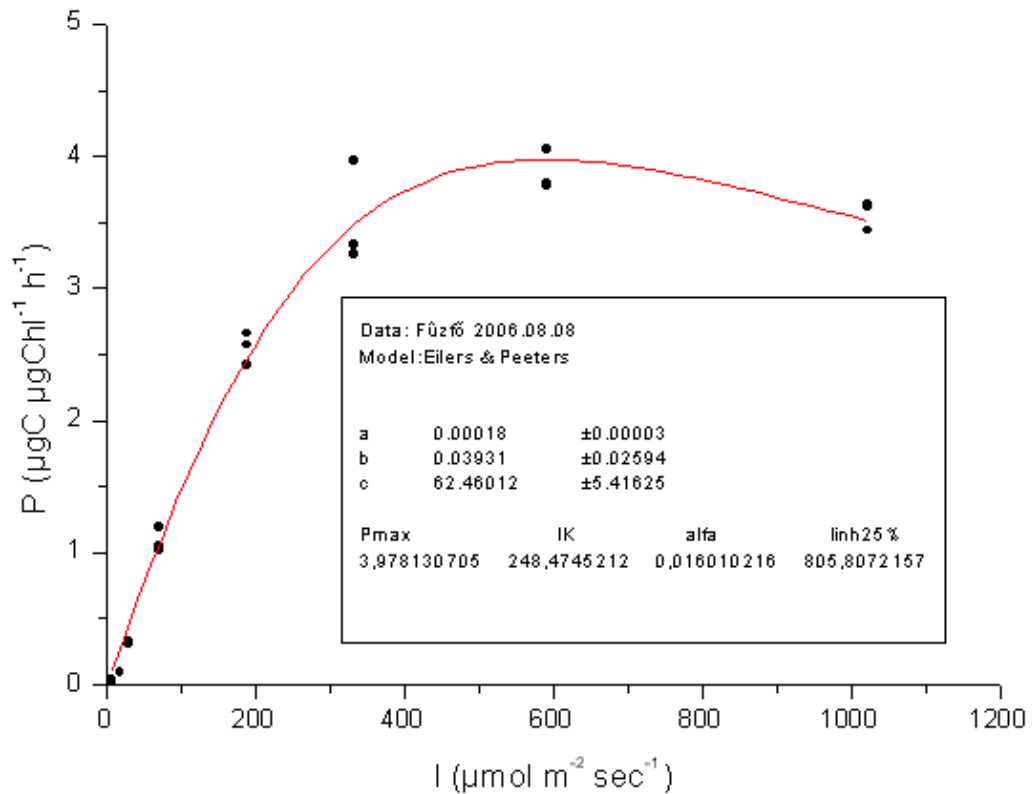
12. ábra: A Szemesi-medence fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve

A Siófoki-medencében két ponton is vettünk mintát Tihany és Fűzfő térségében. Mindkét mintát tóközépen gyűjtöttük. A tihanyi vízmintával 2006 augusztus 7-én végeztük a méréseket, a klorofill koncentráció $13,62 \mu\text{g l}^{-1}$ volt a vízminta hőmérséklete pedig $22,2 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A fitoplankton fotoszintézisének mérése során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $53,3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $3,91 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fénytélítési paraméter (I_k) $263,54 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,014$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig 787 volt (13. ábra).



13. ábra: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illesztve

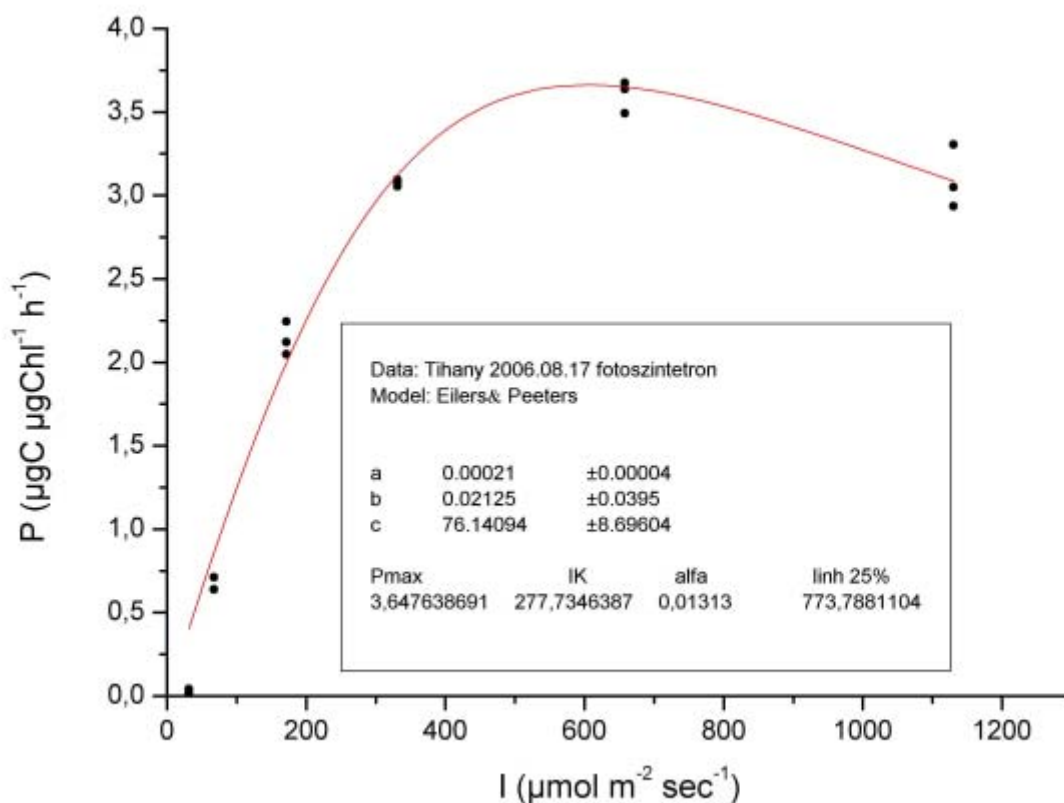
A fűzfői vízmintával 2006 augusztus 8-án végeztük a méréseket, a klorofill koncentráció $10,65 \mu\text{g l}^{-1}$ volt, a vízminta hőmérséklete pedig $21,2 \text{ }^\circ\text{C}$ volt. A fitoplankton fotoszintézisének mérése során a maximális elsődleges termelés (P_{max}) $42,3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{ h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $3,97 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fénytélítési paraméter (I_k) $248 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,016$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig 805 volt (14. ábra).



14. ábra: A Siófoki-medence fűzfői mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve

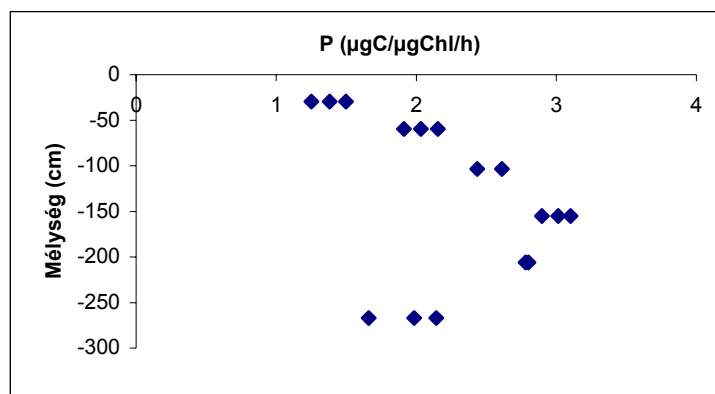
A laboratóriumban és a helyszínen végzett fotoszintézis mérések összehasonlítása

2006 augusztus 17-én a Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontján vett vízminta elsődleges termelését mértük meg egyazon időpontban laboratóriumi és helyszíni inkubáció segítségével. A Siófoki-medence klorofill-a koncentrációja $7,13 \mu\text{g l}^{-1}$, a víz 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 $3,64 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $278 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,013$, a fénygátlási paraméter ($I_{\text{inh}25\%}$) pedig 773 volt (15.ábra).



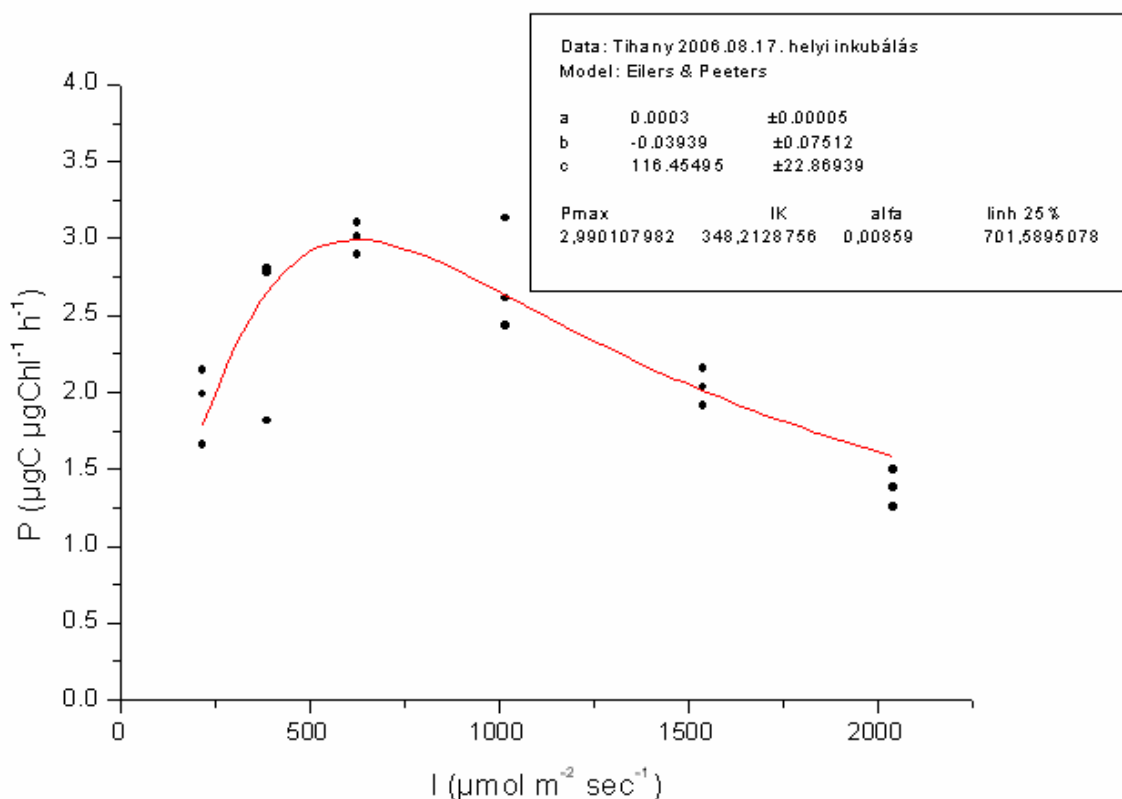
15. ábra: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illetve) 2006.08.17-én a laboratóriumi inkubáció során

A helyszíni inkubációt 11.30 és 13.30 óra között végeztük el Tihanynál 3 m-es vízmélységben. A maximális elsődleges termelést 1,55 m mélységben, $626,24 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson mértük ($3,102 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$). A másfél méteres mélységtől felfele és lefele haladva is a produkció csökkenését tapasztaltuk, egy méteres mélységben ($1017,16 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitás mellett) $2,4 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$, 0,3 m-en ($2042 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $1,4 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ produkciót mértünk. A maximális értéktől lefelé haladva 2 m-es mélységben ($388 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) $2,8 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$, 2,7 m-en ($218 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ fényintenzitáson) pedig már csak $1,8 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ produkciót mértünk (16. ábra).



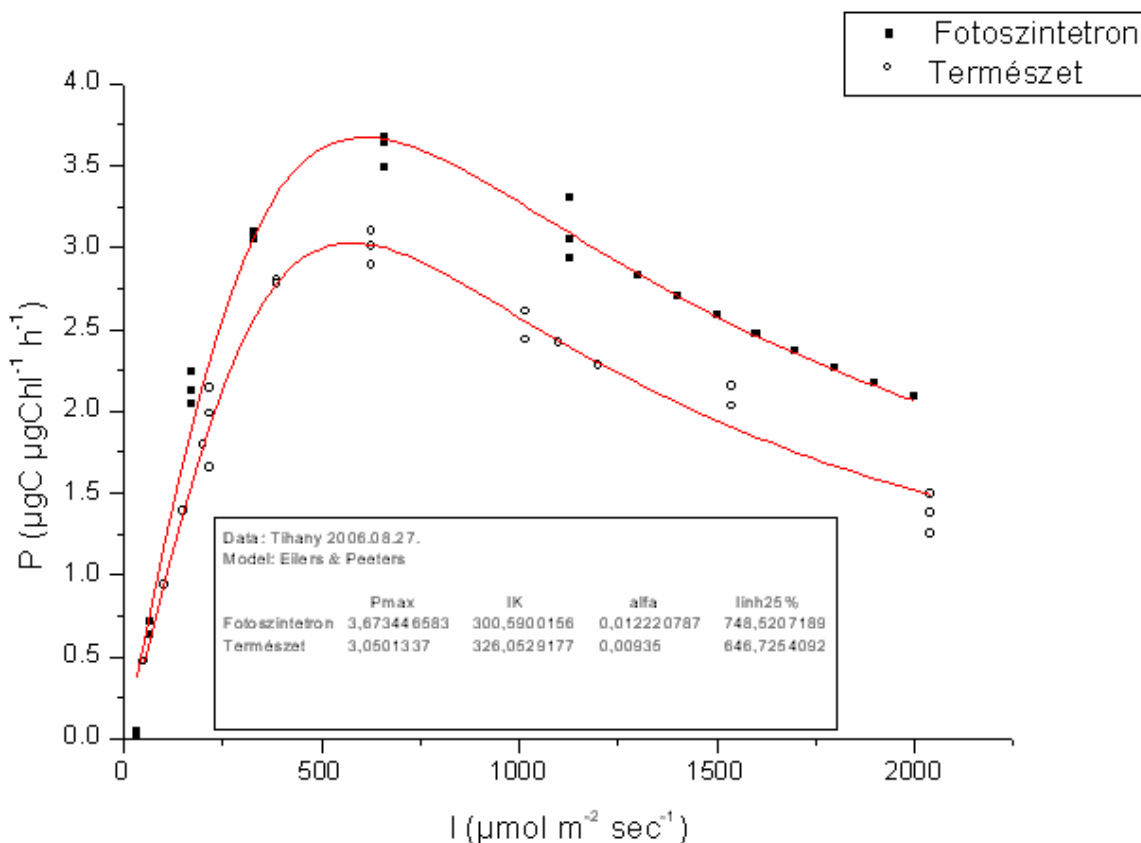
16. ábra: A fitoplankton elsődleges termelése a vízméllység függvényében

A helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje segítségével meghatároztuk a fotoszintetikus paramétereket. A maximális elsődleges termelés (P_{max}) $21 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$, egységnyi klorofillra vonatkoztatva $2,99 \mu\text{gC } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$ volt. A fényteltési paraméter (I_k) $348 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, a fényhasznosítási együttható $0,008$, a fénygátlási paraméter ($I_{inh25\%}$) pedig 702 volt (17. ábra).



17. ábra: A Siófoki-medence tihanyi mintavételi pontjának fotoszintézis-fényintenzitás görbéje (az Eilers-Peeters modell segítségével illesztve) 2006.08.17-én a helyszíni inkubáció során

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 (18. ábra), amely megmutatkozik a P_{max} értékekben is.



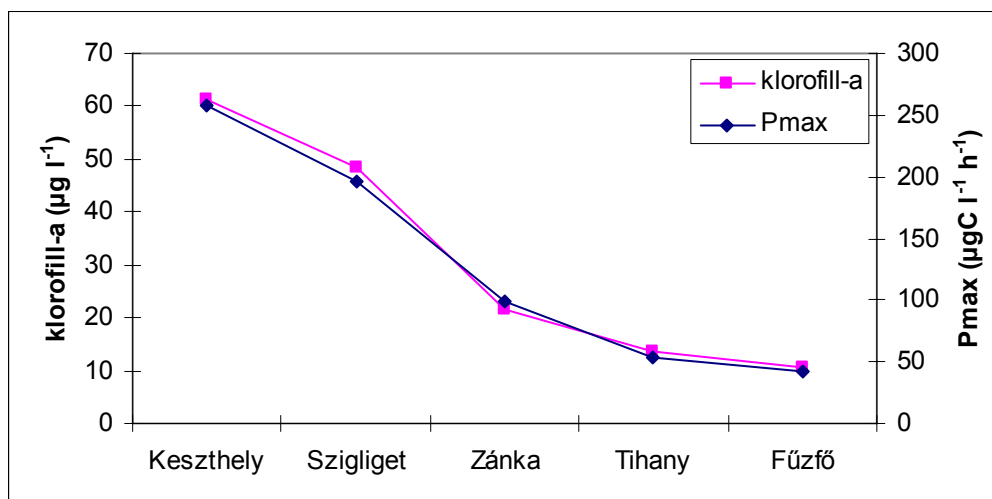
18. ábra: A laboratóriumi és a helyszíni inkubáció fotoszintézis-fényintenzitás görbéje az Eilers-Peeters modell segítségével illetve

Eredmények értékelése

A balatoni fitoplankton mennyiségi viszonyait vizsgálva 2006 augusztusában a Keszthelyi-medencében mértük a legmagasabb ($61,13 \mu\text{g l}^{-1}$), a Siófoki-medencében pedig a legalacsonyabb klorofill-a koncentrációt ($10,65 \mu\text{g l}^{-1}$) (19. ábra). A Balaton hossz tengelyében a Keszthelyi-medencétől a Siófoki-medence felé haladva egy csökkenő trofikus gradiens figyelhető meg. A Balaton 51 befolyója közül a Zala folyó adja a további 50 befolyó által összesen szállított vízmennyiség felét, de a Zala hozza a külső foszforterhelés körülbelül

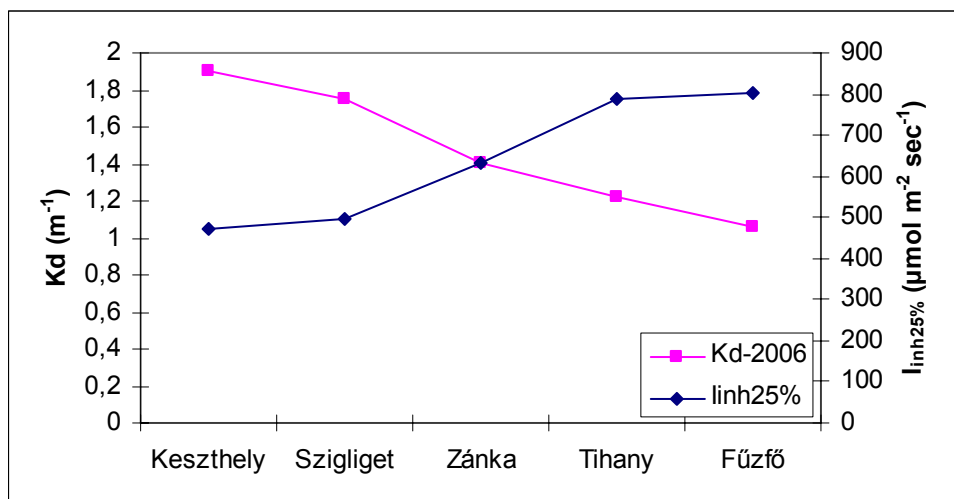
30%-át is. Ezért a Keszthelyi-medence és kisebb mértékben a Szigligeti-medence foszforterhelése magasabb a másik két medencénél, ami magyarázza a Balaton hossz tengelyében megfigyelhető trofikus grádiens (Kutas & Herodek, 1987).

A fitoplankton elsődleges termelésének vizsgálata során az algák mennyiségi viszonyainak megfelelően Keszthelynél kaptuk a legmagasabb ($258 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$), Balatonfüzfőnél pedig a legalacsonyabb ($42,3 \mu\text{g C l}^{-1} \text{h}^{-1}$) értéket (19. ábra).



19. ábra: A fitoplankton mennyiségének (a klorofill-a koncentráció alapján) és elsődleges termelésének változása a Balaton hossz tengelye mentén 2006 augusztusában

Az egységnyi klorofilltartalomra vonatkoztatott maximális elsődleges termelés értékek esetében nem figyeltünk meg egyértelmű tendenciát a Balaton hossz tengelye mentén. Ezek az értékek ugyanakkor nem mutattak nagy különbséget a Balaton különböző területein ($3,9 - 4,5 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{Chl h}^{-1}$). Az Eilers-Peeters modell segítségével kiszámított fotoszintetikus paraméterek közül az I_k és az α a P_{\max} -hoz hasonlóan nem mutatott tendenciózus változást a Balaton hossz tengelye mentén és szintén nem találtunk nagy különbségeket az értékekben (I_k : $242-345 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$; $\alpha = 0,012-0,016$). Ugyanakkor a fényátlási paraméter a Balaton hossz tengelye mentén a Keszthelyi-medencétől a Siófoki-medence felé haladva növekszik, ami mutatja, hogy a túl erős fény általi károsodás mértéke csökken (20. ábra).



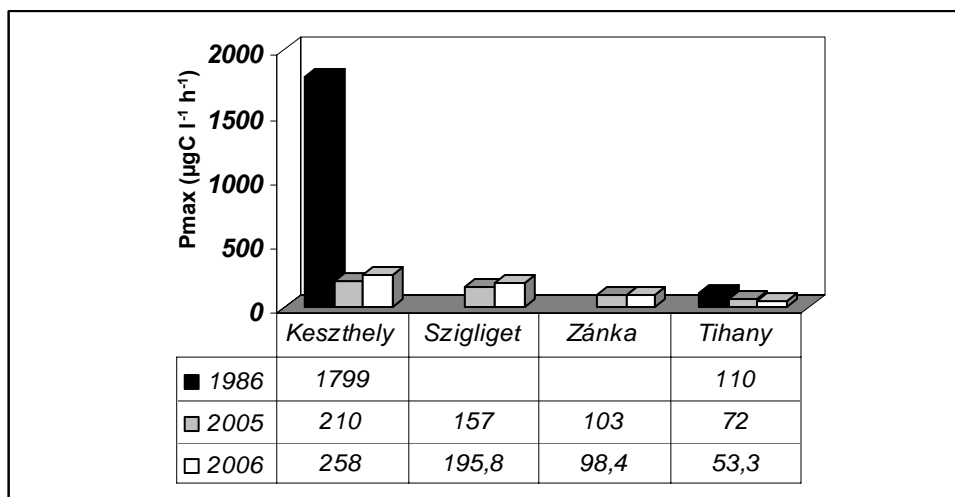
20. ábra: A fénygátlási paraméter (2006 augusztus) és a függőleges extinkciós együttható (Kd-2006-os átlagértékek) változása a Balaton hossz tengelye mentén

A függőleges extinkciós együttható értéke a 2006-os átlagadatokat tekintve a Keszthelyi-medencétől a Siófoki-medence felé haladva csökken, ami azt mutatja, hogy a Keszthelyi-medencében a fotoszintetikusán aktív sugárzás (PAR) gyorsabban elnyelődik a vízben lefelé haladva, mint a Siófoki-medencében (20. ábra). A függőleges extinkciós együttható értéke a sekély, gyakran felkeveredő Balatonban többek között a lebegőanyagok koncentrációjával áll összefüggésben. A Balaton hossz tengelye mentén tehát változás figyelhető meg a tó fényviszonyaiban: a tó nyugati részén az algák fényszegényebb viszonyok között élnek, mint a tó keleti részén, ami összhangban áll a fénygátlási paraméter értékének változásával. Az, hogy a fénygátlás mértéke nagyobb a fényszegényebb Keszthelyi-medencében, jól mutatja a fitoplankton alkalmazkodását az adott vízalatti fényviszonyokhoz.

2005 augusztusában is végeztek ¹⁴C módszerrel fotoszintézis mérést a Balaton négy medencéjében (Somogyi & Vörös, 2006). A klorofill-a koncentráció értékek ekkor a 2006 augusztusában mért értékekhez igen hasonlóak voltak (Keszthelyi-medence: 56 μg l⁻¹, Szigligeti-medence: 50 μg l⁻¹, Szemesi-medence: 33 μg l⁻¹, Siófoki-medence: 17 μg l⁻¹). A fitoplankton biomaszájának becslésére szolgáló klorofill-a koncentrációval 2005 augusztusában is arányosan változott az elsődleges termelés mértéke, amely mind a négy medencében közel azonos volt az általunk 2006 augusztusában mért értékekkel (21. ábra).

1986-ban a Keszthelyi-medence trofitása igen magas volt (1986 augusztusban a klorofill koncentráció 184 μg l⁻¹), míg a Siófoki-medencében alacsonyabb értékeket (1986 augusztusban 10 μg l⁻¹) mértek (Vörös, 1989). 1986 augusztusában szintén végeztek ¹⁴C módszerrel fotoszintézis mérést a Balaton négy medencéjében (Vörös, 1989). Ekkor a maximális elsődleges termelés a Balaton Keszthelyi-medencéjében elérte az 1800 μg C l⁻¹ h⁻¹-

t, amely mintegy hétszerese az általunk 2006-ban mért értéknek (21. ábra). A Siófoki-medence produkciója 1986 augusztusában a klorofill-a koncentrációhoz hasonlóan jóval a Keszthelyi-medencében mért érték alatt maradt, nagyságrendileg a 2005 és 2006 augusztusában mért értékekkel egyezett meg (21. ábra).



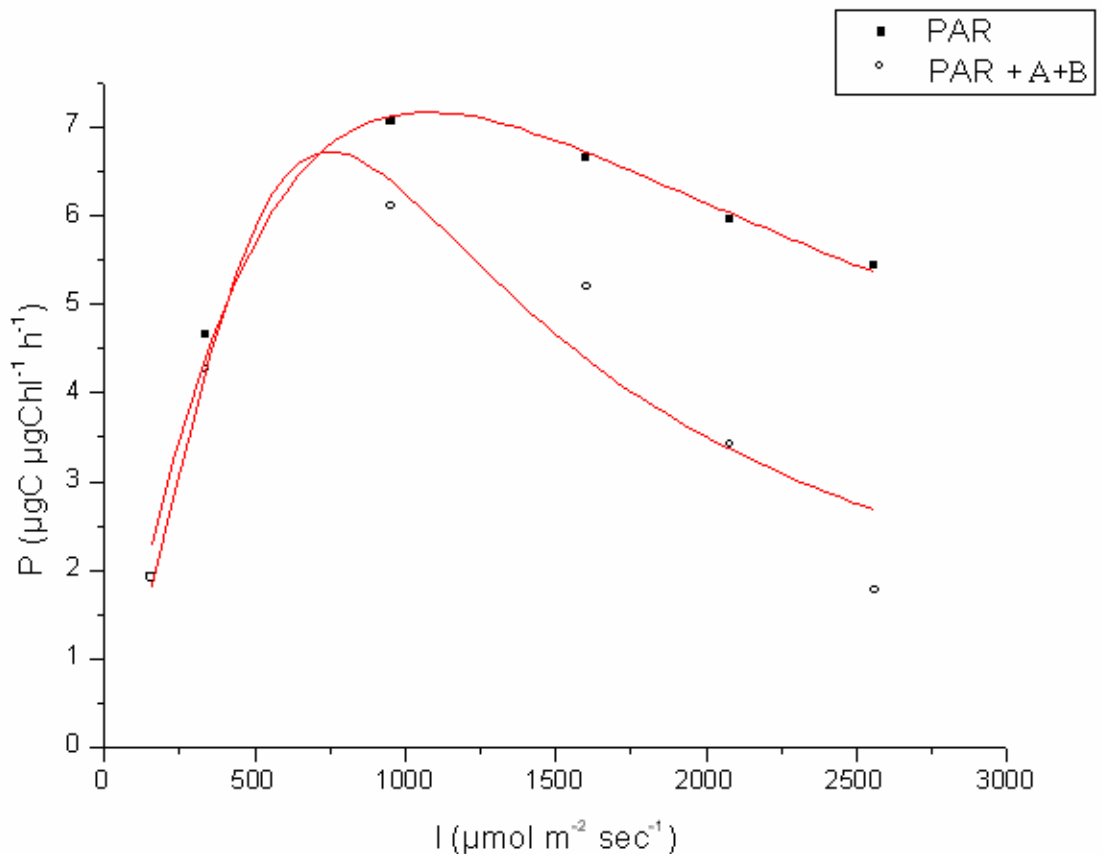
21. ábra: A Balaton négy medencéjének maximális elsődleges termelése 1986-ban, 2005-ben és 2006-ban (Vörös, 1989; Somogyi & Vörös, 2006).

A klorofill-a koncentráció és az elsődleges termelés mértékének csökkenése alapján elmondhatjuk, hogy az elmúlt évtizedekben a Balaton Keszthelyi-medencéjének trofitása jelentősen csökkent. A Siófoki-medence klorofill-a koncentrációja, illetve elsődleges termelése az elmúlt húsz év alatt jelentősen nem változott, tartósan alacsony szinten maradt. Ezek az adatok arra utalnak, hogy a Balaton vízminőség-védelmét szolgáló nagyberuházások: a zalaegerszegi foszforleválasztó, a lakossági szennyvizet elvezető körcsatorna létesítése és bizonyos mértékig a Kis-Balaton tározórendszer megépítése jelentős mértékben javította a tó vízminőségét, és ez a hatás tartósnak bizonyult.

2006 augusztusában a laboratóriumban és a helyszínen egyazon vízmintával végzett fotoszintézis mérés során a laboratóriumi inkubáció magasabb elsődleges termelési értékeket eredményezett, mint a helyszíni inkubáció. A két inkubáció eredményeként – szintén az Eilers -Peeters modell segítségével illesztett - számolt fotoszintetikus paramétereket összevetve az augusztusi mérések eredményeivel látható, hogy a laboratóriumban végzett inkubáció eredményei összhangban állnak az augusztus eleji (szintén laboratóriumban végzett) mérések eredményeivel. Ezzel ellentétben a helyszíni inkubáció során kapott fotoszintetikus paraméterek közül két paraméter értéke nem illeszkedik a laboratóriumi eredmények közé. A

helyszíni inkubáció során mért Pmax értéke jóval alacsonyabbnak bizonyult ($2,99 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$) a laboratóriumban mért értékeknél ($3,6\text{-}4,5 \mu\text{g C } \mu\text{g}^{-1} \text{ Chl h}^{-1}$), valamint az α értéke is igen alacsony volt (0,008) szemben a laboratóriumban kapott eredményekkel (0,012-0,016). Az eltérések oka valószínűleg az UV-A és UV-B sugárzás hatása a természetes vízrétegekben. A fotoszintetronban történt inkubálás során az algák nem voltak kitéve UV sugárzásnak, 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 (22. ábra).

A laboratóriumban és a helyszíni inkubáció során egy időpontban végzett mérések arra engednek következtetni, hogy a laboratóriumi elsődleges termelés mérése során nemhogy alulbecsüljük a fotoszintézis mértékét, hanem magasabb értékeket mérünk a helyszíni inkubációhoz viszonyítva. Ugyanakkor nem feledkezhetünk meg arról sem, hogy *in situ* kísérleteinket helyhez kötött fitoplankton mintákkal végeztük. Természetes körülmények között a planktonikus algák sejtjei a víz turbulens áramlása miatt állandó mozgásban vannak, ami a Balatonra nézve sekélysége 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 és 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.



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

A balatoni fitoplankton fotoszintézisének általunk mért gátlása azonban 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 helyszíni inkubációnak alapvetően két formáját különíthetjük el: a statikus inkubáció során – melyet mi is alkalmaztunk – a fitoplankton mintákat helyhez kötötten inkubálják, ekkor minden mintát egy adott fényintenzitás ér az egész inkubáció folyamán, ily módon a laboratóriumi inkubációhoz hasonlóan fel tudjuk venni a fitoplankton fotoszintézis-fényintenzitás görbéjét és a kapott eredményeket összevethetjük más görbék paramétereivel. A dinamikus inkubáció során a fitoplankton mintákat valamiféle szerkezet segítségével lineárisan vagy cirkulárisan mozgatják az inkubáció során, így a mintákat a mozgatás

sebességétől függően változó fényintenzitás éri. Talán ez utóbbi módszer áll közelebb a természetes fitoplankton viselkedéséhez és valóságosabb adatokat kaphatunk, mint statikus inkubációt alkalmazva. Gervais *et al.* (1997), valamint Madden & Day (1992) a két módszert összehasonlítva igen nagy különbséget tapasztaltak fitoplankton minták fotoszintézisét vizsgálva, melyben szerepe lehet a statikus inkubáció során a felszín közelében a fénystressz (PAR) gátló hatásának csakúgy, mint a mintákat érő túlzott UV sugárzásnak.

Ahhoz, hogy a Balaton fitoplanktonjának fotoszintézisét a lehető legpontosabban mérhessük még további vizsgálatok szükségesek. Ha feltételezzük, hogy a helyszíni inkubáció során kapott alacsonyabb értékek az UV sugárzás gátló hatásának és a statikus inkubációnak tulajdoníthatóak, a laboratóriumi inkubáció egy igen pontos módszer lehet a fitoplankton fotoszintézisének mérésére. További vizsgálatokat tervezünk olyan statikus inkubáció révén, mely során a fitoplankton mintákat UV-sugárzást elnyelő edényekben inkubáljuk, ily módon kiküszöbölve a túl erős UV sugárzás gátló hatását. Ugyanakkor egy dinamikus inkubáló rendszer kialakításával – cirkuláris mozgatás révén – szeretnénk képet kapni a természetes körülmények között lévő fitoplankton minták fotoszintézisének valódi mértékéről. Ezek a jövőbeli vizsgálatok igazolhatják, hogy a laboratóriumi inkubáció megbízhatóan alkalmazható a fitoplankton minták fotoszintézisének reális becslésére, áthidalva az idő- és költségigényes helyszíni inkubációt.

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.

Felhasznált irodalom

- BÖSZÖRMÉNYI, Z.; CSEH, E.; FELFÖLDY L.; SZABÓ E. (1962): A Balatonban C14-módszerrel végzett fotoszintézis mérés módszertani kérdéseiről. *Annal. Biol. Tihany* 29: pp. 39-63.
- 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: pp. 199-215
- ENTZ, B. (1979): Physikalische und chemische Mikroschichtungen im seichten Balatonsee. *Biol. Forsch. Inst. Burgenland Bericht* 33: pp. 3-17.
- 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: pp. 484-496.
- FELFÖLDY L. (1979): A biológiai vízminőség, *Vízdok*, Budaest pp. 242.
- 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: pp. 1659-1667.
- GERVAIS, F.; OPITZ, D.; BEHRENDT, H. (1997): Influence of small scale turbulence and large-scale mixing on phytoplankton primary production, *Hydrobiologia* 342/343: pp. 95-105
- HERODEK, S. & TAMÁS, G. (1976): A fitoplankton tömege, termelése és a Balaton eutrofizálódása. *Hidrológiai Közlöny*: pp. 219-228.
- KIRK, J. T. O. (1994): *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge pp. 271-305
- KUTAS T. & S. HERODEK (1987): Effects of load reductions on the water quality of a large shallow lake. *Ecological modelling* 39: pp. 85-99.
- MADDEN, C.J.; DAY J.W., 1992 Induced turbulence in rotating bottles affects phytoplankton productivity measurements in turbid waters. *J. Plankton Res.* 14: pp. 1171-1191
- 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: pp. 157-170.
- NIELSEN, S. (1952): The use of radioactive carbon (C-14) for measuring organic production in the sea. *J. Const. Int. Explor. Mer.* 18: pp. 117-140.
- 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: pp. 215-224.

- PÁLFFY, K. & VÖRÖS, L. (2003): Effect of ultraviolet radiation on phytoplankton primary production in Lake Balaton. *Hydrobiologia* 506-509: pp. 289-295
- SCHEFFER, M. (1998): Ecology of shallow lakes, Chapman & Hall, London, Weinheim, New York, Tokio, Melbourne, Madras pp. 76
- SOMOGYI, B. & VÖRÖS, L. (2006) A pikoplankton fotoszintézisének karakterisztikái sekély tavakban. *Hidrológiai Közlöny* 86: pp. 110-112.
- SOMOGYI, B.; VANYOVSZKI, J.; ÁGYI, Á.; VÖRÖS, L. (in press): Eukarióta és prokarióta pikoalga törzsek fotoszintézisének összehasonlító vizsgálata.
- TERAMURA, A. H. & ZISKA, L. H. (1996): Ultraviolet-B Radiation and Photosynthesis. In: BAKER, N. R. (ed.): *Photosynthesis and the Environment*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 435-450.
- ÜVEGES, V.; KOVÁCS W.A.; PADISÁK J.; VÖRÖS, L. (in press): Balatoni fitobentosz fotoszintézisének vizsgálata, módszertani megközelítés.
- 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: pp. 30-37.
- VOLLENWIEDER, R. A. (ed.) (1969): *Primary Production in Aquatic Environments*. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh pp. 49
- VÖRÖS L. (1989) A pikoplankton jelentősége a Balatonban. *Hidrológiai Közlöny* 69: pp. 321-327.
- VÖRÖS, L.; VIZKELETI, É.; TÓTH, F.; NÉMRTH, J. (1983): Trofitás vizsgálatok a Balaton keszthelyi-medencéjében. *Hidrológiai Közlöny*: pp. 390-398.