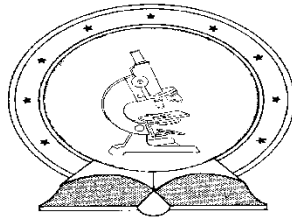


DE TTK



1949

**A nitrogénkötés jelentősége a planktonikus algák nitrogénellátásában
és a cianobaktérium biomassza becslése a fikocianin mennyisége
alapján magyarországi sekély víztereken**

Egyetemi doktori (PhD) értekezés

Horváth Hajnalka

Témavezetők:

Prof. Dr. Dévai György

Dr. Présing Mátyás

DEBRECENI EGYETEM

Természettudományi Doktori Tanács

Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola

Debrecen, 2014

Ezen értekezést a Debreceni Egyetem Természettudományi Doktori Tanács Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programja keretében, az MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet, Hidrobotanika Osztály, Tápelemforgalom témacsoportban készítettem a Debreceni Egyetem természettudományi doktori (PhD) fokozatának elnyerése céljából.

Debrecen, 2014. május 5.

a jelölt aláírása

Tanúsítom, hogy Horváth Hajnalka doktorjelölt 2009–2012 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2014. május 5.

a témavezető aláírása

Tanúsítom, hogy Horváth Hajnalka doktorjelölt 2009–2012 között a Juhász-Nagy Pál Doktori Iskola, Hidrobiológia programjának keretében, az MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézet, Hidrobotanika Osztály, Tápelemforgalom témacsoportban irányítással végezte munkáját. Az értekezésben foglalt eredményekhez a jelölt önálló alkotó tevékenységével meghatározóan hozzájárult. Az értekezés elfogadását javaslom.

Debrecen, 2014. május 5.

a témavezető aláírása

A nitrogénkötés jelentősége a planktonikus algák nitrogénellátásában
és a cianobaktérium biomassza becslése a fikocianin mennyisége
alapján magyarországi sekély víztereken

Értekezés a doktori (Ph.D.) fokozat megszerzése érdekében
a Környezettudomány tudományágban

Írta: Horváth Hajnalka okleveles környezetkutató

Készült a Debreceni Egyetem Juhász-Nagy Pál Doktori Iskolája
(Hidrobiológia programja) keretében
az MTA ÖK Balatoni Limnológiai Intézetben

Témavezetők:

Dr. Dévai György

Dr. Présing Mátyás

A doktori szigorlati bizottság:

elnök: Dr. Nagy Sándor Alex

tagok: Dr. Müller Zoltán

Dr. Szabó László József

A doktori szigorlat időpontja: 2014. január 28.

Az értekezés bírálói:

.....

.....

.....

A bírálóbizottság:

elnök: Dr.

tagok: Dr.

Dr.

Dr.

Dr.

Az értekezés védésének időpontja: 2014.

Tartalomjegyzék

1. Bevezetés és célkitűzés	4
2. Irodalmi áttekintés	9
2.1. A fitoplankton és a cianobaktériumok jelentősége	9
2.1.1. A fitoplankton elsődleges termelését befolyásoló fontosabb tényezők	10
2.1.2. A cianobaktériumok tömeges elszaporodását elősegítő tényezők	14
2.2. A cianobakteriális N ₂ -kötés	16
2.2.1. A N ₂ -kötés jelentősége vízi ökoszisztémákban	18
2.2.2. A N ₂ -kötést befolyásoló tényezők	19
2.2.3. A Balaton eutrofizálódása	22
2.2.4. A N ₂ -kötés a Balatonban és a Kis-Balatonban	24
2.3. A cianobakteriális fikobiliszóma	26
2.3.1. A fikobiliszóma pigmentátltságát befolyásoló tényezők	26
2.3.2. A fikobiliszóma pigment-tartalmának meghatározása	28
3. Anyag és módszer	31
3.1. Mintavételi helyek	31
3.1.1. A Balaton és a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer	31
3.1.2. Halastavak és tározók	33
3.2. Mintavételi időpontok	33
3.3. Mérési módszerek	35
3.3.1. Alkalmazott analitikai módszerek	35
3.3.2. A fitoplankton légköri N ₂ -kötése	37
3.3.3. Fikocianin extrakciós módszerek	39
3.3.4. A fitoplankton fikocianin-tartalmának meghatározása	41
3.3.5. Biomassza számolás	42
3.3.6. Alkalmazott statisztikai módszerek	42
4. Eredmények ismertetése	43
4.1. A légköri N ₂ -kötés hozzájárulása a Kis-Balaton 2009 évi N-terheléséhez	43
4.1.1. Nitrogén és foszfor koncentrációk	43

4.1.2.	A fitoplankton biológiai összetétele	45
4.1.3.	A fitoplankton légköri N ₂ -kötése	46
4.1.4.	Oldott nitrogén koncentrációk hatása a légköri N ₂ -kötésre	50
4.2.	A N ₂ -kötés jellemzése a Balatonon és a Kis-Balatonon (2009-2011)	50
4.3.	A fikocianin extrakciós módszerek eredményei	53
4.3.1.	A cianobaktériumok fikocianin-tartalmának meghatározása	53
4.3.2.	A fikocianin-tartalom fajfüggése	55
4.4.	Természetes és mesterséges vizek fitoplanktonjának fikocianin-tartalma	56
4.4.1.	A balatoni fitoplankton fikocianin-tartalma	56
4.4.2.	A kis-balatoni fitoplankton fikocianin-tartalmának változása	61
4.4.3.	Halastavak és tározók fitoplanktonjának fikocianin-tartalma	64
4.5.	Fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassza becslés	65
5.	Megbeszélés	67
5.1.	A légköri N ₂ -kötés szerepe a Kis-Balaton és a Balaton fitoplanktonjának N-ellátásában	67
5.2.	A fitoplankton fikocianin-tartalma	77
5.2.1.	A fikocianin-tartalom fajfüggése	77
5.2.2.	Természetes és mesterséges vizek fitoplanktonjának fikocianin-tartalma	78
5.3.	Fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassza becslés	83
6.	Új tudományos eredmények	85
7.	Összefoglalás	87
	Summary	90
	Köszönetnyilvánítás	93
	Irodalomjegyzék	94
	Függelék	109

1. Bevezetés és célkitűzés

A fitoplankton nyíltvízben lebegő, fotoautotróf élőlény-együttes (DAWES 1998), melyet morfológiailag és rendszertanilag is különböző fajok alkotnak. A mérsékelt égövön a legtömegesebben előfordulók a kovamoszatok, a zöldmoszatok és a cianobaktériumok. A cianobaktériumok a Földön élő legősibb és egyben az egyetlen oxigén-termelő prokarióta szervezetek, melyek fotoszintézisük révén hozzájárultak a Föld oxigénben gazdag légkörének kialakulásához (SIDLER 1994). Az elképzelhető valamennyi élőhelyen, hóforrásoktól a sarkvidékig (SECKBACH 2007), nagy tömegben képesek előfordulni. Oxigén-termelő képességük, elsődleges termelésben betöltött létfontosságú szerepük révén az algákkal együtt a Föld legfontosabb élőlényei közé tartoznak. Egyik jelentős csoportjuk fajai, nitrogénáz enzimük segítségével képesek a vízben oldott légköri N_2 -gáz hasznosítására és más élőlények számára is felvehető formába alakítására, ezzel a N-hiány csökkentésére. A cianobakteriális N_2 -kötés jelentős nettó N-forrásnak számít, mely „új” nitrogénnel látja el az ökoszisztémákat. Ökológiai jelentősége óriási, hiszen a Földön számos tengeri és édesvízi rendszerben a nitrogén limitálja az elsődleges termelést (HALL et al. 2005). A cianobaktériumok tömeges elszaporodásra is képesek, hozzájárulva ezzel a természetes vizek eutrofizálódásához, csökkenő biodiverzitást, romló vízminőséget okozva.

A Balaton vízminősége az 1960-as évek végétől folyamatosan romlott az emberi tevékenység okozta eutrofizálódás következtében és két évtized alatt a Siófoki-medence kivételével az egész tó hipertróf állapotúvá vált (HERODEK 1984). Kezdetben a hinarak inváziója volt megfigyelhető, később a feckemoszat, majd a fonalas N_2 -kötő cianobaktériumok uralták a nyári fitoplankton (VÖRÖS és NAGY 1993). A Balaton vízminőségének védelme és javítása érdekében a Kis-Balaton korábbi mocsaras lápos területén vízvédelmi rendszert alakítottak ki, melynek célja a Zala által szállított tápanyagterhelés

mértékének csökkentése volt. 1985-ben az ún. Felső-tározó, majd 1992-ben az Alsó-tározó részleges elárasztására került sor (POMOGYI 1993). A vízvédelmi rendszer megépülése óta eltelt közel 30 év alatt nagy mennyiségű hordalékot, tápanyagot tartott vissza, illetve biztosította a kellő tartózkodási időt, a tápanyag-lebontó folyamatok érvényesüléséhez. Egyes tanulmányok szerint a 2000-es évek elejétől csökkent a tározó biológiailag hozzáférhető foszfor-visszatartó képessége és megnőtt az elsősorban denitrifikációval történő nitrogén eltávolítás. Ezzel az elsődleges termelők számára közvetlenül hozzáférhető nitrogén és foszfor aránya is csökkent, mely a cianobaktériumok elszaporodásának kedvező feltételeket biztosított (SZILÁGYI et al. 1990; POMOGYI 1993). Az 1980-as évek végén, a tározó területén végzett N₂-kötési kísérletek eredményei (GORZÓ 1990), a cianobaktériumok általi nitrogén bevitel jelentőségét hangsúlyozzák, mely meghaladta az akkori nyári összes külső nitrogénterhelés mértékét. Az ezredfordulón végzett kutatások alapján (KOVÁCS 2002) a cianobaktériumok nyári légköri nitrogénkötése az összes éves nitrogénterhelés 10%-át is elérhette. Ezek az eredmények acetilén-redukciós vizsgálaton alapultak, mely bár általánosan elterjedt és érzékeny módszer, közvetettségéből (a N-kötésre való gyakorlati átszámítás széles határok közötti változása) adódóan bizonytalanná teheti a meghatározást. Ezért csak a stabil izotópot (¹⁵N₂) alkalmazó eljárással kalibrálva ajánlják használni (MONTROYA et al. 1996), ami közvetlenül méri a megkötött légköri N₂ mennyiségét. Az utóbbi években acetilén-redukciós módszerrel sem végeztek nitrogénkötési vizsgálatokat a Kis-Balaton egyes tározóin. Az utolsó mérések óta eltelt közel tíz év, továbbá a tározó tápanyag-visszatartásának határfokáról folyó vita és az eddig alkalmazott módszer esetleges pontatlansága adott okot a tározó N₂-kötésének ¹⁵N technikával történő meghatározására és a fitoplankton cianobaktériumok általi nitrogénellátásának becslésére. A kiválasztott mintavételi helyek jól jellemzik a hőmérsékleti és fényviszonyokban, a

hozzáférhető tápanyag koncentrációkban, a fitoplankton biomassza nagyságában és faji összetételében különböző jellegű területeket. Így lehetőséget adnak a N₂-kötés különböző környezeti körülmények közötti vizsgálatára és az azt befolyásoló tényezők jelentőségnek becslésére.

A Kis-Balatonnal ellentétben lényegesen több információval rendelkezünk a Balaton cianobakteriális eredetű, külső nitrogénterhelésének mértékéről. A Balaton eltérő trofitású medencéiben, több ízben is végeztek N₂-kötési kísérleteket. Ezek során azt tapasztalták, hogy a tó nyugati medencéiben a N₂-kötés jelentősége az algák nitrogénigényének ellátásában többszörösen meghaladta a keleti medencében mért N₂-kötés mértékét (PRÉSING et al. 2005), mely az 1990-es években tapasztalt legnagyobb tápanyag terhelés és nagy nyári végi cianobaktérium biomassza idején volt a legintenzívebb (PRÉSING et al. 1996). Az azóta eltelt 20 év alatt, a környezetvédelmi beavatkozások (többek között megépítették a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszert (KBVR), a Marcali víztározót, a zalaegerszegi szennyvíztisztító P-eltávolító egységét és a biológiailag tisztított szennyvizet a vízgyűjtőből kivezető körcsatornát) hatásának köszönhetően a tó vízminősége jelentős változáson ment keresztül. Az ezredfordulóra megközelítette az 1960-as évek eleji kiváló minőséget (VÖRÖS et al. 1999). A fitoplankton biomasszája töredéke az 1994-ben tapasztaltaknak, azonban a nyári algabiomassza a mai napig N₂-kötő cianobaktériumok dominanciájával jellemezhető. Az általában P-limitált Balatonban, elsősorban a nyári biomassza-csúcs idején N-hiányos időszakok is kialakulnak, melyet a N₂-kötő szervezetek légköri nitrogénkötés útján képesek pótolni. 2009 és 2011 között a N₂-kötésnek a fitoplankton N-ellátásában betöltött szerepét kívántuk meghatározni a trofikus gradiens mentén, összevetve a Kis-Balaton N₂-kötésének intenzitásával és a Zala által szállított külső N-terhelés mértékével.

A fitoplankton mennyisége és annak faji összetétele fontos tényező a vízi ökoszisztémák és vízminőségük jellemzésére. Az eutróf vizek gyakran cianobaktérium dominanciával jellemezhetők, amelyeknek a vízminőségre kifejtett negatív hatása révén, évtizedek óta a limnológiai kutatások előterében állnak. A cianobaktériumok biomasszájának mennyiségi becslésére az egyik legrégebbi és napjainkban is legáltalánosabban használt módszer a mikroszkópos meghatározásuk (UTERMÖHL 1958), mely mellett azonban számos alternatív (pl.: az automata képanalizáló módszer, CONGESTRI et al. 2000, vagy a HPLC-alapú biomarker pigment detektálás, SCHLÜTER et al. 2004) eljárás is létezik. Ezen meghatározási módszerek mind a cianobaktériumok eukarióta algáktól eltérő, egyedi pigmentációján alapulnak. Mivel a fikobiliszóma és benne a fikobilin pigmentek (allofikocianin, fikocianin, fikoeritrin) szintézise csak az algák szűk rétegére jellemző (cianobaktériumok és néhány *Rhodophyta* és *Cryptophyta* faj), a fikocianin mennyiségének meghatározása alkalmas lehet a cianobaktériumok biomasszájának becslésére. Közvetlenül a víztestben (*in situ* SEPPÄLÄ et al. 2007), laboratóriumban (*in vivo* GREGOR és MARŠÁLEK 2005), vagy az utóbbi évtizedben egyre elterjedtebbé váló távérzékeléssel (SIMIS et al. 2005; HUNTER et al. 2008a, 2008b) is becsülhetővé vált térbeli eloszlásuk és (relatív) mennyiségük. Számos extrakciós módszer (*in vitro*) és összehasonlító vizsgálat (LAWRENZ et al. 2011) is létezik az irodalomban, mégis egy általánosan elfogadott, reprodukálható módszer a fikocianin kémiai meghatározására. A módszerek alkalmazhatóságán túl, a fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassza becslést tovább nehezíti, hogy a pigmentek szintézisét erőteljesen befolyásolják a környezeti tényezők, mint pl: a fény intenzitásának, spektrális összetételének a változása, vagy a vízben oldott tápanyag mennyisége és nem utolsósorban a faji jelleg. Bármely meghatározási módot is válasszunk, a fikocianin pigment pontos mennyiségi

meghatározása elengedhetetlen az *in situ*, *in vivo* és a távérzékelési módszerek kalibrálásához is.

Az előzőek alapján a következő célkitűzéseink voltak:

1. Stabil izotóptechnika (^{15}N -módszer) felhasználásával, közvetlen eljárással a Kis-Balatonban folyó nitrogénkötés mértékének becslése, mely az acetilén-redukciós módszernél pontosabb meghatározást tesz lehetővé. A N_2 -kötés fényintenzitás-függésének ismeretében a napi N_2 -kötés mértékének meghatározása, összevetve ugyanazon időben a Balaton Keszthelyi-medencéjének cianobakteriális N_2 -kötésével.

2. A N_2 -kötés jelentőségének meghatározása a tározó N-ellátásában, összevetve a Zala és a többi kisebb befolyó által szállított külső N-terhelés nagyságával.

3. A N_2 -kötés intenzitásának és az algák N-ellátásához való hozzájárulásának meghatározása trofikus gradiens mentén (Kis-Balaton–Balaton), továbbá a hozzáférhető oldott nitrogénformák N_2 -kötés intenzitására gyakorolt hatásának tisztázása.

4. Laboratóriumban fenntartott, fonalas N_2 -kötő cianobaktérium fajok felhasználásával a cianobaktériumok jellemző pigmentje, a fikocianin meghatározására egy gyors és reprodukálható extrakciós módszer kidolgozása, mely alkalmas lehet az *in situ*, *in vivo* és távérzékelési módszerek kalibrálására.

5. Az általunk kidolgozandó módszerrel a Balaton és a Kis-Balaton mellett magyarországi tavak, tározók és halastavak fitoplanktonja fikocianin-tartalmának meghatározása.

6. A fitoplankton fikocianin-tartalmának és faji összetételének ismertetében olyan összefüggés leírása a célunk, amely alkalmas lehet a mérsékelt égövi tavak fikocianin koncentráció alapján történő cianobaktérium biomassza nagyságának becslésére. Továbbá, a fikocianin mennyisége és a N_2 -kötés intenzitása közötti összefüggés leírása.

2. Irodalmi áttekintés

2.1. A fitoplankton és a cianobaktériumok jelentősége

A fitoplanktont alkotó fotoautotróf élőlények mikroszkopikus méretük ellenére óriási jelentőséggel bírnak; elsődleges termelőkként mind az édesvízi, mind a tengeri táplálékhálózat nélkülözhetetlen alkotóelemei (DAWES 1998). Morfológiailag és rendszertanilag is különböző fajok alkotják, amelyek közül a mérsékelt égövön a kovamoszatok és a zöldmoszatok mellett a cianobaktériumok a legtömegesebben előfordulók.

A cianobaktériumoknak meghatározó szerepe volt a Föld oxigénben gazdag légkörének kialakításában (CHAPMAN 2010), továbbá a légköri N_2 -kötő fajaik e képességük révén lehetővé teszik az inert, molekuláris nitrogéngáz egyéb szerkezetek számára is felhasználható formába alakítására. Jelentőségük az algák között is nagy, hiszen a N_2 -kötés a fotoszintézis mellett az egyik legfontosabb fiziológiai folyamat a vízi N-forgalom szempontjából, a Föld egyes felszíni vizeinek N-limitáltsága végett. A cianobaktériumok gyors és tömeges elszaporodásra is képesek, mellyel csökkentik az adott élőhely biológiai diverzitását, romló vízminőséget okoznak, egyes fajaik toxin termelésük révén veszélyt jelenthetnek mind a vízben élő szervezetekre, mind a vizet fogyasztókra nézve.

A cianobaktériumokat az algák közé sorolják, bár rendszertanilag közelebb állnak a baktériumokhoz. Ez részben baktériumokra (pl.: membránnal körülvett sejtmag hiánya), részben algákra (α -klorofill molekulájuk és oxigén-termelő fotoszintézisre való képessége) jellemző sajátágaiknak köszönhető (HOEK 1995). Egysejtű, kolóniát képező és fonalas fajaik is előfordulhatnak a vízben, melyek lehetnek planktonikusak vagy bentonikusak. Sikerük az evolúció során olyan tulajdonságaiknak köszönhető, ami a fitoplankton társulás más tagjainál nem figyelhető meg. Ilyen például a légköri N_2 kötésének képessége, kiegészítő fotoszintetikus pigmentek szintetizálása, melyek mennyiségének

változtatásával képesek alkalmazkodni környezetük megváltozott fény- és tápanyag viszonyaihoz, gázvakuólum, heterocita és különféle túlélőképletek (pl.: akinéta) képzése.

2.1.1. A fitoplankton elsődleges termelését befolyásoló fontosabb tényezők

Az élőlények és környezetük egymásra gyakorolt kölcsönös hatásukkal dinamikusan változó rendszert alkotnak (WETZEL 2001): a fitoplankton elsődleges termelésének szezonális és területi növekedési karakterisztikáját alapvetően befolyásolják az egyes alga fajok egyedi fiziológiai tulajdonságai és közvetlen környezetük hatása. A legfontosabb szaporodást és szukceciót befolyásoló és szabályozó tényezők: a fény és a hőmérséklet, a hozzáférhető szervetlen és szerves tápanyagok, valamint a hozzáférhető tápanyag forrásért folytatott versengés más élőlényekkel és a predáció. Ezek a tényezők általában alapvetően meghatározzák a fitoplankton faji összetételét is (ZEVENBOOM et al. 1980; GIBSON és FITZSIMMONS 1982). A cianobaktériumok eloszlását befolyásoló két legfontosabb tényező a hozzáférhető tápanyag mennyisége és a fény intenzitása (MUR 1983).

A fény és a hőmérséklet hatása

A fény és a hőmérséklet az algák fotoszintézisének és ezáltal szaporodásának mértékét alapvetően befolyásolják. Együttes hatásuk a fotoszintézis számos lehetséges vertikális profilját eredményezheti. Az algák fotoszintézise telítési görbét ír le a fényintenzitás növekedésével, mely általában növekszik a vízhőmérséklet emelkedésével (WILHELM 1990). Egy bizonyos tartományon túl (ami fajfüggő) azonban a fényintenzitás további növelése károsan hat számos alga fotoszintézisének aktivitására (LONG et al. 1994; FALKOWSKI és RAVEN 1997), amely az enzimek fotooxidatív károsodásának következménye lehet (STEEMAN NIELSEN 1962). A vízfelszínen, ha a fényintenzitás a fotoinhibíciós küszöböt meghaladja, gyakran megfigyelhető a fotoszintézis gátlása, amely

mélyebb vízrétegekben a fényintenzitás csökkenésének (vagyis a túl alacsony fényintenzitásnak) köszönhető. A fény intenzitásához való alkalmazkodást az algák a sejtenkénti pigment mennyiségének (általában nagyobb fényintenzitáson kevesebb *a*-kl szintetizálódik sejtenként) (STEEMAN NIELSEN és JØRGENSEN 1968; JØRGENSEN 1969), valamint az enzim szintézis intenzitásának változtatásával oldhatják meg (JØRGENSEN 1968).

Terepi és laboratóriumi kísérletekben vizsgálták a hőmérséklet hatását, mind a fitoplankton faji összetételére, mind a tápanyagokért folytatott versenyben. A hőmérséklet emelkedésével párhuzamosan a kova- és zöldalgákat folyamatosan a cianobaktériumok váltották fel a fitoplankton társulásban (CANALE és VOGEL 1974). A tápanyagokért folytatott versenyben alacsony hőmérsékleten a kovaalgák eredményesebbnek bizonyultak a cianobaktériumoknál (TILMAN et al. 1986), amelyek hőmérsékleti optimumuknak megfelelően a magasabb vízhőmérsékleten jeleskedtek, ami a fotoszintézisükhöz és a szaporodásukhoz is optimálisabb környezetet biztosította (ROBARTS és ZOHARY 1987). SMITH (1986) 22 tó esetében vizsgálta a cianobaktériumok relatív biomasszáját meghatározó tényezőket (TN, TP és a fény). Tapasztalatai szerint állandó TN:TP arány mellett a cianobaktériumok relatív biomasszája növekvő tendenciát mutatott a fény vízoszlopban való intenzitásának csökkenésével.

Bár egyértelmű kapcsolat van a fény intenzitása és a cianobaktériumok elszaporodása között, nehéz megítélni magát a mechanizmust, amivel a cianobaktériumok kiszorítják az egyéb algákat alacsony fényintenzitás mellett (ZEVENBOOM és MUR 1984). Ennek oka, hogy számos stratégiával rendelkeznek, amely mindezt lehetővé teszi számukra. Általában igaz, hogy a cianobaktériumok szaporodásukhoz szükséges fényigény kisebb más alga csoportokhoz képest (RICHARDSON et al. 1983), így előnyben részesíthetik a fény limitált körülményeket.

A hozzáférhető makroelemek hatása

Természetes vizekben az elsődleges termelők produktivitását alapvetően a szén, a nitrogén és a foszfor, mint a legfontosabb biogén (makro) elemek határozzák meg. A fitoplankton elsődleges termelését korlátozó tápelemet általában nehéz megállapítani, hiszen az térben és időben is változhat (az egyes elemek különböző körforgása miatt), valamint egyszerre több tápanyag is limitálhat. A tápanyag limitáció megértéséhez a Liebig-féle minimum-elvet kell alapul vennünk, mely szerint a növények a számukra szükséges tápanyagokat mindig a legkisebb mennyiségben rendelkezésre álló tápelem arányában veszik fel (WETZEL 2001). Alfred C. REDFIELD figyelte meg a Föld különböző területeiről származó mintákban, hogy a partikulált szén, nitrogén és foszfor aránya (C:N:P) közel állandó, a vízminta származási helyétől függetlenül (REDFIELD 1958). Ez az arány, az ún. *Redfield-arány*, melyben a C:N:P mol aránya 106:16:1. Megfigyelései szerint a legegyszerűbb élőlények meghatározott belső homeosztázissal rendelkeznek, melyet élőhelyüktől függetlenül igyekeznek fenntartani.

A szén valamennyi autotróf szervezet számára általában bőségesen rendelkezésre áll CO_2 vagy HCO_3^- formájában (megjelenési formája pH-függő, mely a $\text{CO}_2\text{-HCO}_3^-\text{-CO}_3^{2-}$ egyensúlyi reakciót meghatározza), melyet megfelelő fényellátottság mellett képesek hasznosítani. Így a C-hiány inkább energiahányt jelent, vagyis nem megfelelő megvilágítást (STERNER és ELSER 2002).

A N és a P az elsődleges termelés két leggyakoribb limitáló eleme a vízi ökoszisztémákban (HALL et al. 2005). A N- és P-limitáció szezonálisan is váltakozhat; az év nagy részében P-limitált tavakban is tapasztalhatunk átmeneti N-limitációt (WETZEL 2001; PRÉSING et al. 2008). Mérsékelt égvövi tavakban jellemzően a P csak korlátozott mennyiségben található hozzáférhető formában. Természetes vizekben nagy része élő vagy élettelen partikulált P formában, üledékszemcsékhez kötötten, valamint szerves kötésű formában található. Az

algák, baktériumok számára legkönnyebben hasznosítható foszforforma (PO_4^{3-}) az összes oldott foszfornak pedig csupán töredékét teszi ki (HERODEK et al. 2006, 2007).

A nitrogén ritkábban limitálja az elsődleges termelést mérsékelt égvöi tavakban, lévén a foszforral ellentétben számos biológiailag hozzáférhető formában lehet jelen (NH_4^+ , NO_3^- , NO_2^- , karbamid, szerves- NH_2 csoport), mind szubsztrátum, mind biológiai folyamatok termékeként a vízoszlopban és az üledékben egyaránt (SCHINDLER 1977). Továbbá az elsődleges termelők általában képesek mind a szervetlen, mind a szerves formájú N-formák hasznosítására is, egymáshoz képest azonban eltérő preferenciával rendelkeznek a különböző tápanyagformákért. Ezeknek a preferenciáknak az ismeretében könnyebben megérthetők a környezeti koncentrációk és a hozzáférhető tápanyag arányok szerepe a fitoplankton társulás összetételében és időbeni alakulásában (MCCARTHY et al. 2009).

A N:P arányt gyakorta használják az algabiomassa összetételének előrejelzésére, időbeli alakulására, valamint a limitáló tápanyag megítélésére (TILMAN et al. 1982; BULGAKOV és LEVICH 1999). SCHINDLER és munkatársai 1977-ben írták le, hogy magas P koncentráció és alacsony N:P arány kedvez a cianobaktériumok tömeges elszaporodásának. Ennek oka, a vízben oldott molekuláris (légköri) nitrogén kötésének képessége, így más N_2 -kötésre nem képes szervezetekkel ellentétben az alacsony nitrogén koncentráció nem limitálja biomassájuk növekedését, és megfelelő mennyiségű hozzáférhető P jelenlétében uralkodó fajjá válhatnak (HUISMAN és HULOT 2005). Létezik egy kritikus N:P tömegarány, ahol a fitoplankton P-limitált állapotból N-limitálttá válik és a N_2 -kötő fajok válhatnak dominánssá a fitoplanktonban (SMITH 1983). Ezekben a tavakban a Redfield-féle tömegarány 5–10 (SCHINDLER 1977; SEIP 1994; MICHARD et al. 1996; BULGAKOV és LEVICH 1999) és 29 között változhat (SMITH 1983). Eutróf rendszerekben, ahol mind a nitrogén, mind a foszfor az

igényekhez képest jóval nagyobb mennyiségben áll rendelkezésre az algák növekedéséhez, a N:P aránnyal történő tápanyag limitáció megállapítása nem helyes (PAERL et al. 2001). Továbbá számos szerző szerint, a cianobaktériumok dominanciája és tömeges elszaporodása sokkal szorosabb összefüggésben van a rendszer N és P koncentrációjával, mint azok arányának változásával (SMITH 1987; WILLÉN 1992; LATHROP et al. 1998; DOWNING et al. 2001). Ezt támasztja alá SMITH (1986) tanulmánya, melyben megállapította, hogy azon tavak, melyek epilimnionjában a TN:TP arány 29:1 fölötti, a cianobaktériumok relatív biomasszája 10% alatt van, azonban a 29:1 TN:TP arány alatt sem mindig van egyértelmű összefüggés. Ez indikálja, hogy az alacsony N:P arány hipotézis önmagában nem elegendő a cianobaktérium dominancia megállapításához, hanem figyelembe kell venni más tényezőket is.

2.1.2. *A cianobaktériumok tömeges elszaporodását segítő tényezők*

A cianobaktérium dominancia időszakos kialakulásának megértése évtizedek óta a limnológiai kutatások élvonalában állt (HAVENS et al. 2003). Tömeges elszaporodásukat számos okkal magyarázzák (DOKULIL és TEUBNER 2000), melyeket a következőkben foglalhatjuk össze:

Megemelkedett hőmérséklet: a cianobaktériumok általában magasabb hőmérsékleti optimummal rendelkeznek, mint a zöldalgák, vagy a kovaalgák, elsősorban trópusi, szubtrópusi eredetük miatt. Ez jól egybevág tömeges elszaporodásukkal, mely a mérséklet égövön főként a nyári hónapokra jellemző (JACKSON 1984; TILMAN és KIESLING 1984).

Alacsony fényintenzitás: fiziológiai kísérletekkel igazolták, hogy a cianobaktériumok szervezetük fenntartásához kevesebb energiát igényelnek (ZEVENBOOM és MUR 1980); adott N:P aránynál a cianobaktériumok relatív biomasszája nő, ahogy a fény hozzáférhetősége csökken (SMITH 1986). Rossz fényellátottság mellett a heterocitát nem képező, általában nem-kötő

cianobaktérium fajok jutnak előnyhöz, mivel a heterocita képzése és fenntartása rendkívül energia-igényes folyamat (ZEVENBOOM és MUR 1980).

UV-rezisztencia: az erős ultraibolya-sugárzás elleni védelemre az ősi cianobaktériumoknak volt nagy szükségük 3,5 milliárd évvel ezelőtt (PAERL 1988). Az akkori sugárzás mellett kifejlesztett védekező mechanizmusuk a mai napig megmaradt, mely döntő szerepet játszhat a vízvirázásban betöltött szerepükben.

Alacsony CO₂/magas pH (SHAPIRO 1990): mely szerint alacsony CO₂ koncentráció mellett és/vagy magas pH értéken is könnyebben veszik fel és asszimilálják a CO₂-ot (ill. a HCO₃⁻-ot) az eukarióta algákhoz képest.

Alacsony nitrogén:foszfor arány: létezik egy kritikus N:P arány (a Redfield-féle tömegarányhoz közeli érték), ahol a fitoplankton P-limitált állapotból N-limitált állapotúvá válik és a N₂-kötő cianobaktérium fajok uralkodóvá válhatnak a fitoplanktonban (SMITH et al. 1983). A hozzáférhető nitrogén mennyiségének csökkenése indukálja a N₂-kötést, elősegítve a molekuláris nitrogén kötésére képes cianobaktériumok elszaporodását.

Foszfor-raktározási képesség (PETTERSSON et al. 1993): az üledékből származó foszforral történő belső foszfor raktárak feltöltése kompetíciós előnyt jelent más algákhoz képest a foszforért való versenyben.

Lebegőképesség szabályozása: gázvakuólumok képzésével a cianobaktériumok képesek változtatni helyüket a vízoszlopban (REYNOLDS 1987). Lebegő-képességük szabályozásával képesek azon köztes vízrétegben elszaporodni, ahol a növekedésüknek kedvezőbb feltételek adóttak. Ez a képesség a fényért és a tápanyagokért folytatott versenyben kiemelkedő fontosságú.

Zooplankton kifalással szembeni rezisztencia (PORTER 1973): a cianobaktérium sejtekből képzett aggregátumok és fonalak, méretüknél fogva nehezen hozzáférhetők a zooplankton, különösen a szűrő szervezetek számára.

Toxin-termelés: a toxin-termeléssel hatással vannak a természetes kifaló szervezetekre, mellyel kompetíciós előnyben vannak más, toxin-termelésre nem képes szervezetekkel szemben (BERG et al. 1986).

Ezek az okok, vagy ún. hipotézisek önmagukban ritkán felelősek a cianobaktériumok tömeges megjelenéséért, illetve elszaporodásukért, és önmagukban nem is magyarázhatják azt, azonban közülük több kombinációja, beleértve a hidrodinamikai hatásokat is, hatással lehetnek a dominancia kialakulására (SPENCER és KING 1989; DOKULIL és MAYER 1996).

2.2. *A cianobakteriális N₂-kötés*

A N₂-kötés az egyedüli (biológiai) folyamat, mely ellensúlyozza a denitrifikáció negatív hatását a vízi ökoszisztémák nitrogén háztartásban (NÖGES et al. 2008), amelyet elsősorban aerob környezetben élő, oxigén-termelő, planktonikus cianobaktérium szervezetek végeznek (HOWARTH et al. 1988a). A N₂-kötést katalizáló nitrogenáz enzim oxigén jelenlétében inaktiválódik, így az evolúció során a fajok számos módon alkalmazkodtak, hogy elkerüljék, vagy legalább csökkentsék az O₂ és az enzim közötti érintkezést. Az egysejtű (cocoid) cianobaktériumok kolónia, a fonalas cianobaktériumok jellemzően heterocita képzésével (WALSBY 1985; ADAMS és DUGGEN 1999) oldják meg a térbeli elkülönítést, mely utóbbi valószínűleg a legtökéletesebb adaptációja a cianobaktériumoknak. Számos heterocitával nem rendelkező faj időben különíti el a N₂-kötés és az oxigén-termelő fotoszintézis folyamatát. Míg a fotoszintézis a fény ciklusra korlátozódik, a N₂-kötés a sötétben zajlik, tartalék szénhidrátot használva, mely a fotoszintézis alatt raktározódott el. További módja a nitrogenáz védelmére a fajok által termelt enzimek sokfélesége (GALLON 1980); légzési oxigén-fogyasztás (GALLON és CHAPLIN 1988); aktív nitrogenáz átalakítása inaktív formává (PIENKOS et al. 1983).

A kétkomponensű nitrogénáz enzim nitrogénázból (Mo-t és Fe-at tartalmazó enzim) és nitrogénáz-reduktázból (csak Fe-at tartalmazó enzim) áll, amelyek α és β egységeit O_2 -re érzékeny Fe-S centrumok kötik össze. Néhány szervezet alternatív V-tartalmú nitrogénáz szintézisére is képes Mo-hiányában (EADY 1996).

A N_2 -kötés intenzitását 1966-tól széles körben elterjedt acetilén redukciós módszerrel becsülték (STEWART et al. 1967; HARDY 1968). A módszer elvi alapja, hogy a nitrogénáz nemcsak az elemi nitrogént képes ammóniává redukálni, hanem különböző szubsztrátumok mellett (nátrium-azid, dinitrogén-oxid) az acetilént is etilénné. A N_2 -kötés intenzitásának becslése során legtöbbször egy 3:1-es konverziós faktorról számolnak (DILWORTH 1966), mely feltevés azon alapul, hogy 3 mól acetilén etilénné történő redukciója ekvivalens 6 elektron átvitelével, 1 mól N_2 kötése és 2 mól ammónia keletkezése közben.

Az acetilén-redukciós módszerrel mért eredményeket N_2 -kötésre átszámolva ennek alapján a konverziós faktor: acetilén/nitrogén = 3/1. A nitrogénáz viszont egyidejűleg protonok hidrogénné redukálását is végzi a nitrogén redukálása mellett; minden redukált nitrogén molekula egy hidrogén molekula képződésével jár (BURRIS és PETERSON 1976, GRAHAM et al 1980, JENSEN és COX 1982), ami a teljes reakcióban valójában 8 elektron átvitelét jelenti. A hidrogén redukciója azonban acetilén redukció mellett nem játszódik le, és így az elméleti 3/1 acetilén/nitrogén arányt 4/1-nek kellene tekinteni.

A módszer alkalmazhatóságát tovább nehezíti, hogy a különböző fajoknál eltérő a megkötött N_2 és a képződött H_2 aránya (1,7–8,6; GRAHAM et al., 1980), melyet a kísérleti körülmények is jelentősen befolyásolnak. A képződött etilén mennyisége a nitrogénáz aktivitásától függetlenül változhat: az acetilén etilénné történő redukcióját a N_2 -kötésre nem képes szervezetek is végzhetik; acetilén hiányában néhány baktérium is képes etilént előállítani, továbbá képződhet a kísérlet végén a savas fixálással is.

A mért arányok így 1,7-től egészen 27-ig is változhatnak (GRAHAM et al. 1980), és bár általánosan elterjedt és érzékeny módszer, természetéből adódóan többszörösen alul, illetve felülbecsülheti a valós értéket. Ezért az acetilén-redukciós módszert csak $^{15}\text{N}_2$ módszerrel kalibrálva ajánlják használni (SEITZINGER és GARBER 1987, MONTOYA et al. 1996), mely közvetlenül méri a megkötött nitrogén mennyiségét.

2.2.1. *A N_2 -kötés jelentősége vízi ökoszisztémákban*

Az élőlények a vízi ökoszisztémákban nagyobb arányban hasznosítják az energetikailag kedvezőbb (ún. redukált) nitrogénformákat, azonban a N_2 -kötés látja el a rendszert „új” nitrogénnel. A légköri N_2 kötésére számos autotróf és heterotróf baktérium képes, melyet a vízben elsősorban planktonikus cianobaktérium szervezetek végeznek (HOWARTH et al. 1988a). Intenzitása a N_2 -kötő cianobaktériumok biomasszájával áll szoros összefüggésben (WETZEL 1983), jelentősége pedig a rendszer nitrogén háztartásától függően erősen változó. Oligo- és mezotróf tavak többségében a planktonikus N_2 -kötés jelentéktelen nitrogénforrásnak számít, általában a teljes nitrogén bevétel kevesebb, mint 1%-át teszi ki, míg eutróf tavakban 6–82% között változhat a N-ellátáshoz való hozzájárulása. Óceáni területek N_2 -kötésének intenzitása hasonló nagyságrendű a mezotróf tavakéhoz (HOWARTH et al. 1988a), míg számos torkolat és tenger parti öve lehet nitrogénlimitált, köszönhetően a nagyon alacsony N_2 -kötési aktivitásnak, vagy a N_2 -kötő fajok hiányának. Számos oligotróf tóban a N-ellátás szempontjából jelentős külső forrásnak számít a cianobaktériumok általi N_2 -kötés, melynek intenzitása még akkor is csupán mérsékelt lehet, ha az egyéb N-bevétel csekély. A N_2 -kötés intenzitása hasonló édesvízi és tengeri vizes területeken, édesvízin mégis sokkal fontosabb a nitrogén háztartás szempontjából, köszönhetően az egyéb külső forrásból származó, viszonylag csekély nitrogén bevitelnek (HOWARTH et al. 1988a).

2.2.2. A N₂-kötést befolyásoló tényezők

Nitrogén és foszfor koncentrációja és aránya

A planktonikus N₂-kötés szoros összefüggésben áll a tó trofikus állapotával. A cianobaktériumok elszaporodásában és a megkötött nitrogén mennyiségében fontos tényező a N és a P koncentrációja és azok aránya (KIM et al. 2007).

A különböző nitrogénformák asszimilációjára fordított energiafelhasználás alapján, az egyes nitrogénformák algák általi felvételi preferenciájának a következő sorrendet kellene követnie: NH₄⁺-N > NO₃⁻-N > N₂-N (WARD és WETZEL 1980). Ezt azonban erőteljesen befolyásolják a környezeti tényezők, úgy, mint a hőmérséklet, a fényintenzitás és a rendelkezésre álló P mennyisége, továbbá a fajok eltérő preferenciája a különböző N-forrásokért.

Az ammónium és a nitrát jelenléte képes befolyásolni a N₂-kötés intenzitását, mivel jelenlétükkel elnyomhatják a nitrogenáz szintézisét és a heterocita képzését (STEWART 1969). Oka, hogy az ammónium és a nitrát asszimilálásának kisebb az energiaigénye, mint a nitrogenáz enzim szintézisének, a N₂-kötésnek, valamint a heterocita képzésének. P-limitált kemosztátokban, *Cylindrospermopsis raciborskii* tiszta tenyészetével végzett kísérletekben sokkal gyorsabb növekedést figyeltek meg NH₄⁺- és NO₃⁻-forráson, mint mikor nitrogénigényüket kizárólag N₂-kötésből tudták fedezni az algák (KENESI et al. 2009). Továbbá, oldott nitrogénnel jól ellátott kemosztátban a *C. raciborskii* tiszta tenyészeteiben az NH₄⁺ a N₂-kötési sebességet jobban csökkentette, mint a NO₃⁻ (SPRÖBER et al. 2003) és természetben ritkán előforduló, magas NH₄⁺ koncentráció (4000 µg/l) szinte teljesen visszaszorította azt (KENESI et al. 2009). Ennek ellenére nagy mennyiségű ammónium jelenléte mellett is mértek intenzív N₂-kötést üledékben (pl.: Lake Tahoe, 32%-os hozzájárulással az összes nitrogén bevitelhez, HOWARTH et al. 1988a) és vizes élőhelyeken egyaránt (HORVÁTH et al. 2013b).

A tavak ért tápanyagterhelés N:P aránya is jó indikátora lehet a planktonikus N₂-kötésnek. Előre jelezheti, hogy a N₂-kötést a foszfor és a nitrogén relatív hozzáférhetősége szabályozza inkább, vagy a foszfor önmagában (FLETT et al. 1980). A planktonikus N₂-kötés akkor válik jelentőssé, ha a N:P arány a Redfield-aránnyal egyenlő vagy az alá süllyed. Eutróf tavakban jelentős N₂-kötés mérhető, ha a N:P terhelési aránya a Redfield-arányhoz közeli vagy annál alacsonyabb. Ezeknek a tavaknak a produktivitását is gyakran a foszfor limitálja, részben a N₂-kötés általi N-hiány (túl) kompenzálása eredményeként (SCHINDLER 1976, 1977), azonban vannak tavak (pl. Valencia-tó, LEVINE és LEWIS 1987), ahol még az intenzív N₂-kötés sem képes az egyensúlyt fenntartani és az alacsony N:P terhelési arány okozta N-hiányt kompenzálni.

A nyomelemek jelentősége

Torkolati, óceáni területek eutróf tavakéhoz képest kisebb intenzitású N₂-kötését, hasonló nitrogén- és foszforterhelés mellett, a nyomelemek hozzáférhetősége korlátozhatja. A molibdén és a vas esszenciális komponense a nitrogénáz enzimnek (FOGG és WOLF 1954), melyek hozzáférhetősége kisebb a tengerekben, mint általában a tavi ökoszisztémákban, a tengerekben oldottan jelenlevő Mo nagyobb koncentrációja ellenére is (MANHEIM és LANDERGRÉN 1978). Óceánokban azonban a Mo hozzáférhetőségét a szulfát jelenléte korlátozhatja és teheti energetikai szempontból kedvezőtlené az asszimilációját.

A N₂-kötő cianobaktériumoknak megnövekedett igényük van a Fe-ra nézve; mind a nitrogénáz, mind a ferredoxin, mint természetes elektron donor tartalmazza. A nitrogénáz enzimnek minden 2 Mo atom mellé 30 Fe atomra van szüksége a N₂-kötés során. És bár a Fe az egyik leggyakoribb elem a Földön, az O₂-nel telített óceánban gyorsan oxidálódik, Fe³⁺ ionos formában oldhatatlan, így biológiailag hozzáférhetetlen. További hozzáférhetőségét más fémekkel, pl.

a rézzel való interakciója is befolyásolja. A Mo-hez hasonlóan a Fe is jóval nagyobb koncentrációban van jelen szervesanyagban gazdag vizekben, üledékben, vizes élőhelyeken, ahol hozzáférhetősége is valószínűsíthetően nagyobb.

A fény és egyéb fizikai tényezők

Számos fizikai tényező ismert, amely hatással van a N_2 -kötésre; ilyen a fényintenzitás (CARR és WHITTON 1982), a víz hőmérséklet (WETZEL 1983), a turbulencia (PAERL 1988), a vízoszlop keveredési mélysége (LEVINE és LEWIS 1987), illetve rétegződési hossza (LEVINE és LEWIS 1987), vagy az oldott szerves anyag, mely C-forrásként és nyomelem raktárként is szolgálhat. Mély tavakban, a planktonikus N_2 -kötés csekély intenzitású a keveredési periódus alatt, viszont jelentőssé válhat a rétegződés kialakulása után, amely gyakran együtt jár magasabb víz hőmérséklettel is (WETZEL 1983). Sekély tavakban gyakran alakul ki N_2 -kötő cianobaktérium dominancia annak ellenére, hogy folyamatos keveredésben vannak, de itt is kedvező a szélcsendes periódus (pl.: Balaton). A turbulencia a cianobaktériumok körül kialakuló oxigén-hiányos mikrozónák kialakulása ellen is hat, amely oxigén-hiányos mikrozónák egyébként serkenténék a N_2 -kötést.

FAY (1970) lineáris összefüggést talált a fényintenzitás és az acetilén redukciós ráta között, amit a nitrogénáz aktivitás direkt fotostimuláló hatásával magyarázott. A nitrogénáz aktivitása a felszíni vízrétegben a legintenzívebb (EVANS et al. 2000), ami jól egybevághat a N_2 -kötő cianobaktériumok felszín közeli akkumulációjával, és ami jelentős csökkenést mutat a vízmélység növekedésével, köszönhetően a kisebb fényintenzitásnak és a kisebb arányú nitrogénáz szintézisnek. Ez a mélyebb vízrétegek N_2 -kötésre nem képes fajok relatív mennyiségének növekedését eredményezheti a N_2 -kötőkkel szemben (STAL et al. 2003).

2.2.3. *A Balaton eutrofizálódása*

Mint általában a mérsékelt égövi tavakban (LEWIS és WURTSBAUGH 2008) a Balatonban is, az év nagy részében a hozzáférhető foszfor mennyisége határozza meg az elsődleges termelést (ISTVÁNOVICS és HERODEK 1995). Előfordulhatnak nitrogénhiányos időszakok is, azonban ezt a nyár végén elszaporodó cianobaktériumok légköri N₂-kötése mérsékelheti (PRÉSING et al. 1996).

A Balaton fő tápanyag-szállítója a Zala, mely a tó legkisebb Keszthelyi-medencéjébe szállítja a tó tápanyag-terhelésének, évszaktól és vízhozamtól függően, mintegy felét-harmadát (SZILÁGYI et al. 1990). A 20. század közepén a szerves foszfor- és nitrogén-vegyületek mind nagyobb mértékű terhelésére kezdetben, a Balatonban a makrovegetáció, majd azt követően a planktonikus algák tömeges mértékű elszaporodása volt a jellemző. A nyári fitoplankton biomasszájában eleinte a *Ceratium hirundinella* volt az uralkodó faj (ENTZ és SEBESTYÉN 1942), majd az 1960-as évek végére az *Aphanizomenon flos-aquae*, amely 1966-ban a Keszthelyi-medencében a fitoplankton biomasszájának mintegy 42%-át tette ki. Az 1970-es évek végére (1978) megjelent a *C. raciborskii* (OLÁH et al. 1981), melynek fitoplanktonból való részesevése 1994 nyarán elérte a 90%-ot (PRÉSING et al. 1996). Gyors elterjedésében kiváló alkalmazkodó képessége mellett (BRIAND et al. 2004) a Balaton hidrogeológiai körülményei is kedveztek. A magas víz hőmérséklet biztosította a tömeges elszaporodásukhoz szükséges alapvető feltételt (KOVÁCS et al. 1999; KOVÁCS 2004) és alacsony fényigényük (SHAFIK et al. 2001) lehetővé tette sűrű biomassza kialakulását nagy lebegőanyag tartalom mellett is. A Balaton hidrológiai viszonyainak köszönhetően az eutrofizálódás a Keszthelyi-medencében sokkal gyorsabban zajlott le, melynek következtében az 1960'-as évek végétől a négy medence között jelentős különbségek kezdtek mutatkozni és kialakult a tóban egy nyugatról kelet felé irányuló csökkenő trofikus gradiens (HERODEK et al. 1995; VÖRÖS et al. 1999).

A fitoplankton mennyiségét a Balatonban alapvetően a tóba érkező tápanyagterhelés, elsősorban a P nagysága határozza meg, míg faji összetételét a terhelés N:P aránya befolyásolhatja.

Az 1860-as évekig a mai Kis-Balaton a Balaton legnyugatibb, ötödik medencéjét adta, mely a lecsapolások és vízszintszabályozások következtében szakadt el a tótól. A megnövekedett tápanyag-, elsősorban a P-terhelés csökkentésére ezen a korábban is mocsaras-lápos területen újra vizes élőhelyet alakítottak ki (POMOGYI 1993). 1985-ben helyezték üzembe a Hídvégi-tó (Felső-tározó) 18 km²-es területét, majd 1992-ben a Fenéki-tó (Alsó-tározó) 16 km²-ét is elárasztották. A Zala által szállított foszforterhelés a 20. század végére az 1980-as évek közepén mért érték tizedére csökkent, melyhez nagymértékben hozzájárult az 1980-as évek közepén, a zalaegerszegi szennyvíztisztító telepen megépült kémiai foszfor-eltávolító egység (TÁTRAI et al. 2000). A vízben a domináns P-eltávolító folyamat a planktonikus foszfátfelvétel (ISTVÁNOVICS et al. 1990), majd az elpusztult szervezetek vízoszlopból való kiülepedése volt. Az üledék szerves foszfor tartalmának 30–35%-a planktonikus eredetű, mely a rendszer pH- és redox-viszonyainak változásával hosszú időn át képes belső terhelés formájában, impulzusszerűen kikerülni onnan. Az üledékszemcséken való adszorpció további 30%-kal is hozzájárulhatott a foszfor mennyiségének csökkentéséhez. A tározó P-visszatartási hatásfoka azonban nagymértékben függ a Zala vízhozamától.

A tározóba érkező összes nitrogén mennyisége, a denitrifikációnak köszönhetően (GORZÓ 1990), kellő tartózkodási idő mellett a kezdeti érték 20–30%-ára is csökkenhet, melynek intenzitása a nagy szerves anyag kínálatnak és a kis redoxpotenciálnak köszönhetően mindenütt nagy és mértéke meghaladhatja a N₂-kötés mértékét (1986–89 között a teljes N-terhelés 56%, 71% és 93%-a denitrifikálódott). Részben az intenzív denitrifikációnak

köszönhetően a Balatonba érkező összes nitrogénterhelés az ezredfordulóra 1100 t-ról 200 t/év alá csökkent (<http://www.kisbalaton.hu> 2012).

Az 1980-as évek elejétől kezdődő környezetvédelmi beavatkozások hatására (1983-as minisztertanácsi rendelet előírta többek közt a nagyüzemi hígtrágyás állattartó telepek felszámolását, vagy technológiájuk megváltoztatását, a zalaegerszegi szennyvíztisztító P-eltávolító egység bevezetését, valamint a Kis-Balaton helyreállítását) a tavat ért külső foszforterhelés csökkent, melyet a fitoplankton biomasszájának csökkenése és faji összetételének változása (a *C. raciborskii* részesedésének csökkenése az *Aph. flos-aquae*-hoz és a többi heterocitás fajhoz képest) csak néhány évvel később követett. Köszönhetően az üledékből származó foszfor- (foszfát) utánpótlásnak, melyet a *C. raciborskii* tápanyagszerzési stratégiájának köszönhetően nagy affinitással képes felvenni alacsony koncentrációban is (ISTVÁNOVICS et al. 2000). Az ún. oligotrofizálódás gyorsabban ment végbe a nyugati medencékben, mint a keletiekben, hasonlóan az eutrofizálódáshoz, melynek következtében 1997-ben „fordított trofikus gradiens” alakult ki a tóban (PADISÁK és ISTVÁNOVICS 1997). Mind a biomassza nagyságát, mind faji összetételét tekintve a vízminőség az ezredfordulóra kiválóvá vált, megközelítette az 1960'-as évek eleji vízminőségi állapotokat és a medencék közötti trofítási különbség is lényegesen csökkent (VÖRÖS et al. 1999).

2.2.4. A N_2 -kötés a Kis-Balatonban és a Balatonban

A cianobakteriális N_2 -kötés nagyságáról kapott eddigi ismereteink a Kis-Balatonban az acetilén redukciós módszerrel kapott becslések eredményei.

A Felső-tározó elárasztását követő első évben az összes nitrogénterhelés csökkenése az összes foszforéhoz képest jóval nagyobb mértékű volt, mely időszak a N_2 -kötő cianobaktériumok elszaporodásának és a légköri N_2 -kötésnek kedvezett (SZILÁGYI et al. 1990; POMOGYI 1993). Az 1986 nyarán mért cianobakteriális N_2 -kötésből származó N-terhelés meghaladta az összes külső N-

terhelés mértékét (GORZÓ 1990), amely három év alatt a negyedére csökkent. Későbbi tanulmányok szerint (KOVÁCS 2002) ez a külső terhelés az éves összes N-terhelés 10%-át is elérhette. A tározóban a N₂-kötésnek az erős szezonális változáson kívül (2001-ben ugyanazon helyen mért májusi és augusztusi csúcs: 30–45 mg N/m²/nap) jelentős területi változása is van (KÓBOR et al. 1996). A legnagyobb (1994-ben 752 mg N/m²/nap) és a legkisebb (1992-ben amikor nem volt érzékelhető nagyságú) N₂-kötést egyaránt a Kazettában mérték.

A N₂-kötést a Balatonban OLÁH és munkatársai (1981) mérték először az akkoriban elterjedté vált acetilén redukciós módszerrel, mely a korábban említett közvetettségéből adódóan bizonytalanná tette a meghatározást. PRÉSING és munkatársai (2005) 1997-ben szintén acetilén redukcióval mérték a fitoplankton N₂-kötését, mely a trofitásnak megfelelően, jelentős területi különbségeket mutatott a négy medencében. Más tavakhoz hasonlóan (WETZEL 2001), a P-terhelés növekedésével intenzívebbé váló N₂-kötési aktivitás a Balaton magasabb trofitással jellemezhető nyugati medencéire is jellemző (PRÉSING et al. 2008) volt. A legnagyobb N₂-kötést (407 mg N/m²/nap) 1994-ben az eddigi legnagyobb nyár végi cianobaktérium biomassza mellett a Keszthelyi-medencében mérték (PRÉSING et al. 1996). Ekkor a fitoplankton nitrogén-szükségletének ellátásában a cianobaktériumok általi légköri N₂-kötés a Siófoki-medencében 10%-nak, míg a Keszthelyi-medencében közel 50%-nak adódott, és amely az azt követő évre 10, illetve 20%-ra csökkent. A heterocitás cianobaktériumok jelentősége nem csak a tömeges elszaporodásukkor megkötött nitrogén mennyiségében, vagy a fitoplankton, elsősorban nyári N-igényének jelentős részének fedezésében rejlik, hanem a tó éves elsődleges termelésének nagy részét is ezek a szervezetek adhatják (PRÉSING et al. 1996; VÖRÖS et al. 1999).

2.3. A cianobakteriális fikobiliszóma

A fikobiliszóma jelenléte a cianobaktériumokon kívül még néhány eukarióta alga törzs jellemző (*Cryptophyta*, *Rhodophyta*, *Glaucophyta*) sajátja. Elektron mikroszkópos felvételeken különböző morfológiai típusú fikobiliszómákat különböztettek meg (WEHRMEYER 1983), melyek két „alegységből” állnak: a magból és a periférikus pálcákból. A mag közvetlen kapcsolatban van a II. fotokémiai rendszerrel, beágyazódva a tilakoid membránba, míg a pálcák a magból fejlődnek ki. A pálcák száma és hossza (általában hat henger alakú pálca fejlődik), a faji specifikusságon túl, szaporodási feltételektől függő tulajdonság: befolyásolja a fény intenzitása, spektrális összetétele és a tápanyag hozzáférhetősége is (GROSSMAN et al. 1993).

A fikobiliszóma 80%-ban a pigmentált fikobiliproteinekből és 20%-ban a nem-pigmentált csatolt polipeptidekből épül fel. Színe főként a kovalens kötésű nyílt-láncú fikobilinektől ered (GLAZER 1984). Abszorpciós tulajdonságaik alapján (a látható fény különböző hullámhosszúságú tartományában érik el abszorpciós maximumukat: λ_{Amax}) a fikobiliproteinek négy spektroszkópiai típusra oszthatók. Az allofikocianinok ($\lambda_{Amax} = 650\text{--}655$ nm) a fikobiliszóma mag alegységének fő komponensét adják. A fikocianinok ($\lambda_{Amax} = 615\text{--}640$ nm) a maggal szomszédos részét képezik a pálcáknak, míg a fikoeritrinek ($\lambda_{Amax} = 565\text{--}575$ nm) a fikoeritrocianinnal ($\lambda_{Amax} = 575$ nm) a periférikus pálcák magtól távolabbi végén helyezkednek el. A legtöbb cianobaktériumban a fikocianin, mint uralkodó pigment mellett az *a*-kl és különféle karotinoidok is megtalálhatók.

2.3.1. A fikobiliszóma pigment-tartalmát befolyásoló tényezők

A fény spektrális összetétele és intenzitása

Az 1880-as években fedezték fel, hogy bizonyos fotoszintetikus élőlények képesek alkalmazkodni környezetük megváltozott fényviszonyaihoz, a saját sejtes pigment összetételük megváltoztatásával (ENGELMANN 1883).

A fény spektrális összetételére adott válaszuk alapján a cianobaktériumok három csoportját lehet elkülöníteni: 1) a fikobiliszómájuk méretét és számát képesek változtatni, abszorpciós tulajdonságaikat azonban nem változtatják meg drasztikusan; 2) a fikoeitritin-tartalmát változtatják meg a fikobiliszómán belül; 3) képesek módosítani mind a fikoeitritin- mind a fikocianin-tartalmukat. A fotoszintetikus élőlények a fény spektrális összetételének megváltozására adott válaszáat kromatikus adaptációnak hívjuk. A folyamat során, mikor a cianobaktériumok színe a megvilágító fény kiegészítő színére változik, kiegészítő kromatikus adaptációnak hívjuk (BRYANT 1994). A fikoeitritin megnövekedett szintézise zöld fényen segít fenntartani a fotoszintézis intenzitását, növelik fikoeitritin-tartalmukat mélyebb vízrétegekben, míg a megnövekedett fikocianin szintézise vörös fényen mindezt a felszíni vízrétegekben segíti elő (BELL és FU 2005). Mindeközben vörös fényen a relatív magas fikoeitritin szintézis a felszíni populáció növekedéséhez fontos, mely megvédi a sejteket a nagy fényintenzitás káros hatásaitól (SUBRAMANIAM et al. 1999).

A cianobaktériumok általában növelik fotoszintetikus pigmentjeik sejtes mennyiségét alacsony fényintenzitáson (BRYANT 1994), és csökkentik pigment-tartalmukat megnövekedett fényintenzitás mellett, részben, mert kevesebb energia szükséges, ugyanazon sejtosztódás fenntartásához (BELL és FU 2005), továbbá így kerülnek el a fotooxidáció okozta sejt degradációt.

Tápanyag, mikro- és makroelemek

Tápanyag limitációkor a cianobaktériumok mind sejtes morfológiája, mind fiziológiája megváltozik. Az egyes tápelemek hiánya, melyek a sejtek működésére is kihatnak, nem ugyanolyan mértékű pigment veszteséget és sejten belüli, felépítésben bekövetkező változásokat okoznak.

ALLAN és SMITH (1969) írták le első ízben a N-hiány hatására bekövetkező fikocianin mennyiség csökkenését az *Anacystis nidulans* tiszta

tenyésztésével végzett kísérleteik során. Nitrogénmentes médiumban mindössze harminc óra elteltével már nem volt mérhető a sejtek fikocianin-tartalma, miközben az *a*-klorofill és a karotinoidok mennyisége változatlan maradt. A nitrogénhiány hatására bekövetkező fikobiliszóma leépülést könnyű belátni, hiszen a fikobiliszóma aminosavat szolgáltat a sejtek számára, melyek fehérjeszintézisre, szén vázak felépítésére fordítható, vagy más sejtes összetevőik előállítására használhatók fel. A fikobiliproteinek aminosav raktárként való felhasználása különösen fontos a tengeri cianobaktérium fajoknak a gyakori nitrogénlimitáltság miatt (WYMAN et al. 1985).

Foszfor hiánya csak kismértékű fikobiliszóma degradációt eredményez (COLLIER és GROSSMAN 1992). A sejtekre vonatkoztatott fikobiliszóma szint csökkenése is csupán azért figyelhető meg, mert a fikobiliszóma bioszintézisének aránya csökken a sejtosztódás arányához képest.

Kén megvonás hatására az *Anacystis nidulans* tenyészetek szintén veszítettek fikocianin-tartalmukból, míg a sejtes klorofill tartalom csupán együttes nitrogén- és kénlimitált növekedés során kezdett csökkenni, mikor a sejtek osztódása azt követően is folytatódott, miután a pigment akkumulációja megszűnt (WANNER et al. 1986; COLLIER és GROSSMAN 1992).

Vas- illetve rézlimitáció során számos cianobaktérium képes az elektronszállító rendszer vasat tartalmazó ferredoxin fehérjét flavodoxinra (BRYANT 1986), és rezet tartalmazó plasztocianint citokróm *c553*-ra (HO és KROGMANN 1984; BRYANT 1986) cserélni, csökkentve ezzel vas-, illetve rézigényüket.

2.3.2. *A fikobiliszóma pigment-tartalmának meghatározása*

Napjainkban a cianobaktériumok térbeli eloszlását, biomasszájának becslését főként mikroszkópos meghatározással és sejt számolással végzik (UTERMÖHL 1958; NÉMETH és VÖRÖS 1986). Léteznek ugyan alternatív módszerek is, mint például az automata képanalizáló módszer (CONGESTRI et al. 2000), vagy a

HPLC-alapú biomarker pigment detektálás (SCHLÜTER et al. 2004), azonban, mind a tradíciós, mind az azt felváltani kívánó alternatív módszerek többnyire drága és speciális felszereltséget igényelnek, időigényesek és nem utolsó sorban egy specialista szükséges alkalmazásukhoz. Ezek a feltételek csupán korlátozott alkalmazhatóságukat teszik lehetővé.

Napjainkban egyre szélesebb körben alkalmazzák a funkcionális csoportok meghatározását a taxonómiai elkülönítéssel szemben (REYNOLDS 2002). Ez azért is lehet indokolt a fitoplankton esetében, mert a taxonómiai alapú meghatározás során az adott élőhelyen együtt élő fajok, melyek fiziológiai és morfológiai jellegzetességük alapján rendkívül sokszínűek lehetnek, ökológiai szempontból fontos funkcióik rejtve maradhatnak, szemben a funkcionális diverzitás meghatározásával.

A cianobaktériumok fikocianin-tartalmának meghatározására *in situ* (SEPPÄLÄ et al. 2007), *in vivo*, fluorimetriás (GREGOR és MARŠÁLEK 2005), *in vitro* (SARADA et al. 1999), valamint távérzékelési módszerek (SIMIS et al. 2005; HUNTER et al. 2008a, 2008b) is ismertek. Mivel a fikocianin szintézise a fitoplanktont alkotó algák csupán kisszámú tagjára jellemző (cianobaktériumok, vörös algák és egybarázdás moszatok), ezért alkalmas lehet ezeknek a fajoknak a mennyiségi, illetve relatív mennyiségi becslésére, eloszlásának meghatározására. A fikobilin pigmentek egyedi abszorpciós tulajdonságai lehetővé teszik a cianobaktériumok és az egyéb planktonikus eukarióta algák megkülönböztetését édesvizekben és óceánokban (VINCENT et al. 2004; SIMIS et al. 2007). *In situ* és *in vivo* módszernél az eukarióta algákra (*a-kl*), valamint a cianobaktériumokra jellemző (fikocianin), spektrofluoriméterrel mért gerjesztési és emissziós fluoreszcencia értékek hányadosa arányos az eukarióta algák és a cianobaktériumok megoszlásával (GREGOR et al. 2005). A távérzékelés közvetlen kapcsolat nélkül (műholdról, repülőről) teszi lehetővé, hogy információt gyűjtsünk az adott vízi ökoszisztémáról. A Napból a víz felszínére

érkező sugárzásból, a vízben lévő optikailag aktív részecskék által visszavert sugárzást szenzorok gyűjtik (JENSEN 2005) és a visszavert és az elnyelt spektrumból a hullámhosszak ismeretében azonosítják, illetve választják szét az egyes alkotókat (szervetlen lebegő anyag, színes szerves anyag, fitoplankton).

A fikocianin pigment pontos mennyiségi meghatározása elengedhetetlen az *in situ*, *in vivo* és a távérzékelési módszerek kalibrálása során. Számtalan extrakciós módszer létezik az irodalomban (ZHU et al. 2007), még sincs egy elfogadott egységes eljárás, mely gyors, megbízható és könnyen reprodukálható, nagyszámú minta meghatározása mellett is költséghatékony, és könnyen használható mind tiszta tenyészetek, mind természetes vízminták fikocianin-tartalmának rutin-szerű meghatározására.

3. Anyag és módszer

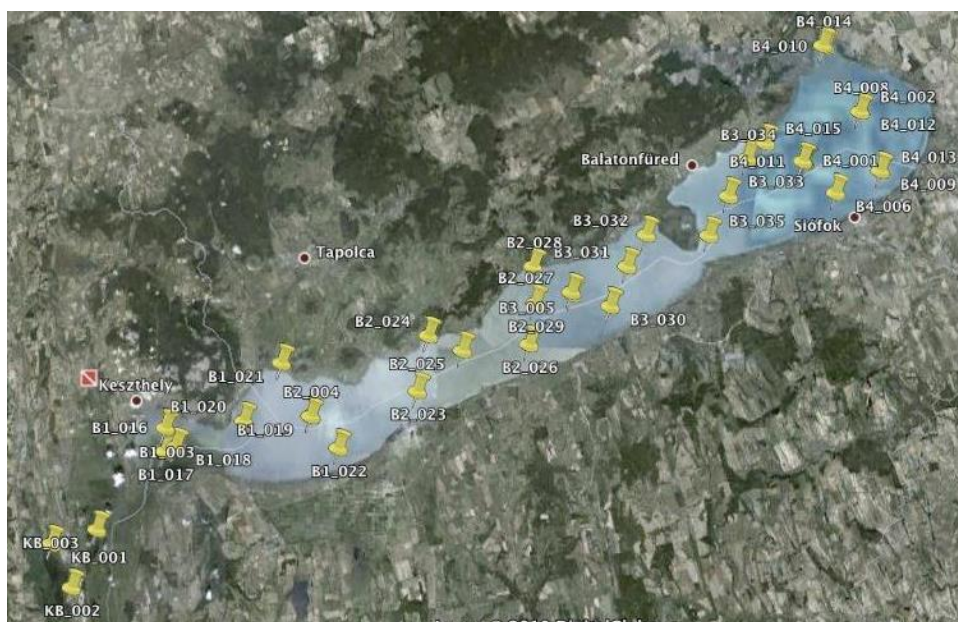
3.1. Mintavételi helyek

Valamennyi mintavételi helyet előzetes felmérés alapján és irodalmi adatokra alapozva jelöltük ki.

3.1.1. Balaton és Kis-Balaton Vízüdelmi Rendszer

A Balaton a maga 594 km²-es területével (104,3 m Bf) és 3,25 m-es átlagos vízmélységével Közép-Európa legnagyobb sekély tava. Vízugyűjtő területe 5776 km², melyen a Zala, mint fő tápláló mellett 51 kisvízfolyás biztosítja a tó vízutánpótlását (VIRÁG 1998). Hidrológiai szempontból négy medencére osztható, melyeket az uralkodó áramlási viszonyoknak köszönhetően eltérő vízminőség jellemez (SZILÁGYI et al. 1990).

A fitoplankton légköri N₂-kötésének és fikocianin-tartalmának meghatározásához, területi és szezonális változásának követéséhez a vízmintákat a négy medence közepén, a hosszszelvény mentén, valamint az északi és a déli parthoz közeli vízterületekről vettük (35 db, 1. kép).

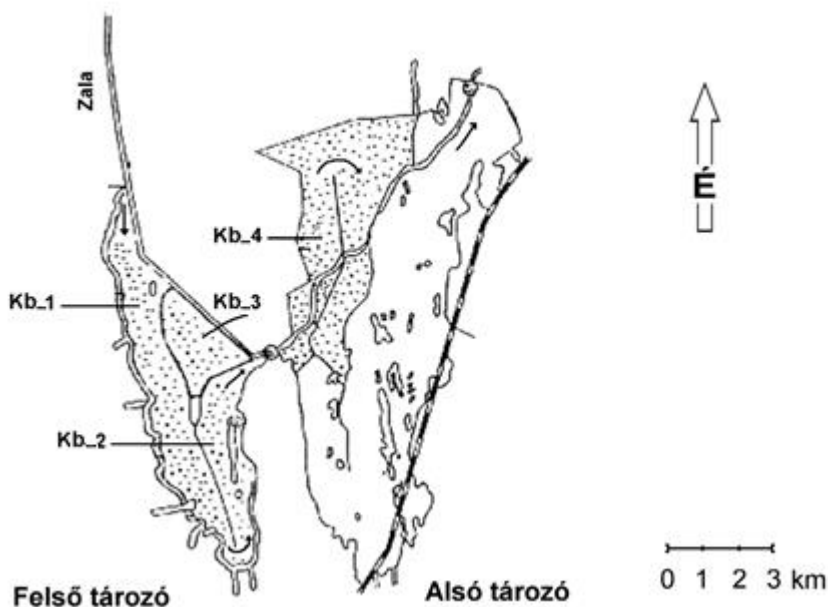


1. kép: Mintavételi helyek a Balatonon és a Kis-Balaton Vízüdelmi Rendszeren

A Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszer (KBVR) a Zala folyó alsó szakaszán helyezkedik el. Vízgyűjtő területe 2622 km², mely egyben a Balaton vízgyűjtő területének nyugati része. Fő táplálója a Zala mellett 16 betorkolló kis vízfolyása van. A KBVR két fő tározóból áll; az ún. Felső- (18 km²) és az Alsó-tározóból (amelynek 54 km² területéből a vizsgálatok idején 16 km² volt elárasztva) (POMOGYI 1993), és melyen a fő vízirányt gátak és zsilipek szabályozzák. Ezek alapvetően meghatározzák a víz tartózkodási idejét (30 nap a Felső- és 90 nap az Alsó-tározóban). Átlagos vízmélysége 1,1 m.

Az általunk kijelölt négy mintavételi hellyel (1. ábra) jól jellemezhetők a tározó nagy, jellegzetes nyílt vizes területei. (Ezek a mintavételi helyek megegyeznek a Nyugat-Dunántúli Vízügyi Igazgatóság által kijelölt és rendszeresen használt mintavételi pontjaival 4, 7, 9 és 202). Az első mintavételi hely (KB_1) a Felső-tározó Zala befolyóhoz közeli részén található, ahol a folyóvíz állóvízzé alakul a tározó nyugati részén (KORPONAI et al. 1997). A második mintavételi hely (KB_2) a tározó keleti részén található, mely a legnagyobb nyílt vízzel jellemezhető terület. A harmadik mintavételi hely (KB_3) a Kazettában, egy zárt, lefolyástalan területen és végül a negyedik (KB_4) az Alsó-tározó 2009-ben még csak részlegesen elárasztott területén, az Ingó-berekben található.

A négy mintavételi hely, melyen becsültük a N₂-kötés hozzájárulását a tározó külső N-terheléséhez és az algák N-ellátásában betöltött szerepét, valamint a fitoplankton fikocianin-tartalmának területi és szezonális változását, összességében mintegy 21 km² nyílt vízfelülettel jellemezhető (4; 10,5; 3,5 és 3 km²).



1. ábra A Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszeren kijelölt mintavételi helyek (KB_1; KB_2; KB_3; KB_4). Pöttyözött terület a vízzel borított rész

3.1.2. Halastavak és tározók

A fitoplankton fikocianin-tartalma és a cianobaktériumok biomasszája közötti összefüggés pontosításához 2012-ben és 2013-ban különböző algabiomassza nagyságú és faji összetételű mesterséges tavak, tározók fitoplankton fikocianin-tartalmát határoztuk meg. Ezek a Velencei-tó vízszintjének szabályozásához létesített Pátkai- és Zámolyi-tározók, valamint a Balaton déli befolyóin a Marcali-tározó, az Irmapusztai halastavak (7, 8) és a Fonyódi tavak.

3.2. Mintavételi időpontok

A fitoplankton N_2 -kötését 2009-ben a KBVR-en és a Keszthelyi-medencében végeztük 07.20–10.12 között kéthetes rendszerességgel, mely átfogó mérések a tározó nitrogénmérlegének pontosításához voltak szükségesek.

A fitoplankton N_2 -kötésével párhuzamosan meghatároztuk fikocianin tartalmukat is, melyet 2010-ben az algabiomassza-csúcs idején, 08.17–08.23

között végeztünk. Ekkor a fitoplankton N₂-kötését 7 mintavételi helyen, a Kis-Balaton két tározójából és a Balaton négy medencéjének közepéről, fikocianin-tartalmát ugyanezekben a helyeken, valamint a 35 mintavételi helyről (1. kép) származó vízmintában mértük.

A fitoplankton fikocianin mennyisége és légköri N₂-kötése közötti összefüggés megállapításához, területi és szezonális változásának leírásához 2011-ben a cianobakteriális N₂-kötést havi rendszerességgel mértük a Balaton és a Kis-Balaton (korábbi) összesen 7 mintavételi helyén. Ezzel párhuzamosan a fikocianin-tartalom meghatározását a Balatonon és a Kis-Balatonon 05.17–10.17 és 06.14–10.03 között kéthetes rendszerességgel végeztük el.

A Pátkai- és a Zámolyi-tározón 2012.07.31-én és 2012.08.14-én, valamint a Marcali-tározón, az Irmapusztai halastavakon (7, 8) és a Fonyódi tavon 2013.08.15-én a nyári algabiomassza-csúcs idején, egyszeri alkalommal gyűjtöttünk vízmintát a fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassza becslésének széles skálán történő pontosítására.

1. táblázat Összefoglaló táblázat a mintavételi időpontokról, helyekről és a vizsgálat típusáról

Dátum	Mintavételi hely	Vizsgálat típusa
2009.07.20. – 10.12./kéthetente	Kis-Balaton (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4), Balaton (Keszthelyi-medence)	N ₂ -kötés
2010.08.17-23.	Kis-Balaton (KB_1, KB_2, KB_4), Balaton (Keszthelyi-,Szigligeti-, Szemesi- és Siófoki-medence)	N ₂ -kötés, fikocianin meghatározás
2011.06.27- 10.03./havonta	Kis-Balaton (KB_1, KB_2, KB_4), Balaton (Keszthelyi-,Szigligeti-, Szemesi- és Siófoki-medence)	N ₂ -kötés
2011.05.17- 10.17./kéthetente	Kis-Balaton (KB_1, KB_2, KB_4), Balaton (Keszthelyi-,Szigligeti-, Szemesi- és Siófoki-medence)	fikocianin meghatározás
2012.07.31.; 08.14.	Pátkai- és Zámolyi-tározó	fikocianin meghatározás
2012.08.15.	Marcali-tározó, Irmapusztai halastavak, Fonyódi halastó	fikocianin meghatározás

3.3. Mérés módszerek

3.3.1. Alkalmazott analitikai módszerek

A mélységi, ún. integrált vízmintákat (~ 5 l térfogat) vertikális cső- (oszlop) mintavevővel vettük a teljes vízoszlopból, míg a felszíni, ún. merített vízmintákat 10 literes mintavevő edénnyel megközelítően 20 cm mélységből vettük. A vízmintákat a mintavételt követően 150 µm lyukátmérőjű zooplanktonhálón azonnal átszűrtük. A vízkémiai elemzéseket és N₂-kötési kísérleteket a mélységi vízmintákból, a fikocianin meghatározását a mélységi és a felszíni vízmintákból, a mintavétel napján, a gyűjtést követően három órán belül elvégeztük. A mintákat hajóval (Balatonról), illetve autóval (Kis-Balatonról, Balaton déli befolyók halastavairól, Pátkai- és Zámolyi-tározóról) szállítottuk a laboratóriumba. A helyszínen minden alkalommal mértük a víz hőmérsékletet, a mélységi vízmintáknál a beeső és a víz alatti fényintenzitást különböző mélységekben (vízfelszíntől az üledékfelszínig), melyből számoltuk a fényextinkciós koefficiens (K_d).

A vízmintában lévő oldott tápanyag-formákat 10 ml szűrt vízmintából, öt párhuzamos mérésből, frissen készített kalibrációs sorral a következő képen határoztuk meg.

A vízminták ammónium-N (NH_4^+ -N) koncentrációjának meghatározása során MACKERETH és munkatársai (1989) által kidolgozott módszert alkalmaztuk. A módszer alapja, hogy az ammónium fenollal (1 ml nátrium-nitroprusszidot tartalmazó 3%-os fenol oldat) és hipoklorittal (0,2% diklór-izocianurátot tartalmazó 0,5 M NaOH) alkalikus közegben kék indofenol keletkezése közben reagál. A vízminták ammónium-N koncentrációja az oldatok kék színének intenzitásával arányos. A vízminta keménységétől függően, az esetlegesen keletkező Ca-ionokat tartalmazó csapadékot 500 µl, 0,2 M-os EDTA-val feloldottuk. A reakció lejátszódását követően (1 óra) az oldatok abszorbanciáját 635 nm-en mértük.

A vízminták nitrát-N (NO_3^- -N) koncentrációjának meghatározásának alapja (ELLIOT és PORTER 1971), a nitrát nagy felületű Cd-szivacson nitritté történő redukciója NH_4Cl -oldat (3 ml 2,6%) és bórax puffer jelenlétében (1 ml 2,1%). A minták redukálását (60 perc rázógépen), majd szulfanil-amid és α -naftil-etiléndiamin (200–200 μl) hozzáadását követően, 40 perc elteltével kialakul a nitrátra jellemző szín, melynek intenzitása a vízminta nitrát-N koncentrációjával arányos. Az oldatok abszorbanciáját 540 nm-en mértük.

A karbamid-N koncentráció meghatározásához NEWELL és munkatársai (1967) által kidolgozott módszert használtuk, melynek során a vízmintához 2 g NaCl -ot, 1,35 ml A reagenst (21,25 g $\text{NaH}_2\text{PO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$ 250 ml cc. H_2SO_4 -ben oldva) és 0,335 ml B (0,25 g diacetil-monoxim és 15 mg semikarbazid HCl 25 ml vízben oldva) és C reagens (50 g $\text{MnCl}_2 \times 4 \text{H}_2\text{O}$ és 1 g KNO_3 125 ml vízben oldva) 1:1 arányú frissen készített keverékét adtuk. A minták homogenizálását követően 1,5 órára 70°C -os vízfürdőbe tettük őket. A minták szobahőmérsékletűre hűtését követően abszorbanciájukat 520 nm-en mértük.

Az oldott reaktív foszfor (ORP) koncentrációját MURPHY és RILEY (1962) módszerének elve alapján mértük. A módszer a PO_4^{3-} savas közegben molibdenát reagenssel (800 μl , 100 ml 14%-os H_2SO_4 , 40 ml 3%-os NH_4 -molibdenát és 20 ml 0,38%-os K-antimonil-tartarát elegye) és aszkorbinsavval (200 μl 5,4%) történő redukálásán alapul (15 perc), melynek során a képződött kék színű komplex abszorbanciája (880 nm-en mérve) a foszfát koncentrációjával arányos.

Az összes foszfor (TP) és az összes oldott foszfor (TOP) koncentrációját GALES és munkatársai (1966) módszere alapján határoztuk meg. A vízmintákat $\text{K}_2\text{S}_2\text{O}_8$ (2 ml) jelenlétében egy órán át 121°C -on autoklávban roncsoltuk, majd a lehűlést követően az ORP meghatározásánál leírt módszert követtük a térfogatnövekedésnek (2 ml) megfelelő mennyiségű reagensek (960 μl molibdenát reagens és 240 μl aszkorbinsav) hozzáadásával.

Az *a*-klorofill koncentrációjának meghatározása során IWAMURA és munkatársai (1970) forró metanolos módszerét használtuk. A vízmintákat üvegszálal szűrőn (Whatman GF/C) átszűrtük, a filtereket kémcsőbe tettük, majd forró metanol segítségével (3 perc) kioldottuk a meghatározni kívánt pigmenteket. Ezt követően a mintákat lehűtöttük és a mérést zavaró részecskéket szűréssel távolítottuk el a mérés előtt. A pigmentkivonat abszorbanciáját 750, 666, 653 és 480 nm hullámhosszokon mértük. A szűrt térfogat és az abszorbancia értékek ismeretében a minták *a*-kl tartalmát számoltuk.

Valamennyi tápanyag és az *a*-klorofill mérése során SHIMADZU UV-1601 spektrofotométert használtunk.

3.3.2. *A fitoplankton légköri N₂-kötése*

A Balatonból és a Kis-Balatonból származó vízmintákból 100–100 ml-t mértünk 130 ml térfogatú (Duran-Schott), szilikongumi szeptummal ellátott fedelű edényekbe. A vízmintákat a kísérletet megelőzően mintegy 30 percig tartottuk a klímakamrában, a vizsgált víz hőmérsékletén és különböző fényintenzitáson. Az alkalmazott fényintenzitások sorban a következők voltak: 0, 35, 58, 108, 118, 207, 219, 343 és 567 $\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$. A fényintenzitást egy LI-COR 1400 típusú fénymérőhöz csatlakoztatott 4π kvantum szenzorral (Walz US-SQS/L) mértük. Ezt követően a gumi szeptumon át injekcióstű segítségével 1 ml 99,9%-os $^{15}\text{N}_2$ gázt juttattunk a minták feletti légterébe, vigyázva arra, hogy az $^{15}\text{N}_2$ dúsítása 2–5 atom% közé essen. Az injektálást követően a mintákat alaposan összeráztuk, majd különböző fényáteresztésű fedelekkal ellátott dobozokba helyeztük őket. Az inkubáció alatt a mintákat mágneses keverővel folyamatosan kevertettük. Az inkubációs idő letelte után (4 és 6 óra) a kísérleti edényekből 1–1 ml térfogatú gázmintát vettünk, melyet 12 ml-es, előzőleg He-mal töltött csövekbe injektáltunk. Ezt követően a vízmintákat azonnal izzított üvegszálal szűrőre (Whatman GF/C, pórusátmérő 1,2 μm) szűrtük és 60°C-on 24 órán át szárítottuk. A gázminták $^{15}\text{N}_2$ dúsítását és a szilárd minták partikulált N és

$^{15}\text{N}\%$ -át Tracermass tömegspektrométer (ANCA-MS, Europa Scientific Ltd., U.K.) segítségével határoztuk meg. A tömegspektrométer Roboprep-CN szilárd és Roboprep-G gáz mintaelőkészítővel és automata Gilson Sample Changer 221 gáz mintaadagolóval volt ellátva. A gázminták $^{15}\text{N}_2$ dúsítását levegő standarddal szemben 3 ismétlésben határoztuk meg. A szűrőpapírra szűrt és szárított mintákból, ismert területű korongokat vágunk ki, melyeket ón kapszulákba csomagoltunk. A korongok számát úgy határoztuk meg (előmérés során), hogy a minták N-tartalma a lehető legközelebb essen a mérés során használt standardéhoz. A mérést követően az egy liter vízben lévő partikulált N mennyiségét a mért nitrogén (μg), a korongok száma, valamint területe (a kis korongok területe, az egész szűrőfilter területe) és a szűrt térfogat ismeretében számoltuk ki. A N_2 -kötés sebességét PRÉSING és munkatársai (2005) szerint számoltuk.

A N_2 -kötés fényintenzitásfüggését PLATT és munkatársai (1980) által leírt összefüggés módosításával határoztuk meg, melyben a nitrogénkötés a fényintenzitás növekedésében exponenciális telítési görbét írt le.

A mintavétel helyén és idején mért globálsugárzási adatokból (<http://bir.webeye.hu>), a különböző vízmélységekben mért fényintenzitásokból számolt vertikális extinkciós koefficiensből (K_d) és a kötés fényfüggésének paramétereiből (V_{\max} ; I_k) számoltuk a tározó egy négyzetméter feletti vízoszlopának napi nitrogénkötését (PRÉSING et al. 1999). Ezt a nitrogénkötést vettük alapul a kísérletet megelőző és azt követő egy-egy hetes időtartamra és mintavételi ponttal reprezentált vízterületre, hogy a vizsgált időszakban az egész tározó nitrogénkötését meghatározzuk.

Az algák elsődleges termelésének becsléséhez VÖRÖS és V.-BALOGH (1997) által leírt, vízhőmérsékleten és *a*-klorofill koncentráción alapuló empirikus összefüggést vettük alapul. A Redfield-féle tömegarány ($C/N = 5,68$) és a becsült elsődleges termelés ismeretében számoltuk a fitoplankton

nitrogénigényét, illetve a N₂-kötés hozzájárulását az elméleti (Redfield arány szerinti) nitrogénigényhez.

3.3.3. Fikocianin extrakciós módszerek

Algakultúra és tenyésztési feltételek

A *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wolosz.) Seenayya et Subba Raju ACT 9502, az *Anabaena spiroides* (Kleb.) ACT 9607, az *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs ACT 9605 és az *Aphanizomenon issatschenkoi* (Ussatzew.) Proschkina-Lawrenko ACT 9608 izolált törzsét használtuk a módszerek hatékonyságának összevetése során. Ezek a fajok a Balatonban és a Kis-Balatonban általánosan és időszakosan tömegesen is előforduló N₂-kötő cianobaktérium (Nostocales: Nostacaceae) fajok. Az alगतörzseket 24°C-on, 14–10 órás fény-sötét ciklusban, 40 µmol/m²/s intenzitású fényvel (Walz US-SQS/L) megvilágítva tenyésztettük. A tenyészeteket BG-11 tápoldaton szaporítottuk (RIPPKA et al. 1979).

Az alkalmazott extrakciós módszerek jellemzése

Az egyes módszerek összehasonlításakor a *C. raciborskii* ugyanazon tiszta tenyészetével (*a*-kl 575 mg/m³) dolgoztunk. Az alga sejtek falának összetörésekor 15 ml 0,05 M-os foszfát puffert (pH = 6,8; KH₂PO₄ és Na₂HPO₄ 1,03:0,97 arányú elegyével) és az alábbi extrakciós módszereket (1–5) használtuk (2. ábra):

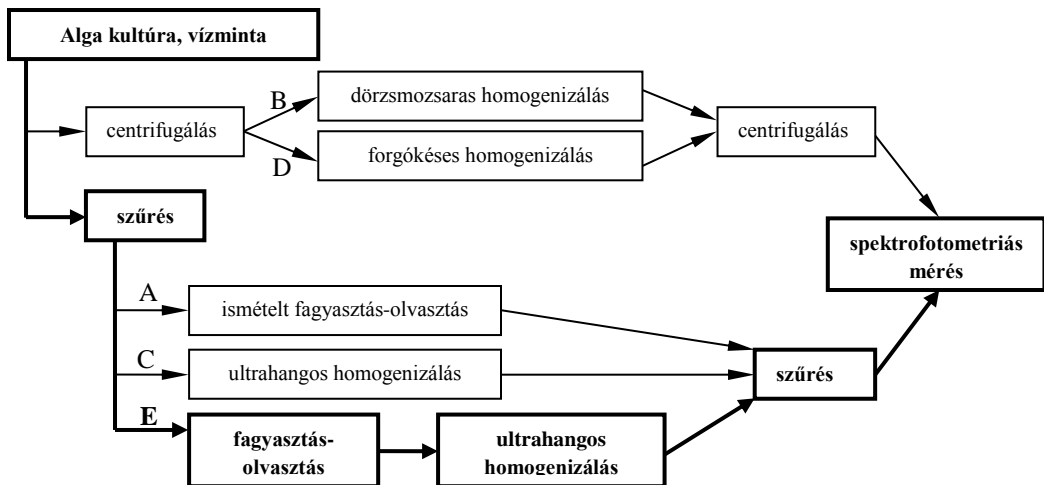
1) *Fagyasztás-olvasztás módszer* (BENNETT és BOGORAD 1973): a tenyészetből származó mintákat (10–10 ml) üvegszál (Whatman GF/C, pórusátmérő 1,2 µm) szűrőn szűrtük, majd a szűrőpapírt 15 ml foszfát-puffert tartalmazó edénybe helyeztük. A mintákat –20°C-on fagyasztottuk és 9±1°C-on, termosztátban olvasztottuk ki (NESLAB RTE 17). A fikocianin teljes kinyeréséhez 5 egymást követő fagyasztás-olvasztás ciklust, 3 párhuzamos mérésben alkalmaztunk.

2) *Dörzsmozsaras homogenizálás*: 10–10 ml centrifugált mintát (BHG HERMLE Z320; 4000 rpm/10 perc) jégben hűtött dörzsmozsárban foszfát-pufferrel, üvegyöngy segítségével homogenizáltuk. Az egyes homogenizálási ciklusokat követően a mintákat újból centrifugáltuk (4000 rpm/10 perc), hogy eltávolítsuk a mérést zavaró részecskéket; a felülúszóból meghatároztuk a fikocianin koncentrációját, a centrifugacső alján visszamaradt extraktumot pedig újabb ciklusokban tovább homogenizáltuk. Az extrakciós ciklusok számát addig növeltük, míg a fikocianin koncentrációja még mérhető volt a felülúszóban (5 ciklus/3 párhuzamos mérésben).

3) *Ultrahangos homogenizálás* (Cole Parmer Instrument Ultrasonic Homogenizer 4710; normal szonikáló fej, 5 teljesítménykapcsoló álláson és 50%-os megszakítási ciklussal): 10–10 ml mintát üvegszálalás szűrőre (Whatman GF/C) szűrtünk, a filtert a puffert tartalmazó edénybe tettük, majd különböző ideig szonikáltuk (0; 15; 30; 45; 60; 90 és 120 mp/3 párhuzamos).

4) *Forgóképes homogenizálás* (Polytron Homogenizer PT 10-35; 710 W): 10–10 ml mintát centrifugáltunk (4000 rpm/10 perc), majd foszfát-pufferben különböző ideig homogenizáltuk (0; 15; 30; 45; 60; 90 és 120 mp).

5) *Ultrahangos homogenizálással kombinált fagyasztás-olvasztás módszer*: a tenyészetek 10–10 ml-ét GF/C-n (Whatman) szűrtük, foszfát-pufferben -20°C -on fagyasztottuk, majd azt követően $9\pm 1^{\circ}\text{C}$ -on termosztátban kiolvasztottuk (NESLAB RTE 17), majd különböző ideig ultrahang segítségével roncsoltuk (szonikáló paraméterek megegyeznek a 3. pontban leírtakkal) (0; 15; 30; 45; 60; 90 és 120 mp/3 párhuzamos).



2. ábra Az alkalmazott extrakciós módszerek sematikus ábrája

A minták hőmérséklet növekedéséből adódó pigment-vesztését az extrakció ideje alatt, valamennyi módszer során, az edények jégben való hűtésével akadályoztuk meg. A módszerek során kapott homogenizátumot szűrtük (Whatman GF/C), illetve centrifugáltuk ('2' módszert), hogy eltávolítsuk az üvegyöngy és szűrőpapír maradványokat. A fikobiliproteinek koncentrációjának meghatározásához Shimadzu UV-1601 spektrofotométert valamint SIEGELMAN és KYCIA (1978) egyenletét használtuk:

$$\text{Allofikocianin (APC)} (\mu\text{g/l}) = (A_{615} - 0,19 * A_{652}) / 5,65 / 4$$

$$C - \text{fikocianin (PC)} (\mu\text{g/l}) = (A_{615} - 0,474 * A_{652}) / 5,34 / 4$$

$$C - \text{fikoeritrin (PE)} (\mu\text{g/l}) = (A_{565} - 0,474 * PC - 1,34 * APC) / 12,7 / 4$$

ahol: A_{565} : a mért abszorbancia 565 nm-en,

A_{615} : a mért abszorbancia 615 nm-en,

A_{652} : a mért abszorbancia 652 nm-en.

3.3.4. A fitoplankton fikocianin-tartalmának meghatározása

A Balaton és a Kis-Balaton mellett különböző biomasszájú és faji összetételű vizek (a Pákozdi- és a Zámolyi-tározó, a Balaton déli befolyóin létesített négy halastó, lsd. 4.1.2. alfejezet) fitoplanktonjának fikocianin-

tartalmát is meghatároztuk. A különböző nagyságú algabiomasszával jellemezhető tavakban, tározókban végzett rendszeres mérések és ugyanazon időből származó ismert fitoplankton biomassza összetétel és nagyság lehetővé teszi a módszer finomítását a fikocianin koncentráció és cianobaktériumok biomassza közötti viszonyszám leírásához.

A minták feltárása során alkalmazott módszer a 4.3.3. alfejezetben leírt '5' extrakciós módszer. A vízmintákat, a mintavételt követően a lehető legrövidebb idő alatt laboratóriumba szállítottuk, majd a mintafeldolgozás során a fent leírt módon jártunk el.

3.3.5. *Biomassza becslés*

A mintákat Lugol-oldattal tartósítottuk, a fitoplankton összetételét és mennyiségét fordított plankton mikroszkóppal határoztuk meg (UTERMÖHL 1958). A sejtek térfogatából számoltuk valamennyi faj nedves tömegét (NÉMETH és VÖRÖS 1986). Minden fajból legkevesebb 25 sejtet (vagy fonalat) mértünk a biomassza meghatározásához és legkevesebb 400 sejtet számoltunk.

3.3.6. *Alkalmazott statisztikai módszer*

Lineárisra visszavezethető exponenciális modellt illesztettünk a függő változó (N_2 -kötés) $\ln(y+1)$ transzformált alakjára (REICZIGEL et al. 2007). A kiindulási modellben magyarázó változóként a fikocianin, az összes oldott nitrogén (PCA1) és az ORP szerepelt. Az adatokra legjobban illeszkedő modellt kétirányú lépésenkénti modellszelekción eljárással azonosítottuk, az általánosan használt Akaike-féle információs kritérium (AIC) felhasználásával. A statisztikai modellezést R környezetben végeztük (R version 2.11.1; R Development Core Team 2010).

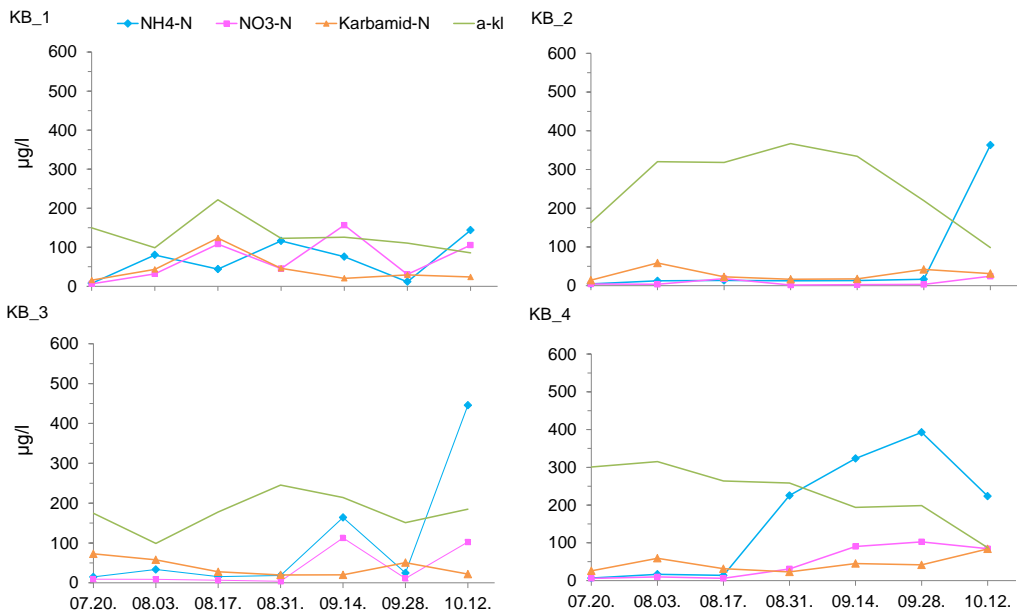
Az a -kl koncentráció és fitoplankton biomassza, valamint a fikocianin koncentráció és a cianobaktériumok biomasszája közötti kapcsolatok elemzését Past 3.01 program (HAMMER et al. 2001) segítségével végeztük el.

4. Eredmények ismertetése

4.1. A legköri N_2 -kötés hozzájárulása a Kis-Balaton 2009. évi N-terheléséhez

4.1.1. Nitrogén és foszfor koncentrációk

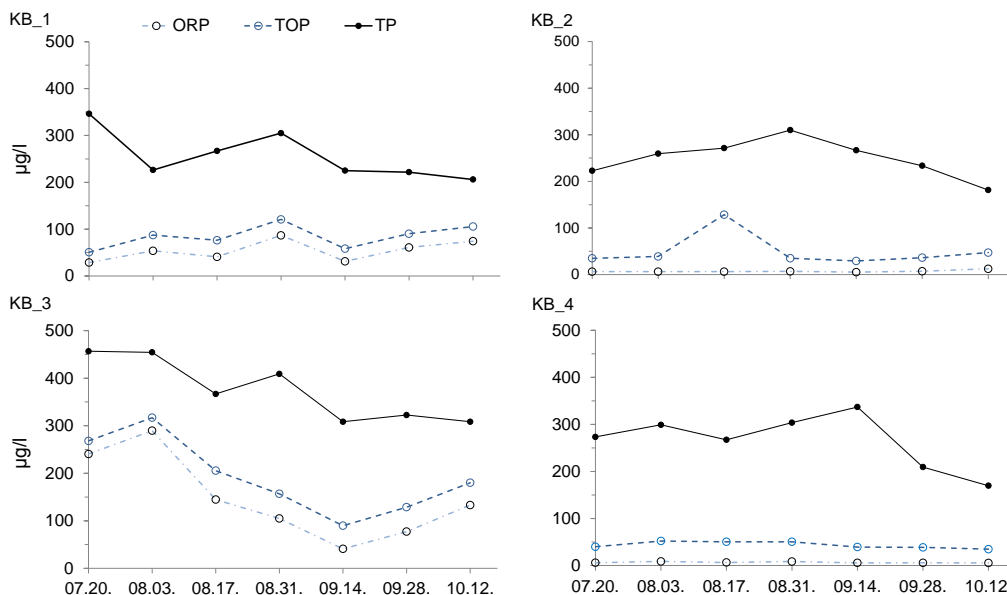
Az oldott nitrogénformák (ammónium, nitrát, karbamid) koncentrációjának alakulásában jelentős különbségek adódtak az egyes mintavételi helyek között (3. ábra; Függelék 1. táblázat). A legkisebb koncentráció értékeket a második és a negyedik mintavételi helyen mértük, ahol az ammónium koncentrációja 15 $\mu\text{g/l}$ körül volt a nyár során és növekedést csupán nyár végén, ősz elején mutatott. Az első mintavételi helyen mért koncentrációk ettől eltérően alakultak; értékei 6 és 150 $\mu\text{g/l}$ között változtak. A nitrát koncentrációja az ammóniumhoz hasonló területi változást mutatott, értéke 5–45 $\mu\text{g/l}$ között ingadozott, néhány kivételtől eltekintve az első és a harmadik mintavételi helyen, ahol a koncentrációja meghaladta a 100 $\mu\text{g/l}$ -t.



3. ábra Az oldott N-formák (ammónium- $\text{NH}_4\text{-N}$, nitrát- $\text{NO}_3\text{-N}$, karbamid- N) és az $a\text{-kl}$ koncentrációjának változása a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) 2009-ben

A karbamid koncentrációjában sokkal kisebb változás volt megfigyelhető a mintavételi helyek között; néhány kivételtől eltekintve koncentrációja 15–70 µg/l között változott, nem mutatva az ammóniumhoz hasonló szezonalitást egyik mintavételi helyen sem.

A foszfor (összes-, összes oldott és oldott reaktív foszfor) koncentrációi a nitrogénhez hasonló változást mutattak (4. ábra; Függelék 1. táblázat). Az oldott foszfor koncentrációi a második és a negyedik mintavételi helyen voltak a legalacsonyabbak; az ORP értékei 10 µg/l, míg a TOP koncentrációja 50 µg/l alattiak voltak. A TP koncentrációk mintavételi helytől függetlenül 200 és 350 µg/l között változtak. A Kazettában néhány alacsonyabb értéktől eltekintve az ORP koncentrációja 100 és 300 µg/l között volt, míg az összes foszfor koncentrációja tartósan 300 µg/l fölött, meghaladva helyenként a 450 µg/l koncentráció értéket is.

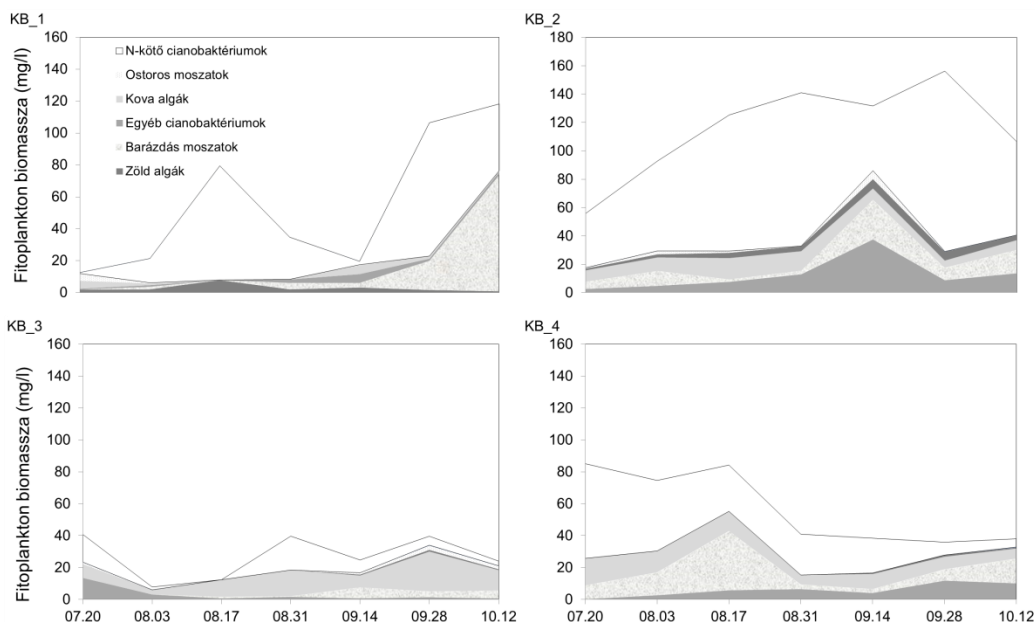


4. ábra A P-formák (oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP, összes foszfor-TP) koncentrációjának változása a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) 2009-ben

A TN/TP arányok 4,5–12 között változtak, ritkán haladva meg az algákban általános Redfield-féle N/P tömegarányt. Az oldott nitrogén- és foszforformák arányai az első és a harmadik mintavételi helyen két kivételtől eltekintve 7 alatt maradtak és 4–12 között változtak a második helyen. A negyedik mintavételi helyen az oldott tápanyagok aránya a vizsgált időszakban végig 7 fölött volt, mely augusztus végére meghaladta a 30, október végére pedig a 90-es értéket is.

4.1.2. *A fitoplankton biomasszája és faji összetétele*

Az *a*-kl a négy mintavételi helyen júliustól októberig 85–370 mg/m³ között változott és a négy mintavételi helyen négy különböző időpontban érte el maximumát (Függelék 1. táblázat). A fitoplankton biomassza az időbeli változékonyságán kívül jelentős területi diverzitást is mutatott; mind az algabiomassza nagyságában, mind faji összetételében különbségek mutatkoztak az egyes mintavételi helyek között (5. ábra). A vizsgálati időszak (júliustól-októberig) nagy részében azonban valamennyi mintavételi helyen cianobaktérium dominancia volt a jellemző. Az első és a harmadik mintavételi helyen az *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs volt az egyedüli N₂-kötő cianobaktérium faj. Részesedése a fitoplankton biomasszából szélsőséges értékek között változott (5–90%), és többnyire meghaladta a 70%-ot. A második és a negyedik mintavételi helyen sokkal változatosabb képet mutatott a fajösszetétel: az *Anabaena spiroides* (KLeb.), *Anabaena flos-aquae* (L.) Ralfs, *Aphanizomenon issatchenkoi* (Ussatzew.) Proschkina-Lawrenko mellett a *Cylindrospermopsis raciborskii* (Wołosz.) Seenayya et Subba Raju volt a domináns N₂-kötő faj, mely utóbbi biomassza részesedése helyenként meghaladta a 70%-ot. A N₂-kötő cianobaktériumok mellett számos N₂-kötésre nem képes cianobaktérium faj is képviseltette magát (*Oscillatoria limnetica*, *Planktothrix agardhii*, *Microcystis* sp.), melyek részesedése (a harmadik mintavételi hely, a Kazetta kivételével, ahol augusztus közepéig 30–40% volt) csak szeptember közepétől vált jelentőssé a biomasszában (15–30%).

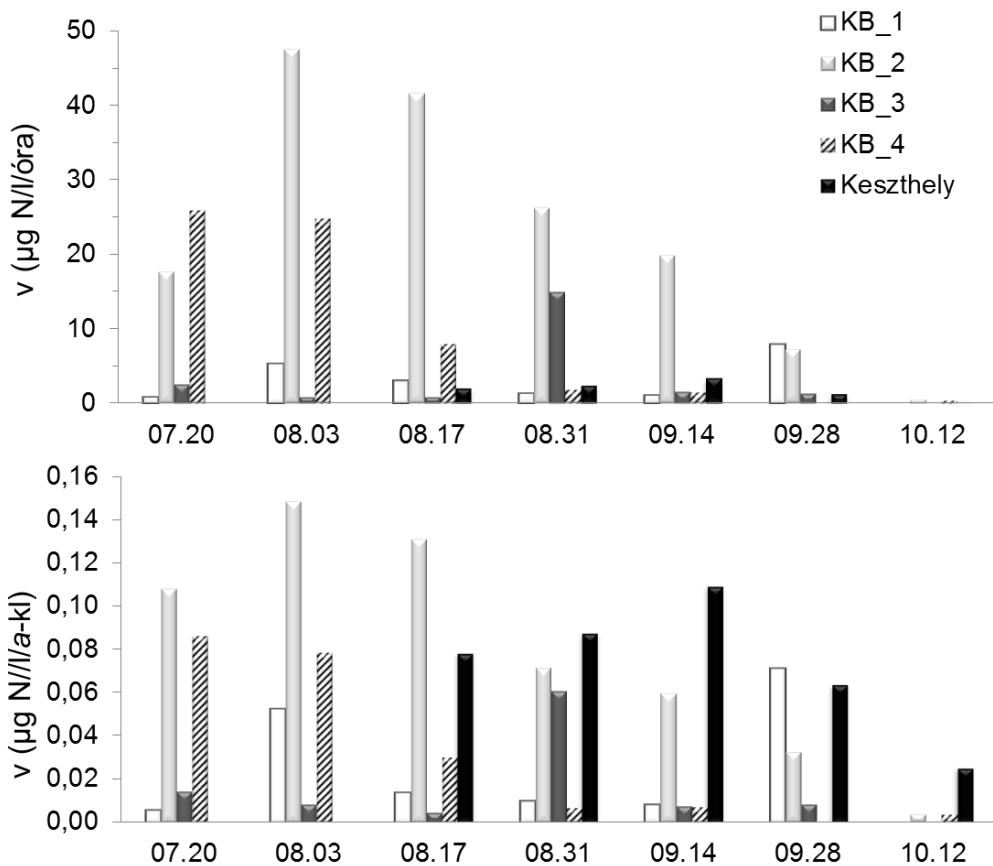


5. ábra A fitoplankton biomaszája és összetétele a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) 2009-ben

4.1.3. A fitoplankton légköri N_2 -kötése

A N_2 -kötési sebességek és azok napi maximumai térben és időben nagyon változatosan alakultak (6., 7. ábra; Függelék 2. táblázat). Az első mintavételi helyen kezdetben növekvő N_2 -kötési trendet mértünk, mely augusztus végére a kezdeti értékre csökkent ($5,2-1,06 \mu\text{g N/l/ó}$). A napi N_2 -kötés maximumát augusztus elején mértük ($40,05 \text{ mg N/m}^2/\text{nap}$), a N_2 -kötési sebesség szeptember közepén érte el a maximumát ($7,87 \mu\text{g N/l/ó}$). A becsült elsődleges termelés alapján, ezen a mintavételi helyen a N_2 -kötő cianobaktériumoknak az algák nitrogénellátásában betöltött szerepe mindössze $0,5-6,3\%$ között változott. Növekvő N_2 -kötési trendet figyelhettünk meg a második mintavételi helyen is, az elsőhöz képest két nagyságrenddel nagyobb értékekkel (max. $47,5 \mu\text{g N/l/ó}$). A legnagyobb napi N_2 -kötést ($340 \text{ mg N/m}^2/\text{nap}$) augusztus elején mértük, ami az algák nitrogénigényének akár 27% -át is fedezhette. Ezt követően mind a N_2 -kötés, mind annak a fitoplankton nitrogénigényhez való hozzájárulása csökkent; október közepén mindössze $0,8\%$ -ot tett ki.

Általában a Kazettában mértük a vizsgált időszakban a legkisebb N₂-kötési sebességeket (< 2 µg N/l/ó), mely a többi mintavételi helytől eltérően nem mutatott tendenciát. Augusztus végén megfigyelhető volt egy a korábbi és azt követő időpontokhoz képest nagyságrendekkel nagyobb intenzitású N₂-kötés (14,9 µg N/l/ó), mellyel az algák nitrogénigényének így is maximum 7%-át fedezhették. Ettől a kiugró értéktől eltekintve, a N₂-kötés hozzájárulása az algák nitrogénigényének ellátásában nem érte el a 2%-ot.

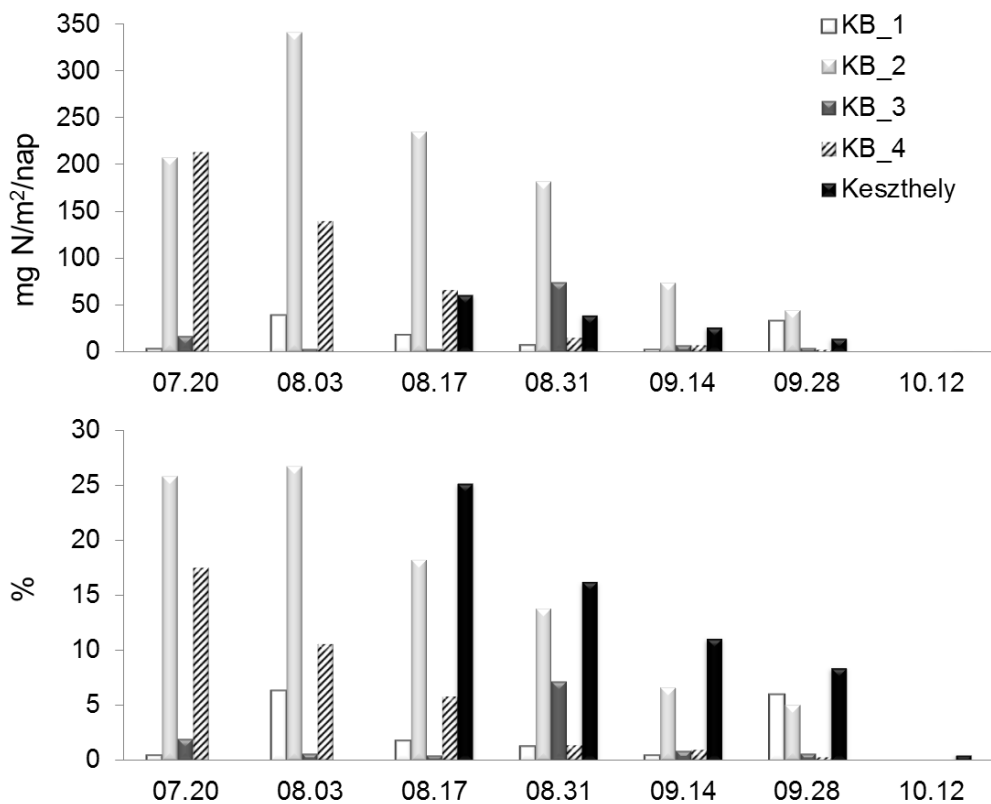


6. ábra A fitoplankton N₂-kötése (egységnyi víztérfogatra - v , és a -klorofillra - $v/a\text{-kl}$ vonatkoztatva) a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) és a Keszthelyi-medencében 2009-ben

A negyedik mintavételi helyen július közepétől folyamatos csökkenést tapasztaltunk a N₂-kötési sebességekben (25,8–0,25 µg N/l/ó) és a

nitrogénigényhez való hozzájárulásában egyaránt (18–0,07%). A legnagyobb napi N₂-kötést július közepén mértük az Ingói-berekben (213,8 mg N/m²/nap), két héttel korábban, mint a második mintavételi helyen és 1,5 hónappal korábban, mint a Kazettában. Ekkor a N₂-kötés hozzájárulása az algák nitrogénigényéhez 18,5% volt.

Augusztus közepétől mértük a Keszthelyi-medencében a fitoplankton légköri N₂-kötését (6. ábra), melynek sebessége szeptember közepéig növekvő intenzitást mutatott.



7. ábra A naponta megkötött nitrogén mennyisége (mg N) és hozzájárulása a nitrogénigény ellátásához (%) a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) és a Keszthelyi-medencében 2009-ben

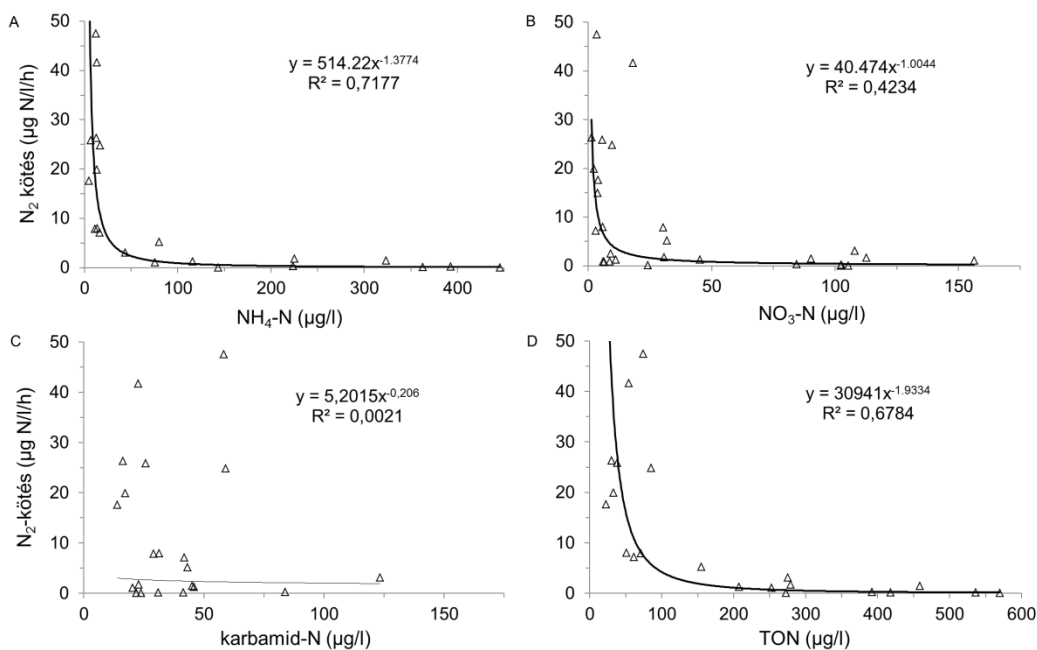
A nyár közepi N₂-kötési sebességek a harmadik mintavételi területen mértekkel hasonló nagyságrendűek voltak (1,85 µg N/l/ó), de egy nagyságrenddel elmaradt

a kettes és négyes mintavételi helyhez képest. A N₂-kötési sebesség maximumát (3,23 µg N/l/ó) októberben mértük, az egységnyi felületű vízoszlopra számított megkötött nitrogén mennyisége ekkor volt a legnagyobb (61 mg N/m²/nap) (7. ábra). Ekkor az algák nitrogénigényének közel 25%-át fedezhette a légköri nitrogén kötéséből származó nitrogén bevétel.

Július-szeptember hónapokban a cianobaktériumok N₂-kötése által, az egész tározó területére számolva, közel 185 tonna nitrogén kerülhetett a rendszerbe, ami (a Nyugat-Dunántúli Vízügyi Igazgatóság, Keszthelyi laboratóriuma által mért terhelési adatok alapján) több mint háromszorosa a tározóba a befolyókkal érkező összes nitrogén mennyiségének (Függelék 3. táblázat). Ez a mennyiség a Kis-Balaton heterogenitásának köszönhetően egyenlőtlenül oszlott el a két tározó rész között (7. ábra). Október kivételével nagyságrendnyi különbségek adódtak az egyes hónapok és a két tározóban megkötött nitrogén mennyisége között. A Felső-tározóban augusztusban négyszer nagyobb volt a megkötött nitrogén mennyisége, mint júliusban és nyolcszor nagyobb, mint szeptemberben. Az Alsó-tározóban a júliusi és az augusztusi eredmények között nem találtunk a Felső-tározóhoz mértékű különbséget, szeptemberre viszont jelentéktelenre csökkent a N-kötés hozzájárulása a tározó és a fitoplankton nitrogénellátásához (<< 1 tonna). Összességében megközelítőleg kilencszer annyi nitrogén került a cianobaktériumok N₂-kötése által a Felső-tározóba (166 tonna), mint az Alsó-tározóba (19 tonna). Figyelembe véve a Kazetta fitoplanktonjának N₂-kötését (5,6 tonna) is, amely jóval kevesebb, mint a tározó egyéb területein mért mennyiség, összességében 190 tonna nitrogén került a cianobaktériális N₂-kötés által a Kis-Balaton egyes tározóiba, mely 2009-ben az éves összes N-terhelés 20%-át is elérhette.

4.1.4. Oldott nitrogén koncentrációk hatása a légköri N₂-kötésre

A 2009-es vizsgált időszakban az ammónium erős negatív korrelációt mutatott az *a*-kl-ra vonatkoztatott N₂-kötés sebességével ($R^2 = 0,7177$), melytől sokkal gyengébb összefüggést kaptunk a nitrát ($R^2 = 0,4234$) esetében (8. ábra). A karbamid valamennyi mintavételi helyen a legnagyobb mennyiségben jelenlevő oldott nitrogénforma volt, mellyel nem tapasztaltunk összefüggést a N₂-kötéssel ($R^2 = 0,0021$). Az oldott nitrogénformák együttes (TON) hatását vizsgálva a N₂-kötés sebességére, azzal viszonylag szoros negatív összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,6784$).



8. ábra A különböző oldott nitrogénformák (A: NH₄-N, B: NO₃-N, C: karbamid és D: TON) hatása a N₂-kötésre KBVR-en 2009-ben

4.2. A N₂-kötés jellemzése a Balatonon és Kis-Balatonon (2010-2011)

A balatoni fitoplankton N₂-kötése

Különböző mértékben, de valamennyi medencében intenzívebb N₂-kötést mértünk 2011-ben 2010-hez képest. Mindkét évben a nitrogénkötés intenzitása a nyugati medencékben lényegesen nagyobb volt, mint a keletiekben, ahol a N₂-

kötési sebességek csak ritkán és csak kevéssel haladták meg a 1 $\mu\text{g N/l/ó}$ értéket (Függelék 4. táblázat). A Siófoki-medencében megközelítően háromszor intenzívebb N_2 -kötést mértünk 2011-ben (0,12 $\mu\text{g N/l/ó}$ és 0,51 $\mu\text{g N/l/ó}$) és a Szemesi-medencében is közel ötszörösére nőtt a N_2 -kötés sebessége (0,19 $\mu\text{g N/l/ó}$ és 1,38 $\mu\text{g N/l/ó}$). A Keszthelyi- és a Szigligeti-medencében 2010-ben a biomassza csúcs idején mért N_2 -kötés intenzitása hasonló nagyságú volt (2,49 $\mu\text{g N/l/ó}$ és 2,52 $\mu\text{g N/l/ó}$). Ehhez képest 2011-ben mindkét nyugati medencében 1,5–2,5-szer intenzívebb N_2 -kötést mértünk (6,3 $\mu\text{g N/l/ó}$ és 3,6 $\mu\text{g N/l/ó}$).

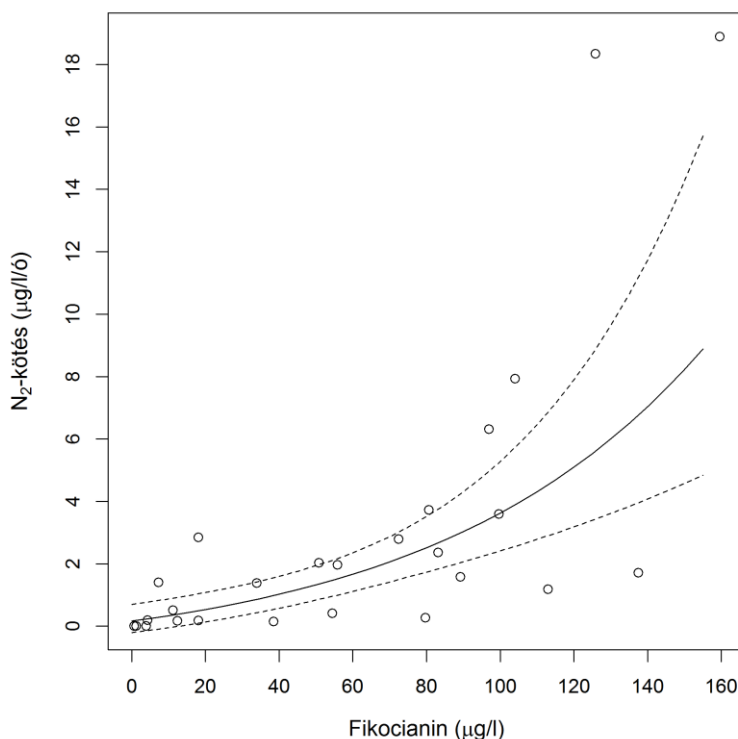
Az *a*-kl-ra vonatkoztatott kötési sebességek 2011-ben, valamennyi medencében többszörösen meghaladták a 2010-ben mérteket (Függelék 4. táblázat). Az egyes medencék között jelentős, helyenként nagyságrendnyi különbségek adódtak (0,04–0,15 $\mu\text{g N/l/a-kl}$). A Szemesi-medence kivételével (ahol a csúcs július közepén kialakult) az *a*-kl-ra vonatkoztatott N_2 -kötési csúcsokat augusztus közepén mértük, melyek Keszthelytől Siófok felé haladva csökkenő tendenciát mutattak.

A Balatonban az oldott N-formák sem külön-külön, sem együttesen egyik évben sem fejtettek ki (gátló) hatást a N_2 -kötés intenzitására.

A kis-balatoni fitoplankton N_2 -kötése

A N_2 -kötés intenzitása 2010-ben és 2011-ben, térben és időben nagyon változatosan alakult (Függelék 4. táblázat). A fitoplankton biomassza faji összetételének megfelelően a N_2 -kötés jelentéktelen volt (0–2,85 $\mu\text{g N/l/ó}$) az első mintavételi helyen. Növekvő N_2 -kötési trendet figyelhettünk meg a második mintavételi helyen, két nagyságrenddel nagyobb értékekkel, mint az elsőn. Mindkét évben, ugyanezen a mintavételi helyen és ugyanazon időben mértük a legintenzívebb N_2 -kötést (17,3–18,9 $\mu\text{g N/l/ó}$), melyek között jelentős különbség nem adódott. A negyedik mintavételi helyen 2011-ben augusztus végéig ingadozó N_2 -kötési trendet tapasztaltunk, melynek augusztusi maximuma (18,5 $\mu\text{g N/l/ó}$) másfélszerese volt a 2010-ben, ugyanazon időben mért N_2 -

kötésnek (12,8 $\mu\text{g N/l/ó}$). Az *a*-kl-ra vonatkoztatott N_2 -kötési sebességekben is csupán a negyedik mintavételi helyen találtunk különbséget a két évben.



9. ábra A Balaton és a Kis-Balaton fitoplanktonjának 2010-ben és 2011-ben mért fikocianin koncentrációja és a N_2 -kötés intenzitása közötti kapcsolat ($R = 57,8\%$). A folytonos vonal a várható értéket, a szaggatott vonalak a várható értékre vonatkozó 95%-os konfidencia intervallum határait jelölik

Statisztikai modell segítségével megállapíthattuk, hogy a fikocianin koncentrációja és a N_2 -kötési sebességek között (az adott mérési tartományon belül) exponenciális függvénnyel leírható kapcsolat van (9. ábra), melyben a fikocianin koncentrációjának variabilitása a N_2 -kötésben bekövetkező változásokat 57,8%-ban magyarázza.

A modell formula, mely leírja a két változó közötti kapcsolatot:

$$\ln(\text{N_fix}+1) = 0,152104 + 0,013799 \times \text{PC}$$

Ahol: - $\ln(\text{N_fix})$: a mért N_2 -kötés ($\mu\text{g/l/ó}$) természetes alapú logaritmus;

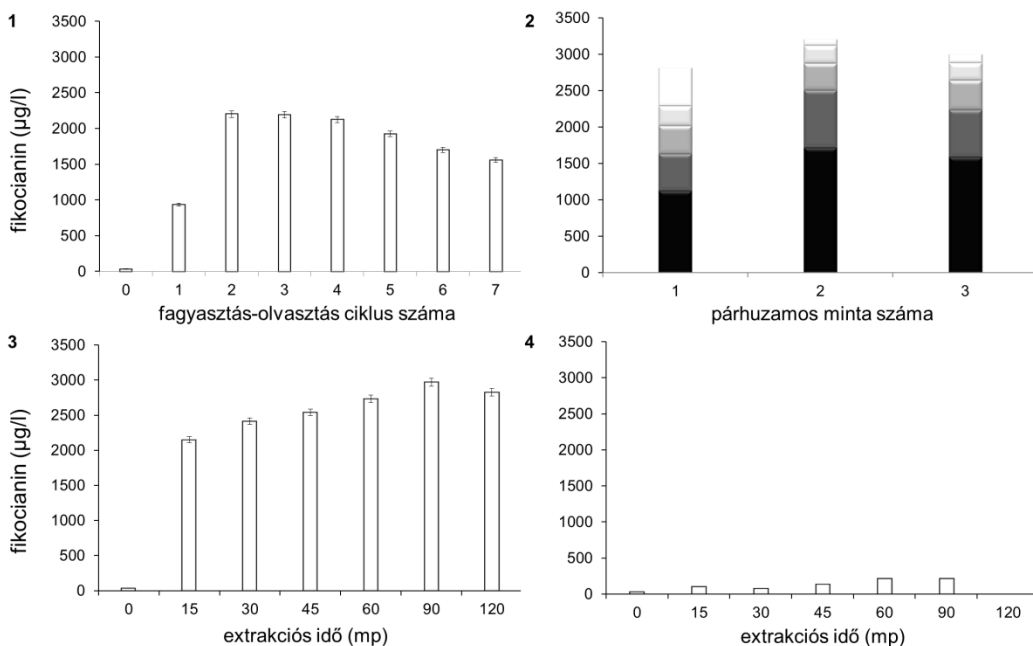
- PC: fikocianin koncentrációja ($\mu\text{g/l}$).

Előzetes modellszelekció során az oldott nitrogén- és foszforformák nem bizonyultak szignifikáns magyarázó változónak.

4.3. *A fikocianin extrakciós módszerek eredményei*

4.3.1. *A cianobaktériumok fikocianin-tartalmának meghatározása*

Az alkalmazott extrakciós módszerek közül a *dörzsmozsaras homogenizálás* (2) során érték el a legnagyobb kinyerhető fikocianin koncentrációt (3213 µg/l) (10. ábra). Ez a feltárási mód rendkívül idő- és munkaigényes, valamint nehézkes és nehezen reprodukálható; az egyes párhuzamos extrakciós ciklusok (a különböző színek az oszlopon belül) közötti relatív szórások 5 és 73% között változtak. A *forgókéses homogenizáló* (4) bizonyult a legkevésbé hatékony extrakciós módszernek; a maximálisan kinyerhető fikocianin tartalom (melyet a legnagyobb koncentrációt adó módszer eredményének tekintettünk) alig 10%-át lehetett így módon kivonni a sejtekből. A *fagyasztás-olvasztás* (1) módszernél és az *ultrahangos homogenizálásnál* (3) az extrakciós idő növekedésével kezdetben növekvő fikocianin koncentrációt kaptunk. Majd –feltehetően a bomlás következtében– a kinyerhető pigment koncentráció az idővel csökkenni kezdett. Ez a csökkenés a *fagyasztás-olvasztás* módszernél (1) az extrakció viszonylag korai stádiumában bekövetkezett (2. ciklus), és a kezdeti néhány tized %-ról az 5. ciklusra elérte a 15%-ot. Ha rosszul választjuk meg –pl. irodalmi adatok alapján (SARADA et al. 1999)– az extrakciós ciklusok számát, akkor jelentős fikocianin koncentráció csökkenéssel kell számolnunk (10. ábra). Az ultrahangos homogenizálás esetében viszont egy viszonylag nagy időintervallum (0–90 mp) áll rendelkezésünkre a maximálisan kinyerhető fikocianin tartalom eléréséhez.

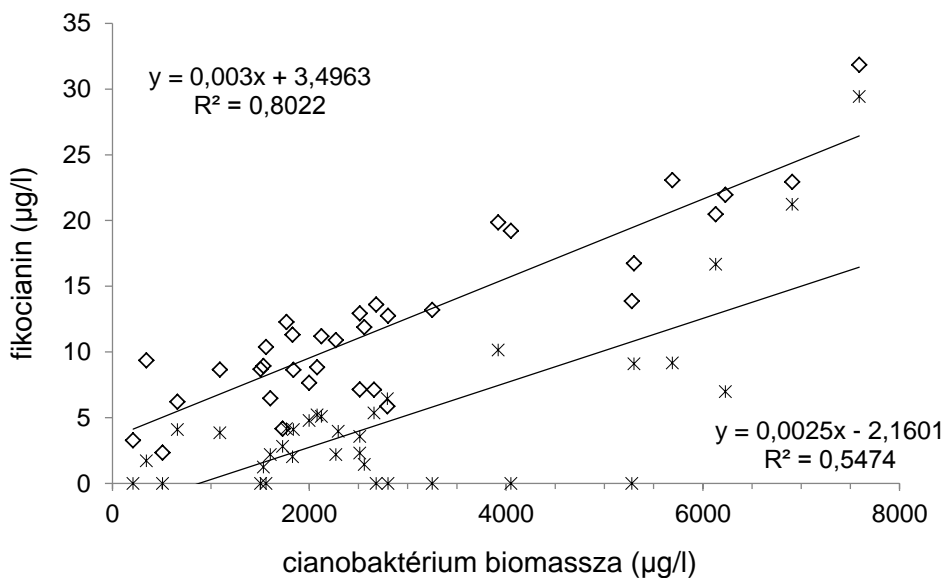


10. ábra A *Cylindrospermopsis raciborskii* tiszta tenyészetével végzett extrakciós módszerekkel (1. fagyasztás-olvasztás módszer; 2. dörzsmozsaras homogenizálás; 3. ultrahangos homogenizálás; 4. forgóképes homogenizálás) kinyert fikocianin koncentrációk. A hibásávok három párhuzamos mérés eredményének szórását mutatják.

Mindkét módszer könnyen reprodukálható (c.v. = 2,94%), egyszerű és költséghatékony, azonban a fagyasztás-olvasztás módszernél az optimális ciklus számát ezen kívül, még befolyásolhatja a biomassza nagysága és faji összetétele is. Továbbá az ultrahangos homogenizálás 25%-kal nagyobb mennyiségű fikocianin kinyerését tette lehetővé (HORVÁTH et al. 2013a), mindamelllett, hogy a legkevesebb időt vette igénybe és több előnnyel jár a mintafeldolgozás során is. Lehetőséget ad a minták tárolására és későbbi pigment meghatározására, ha az a mintavétel után azonnal nem lehetséges. Ezzel biztosítja az extrakciós ciklusok optimalizálásához szükséges időt is, rövidebb ideig tartó szonikálást tesz lehetővé, mely csökkenti az ultrahangos roncsolás során bekövetkező hőmérséklet-emelkedésből adódó bomlás lehetőségét.

Az irodalomban eddig alkalmazott *fagyasztás-olvasztás* módszert összevetettük az általunk kidolgozott *kombinált módszerrel* a Balaton hossz-

szelvényéből származó vízminták fikocianin koncentráció meghatározása során (11. ábra). A *kombinált módszer* még alacsony biomassza tartományban is (2000–8000 $\mu\text{g/l}$) pontosabb meghatározást tett lehetővé ($R^2 = 0,8022$, $p < 0,001$), mint az *ismételt fagyasztás-olvasztás* ($R^2 = 0,5474$, $p < 0,001$). Az utóbbi módszerrel a minták közel 1/3-ánál a fikocianin tartalom nem érte el a kimutatási határértéket, annak ellenére, hogy a cianobaktériumok részesezése az alga biomasszából helyenként meghaladta a 90%-ot (14–93%) és az *a*-kl koncentrációk is széles tartományban változtak (345–7590 mg/m^3).

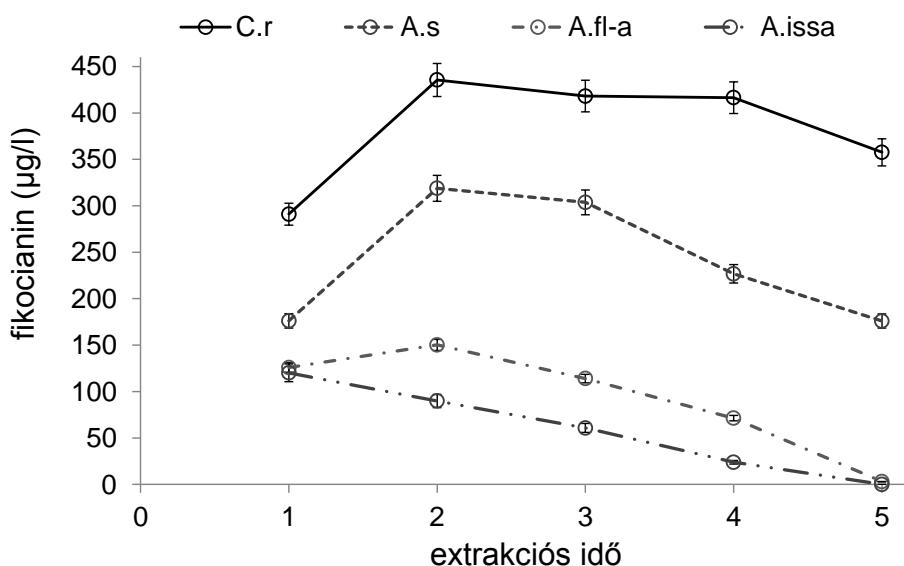


11. ábra A fagyasztás-olvasztás (kereszt) és a kombinált módszerrel (rombusz) kinyert fikocianin koncentráció és a cianobaktériumok biomasszája közötti kapcsolat a Balaton felszíni vízmintáiban 2010-ben

4.3.2. A fikocianin-tartalom fajfüggése

A cianobaktériumok fikocianin-tartalmának mennyiségi változását azonos körülmények között tenyésztett, a Balatonból izolált négy, fonalas, N_2 -kötő cianobaktérium fajnál (*C. raciborskii*, *A. spiroides*, *Aph. flos-aquae* és *Aph. issatschenkoi*) vizsgáltuk (12. ábra). A pigment-tartalom meghatározása során az *ultrahangos homogenizálással kombinált fagyasztás-olvasztás* (5) módszert használtuk. A kísérlet során a *C. raciborskii*, 100 mg/m^3 *a*-kl tartalmú

tenyészetéből, 445 $\mu\text{g/l}$ fikocianint sikerült maximálisan kinyernünk, míg az *A. spiroides*-nél ugyanezen környezeti feltételek mellett ennek csupán háromnegyedét (325 $\mu\text{g/l}$). Az *Aphanizomenon* két faja az *Aph. flos-aquae* és az *Aph. issatschenkoi* *a*-kl-hoz viszonyítva közel azonos mennyiségben szintetizálták a fikocianint (150 és 120 $\mu\text{g/l}$).



12. ábra A *Cylindrospermopsis raciborskii* (C.r), *Anabaena spiroides* (A.s), *Aphanizomenon flos-aquae* (A.fl-a) és *Aphanizomenon issatschenkoi* (A.issa) fikocianin-tartalomának változása az extrakciós idővel

4.4. Természetes és mesterséges vizek fitoplanktonjának fikocianin-tartalma

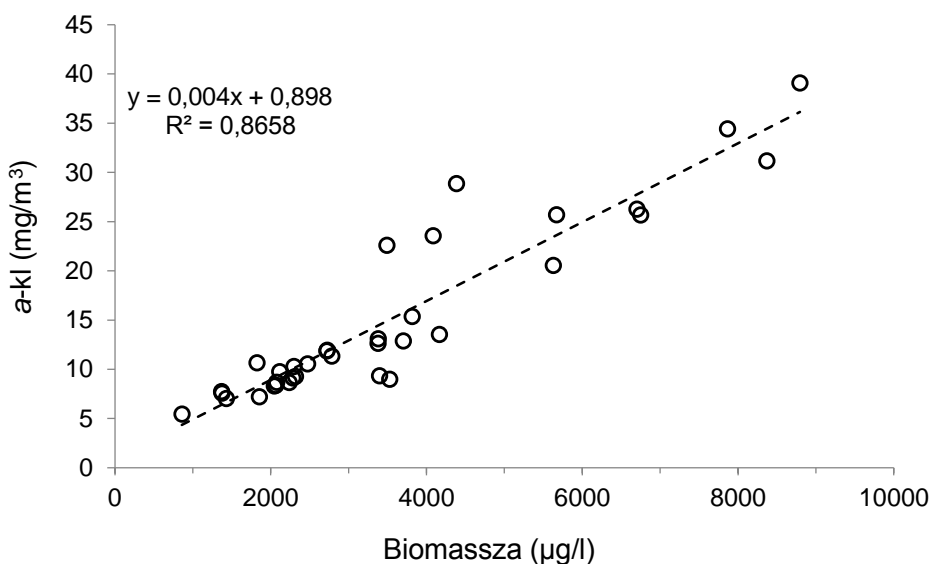
4.4.1. A balatoni fitoplankton fikocianin-tartalma

Területi és mélységi változások

2010-ben a biomassa-csúcs idején a Balaton hossz- és keresztmetszvényeinek mentén vett 35 felszíni vízmintában a biomassa nagysága 860–8800 $\mu\text{g/l}$ között változott (5,45–39,09 mg/m^3 *a*-kl) (Függelék 5. táblázat). A Szigligeti- és a Keszthelyi-medencében volt a legnagyobb a fitoplankton biomassa, melynek 80–93%-át a cianobaktériumok tették ki. A Szemesi-medencében és a parthoz közelebbi területeken volt általában a legkisebb a biomassa (1. kép és Függelék

5. táblázat), melyből a cianobaktériumok részesezése szélsőséges határok között változott (14–86%). A Siófoki-medencében a cianobaktériumok részesezése általában 80% fölött volt a biomasszából (67–97%), melyet főként az *Aphanizomenon* két faja tett ki, szemben a nyugati medencék *Cylindrospermopsis raciborskii* dominanciájával.

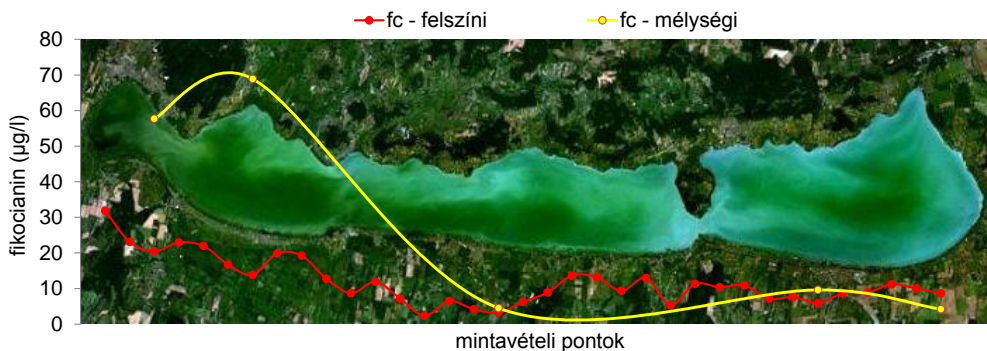
A legnagyobb fikocianin koncentrációkat a Keszthelyi-medencében (31,84 µg/l) (Függelék 5. táblázat), míg a legkisebbeket (2,34 µg/l) a parthoz közelebbi területeken mértük. A Szemesi- és a Siófoki-medencében mért fikocianin koncentrációk között nem tapasztaltunk jelentős különbséget. Az egész tóra egy nyugatról kelet felé csökkenő tendencia (31,84–8,83 µg/l) volt megfigyelhető (14. ábra), melyet összevetve a cianobaktérium biomasszával, azzal szignifikáns összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,8022$, $p < 0,001$) (11. ábra). Ugyanezen minták *a*-kl és össz biomasszája között hasonló erősségű szignifikáns összefüggést ($R^2 = 0,8658$, $p < 0,001$) találtunk (13. ábra).



13. ábra Az *a*-kl koncentráció és az összbiomassza közötti kapcsolat a Balaton felszíni vízmintáiban 2010-ben

Ugyanakkor a négy medence közepéről származó, mélységi (ún. integrált) vízminták fitoplanktonjának fikocianin-tartalmát is meghatároztuk (Függelék 6.

táblázat). A Szigligeti-medencéből származó mintában mértük a legnagyobb fikocianin koncentrációt (68,88 µg/l), mely megközelítően 20%-kal meghaladta a Keszthelyi-medencében mért értéket. A Szemesi- és a Siófoki-medence fitoplanktonjának fikocianin-tartalma töredéke volt a nyugati medencékben mérteknek (4,5–9,61 µg/l), melyek közül a Siófoki-medencében mért koncentrációk kétszer nagyobbak voltak. A mikroszkóppal meghatározott cianobaktérium biomassza változásával ezek az eredmények jó egyezést mutattak; közöttük szoros ($R^2 = 0,9816$) összefüggést találtunk. Összevetve a felszíni ún. merített minták fikocianin-tartalmával, a pigment mennyiségének növekedése a vízmélység függvényében a két nyugati medencében kifejezettebb volt, mint a keletiekben és a parti övben (14. ábra). A Keszthelyi-medencében kétszeres, míg a Szigligeti-medencében háromszoros különbség volt a felszíni és a mélységi vízminták fikocianin-tartalma között. Ezzel szemben a keleti medencékben csupán mikrogrammnyi különbséget lehetett megfigyelni a fikocianin-tartalomban.

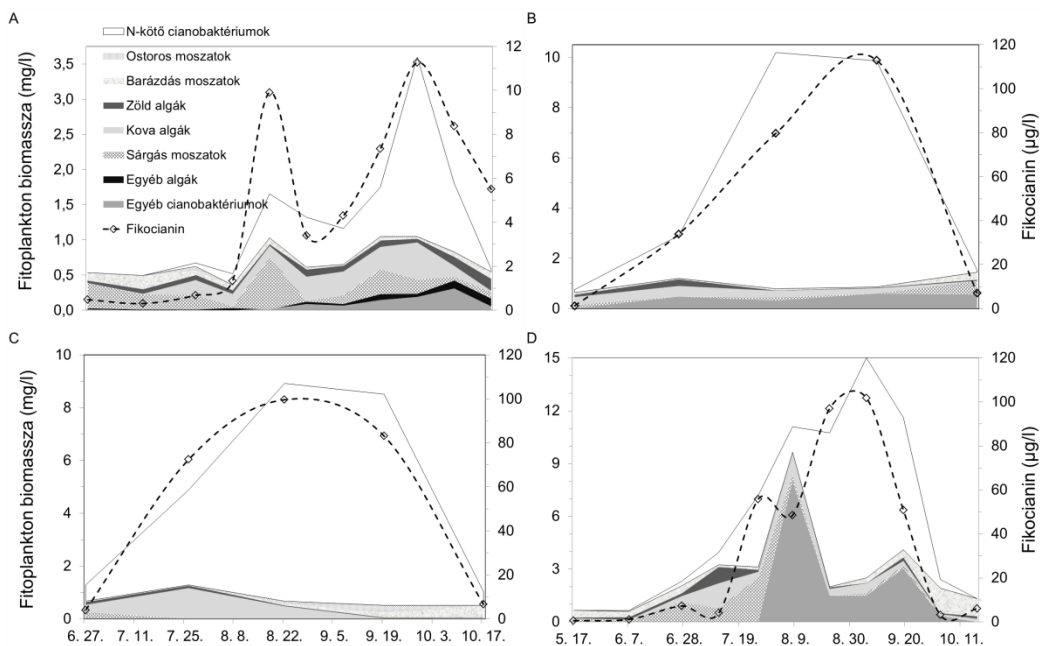


14. ábra A balatoni fitoplankton fikocianin-tartalmának területi változása 2010-ben (felszíni-: fc-felszíni és mélységi: fc-mélységi vízminták)

Területi és szezonális változások

2011-ben a Balaton négy medencéjében tavasztól őszig (05.17.–10.17.) mértük a fitoplankton fikocianin koncentrációjának szezonális (és területi) változását a mélységi vízmintákban. A tavaszi fitoplankton biomassza alakulásában (15. ábra) jelentős szerepet játszottak az egybarázdás moszatok, melyek a

cianobaktériumok mellett szintén tartalmaznak fikocianin pigmentet. A Keszthelyi-medencében tavasszal a biomassza közel 70%-át, a Siófoki-medencében pedig a 40%-át tették ki. Mennyiségük a nyári fitoplanktonban azonban elenyésző volt (< 5%).



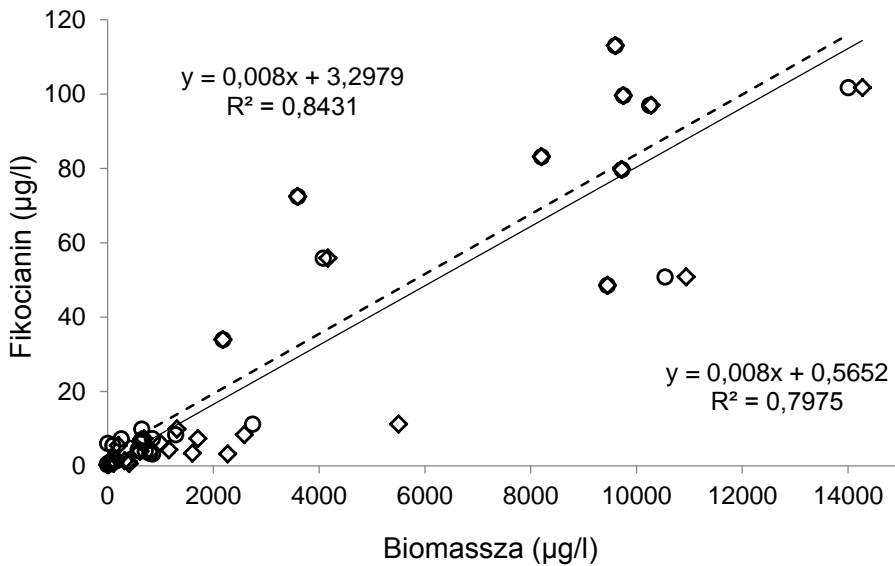
15. ábra A fitoplankton biomasszája és összetétele a Balaton négy medencéjében (A: Siófoki-, B: Szemesi-, C: Szigligeti-, D: Keszthelyi-medence) és a fikocianin koncentráció (szaggatott vonal) 2011-ben

Nyáron a fonalas cianobaktériumok szaporodtak el, melyek relatív mennyisége a Siófoki-medence kivételével (35–75%) 75–97% között változott. Augusztus és szeptember hónapokban Balatonszemestől Keszthelyig tartóan 90% fölötti volt a részesedésük a biomasszából.

A fikocianin koncentrációjának változása májustól októberig jól követte a biomasszában bekövetkező mennyiségi (15. ábra) és összetételbeli változásokat. A fikocianin koncentrációja júliustól kezdődően növekvő tendenciát mutatott, mely az egyes medencékben különböző gyorsaságú volt. A Siófoki-medencében a kezdeti néhány mikrogrammról csupán 11,3 µg/l-ig nőtt a fikocianin koncentráció, melyek egyben a legalacsonyabb értékek is voltak a

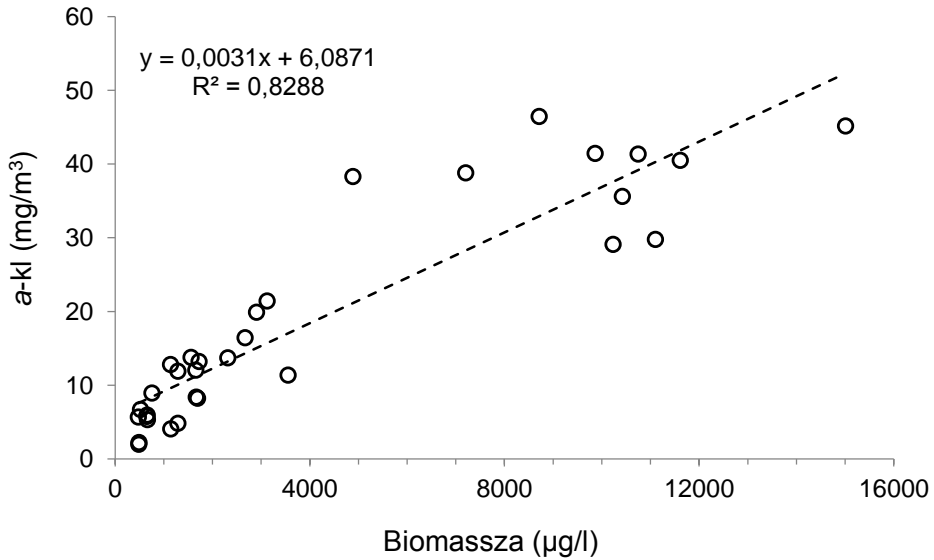
nyár (az év) során. A Szemesi-medencében szeptember végéig folyamatosan nőtt a fikocianin koncentráció (113 µg/l), melynek maximuma a Balatonban mért legnagyobb fikocianin koncentrációt is jelentette egyben. A Keszthelyi- és Szigligeti-medencében mért maximumok kevéssel elmaradtak a Szemesi-medence értékeitől; augusztus-szeptember hónapokban a fikocianin koncentrációk 100 µg/l körül változtak. Október elején valamennyi medencében egységesen 10 µg/l alatti koncentráció értékeket mértünk.

A tavasztól késő őszig tartó vizsgálati időszakban a cianobaktériumok és egybarázdás moszatok együttes, illetve a cianobaktériumok biomasszája és a fikocianin koncentráció között hasonló erősségű szignifikáns összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,7975$, $p < 0,001$; $R^2 = 0,8431$, $p < 0,001$) (16. ábra).



16. ábra A balatoni fitoplankton fikocianin koncentrációja és a cianobaktériumok (szaggatott vonal, kör), valamint a cianobaktériumok+egybarázdás moszatok biomasszája (folytonos vonal, rombusz) közötti összefüggés 2011-ben

Ugyanezeknek a mintáknak az *a*-kl koncentrációja és össz-biomasszája közötti összefüggés ($R^2 = 0,8288$, $p < 0,001$) szignifikánsnak mutatkozott (17. ábra).



17. ábra A balatoni fitoplankton *a*-klorofill koncentrációja és az összbiomassza közötti összefüggés 2011-ben

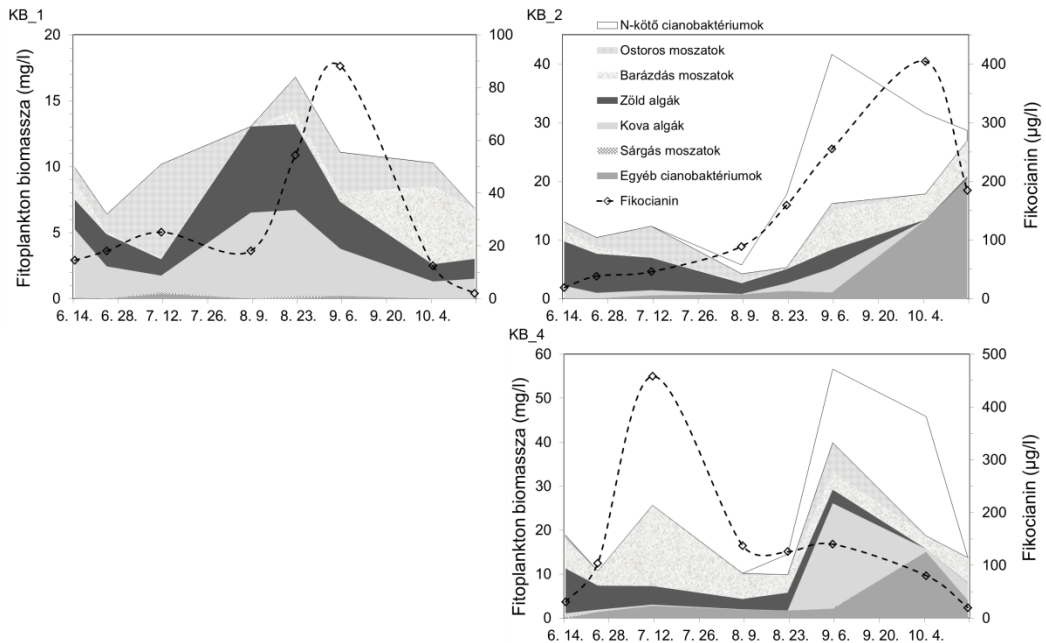
4.4.2. A kis-balatoni fitoplankton fikocianin-tartalmának változása

A Kis-Balaton fitoplanktonjának faji összetétele 2009-ről 2011-re jelentősen megváltozott (18. ábra). A cianobaktériumok, helyenként csak egy-egy faj Kis-Balatonra jellemző dominanciája megszűnt és egy sokkal diverzebb fitoplankton társulás jött létre, melyben az egybarázdás moszatok részesedése a nyári fitoplanktonban is sok esetben jelentősen meghaladta a cianobaktériumok biomasszájának nagyságát. Az első mintavételi helyen a cianobaktériumok maximális hozzájárulása a biomasszához 2%-ra csökkent, biomasszájuk (~ 400 µg/l) töredéke volt a korábbi években megfigyeltnek, melyben N-kötő fajok jelenléte már nem volt kimutatható.

A második mintavételi hely faji diverzitása változatlan maradt, de az összbiomassza nagysága 2010-ben a kétharmadára, 2011-re a negyedére csökkent (127–42 mg/l) a 2009 ugyanezen időszakában tapasztaltakhoz képest. A negyedik mintavételi helyen az összbiomassza a korábbi év biomasszájához képest ~ 20%-kal volt kisebb (66 mg/l) és a korábban domináns *C. raciborskii*

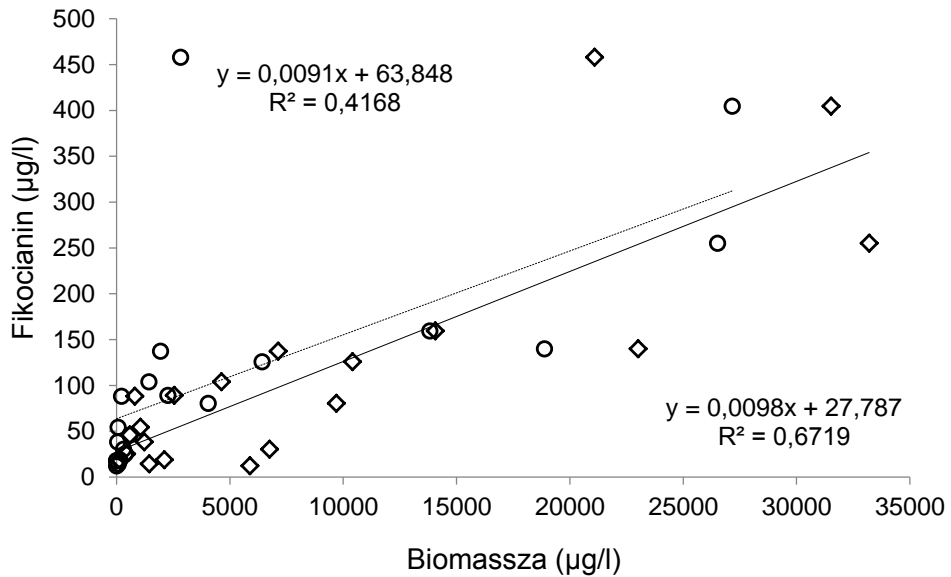
eltűnt a fitoplanktonból. Az *a*-kl-ban kifejezve az egyes mintavételi helyek biomassza csúcsai 150, 272 és 273 mg/m³-nek feleltek meg.

A fitoplankton fikocianin koncentrációjában az egyes mintavételi helyek között nagyságrendnyi különbségek mutatkoztak (18. ábra). 2010-2011-ben az első mintavételi helyen mértük a legkisebb koncentrációkat, melyek 12–88 µg/l között változtak, szeptember eleji maximummal. 2011-ben a vizsgált idő alatt a második mintavételi helyen a fikocianin koncentráció folyamatos növekedést mutatott. Az általunk mért maximumát (405 µg/l) október elején érte el, mely ötszöröse volt az első mintavételi helyen mért maximumnak. A negyedik mintavételi helyen a fikocianin maximumot július elején mértük (458 µg/l), hónapokkal korábban a másik két mintavételi helyhez viszonyítva. A fikocianin és a biomassza-csúcsok egymáshoz képest némi késéssel jelentkeztek, azonban a fikocianin szintetizáló fajok mennyiségének növekedésével jól egybevágtak.



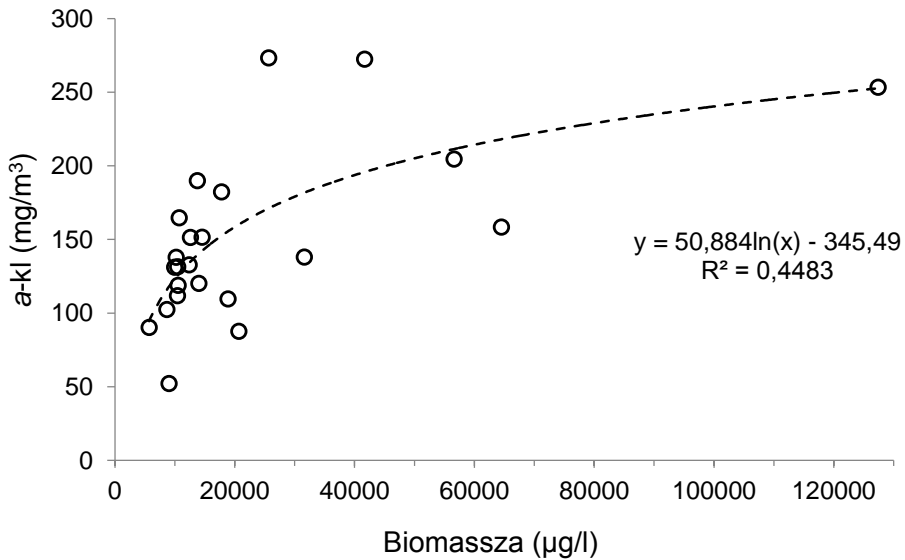
18. ábra A fitoplankton biomassza, összetétele és a fikocianin koncentráció (szaggatott vonal) a KBVR három mintavételi helyén (KB_1, KB_2 és KB_4) 2011-ben

A fitoplankton fikocianin koncentrációja és a cianobaktériumok biomasszája között szignifikáns összefüggést ($R^2 = 0,4168$, $p < 0,001$) kaptunk, azonban figyelembe véve az egybarázdás moszatok, helyenként jelentős biomasszáját is (első mintavételi hely, 18. ábra), attól szorosabb szignifikáns összefüggés ($R^2 = 0,6719$, $p < 0,001$) mutatkozott a két változó között (19. ábra).



19. ábra A kis-balatoni fitoplankton fikocianin koncentrációja és a cianobaktériumok (szaggatott vonal, kör), valamint a cianobaktériumok+egybarázdás moszatok biomasszája (folytonos vonal, rombusz) közötti összefüggés 2011-ben

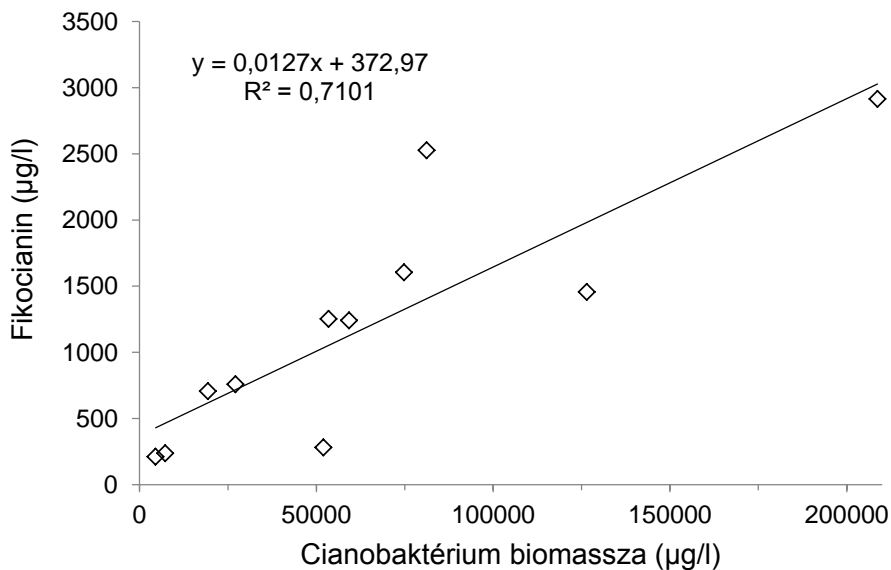
A kis-balatoni fitoplankton biomassza és a -kl koncentrációja között, a legjobb illesztéssel szignifikáns ($R^2 = 0,4483$, $p < 0,001$), nem-lineáris összefüggést kaptunk (20. ábra).



20. ábra A kis-balatonai fitoplankton *a*-klorofill koncentrációja és összbiomassza közötti összefüggés 2011-ben

4.4.3. Halastavak és tározók fitoplanktonjának fikocianin-tartalma

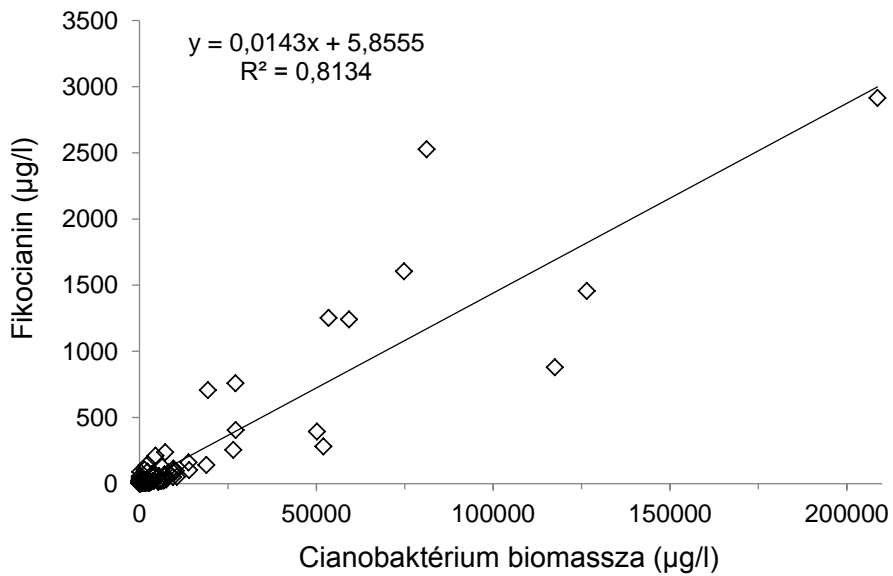
2013-ban a fitoplankton fikocianin-tartalma és a cianobaktériumok biomasszája közötti összefüggés pontosításához, illetve a koncentráció és biomassza tartomány szélesítéséhez, mesterségesen létrehozott halastavak és tározók fitoplanktonjának fikocianin-tartalmát is meghatároztuk az algabiomassza-csúcs idején. A biomassza nagysága 24 és 216 mg/l között változott (Függelék 9. táblázat), melyből a cianobaktériumok részesedése a KB_1 helyet (18%) leszámítva 50–95% között változott. Ez a változás a fikocianin koncentrációjában jól nyomon követhető volt, mely a két változó közötti szignifikáns összefüggésben is megmutatkozott ($R^2 = 0,7101$, $p < 0,001$) (21. ábra).



21. ábra A halastavak, tározók és a Kis-Balaton fitoplanktonjának fikocianin koncentrációja és a cianobaktériumok biomasszája közötti kapcsolat 2012-ben

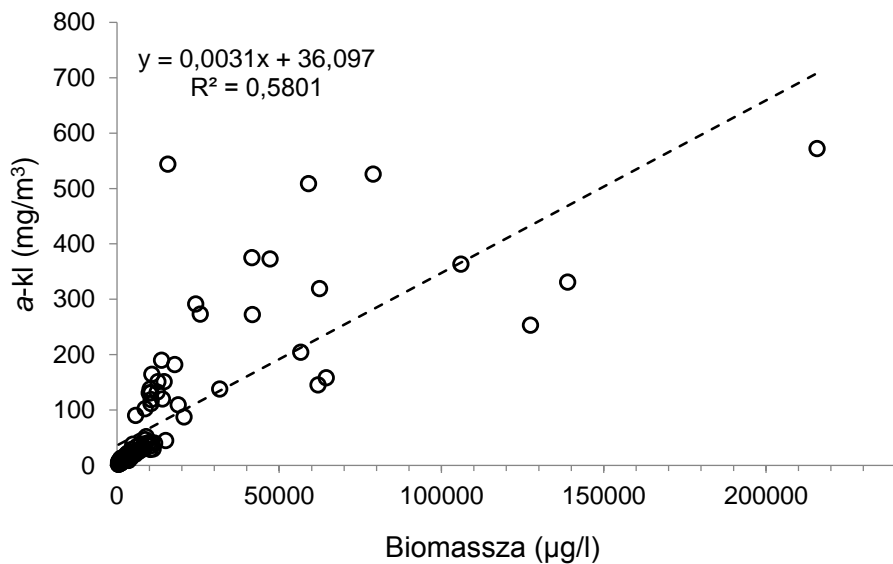
4.5. Fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassa becslés

2010 és 2013 között a Balaton és a Kis-Balaton mellett, a Balaton és a Velencei-tó vízgyűjtő területén lévő tározók és halastavak fitoplanktonjának fikocianin- és *a*-kl-tartalmát határoztuk meg és vetettük össze a cianobaktériumok és az összbiomasszával (Függelék 6., 7., 8. és 10. táblázat). Ezek a tavak, tározók eltérő nagyságú (0,9–215 mg/l) és faji összetételű biomasszával, de a nyár során cianobaktérium dominanciával jellemezhetők, így alkalmasak lehetnek a fikocianin alapján történő cianobaktériumok biomasszájának becslésére, széles skálán történő pontosítására. Az egyes években a tavak és tározók fitoplanktonjának fikocianin-tartalma és a cianobaktériumok (16., 19., 21. ábra), ill. a Kis-Balaton esetén cianobaktériumok+egybarázdás moszatok biomasszája között különböző erősségű, szignifikáns összefüggések mutatkoztak. Összesítve a mért (fikocianin) és számolt (biomassa) eredményeinket, azok között szoros összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,8134$; $p < 0,001$) (22. ábra).



22. ábra Az általunk vizsgált vizek fitoplankton fikocianin koncentrációja és a cianobaktériumok biomasszája közötti összefüggés

Ugyanezen minták a -kl és összbiomasszája között ($R^2 = 0,5801$; $p < 0,001$) kevésbé szoros összefüggés mutatkozott (23. ábra).



23. ábra Az általunk vizsgált vizek fitoplankton a -klorofill koncentrációja és összbiomasszája közötti összefüggés

5. Megbeszélés

5.1. A légköri N_2 -kötés szerepe a Kis-Balaton és a Balaton fitoplanktonjának N -ellátásában

A Kis-Balaton extrém sekély vízvédelmi rendszer, melyen a kiválasztott mintavételi helyek jól jellemzik a hőmérsékleti és fényviszonyokban, hozzáférhető tápanyag koncentrációkban, fitoplankton biomassza nagyságában, faji összetételében különböző jellegű területeket. Ez lehetőséget adott a N_2 -kötés különböző körülmények közötti vizsgálatára és az azt befolyásoló tényezők jelentőségnek becslésére.

A N_2 -kötés az egyedüli biológiai folyamat mely ellensúlyozza adott rendszerben a denitrifikáció N -csökkentő hatását (TÖNNO és NÖGES 2003). Sekély tavakban a nitrogénkötés folyamatát elindító környezeti feltételek kevésbé ismertek és mindmáig vitatottak. Leggyakrabban az alacsony oldott nitrogén és magas foszfor környezeti koncentrációkhoz, valamint alacsony összes N/P arányokhoz kötik (TÖNNO és NÖGES 2003). A planktonikus N_2 -kötést tavakban jellemzően autotróf cianobaktérium szervezetek végzik, melynek nagysága szoros összefüggésben van ezen N_2 -kötő szervezetek biomasszájával (WETZEL 1983). A vizsgált időszakban (2009 július-október) meghatározott oldott- (< 5) és összes N/P arányok (4–13) a N_2 -kötő cianobaktériumok elszaporodásának és a N_2 -kötésnek kedvező állapotokra engedett következtetni. A N_2 -kötő fajok részesedése a fitoplankton biomasszából többnyire meghaladta a 60%-ot (5–90%), ami a TN/TP tömegarányal csak nagyon gyenge összefüggést mutatott ($R^2 = 0,1842$). Hasonlóan gyenge korrelációt kaptunk a N_2 -kötés és a TN/TP arányok között is ($R^2 = 0,1985$). A N_2 -kötés és a N -kötő cianobaktérium biomassza között, az irodalomnak megfelelően (WETZEL 1983), relatív szoros összefüggés mutatkozott ($R^2 = 0,684$, $p < 0,001$).

Számos szerző (SMITH et al. 1987; WILLÉN 1992; LATHROP et al. 1998; DOWNING et al. 2001) az arányokon túl, fontosabbnak tartja az abszolút koncentrációk N_2 -kötés intenzitására és a fitoplankton biomassa faji összetételére kifejtett hatását. TÖNNO és NÖGES (2003) szerint is a TN/TP arányon alapuló limitáció megállapítása nem feltétlenül állja meg a helyét sekély, polimiktikus tavak esetén. Ezekben a tavakban a teljes vízoszlop közvetlen kapcsolatban lehet az üledékkel, és a nitrogén és a foszfor körforgása is sokkal gyorsabb, mint a mély, rétegzett tavakban, ahol a tápanyag jelentős mennyisége elhagyva az epilimniont, csak az újbóli keveredési periódus idején kerülhet vissza a körforgásba. Feltételezhető, hogy ezekben a rendszerekben a nitrogén és a foszfor különböző idejű körforgása okozhatja az eltérést az elméleti Redfield-arányhoz (TN/TP) képest. Továbbá eutróf rendszerekben a nitrogén és a foszfor koncentrációja lényegesen nagyobb lehet annál, mint amennyi az alga növekedéséhez szükséges volna (PAERL et al. 2001). SAS és munkatársai (1989) különböző tavak adatait feldolgozva arra a következtetésre jutottak, hogy 10 $\mu\text{g/l}$ ORP (4 $\mu\text{g/l}$ $\text{PO}_4\text{-P}$), valamint 100 $\mu\text{g/l}$ összes oldott nitrogén koncentráció felett az algák növekedését sem a foszfor, sem a nitrogén nem korlátozza.

A cianobaktériumok nagyarányú részesedése a biomasszából az oldott nitrogénformák alacsony koncentrációban való jelenlétét sugallták. A vizsgált időben azonban a nitrogénformák magas környezeti koncentrációi (átlag: 180 $\mu\text{g/l}$, de többnyire 100–570 $\mu\text{g/l}$) nem utaltak N-hiányos állapotokra. Sokkal inkább a különböző oldott nitrogénformák N_2 -kötés intenzitására kifejtett csökkentő hatását tapasztaltuk. KENESI és munkatársai (2009) folyamatos algatenyésztőben folytatott kutatásai rámutattak az ammónium magas koncentrációban való jelenlétének N_2 -kötésre kifejtett gátló hatására. Ez képes csökkenteni a N_2 -kötés intenzitását, azt teljesen megállítani csak tartósan nagyon magas (4000 $\mu\text{g/l}$) koncentráció esetén tudja. Az ammónium N_2 -kötés

intenzitására kifejtett csökkentő hatását tapasztaltuk a Kis-Balatonon ($R^2 = 0,7177$), mely augusztus végén a negyedik mintavételi helyen volt a legintenzívebb. Ekkor az $\text{NH}_4\text{-N}$ koncentrációja megközelítette a $400 \mu\text{g/l-t}$ ($\text{TON} = 540 \mu\text{g/l-t}$ is elérte) és az oldott foszfor környezeti koncentrációja is jelentősen nagyobb volt ($> 35 \mu\text{g/l}$, $\text{PO}_4\text{-P}$ $5\text{--}8 \mu\text{g/l}$), semmint hogy limitálják a növekedést. A N_2 -kötő cianobaktériumok részesedése meghaladta az 50%-ot az össz-biomasszából, a N_2 -kötés intenzitása mégis töredékére csökkent. A nitrát N_2 -kötésre kifejtett gátló hatása, akárcsak KENESI és munkatársai (2009) kemosztát kísérleteinél csak kisebb mértékben érvényesült ($R^2 = 0,4234$), mint az ammónium esetében, hiszen a nitrogénkötőknek is ez utóbbi az energetikailag preferált nitrogénforma. A N_2 -kötés és a hozzáférhető nitrogénformák koncentrációja közötti relatív szoros ($R^2 = 0,6784$) negatív összefüggés is rámutat, hogy inkább az abszolút koncentrációk ismerete, mint a tápanyag arányok szükségesek adott ökoszisztémában a tápanyag hiány becsléséhez és/vagy a N_2 -kötés jelentőségének megítéléséhez. TÖNNO és NÖGES (2003) arra az eredményre jutottak, hogy sem a N_2 -kötés kezdetét, sem pedig annak hosszát nem feltétlenül lehet megjósolni csupán a vízkémiai paraméterek, a fitoplankton faji összetétele, vagy akár a heterocita szám alapján, hanem számos egyéb környezeti tényezőt, is figyelembe kell venni.

Szoros összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,7057$) a 2009 évi N_2 -kötő biomassa és a megkötött nitrogén mennyisége között is. A N_2 -kötés intenzitása (sebessége) többnyire a fitoplankton biomassa növekedésével párhuzamosan nőtt köszönhetően a növekvő tápanyag-igénynek, azonban nyár végére–ősz elejére a N_2 -kötési sebességek annak ellenére csökkentek a második és a negyedik mintavételi helyen, hogy a N_2 -kötő cianobaktériumok mennyisége a biomasszában állandó maradt. Mindezt a mérséklődő nitrogénigény, valamint ezzel párhuzamosan az oldott, könnyen hasznosítható nitrogénformák növekvő koncentrációja eredményezhette, melyhez hozzájárulhatott a vízhőmérséklet

hirtelen 25–29°C-ról 20°C-ra történő csökkenése is. Az első és a harmadik mintavételi helyen mért lényegesen kisebb N₂-kötési sebességek a tározó többi részétől való eltérő jellegükkel (tápanyag ellátásukkal és algabiomassza összetétellel, valamint nagysággal) magyarázható.

A tározóban a vízminőségi jeleget, mely valamennyi vizsgált évben, térben jelentős változatosságot mutatott, alapvetően a víz tartózkodási ideje határozza meg (SZILÁGYI et al. 1990). Az első mintavételi hely, mely a Felső-tározó Zala befolyóhoz közeli részén található a Zalából történő közvetlen befolyás hatásának köszönhetően tápanyagban (Függelék 1. táblázat) relatíve gazdagabb a tározó többi részéhez viszonyítva. A rövidebb tartózkodási idő, kisebb algabiomassza kialakulását teszi lehetővé, mely eredményezheti a tározó egész területéhez képest itt mért legkisebb *a*-kl koncentrációkat. Ezen tényezők együttesen jelentősen lecsökkenthették a N₂-kötés szükségességét és lehetőségét egyaránt. Az alacsony N₂-kötési aktivitáshoz hozzájárulhatott még a Zalával érkező nagy mennyiségű szilárd lebegő részecske árnyékoló hatása is, mely a fényextinkciós koefficiensekben (K_d átlag = 7,4 2009-ben) is megmutatkozott. Ez ugyan megegyezik a második mintavételi helyen mért K_d átlagával, azonban figyelembe véve a két mintavételi hely fitoplankton biomassza nagyságát, és a partikulált részecskék koncentrációját, azokból az első mintavételi helyen a szerves partikulált részecskék nagyobb arányára lehet következtetni. A Kazetta, mely gáttal és zsilipekkel elzárható a tározó többi részétől (és 2009-ben a vizsgált időszakban elzárva volt), vízkémiai jellemzői ennek megfelelően lényeges eltérést mutathatnak azokhoz képest. Kezdetben a N₂-kötésre nem képes cianobaktérium fajok voltak túlsúlyban, ami a nagyon alacsony N₂-kötési sebességekben is megmutatkoztak (~0,8 µg N/l/ó) és csak augusztus végétől váltak dominánssá a N₂-kötő fajok. Ekkor nagyságrendekkel nagyobb N₂-kötést mértünk (~15 µg N/l/ó), mint előtte és utána, annak ellenére, hogy ekkorra biomasszájuk felére-harmadára csökkent. A hirtelen lecsökkent víz hőmérséklet

hozzájárulhatott a biomaszra és azon belül is a N₂-kötő fajok biomaszájának (JACKSON 1984; TILMAN és KIESLING 1984) és ezzel párhuzamosan a N₂-kötés intenzitásának csökkenéséhez.

Ebben a sekély, könnyen felkeveredő rendszerben ($K_d = 4,4-9,7$) a fitoplankton növekedését elsősorban a rendszerbe jutó fény mennyisége (Secchi mélység = 0,20–0,45 m 2009-ben), és kevésbé a hozzáférhető tápanyag koncentrációja, vagy azok arányai határozták meg. A magas K_d és alacsony Secchi mélység kedvez a cianobaktériumok elszaporodásának, köszönhetően a nagyon jó fényhasznosítási képességüknek és más fajokhoz képest alacsonyabb fényigényüknek (MUR et al. 1978). A Felső-tározó fitoplankton dominanciájú az Alsó-tározó nagy makrofíton borítottságával szemben. És míg a Felső-tározóban is a rendelkezésre álló fény korlátozza az elsődleges termelést ($K_d = 4-9$), a felső jól megvilágított vízrétegben hatalmas algaörmeg képes kialakulni; augusztus elejétől szeptember közepéig jóval 300 mg/m³ fölött volt az *a*-kl koncentrációja (KB_2 helyen), helyenként többszörösen meghaladva a tározó többi részén mért értékeket. Ezzel szemben az Alsó-tározó néhány százalékos nyílt vizes területén, a még mindig nagy algabiomasszájának (melynek nagy része a Felső-tározóból származik), nem jut elegendő fény a fotoszintézishez és a lebontó folyamatoké a hangsúly. Ezt mutatják a tározó ezen részén mért legnagyobb K_d értékek (7–10), a legmagasabb oldott tápanyag koncentrációk (augusztus végétől TON > 300 µg/l), valamint az ugyanakkora N₂-kötő cianobaktérium biomaszra (~ 60 mg/l a biomaszra-csúcs idején), Felső-tározóhoz (KB_2: 47 µg N/l/ó) képest sokkal kisebb N₂-kötési intenzitása (25 µg N/l/ó).

A nitrogénkötés aránya és jelentősége a vízi ökoszisztémák nitrogénforgalmában betöltött szerepében eltérő (HOWARTH et al. 1988b). A nyári hónapokban a cianobakteriális N₂-kötés fontos szerepet játszik a fitoplankton nitrogénellátásban, mikor a Zala és a kis vízfolyások általi külső terhelés

minimális (Függelék 3. táblázat). Jelentős különbségek adódtak így az egyes hónapok között. Méréseink szerint a KBVR-en a különböző mintavételi helyeken, időben egymástól eltérően alakultak a napi N_2 -kötések és ennek megfelelően a fitoplankton N_2 -kötő szervezeteinek a nitrogénellátáshoz való hozzájárulása is (7. ábra). A Kis-Balatonon 2009-ben megkötött nitrogén mennyisége a fitoplankton nitrogénellátásához akár 30%-ban is hozzájárulhatott a nyári hónapokban, mely arány a terület heterogenitásának köszönhetően a két tározóban jelentősen különbözött. Összevetve a két tározó cianobakteriális N_2 -kötéséből származó külső nitrogénterhelés mértékét, a Felső-tározóban megkötött nitrogén mennyisége több mint háromszorosa volt a Zala és a kis vízfolyások által szállított (összes) nitrogén mennyiségének, míg az Alsó-tározóban ugyanezen időszakban, a N_2 -kötés mindössze 30%-át tette ki annak. Éves szinten a légköri N_2 -kötés mértéke elérhette a tározó külső nitrogénterhelésének 25%-át is, ami a tározó 21 km²-es területére számolva meghaladta a 190 tonnát. Ez a mennyiség 10-szer nagyobb, GORZÓ (1990) 1986 és 1989 között és kétszer nagyobb, mint KOVÁCS (2002) 2002-es, acetilén-redukciós módszerrel kapott mérési eredményei. Az új technika (¹⁵N), mellyel közvetlenül mérhetővé vált a légköri N_2 -kötés intenzitásának mérése, pontosabb képet adhat a tározó cianobaktériumok által megkötött külső nitrogénterhelésének és a fitoplankton nitrogénellátásának mértékéről. Feltétlenül szükséges viszont megjegyezni, hogy ezen eredmények ugyanazzal a mintavételi gyakorisággal és mérés technikával, valamint számolási módszerrel meghatározva is évenként, főként az időjárásnak (hőmérséklet, csapadék, vízhozam) köszönhetően, nagyon eltérőek lehetnek.

A Kis-Balaton számos, eltérő jellegű víztesttel jellemezhető, ami jól megmutatkozott az alga biomasszában, annak faji összetételében és a N_2 -kötés intenzitásában is. A különbségeket nagymértékben befolyásolhatták a vizsgálati évek között megfigyelt időjárási eltérések is. 2009–2011 között a TN/TP

arányok 2,6 és 13 között változtak, nem mutatva jelentős különbséget az egyes évek között, mely nitrogén hiányos állapotra, cianobaktérium dominanciára és intenzív N₂-kötésre utalhatott. 2009-hez hasonlóan 2010-ben és 2011-ben sem volt megfigyelhető a nitrogén és a foszfor abszolút koncentrációi (Függelék 11., 13. táblázat) alapján tápanyag-limitáció. Cianobaktérium dominanciát és intenzív N₂-kötést csak a KB_2 és KB_4 helyeken tapasztaltunk 2011-ben. Smith 1986-os tanulmánya szerint 29:1 TN:TP arány fölött a cianobaktériumok relatív aránya 10% alá csökken, és sokszor alatta sem figyelhető meg egyértelmű kapcsolat, figyelembe kell venni más tényezőket is, mint a hőmérséklet és a fény hatását (REYNOLDS 1987).

2011-ben a gyakori viharok jelentős szerepet tölthettek be a biomassza mennyiségi ingadozásában (Függelék 8. táblázat) és összetételének alakulásában (18. ábra). A magas vízhőmérséklet kétségtelenül kedvező volt a cianobaktérium dominancia kialakulásában (júliustól szeptemberig 25–30 °C), azonban rossz fényellátottságnál a heterocitás (N₂-kötő) fajok hátrányba kerülhettek a nem-kötő cianobaktériumokkal szemben (ZEVENBOOM és MUR 1980). 2011-ben a cianobaktériumok relatív mennyisége augusztus-szeptember hónapokban a KB_2 és KB_4 helyeken 60–70% között változott, azonban az összbiomassza nagysága jelentősen elmaradt a 2009-ben és 2010-ben tapasztaltakhoz képest (41–66 mg/l). Az ekkor mért N₂-kötési maximumok, a biomasszával arányosan, a 2009 ugyanazon időpontjában mért maximumok felét-harmadát érték el (Függelék 4. táblázat). Az első mintavételi helyen a nitrogénkötők nem voltak kimutathatók a biomasszában és a nem-kötő cianobaktériumok relatív mennyisége is 2% alatt maradt. Itt a nyári viharok hatása mellett a Zala folyása is befolyásolta a fényviszonyokat, ezzel a fitoplankton mennyiségét és összetételét. A cianobaktériumok általi N₂-kötés ennek megfelelően alakult; a fitoplankton nyári nitrogénellátásához való hozzájárulása csekély mértékű volt. A KB_2 és KB_4 mintavételi helyeken 2010-ben és 2011-ben hasonló

nagyságrendű volt ugyanazon időszakban az egységnyi víztérfogatra vonatkoztatott N_2 -kötés intenzitása, azonban jelentősen elmaradt 2011-ben a naponta megkötött nitrogén mennyisége a 2010 és 2009 biomassza-csúcs idején mértektől.

2009–2011-ben mértük a Balaton egyes medencéiben a fitoplankton légköri N_2 -kötését és becsültük hozzájárulását a fitoplankton nitrogénellátásához, összevetve eredményeinket ugyanazon időszak kis-balatoni nitrogénkötésével. A Zalával érkező, tehát a Kis-Balatonból elfolyó víz valamennyi kémiai tulajdonságában jelentős különbséget mutatott a Keszthelyi-medencéhez képest. Az α -kl koncentrációja ($\sim 2 \text{ mg/m}^3$) töredéke volt a Keszthelyi-medencében mérteknek ($20\text{--}33 \text{ mg/m}^3$), azonban az oldott tápanyag koncentrációk, a nitrát és a karbamid kivételével, a Zala befolyó vízében nagyságrendekkel nagyobbak voltak (Függelék 10. táblázat). A Keszthelyi-medencében a legnagyobb ORP koncentrációt (a vizsgálati idő alatt) október közepén mértük, mely akkor sem haladta meg a $10 \text{ }\mu\text{g/l}$ értéket és a nyári hónapokban is csupán $3,5\text{--}6,5 \text{ }\mu\text{g/l}$ között változott (Függelék 11. táblázat). Az ortofoszfát meghatározására általánosan az ammónium-molibdenátos módszert alkalmazzák, melyről RIEGLER (1966) jelzett ortofoszfát kísérletei során kimutatta, hogy annak koncentrációja a mértnél jóval kisebb kell, hogy legyen a mikrobiális foszfát felvételi sebességek alapján. Az általa meghatározott foszfát (a Riegler-foszfát) kis töménység esetén egy nagyságrenddel alacsonyabb lehet, mint az ORP, melynek felülbecslését a szerves foszfor savas közegben történő hidrolízise okozhatja. Továbbá a vízminta szűrésekor sérülhetnek egyes alga sejtek, melyekből a foszfor kifolyása során további felülbecsléssel kell számolni. HERODEK és munkatársai (2006) ennek elkerülésére vezették be az ún. dializációs módszert. Vizsgálataink alapján a Keszthelyi-medencében 2009-ben mérhető $PO_4\text{-P}$ biztosan a SAS (1989) által meghatározott küszöb érték ($10 \text{ }\mu\text{g/l}$) alatt volt.

A Balatonban az elsődleges termelést általában inkább a foszfor elérhetősége limitálja (ISTVÁNOVICS és HERODEK 1995), mint a nitrogén.

Az összes oldott nitrogén- és foszforforma hányadosa 2009-ben (TON/TOP) a Zala és a Balaton vízében is rendkívül alacsony volt és a Keszthelyi-medencében csupán egy esetben haladta meg az algákban általános Redfield-féle (5,6) tömegarányt. Ez az alacsony N:P tömegarány kedvezett a N₂-kötő cianobaktériumok tömegprodukciónak, augusztusban a fitoplankton 40–50%-át is elérték. Ekkor a fitoplankton egységnyi víztérfogatra vonatkoztatott N₂-kötése bár töredéke volt a Kis-Balaton egyes mintavételi helyein mért értékeknek, *a*-kl-ra vonatkoztatva (6. ábra) helyenként többszörösen meghaladta azokét. Mivel a Keszthelyi-medence cianobaktériumok- (2000–2500 µg/l) és összbiomasszája (< 6000 µg/l) általában (egy Kazettai és egy KB_1 helyi nyári időpontot leszámítva ~ 1,2 mg/l) töredéke volt a Kis-Balaton bármely, általunk vizsgált mintavételi helyén számolt értékeknek (16–135 mg/l; 15–160 mg/l), ez a nagy N₂-kötési intenzitás is a nyugati medence továbbra is nyári oldott nitrogénhiányos állapotára enged következtetni. Nyáron, a hirtelen megnövő algapopuláció fenntartásához a külső terhelésből származó, valamint az újratermelődt nitrogénforrás már nem elegendő (PRÉSING et al. 2003), melynek köszönhető az *a*-kl-ra vonatkoztatott intenzív N₂-kötési aktivitás is. A N₂-kötés hozzájárulása az algák nitrogénigényének ellátásához a becsült elsődleges termelés alapján, 2009 augusztusában megközelítette a Kis-Balaton második mintavételi helyén, augusztus elején, a legnagyobb biomassza idején tapasztaltakat és minden esetben meghaladta ugyanazon időpontokban valamennyi Kis-Balaton mintavételi helyen becsült értékeket. A Keszthelyi-medencében kialakult biomassza-csúcs idején a N₂-kötés 20%-kal is hozzájárulhatott az algák nitrogénigényének ellátásához, mely eredmény jól egybevág a korábbi vizsgálatokkal (PRÉSING et al. 2003) és mely a hőmérséklet csökkenésével, a fitoplankton csúcs összeomlásával párhuzamosan lecsökkent

ősszel. A Keszthelyi-medencébe a vizsgált 1,5 hónapban a nitrogénkötés mintegy 33 tonna külső nitrogén bejutását eredményezte, mely 2,5-szerese a Zala ugyanazon időszakban szállított összes nitrogén terhelésének és tizede az egész évben bevitt nitrogén mennyiségének.

A Balaton egyes medencéiben 2011-ben a korábbi éveknek megfelelő (PRÉSING et al. 2008) tendenciát tapasztaltunk a fitoplankton biomassza és légköri N_2 -kötés intenzitásának alakulásában. A nyugatról kelet felé csökkenő trofikus gradiens továbbra is megfigyelhető a medencék között, a különbségek azonban jelentősen csökkentek, mely a tó oligotrofizálódásának egyértelmű jele lehet. 2010-ben a két nyugati és a két keleti medence között számottevő különbséget nem tapasztaltunk az egyes vízkémiai változóknál (Függelék 11. táblázat). Az oldott nitrogén- és foszforformák hányadosa 3,1–10,7 között változott, alacsonyabb értékekkel a nyugati és magasabb arányokkal a keleti medencékben. A Redfield-arányból, valamint a TON/TOP alapján történő tápanyag-limitáltság megállapításából kiindulva, a nyugati medencék a nyári algabiomassza-csúcs idején viszonylag nitrogénhiányosnak tekinthetők, míg a keleti medencék inkább mutatják a tó ezen részének P-hiányát, mindamelllett, hogy a mért oldott nitrogén és foszfor koncentrációk egész nyáron nagyon alacsonyak voltak. Ennek megfelelően a legnagyobb N_2 -kötési sebességeket a nyugati, míg a legkisebbeket a keleti medencékben mértük (Függelék 4. táblázat), melyek között ötszörös különbségek is előfordultak. A Szigligeti-medence fitoplankton biomasszája (Függelék 6. táblázat) 2010-ben 25%-kal nagyobb volt, mint a Keszthelyi-medencében, azonban ez a különbség nem mutatkozott meg a két medence N_2 -kötési intenzitásában.

2011-ben júliusig valamennyi medence TON/TOP aránya a Redfield-féle tömegarány fölött volt, majd a helyenként megháromszorozódó biomasszának köszönhetően a hozzáférhető nitrogén- és foszforformák koncentrációja a korábbi érték felére csökkent. Ezután valamennyi medence a TON/TOP arány

(és nitrogén környezeti koncentrációk) alapján nitrogénhiányosnak volt tekinthető, melyben a Szemesi-medence valamennyi kémiai tulajdonsága és trofitása is inkább már a két nyugati medencéhez hasonlított jobban, mint a Siófokihoz (Függelék 11., 12. táblázat). Ekkor a fitoplankton biomasszájában az egyes medencék között jelentős különbségek mutatkoztak, mely a korábbi év maximumának többszörösét tették ki (Függelék 6., 7. táblázat). Mind a TON/TOP arányokban, mind a biomassza nagyságában és faji összetételében bekövetkező változások jól megmutatkoztak a fitoplankton N₂-kötési aktivitásában; 2010 és 2011 között medencénként különböző mértékű, ám valamennyi helyen jelentős növekedést tapasztaltunk (Függelék 4. táblázat).

Az egyes nitrogénformák N₂-kötés intenzitására kifejtett hatása a tápanyag preferencia és hasznosításuk energia igényétől függően eltérő lehet. A Balatonban az oldott N-formák sem külön-külön, sem együttesen egyik vizsgált évben sem fejtettek ki csökkentő hatást a N₂-kötés intenzitására (2009–2011). Melynek oka, hogy a nyári fitoplankton biomassza-csúcs idején, az összes oldott nitrogénformák (NH₄ + NO₃ + karbamid) együttes koncentrációja egyik évben sem haladta meg a 35 µg/l-t. Sas (1989) alapján, és az eredmények tükrében, inkább N-limitált állapotról beszélhetünk, semmint N₂-kötés intenzitására kifejtett csökkentő hatásról.

5.2. A fitoplankton fikocianin-tartalma

5.2.1. A fikocianin-tartalom fajfüggése

Azonos laboratóriumi körülmények között (fényintenzitás, tápanyag-ellátottság és hőmérséklet) fenntartott fonalas, N₂-kötő cianobaktérium fajokkal (*C. raciborskii*, *A. spiroides*, *Aph. flos-aquae* és *Aph. issatschenkoi* 12. ábra) végzett kísérleteink során megfigyeltük, hogy az egyes fajok pigment-összetétele, fikocianin/a-kl aránya különböző, mely részben magyarázható egy adott fajra jellemző egyedi, specifikus tulajdonsággal (MORENO et al. 1995), részben az

egyres sejtek különböző növekedési állapotával (FAY et al. 1964). Hasonló eredményre jutottak *Spirulina platensis* és *S. maxima* fajokkal végzett tápanyag-hozzáadásos kísérletek során (ABD EL-BAKY 2003); a *S. platensis* általában nagyobb mennyiségű fikocianin termelésére volt képes, mint a hasonló körülmények között fenntartott *S. maxima* (12,89–9,94%). Ugyanazon tápoldaton fenntartott *S. platensis* és *S. platensis* var *lonar* tenyészetek fikocianin termelése egymáshoz képest megközelítően 10% eltérést is mutathat (MURUGAN et al. 2012). A sejtek a különböző növekedési (lag-, és exponenciális növekedési) fázisokban nem csak különböző nagyságúak és formájúak lehetnek (kerek, poligonális), de a bennük lejátszódó bio- és fotokémiai folyamatok intenzitása, úgy, mint a fotoszintézis, légköri nitrogénkötés vagy a fotoszintetikus pigment-szintézis is különböző. Ez utóbbinak megfelelően színük is változatos lehet. Tekintve, hogy az azonos szaporodási fázisban ugyanazon körülmények között tenyésztett, fonalas cianobaktérium törzsek között 4–5-szörös pigment arány különbséget is megfigyeltünk, jól alátámaszthatják az egyes fajok ugyanazon környezeti tényezőkre adott különböző válaszai, indikálva az eltérő tápanyag és fényintenzitás preferenciáikat.

5.2.2. Természetes és mesterséges vizek fitoplanktonjának fikocianin-tartalma

A Balaton felszíni vizéből, a 35 mintavételi helyről származó vízmintából mértük a fitoplankton fikocianin koncentrációját és vetettük össze a cianobaktériumok biomaszájával. A viszonylag alacsony összbiomassza (859–8794 $\mu\text{g/l}$), valamint a pigment koncentrációját befolyásoló számos környezeti tényező (fajfüggés, tápanyag-ellátottság, fény intenzitása, spektrális összetétele) ellenére is, a két változó között szoros összefüggést kaptunk ($R^2 = 0,8022$). A tóra jellemző nyugat-keleti irányú csökkenő trofikus gradiensnek (mely elsősorban a két tórész eltérő biomasza maximumaiban figyelhető meg)

megfelelően alakult a kinyerhető fikocianin mennyisége. Továbbá ebben a sekély és könnyen felkeveredő rendszerben is sikerült kimutatni a fikocianin mennyiségének növekedését a vízmélységgel párhuzamosan. Ez az eltérés a két nyugati medencében (ahol háromszoros különbség volt a felszíni és a „mélységi” fitoplankton fikocianin koncentrációja között) és a hossz-szelvény mentén kifejezettebb volt, mint a keletiekben és a parti övben. Köszönhetően a part közeli alacsony alga biomasszájának ($< 2000 \mu\text{g/l}$). A fotoszintetikus pigmentek mennyiségében megfigyelt csökkenés növekvő fényintenzitás mellett jól egybevág más cianobaktériumokról készült tanulmányokkal (KONOPKA 1980; LIERE és WALSBY 1982). Ez a pigment csökkenés magyarázható a fotoszintetikus rendszer nagyobb fényintenzitáson való jobb működésével, amikor kevesebb pigment szükséges ugyanazon intenzitású fotoszintézis és maximális sejtosztódás fenntartásához (BELL és FU 2005), illetve a fénystressz ellen való védekezésnek.

A Keszthelyi- és a Siófoki-medencében a beeső fény spektrális összetétele a vízmélységgel különböző képen változik. A víz átlátszóságát az élő és élettelen lebegő anyagok, valamint a színes oldott szerves anyagok is jelentősen befolyásolhatják. Ezen víz-átlátszóságot csökkentő tényezők a beeső sugárzás különböző (általában alacsonyabb) hullámhosszúságú tartományát abszorbeálják, így a fény extinkció (K_d) növekedése a fény spektrális összetételének változásával is jár („vörös eltolódás”) (VÖRÖS et al. 1998). Mind a fényintenzitásához, mind annak spektrális összetételének változásához való alkalmazkodás megmutatkozik az algák pigment-összetételében, relatív mennyiségükben. Ezen összefüggést a piko mérettartományban lévő algák esetében egyértelműen kimutatták (VÖRÖS et al. 1998): a Keszthelyi-medencében a fikocianin-tartalmú (a vörös tartományban abszorbeálnak erősebben), míg a Siófoki-medencében a fikoeritrin-tartalmú (a kék és a zöld tartományban abszorbeálnak erősebben) pikocianobaktériumok dominálnak.

A kinyert fikocianin és fikoeritrin mennyiségekből hasonló eredményekre jutottunk. Az egységnyi *a*-kl-ra vonatkoztatott fikocianin-tartalom ($fc/a\text{-kl}$) a Keszthelyi-medencében többszörösen meghaladta a Siófoki-medencében mért értékeket, míg ugyanezen minták relatív fikoeritrin-tartalmában ($fe/a\text{-kl}$) alig különböztek az egyes medencék. A fikoeritrin/fiocianin arány 0,24–1,5 között változott a Keszthelyi-medencében (átlag: 0,68), míg 0,35–2,8 között (átlag: 1,24) a Siófoki-medencében, mely eredmények jól egybevágnek a korábbi tanulmányokkal, melyek szerint a keleti medencében a fikoeritrin a jellemző cianobakteriális pigment, míg a fikocianin a nyugati medencében. A kromatikus adaptáció megállapítása azonban nagyon nehéz természetes minták esetén, a korábban is említett fajspecifikus tulajdonságok és a változó környezeti tényezők befolyásoló hatása miatt.

A fikocianin szezonális változásának vizsgálata során a Balatonban és a Kis-Balatonban a fitoplankton fikocianin koncentrációjának változása jól követte a fitoplankton biomaszájában bekövetkező mennyiségi és összetételbeli változásokat (15., 18. ábra; Függelék 7., 8. táblázat). Lévén, az egybarázdás moszatok is rendelkeznek a fikocianin szintézis képességével és a tavaszi alga-csúcs meghatározó képviselői, mennyiségüket nem szabad figyelmen kívül hagyni. Ez jól megfigyelhető a fikocianin koncentráció és a biomsza közötti összefüggésekben (16., 19. ábra) is. Jelentőségét ennek a Kis-Balaton esetében láthatjuk, ahol nem csupán a tavaszi alga-csúcs idején voltak dominánsak az egybarázdás moszatok, hanem 2011-ben elsősorban a negyedik mintavételi helyen, nyáron is (51%). Ez a fikocianin koncentrációja alapján történő cianobaktérium biomsza becslése során nem elhanyagolható, még akkor sem, ha figyelembe vesszük a cianobaktériumok biomsza-csúcsát, amely a nyári-kora őszi hónapokra (július-szeptember) korlátozódik (18. ábra).

A Balatonban az oldott nitrogénformák fikocianin mennyiségére gyakorolt hatása nem figyelhető meg, melynek oka, hogy a tavaszi alga-csúcsot követően

koncentrációjuk nagyon alacsony ($< 35 \mu\text{g/l}$). Ez a hatás a Kis-Balaton tározóiban (2011-ben) sem volt megfigyelhető a Balatonhoz képest helyenként nagyságrenddel nagyobb oldott nitrogén koncentrációk ellenére sem. Az oldott nitrogénformák hatása a fikocianin koncentrációjára közvetetten, elsősorban a biomassza faji összetételének változásában, a N_2 -kötő cianobaktériumok elszaporodásával és N_2 -kötési intenzitásuk változása által válhatna megfigyelhetővé, melyet azonban számtalan környezeti tényező is befolyásol.

A fitoplankton légköri N_2 -kötését és fikocianin szintézisét egyaránt befolyásoló környezeti tényezők az egyes vízi ökoszisztémákban különböző képen változnak és hatnak. A fénygátlás eléréséig, növekvő fényintenzitással általában nő a N_2 -kötési aktivitás (FAY 1970; CARR és WHITTON 1982; LEVINE és LEWIS 1987). Nagy fényintenzitáson a fotoszintetikus pigmentek szintézise alulszabályozott (GROSSMAN et al. 1993), részben hogy védjék magukat a fotoxidáció okozta károsodással szemben, részben mert nagyobb fényintenzitáson kevesebb pigment szükséges ugyanazon intenzitású fotoszintézis és maximális sejtosztódás fenntartásához (BELL és FU 2005). Mélyebb vízrétegekben az árnyékolás okozta alacsonyabb fényintenzitáson, ugyanolyan intenzív fotoszintézis fenntartásához a kisegítő pigmentek intenzívebb szintézisére, mennyiségük növelésére is szükség van, azonban a mélység növekedésével, a fényintenzitás csökkenésével csökken a N_2 -kötési aktivitás is. Hasonlóképpen, a tápanyagellátás is ellentétes irányban befolyásolja a fikocianin szintézis és a N_2 -kötés folyamatát; míg magas oldott nitrogén (elsősorban $\text{NH}_4\text{-N}$) koncentráció képes visszaszorítani a N_2 -kötést (KENESI et al. 2009; HORVÁTH et al. 2013b), illetve csökkenteni annak intenzitását, addig a fikocianin koncentrációjára „pozitívan” hat. Mivel a fikobiliszóma jelentős nitrogénforrásnak számít, aminosav raktározó képessége révén (GROSSMANN et al. 1993), jó nitrogénellátás mellett növelik a sejtek fikocianin-tartalmukat. Nitrogénéhezés során elsődleges N-raktárnak számít (GROSSMANN et al. 1993),

melyet a fajok rövid időn belül képesek teljes mértékben, de reverzibilisen leépíteni, majd a hozzáférhető nitrogén mennyiségének függvényében ugyanolyan gyorsan visszaépíteni. A hozzáférhető foszfor, illetve vas mennyisége közvetlenül hat a N_2 -kötésre, míg a fikocianin szintézisére közvetetten, csupán együttes nitrogénhiány mellett és csak a sejt osztódásának arányához képest csökken a fikobiliszóma bioszintézise (BRYANT 1986). Mindezt tovább bonyolítja, hogy a cianobaktériumok képesek a lebegőképességük szabályozására (REYNOLDS 1987), így tudják szabályozni a megfelelő vízrétegben való jelenlétüket, ahol mind a fény-, mind a tápanyagellátás a maximális növekedésüknek optimális körülményeket biztosítja.

Statisztikai modell alkalmazásával megállapítottuk, hogy a fikocianin és a N_2 -kötési adataink között exponenciális függvénnyel leírható kapcsolat van, melyben a fikocianin variabilitása a N_2 -kötésben bekövetkező változásokat 57,8%-ban magyarázza. Az előzetes modellszelekció során nem bizonyult szignifikáns magyarázó tényezőnek sem az oldott nitrogénformák, sem az ORP koncentrációjának hatása. Figyelembe kell venni, hogy mindkét tápanyag koncentrációja a tóban nagyon alacsony és kis koncentráció tartományban változik, továbbá az oldott nitrogénformák koncentrációja a Balatonban messze nem éri el azt a koncentráció tartományt, melyben gátolnák a N_2 -kötést (sőt inkább limitálhatják az elsődleges termelést). Másrészt, elsősorban az időjárásnak köszönhetően a Kis-Balatonban nem alakulhattak ki hosszan tartó szélcsendes periódusok (2011-ben), melyek 2009-hez hasonló nagy cianobaktérium biomassza kialakulását és intenzív N_2 -kötést tettek volna lehetővé.

A modell, mely a mérési tartományunkon belül leírja a fikocianin koncentrációja és a N_2 -kötési sebességek közötti összefüggést, a számtalan befolyásoló tényező ellenére is viszonylag szoros összefüggéssel, az első és

ezidáig egyetlen ilyen próbálkozás. Eredménye jó alapul szolgálhat a fikocianin koncentráció alapján történő N₂-kötés becslésére, annak akár távérzékelési módszerrel történő megállapításban is. Ezzel további fontos lépést sikerült tenni a repülőgépes és űrszondás távérzékelésen alapuló ökológiai vízminősítés (RIDDICK et al., benyújtva) fejlesztésében.

5.3. Fikocianin alapján történő cianobaktérium biomassza becslés

Az *a*-kl koncentrációt általánosan használják a fitoplankton biomassza nagyságának becslésére (VÖRÖS és PADISÁK 1991). A szignifikáns, pozitív összefüggés ($r = 0,68-0,92$), melyet a fitoplankton biomasszája és *a*-kl koncentrációja között találtak, két természetes (Balaton, Fertő-tó) és két mesterséges tó 388 mérési adatain alapul. A korreláció annak ellenére szignifikáns, hogy az alga *a*-kl tartalmát mind belső mind külső (környezeti) tényezők befolyásolják. Tápanyaghiány csökkenti (ANTIA et al. 1963; HUNTER és LAWS 1981), fénylimitáció növeli (HUNTER és LAWS 1981) az alga *a*-kl-tartalmát, míg optimális fény- és tápanyagellátás mellett a sejtek kora befolyásolja a relatív *a*-kl-tartalmat (MESSER és BEN SHAUL 1972). Vizsgálati területenként és időszakonként az algák relatív *a*-kl-tartalma (átlag: 0,26–0,42%), valamint az *a*-kl és összbiomassza közötti korreláció ($r = 0,68-0,92$) nagyon eltérő lehet (VÖRÖS és PADISÁK 1991).

Hasonló általános összefüggést kerestünk a fikocianin koncentrációja és a cianobaktérium biomassza között. Vizsgálataink során eltérő trofitással jellemezhető sekély tavak fitoplanktonjának fikocianin koncentrációját és a cianobaktériumok biomasszáját vetettük össze (16., 19. és 21. ábra). Ezek a tavak, tározók mind méretükben, jellegükben, mind gazdasági hasznosításukban, kezelésükben nagyon különböznek egymástól (ivóvíz bázis, rekreációs terület, halastó, vízvédelmi rendszer). Ennek megfelelően tápanyag-ellátottságukban, biomassza nagyságukban és faji összetételükben is jelentős különbségek

mutatkoznak. A legkisebb összbiomasszát a Siófoki-medencében 2011 júniusában (485 µg/l), míg a legnagyobbat a Kis-Balaton, Ingói-berekben (KB_4) 2012 augusztusában (215 mg/l) mértük. A cianobaktériumok relatív mennyisége is széles skálán (0–95%) változott és az egybarázdás moszatok is helyenként (2011-ben KB_4) jelentős nyári biomasszát (30–71%) alkottak.

Az egyes vízterekre kapott fikocianin koncentráció és cianobaktérium biomassa közötti korrelációk ($R^2 = 0,4168–0,8431$) az *a*-kl és az összbiomassa (17., 20. és 23. ábra) közötti szignifikáns összefüggések ($R^2 = 0,4483–0,8658$) szorosságához hasonlóan bizonyultak. Ezek az összefüggések jó alapot szolgáltathatnak a cianobaktérium biomassa fikocianin koncentráció alapján történő becsléséhez különböző, vagy akár szélesebb biomassa tartományban is (mintegy 80%-os pontossággal).

6. Új tudományos eredmények

1. ^{15}N módszerrel meghatároztam a Kis-Balaton egyes tározóiban és a Keszthelyi-medencében a fitoplankton légköri N_2 -kötését, melynek során megállapítottam, hogy a N_2 -kötés a Kis-Balaton fitoplanktonjának nitrogénellátásában jelentős szerepet játszott; hozzájárulásának mértéke a nyári biomassza-csúcs idején megközelítette a 30%-ot. Terepi kísérletekben először sikerült kimutatni az oldott N-formák N_2 -kötés intenzitására kifejtett csökkentő hatását, mely az $\text{NH}_4\text{-N}$ esetében viszonylag szoros negatív kapcsolatnak ($R^2 = 0,7177$) bizonyult, míg a $\text{NO}_3\text{-N}$ esetében csak kisebb mértékben érvényesült ($R^2 = 0,4234$).
2. A Keszthelyi-medencében 2009–2011-ben a biomassza-csúcs idején mért α -kl-ra vonatkoztatott N_2 -kötési sebességek, amelyek többszörösen meghaladták a Kis-Balaton egyes mintavételi helyein, ugyanazon időben mért N_2 -kötést, továbbra is a medence nyári fitoplanktonjának viszonylagos nitrogénhiányáról tanúskodnak.
3. Kidolgoztam a fikocianin koncentrációjának meghatározására egy gyors és könnyen reprodukálható kémiai módszert, amely az eddig használatos eljárásoknál érzékenyebbnek és megbízhatóbbnak bizonyult. A kidolgozott módszerrel elsőként határoztam meg a Balaton, Kis-Balaton (továbbá a Pákozdi- és Zámolyi-tározó, valamint a Balaton déli vízgyűjtőjén található 4 halastó) fitoplanktonjának fikocianin tartalmát, melynek során kimutattam a trofikus gradiens mentén (Kis-Balaton, Balaton), valamint a vízmélységgel való növekedését, továbbá a víz alatti fény spektrális összetételének megfelelő változását.
4. Elsőként határoztam meg négy, a Balatonban és a Kis-Balatonban is általános kozmopolita cianobaktérium faj (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanizomenon issatschenkoi*, *Anabaena spiroides*, *Cylindrospermopsis*

raciborskii) fikocianin-tartalmát, rámutatva a jelentős fajspecifikus különbségekre.

5. Statisztikai modellel meghatároztam a Balaton és Kis-Balaton rendszerben a fitoplankton fikocianin koncentrációja és N₂-kötése közötti kapcsolatot, mely exponenciális függvényvel írható le, és a fikocianin koncentrációjában mért változások a N₂-kötés intenzitásában bekövetkező változások 57,8%-át magyarázza. Ez idáig ez az első próbálkozás, a N₂-kötés nagyságának fikocianin alapú becslésére.
6. A fitoplankton fikocianin koncentrációja és cianobaktériumok biomasszája közötti szignifikáns összefüggések ($R^2 = 0,4168-0,8431$, $p < 0,001$) jó alapot szolgáltathatnak a cianobaktérium biomassza fikocianin koncentráció alapján történő becsléséhez, széles biomassza tartományban (0,86–215 mg/l) való alkalmazására is.

7. Összefoglalás

Munkám során a Balaton és a Kis-Balaton fitoplanktonjának légköri N_2 -kötését határoztuk meg ^{15}N módszer alkalmazásával. Vizsgáltuk területi és szezonális változását, intenzitását elsődlegesen befolyásoló környezeti tényezőket, valamint a fitoplankton nitrogénellátáshoz való hozzájárulását.

Vizsgálataink során, a terület heterogenitása, mely adódhat többek közt az egyes tározók, medencék különböző méretéből, tápanyag-ellátottságából, a fitoplankton nagyságából és faji összetételéből, jól megmutatkozott a cianobakteriális N_2 -kötési aktivitásban, jelentős szerepet játszott annak intenzitásának változásában. 2009-ben kimutattuk a Kis-Balatonban az oldott nitrogénformák -elsősorban az ammónium és a nitrát- N_2 -kötés sebességére kifejtett csökkentő hatását. Méréseink szerint a nyári algabiomassza-csúcs idején, területenként eltérő mértékben, de akár háromszorosan is meghaladta a cianobakteriális N_2 -kötés az egyéb forrásból származó külső nitrogénterhelés mértékét és a fitoplankton nitrogénellátásához is nagymértékben hozzájárult (~30%). Eredményeink megerősítik a korábbi megfigyeléseket, mely szerint ebben a sekély, könnyen felkeveredő, turbid rendszerben (KBVR), amelyhez az algák tömeges elszaporodásuk során, önárnyékolásuk révén is jelentősen hozzájárultak, az elsődleges termelést leginkább befolyásoló tényező továbbra is a fény. Ugyanakkor a Balaton elsődleges termelését a hozzáférhető tápanyag mennyisége szabályozza inkább, mely az év nagy részében ugyan P-limitált, de a nyári biomassza-csúcs idejekor, elsősorban a nyugati medencékben előfordulhatnak nitrogénhiányos periódusok is. 2009-ben a Keszthelyi-medencében az algák nitrogénellátásuk mintegy 25%-át fedezték a cianobaktériumok kötése által a rendszerbe vitt nitrogénből, amely a Zalával ugyanazon időszakban érkező víz oldott nitrogén mennyiségének közel háromszorosát tette ki.

A N₂-kötés területi változásán túl, az egyes évek között is számottevő különbség mutatkozott az ugyanazon mintavételi helyen és időben mért sebességekben. 2009-ről 2011-re a Kis-Balatonban jelentősen megváltozott az algabiomassza nagysága és faji összetétele, mely jól nyomon követhető volt a N₂-kötési sebességek változásában is. Bár a tápanyagarányok és koncentrációk nem változtak lényegesen, a biomassza faji összetétele átalakult, melynek köszönhetően töredékére, helyenként (KB_1) nullára csökkent a megkötött nitrogén mennyisége. A Balatonban 2010-ben még nagyságrendnyi különbség mutatkozott a két nyugati és a két keleti medence N₂-kötési sebessége között, mely különbség 2011-re némiképp megváltozott; a Szemesi-medence valamennyi kémiai mutatójában már inkább a Keszthelyi- és a Szigligeti-medencéhez hasonlított jobban, mint a Siófoki-medencéhez.

A fikocianin meghatározására kidolgozott extrakciós módszerrel meghatároztuk a Balaton, a Kis-Balaton, valamint néhány tározó és halastó (a Pátkai-, a Zámolyi- és a Marcali-tározók, valamint a Lellei- és a Fonyódi-halastavak) fitoplanktonjának fikocianin-tartalmát, területi- és szezonális változását, továbbá laboratóriumban (azonos körülmények között) fenntartott tiszta tenyészetek fikocianin-tartalmának fajonkénti változását. Kimutattuk a fitoplankton fikocianin koncentrációjának trofikus gradiens mentén (Kis-Balaton, Balaton) nyugat-kelet irányú csökkenését, valamint vízmélységgel való növekedését, mely jól követte a biomasszában bekövetkező faji változásokat. Ez a fikocianin koncentráció és a cianobaktériumok biomasszája közötti összefüggésben vált láthatóvá, amely évenként és területenként némi ingadozást mutatott (Balaton 2010: $R^2 = 0,8022$, 2011: $R^2 = 0,8431$; Kis-Balaton 2011: $R^2 = 0,4168$, tározók, halastavak $R^2 = 0,7101$). A Kis-Balaton esetében a vártnál gyengébb összefüggés az egybarázdás moszatok (szintén fikobiliprotein szintetizálók) nagyobb tömegben való nyári előfordulásával magyarázható. A kapcsolat erőssége ($R^2 = 0,6719$) jelentősen javult, ha az összefüggésben

figyelembe vettük az egybarázdás moszatok biomasszáját is. Nemcsak a fény intenzitásához, hanem a Balaton egyes medencéiben a különböző spektrális összetételhez való alkalmazkodást is sikerült kimutatnunk. A kinyert fikocianin és fikoeritrin mennyiségek alapján, korábbi, pikocianobaktériummal végzett vizsgálatoknak megfelelően, a keleti medencében a fikoeritrin, míg a nyugati medencékben a fikocianin bizonyult a fő cianobakteriális fotoszintetikus pigmentnek.

A statisztikai modell, mely a mérési tartományunkon belül leírja a fikocianin koncentrációja és a N₂-kötési sebességek közötti kapcsolatot, a két folyamatra sokszor ellentétesen ható, számos befolyásoló környezeti tényező ellenére is viszonylag szoros összefüggést adott. A fikocianin koncentrációjában mért változások a N₂-kötés intenzitásában bekövetkező változásokat 57,8%-ban magyarázta. Ez az első kísérlet a fikocianin koncentráció alapján történő N₂-kötés becslésére, annak akár távérzékelési módszerrel történő megállapításban is. Ezzel további fontos lépést sikerült tenni a távérzékelésen alapuló ökológiai vízminősítés fejlesztésében.

Az általunk kidolgozott fikocianin extrakciós módszer a cianobaktérium biomassza fikocianin koncentráció alapján történő becsléséhez, a különböző természetes vizekre külön-külön is ($R^2 = 0,4168-0,8431$), de akár széles biomassza tartományban is kiválóan alkalmazható ($R^2 = 0,8134$).

Summary

In this study it was determined the phytoplankton N₂ fixation using ¹⁵N-isotope technique in Lake Balaton and in the Kis-Balaton Water Protection System (KBWPS). The seasonal and regional variability of N₂-fixation, the effect of different environmental factors and the contribution of N₂-fixation to the N demand of algae were examined.

The heterogeneity of the study site (characterized by different features e.g. available nutrient content, water retention time, species composition and phytoplankton biomass), allowed us to investigate the nitrogen fixation across variable conditions. These features played significant roles in the changes of nitrogen fixing rates. In 2009 we defined the negative effect of the different soluble N forms –especially ammonium and nitrate– on the N₂-fixation in the KBWPS. In the summer algae bloom, the N₂-fixation was sometimes three times higher than the other external N source of the reservoir, depending of the investigated area, and its contribution to the N demand of algae was also significant (30%). Our results enhanced the earlier findings that in this shallow, turbid system the growing conditions of phytoplankton were limited more by light intensity than by the available nutrient concentrations or ratios thereof.

The primary production of phytoplankton in Lake Balaton is determined by the soluble nutrient, which is usually the phosphorus during the whole year. Sometimes in the summer algal bloom N deficient periods can occur, especially in the western basins of the Lake. In 2009 the contribution to the N supply of the phytoplankton sometimes reached 25%, which was more than two times higher than the total soluble nitrogen content carried by the Zala River into the Keszthely basin.

Over the regional variability of N₂-fixation, significant differences were found in the fixing rates between the years (2009–2011), measured at the same period and study site. Phytoplankton biomass and species composition of

KBWPS had changed significantly from 2009 to 2011, which were observable in the changes of the N₂-fixation rates too. However the nutrient ratios and concentrations did not change substantially, the species composition and biomass of phytoplankton had been altered and due to these the fixed amount of nitrogen decreased, at some places (KB_1) down to zero. In 2010 we measured N₂-fixing rates in the western basins of the Lake one order of magnitude higher than in the eastern ones. These differences changed for 2011; the chemical characteristics of Szemes basin were much more similar to the western basins' than to the Siófoki basin.

We worked out an extraction method for determination of phytoplankton phycocyanin (PC) content to allow the estimation of the biomass of cyanobacteria. Using this method we determined the phycocyanin concentrations of phytoplankton in Lake Balaton, KBWPS, Pátkai-, Zámolyi- and Marcali-reservoirs, furthermore in three fishponds from Balatonlelle and Fonyód. We demonstrated the seasonal and regional variation of PC-content in the Lake and KBWPS and also the species-dependent PC-content in pure cultures of four filamentous cyanobacteria. Additionally, we demonstrated the variation of phycocyanin concentration along the trophic gradient (Kis-Balaton-Lake Balaton system), and its increasing concentration with the depth of water column, which followed the variation of species composition. Good correlation was found between the phycocyanin concentration and the cyanobacteria biomass, which showed some fluctuations between years and sampling sites characterized by different trophic states (Lake Balaton 2010: $R^2 = 0.8022$; 2011: $R^2 = 0.8431$; Kis-Balaton 2011: $R^2 = 0.4168$). Less significant correlation found in KBWPS can be explained with relatively high summer abundance of *Cryptophyta* species (they can also synthesize phycobilin pigments) in the reservoirs. The correlation became much better ($R^2 = 0.6719$), when *Cryptophyta* species biomass were also taken into account. It was detected that

the pigment composition of phytoplankton adapted to different light intensities, as well as to the spectral composition of the light. Based on the extracted phycocyanin and phycoerithrin concentrations –in alignment with earlier picocyanobacterial studies– the phycoerithrin proved to be the main cyanobacterial photosynthetic pigment in the eastern basin, and the phycocyanin was in the western one.

The model, which describes the relation between the N₂-fixation rates and the phycocyanin concentrations (in the studied range) –despite the several mainly reversely acting environmental factors– gave relative good correlation. This is the first and so far the only attempt, for estimating the N₂-fixation rate on the basis of phycocyanin concentration even taking remote sensing into account. It is an important step forward to improve the ecological water quality assessment based on remote sensing.

The phycocyanin-based cyanobacterial biomass estimation with the newly developed method of phycocyanin extraction has been proved well applicable for use in different waters ($R^2 = 0.4168\text{--}0.8431$) and in a wide biomass range ($R^2 = 0.8134$).

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm szépen témavezetőmnek *Prof. Dr. Dévai Györgynek* munkám során nyújtott segítségét és hogy precíz odafigyeléssel gondoskodott a doktori eljárás gördülékennyé tételéről; *Dr. Présing Mátásnak*, aki töretlen bizalommal és türelemmel segítette munkámat, tanulmányaimat, hasznos szakmai tanácsokkal látott el, és akire bátran számíthattam legyen szó szakmai vagy magánéletbeli támogatásról.

Köszönöm *Kovács Attila* szakmai és lelki támogatását, a néha órákon át tartó beszélgetéseinket, melyek időről-időre új erőt adtak.

Laboratóriumi munkám során nyújtott segítségükért és nélkülözhetetlen munkájukért, biztatásukért hálás köszönettel tartozom *Horváth Teréziának* és *Kozma Erikának*. A nyári „kampányok” idején, a minták gyűjtésében és feldolgozásban *Zsigmond Eszter* és *Rádóczy Piroska* nyújtottak nagy segítséget. A statisztikai elemzésért *Sály Pétert* illeti köszönet.

A kis-balatoni mintavételi területek kijelölése során, a szakmai tanácsokért, valamint a fitoplankton minták faji összetételének és biomasszájának meghatározásában nyújtott segítségével *Mátyás Kálmánt* és *Süle Györgyöt* illeti köszönet. Köszönöm a tározón való mintavételek során nyújtott segítségüket *Thuray Norbertnek* és *Szalai Szabolcsnak*. A balatoni és a déli befolyókon létesített halas tavi gyűjtések során *Dobos Gézának* és *Németh Balázsnak*, a fitoplankton minták biomassza számolásáért, faji összetételének meghatározásáért *Dr. Vörös Lajosnak* szeretnék köszönetet mondani. A Zámolyi- és Pákozdi-tározói mintagyűjtésekért és a fitoplankton minták feldolgozásáért *Kóbor Istvánnak* és *Takács Erzsébetnek* tartozom köszönettel.

Hálásan köszönöm családomnak és a Tóth családnak, a feltétel nélküli biztatást és támogatást, melyek nélkülözhetetlenek voltak e dolgozat létrejöttéhez. Biztatásáért, türelméért és támogatásáért külön köszönet illeti *Németh Balázst*, aki a hónapokon át tartó hajnali kelésektől a késő estig tartó éjszakázásokig mindvégig kitartó társam volt.

Jelen munka a KTIA–OTKA CNK–80140, a NERC-ARSF & NERC FSF (EU10/03) és a TÁMOP-4.2.2. A-11/1/KONV-2012-0038 számú pályázatok támogatásával valósult meg.

Irodalomjegyzék

- Abd El-Baky, H.H. 2003: Over Production of Phycocyanin Pigment in Blue Green Alga *Spirulina* sp. and its Inhibitory Effect on Growth of Ehrlich Ascites Carcinoma Cells. – *Journal of Medical Sciences* 3/4: 314–324.
- Adams, D. G. – Duggan, P. S. 1999: Tansley Review 107. Heterocyst and akinete differentiation in cyanobacteria. – *New Phytologist* 144: 3–33.
- Allen, M.M. – Smith, A.J. 1969: Nitrogen chlorosis in blue–green algae. – *Archives of Microbiology* 69: 114–120.
- Antia, N.J. – McAllister, C.D. – Parsons, T.R. – Stephans, K. – Strickland, J.D.H. 1963: Further measurements of primary production using large volume plastic sphere. – *Limnology and Oceanography* 8: 166–183.
- Bell, P.R.F. – Fu, F.X. 2005: Effect of light on growth, pigmentation and N₂-fixation cultured *Trichodesmium* sp. from the Great Barrier Reef lagoon. – *Hydrobiologia* 543: 25–35.
- Bennett, A. – Bogorad, L. 1973: Complementary chromatic adaptation in a filamentous blue–green alga. – *Journal of Cell Biology* 58: 419–435.
- Berg, K. – Skulberg, O.M. – Skulberg, R. – Underdal, B. – Willen, T. 1986: Observations of toxic blue-green algae (Cyanobacteria) in some Scandinavian lakes. – *ACTA Veterinaria Scandinavica* 27: 440–452.
- Briand, J.F. – Leboulanger, Ch. – Humbert, J.F. – Bernard, C. – Dufour, P. 2004: *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanobacteria) invasion at mid–latitudes: Selection, wide physiological tolerance, or global warming? – *Journal of Phycology* 40: 231–238.
- Bryant, D.A. 1986: The cyanobacterial photosynthetic apparatus: Comparisons to those of higher plants and photosynthetic bacteria. – *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Sciences* 214: 423–500.
- Bryant, D.A. 1994: The molecular biology of cyanobacteria. – Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands 641–675.
- Bulgakov, N.G. – Levich, A.P. 1999: The nitrogen:phosphorus ratio as a factor regulating phytoplankton community structure. – *Archive für Hydrobiologie* 146: 3–22.
- Burris, R.H. – Peterson, R.B. 1976: Nitrogen-fixing blue-green algae: Their hydrogen metabolism and their activity in freshwater lakes. – *Second International Symposium on Nitrogen Fixation*. Uppsala, Sweden.

- Canale, R.P. – Vogel, A.H. 1974: Effects of temperature on phytoplankton growth. – Journal of Environmental Engineering Division, A. Soc. Civil Engineers 100: 229–241.
- Carr, N.G. – Whitton, B.A. 1982: The biology of cyanobacteria. – University of California.
- Chapman, R.L. 2010: Algae: the world's most important „plants“—an introduction. Mitigation and adaptation strategies for global change 15/6. – Springer Verlag.
- Collier, J.L. – Grossman, A.R. 1992: Chlorosis induced by nutrient deprivation in *Synechococcus* sp. strain PCC 7942: not all bleaching is the same. – Journal of Bacteriology 174: 4718–4726.
- Congestri, R. – Federici, R. – Albertano, P. 2000: Evaluating biomass of Baltic filamentous cyanobacteria by image analysis. – Aquatic Microbial Ecology 22: 283–290.
- Dawes, C.J. 1998: Marine Botany. 2nd edition. John Wiley and Sons Inc., New York.
- Dilworth, M.J. 1966: Acetylene reduction by nitrogen-fixing preparations from *Clostridium pasteurianum*. – Biochimica et Biophysica Acta 127: 285–294.
- Dokulil, M.T. – Mayer, J. 1996: Population dynamics and photosynthetic rates of a *Cylindrospermopsis–Limnospira* association in a highly eutrophic urban lake, Alte Donau, Vienna, Austria. – Archiv für Hydrobiologie Supplementband 117, Algological Studies 83: 179–195.
- Dokulil, M.T. – Teubner, K. 2000: Cyanobacterial dominance in lakes. – Hydrobiologia 438: 1–12.
- Downing, J.A. – Watson, S.B. – McCauley, E. 2001: Predicting Cyanobacteria dominance in lakes. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 1905–1908.
- Eady, R.R. 1996: Structure-function relationships of alternative nitrogenases. – Chemical Reviews 96:3013–3030.
- Elliot, R.J. – Porter, A.G. 1971: A rapid cadmium reduction method for the determination of nitrate in bacon and curing brines. – Analyst 96: 522–527.
- Engelmann, T.W. 1883: Farbe und assimilation. Assimilation findet nur in den farbstoffhaltigen pflanzlichen Zellen statt. II. Näherer Zusammenhang Zwischen Lichtabsorption und Assimilation. Botan Z 41: 1–13. In Grossman, A.R. – Schaefer, M.R. – Chiang, G.G. – Collier, J.L. 1994.

- Entz G. – Sebestyén O. 1942: A Balaton élete. – Budapest, Királyi Magyar Természettudományi Társulat.
- Evans, A.M. – Gallon, J.R. – Jones, A. – Staal, M. – Stal, L.J. – Villbrandt, M. – Walton, T.J. 2000: Nitrogen fixation by Baltic cyanobacteria is adapted to the prevailing photon flux density. – *New Phytologist* 147: 285–297.
- Falkowski, P.G. – Raven, J.A. 1997: Aquatic photosynthesis. Blackwell Scientific.
- Fay, P. 1970: Photostimulation of nitrogen fixation in *Anabaena cylindryca*. – *Biochimica et Biophysica Acta* 353–353.
- Fay, P. – Kumar, H.D. – Fogg, G.E. 1964: Cellular Factors Affecting Nitrogen Fixation in the Blue-Green Alga *Chlorogloea fritschii*. – *Journal of General Microbiology* 35: 351–860.
- Flett, R.J. – Schindler, D.W. – Hamilton, R.D. – Campbell, N.E. 1980: Nitrogen fixation in Canadian Precambrian Shield Lakes. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 494–505.
- Fogg, G.E. – Wolfe, M. 1954: The nitrogen metabolism of the blue-green algae (*Myxophyceae*) In Autotrophic microorganisms (ed. Fry B.A. – Peel, J.L.) 99.
- Gales, M.E. – Julian, E.C. – Kroner, R.C. 1966: Method for quantitative determination of total phosphorus in water. – *Journal of American Water Works Association* 58: 1363–1368.
- Gallon, J.R. 1980: Nitrogen fixation by photoautotrophs. 197–238. In Rogers, L.J. – Gallon, J. R. (eds.) *Biochemistry of the algae and cyanobacteria*. Clarendon.
- Gallon, J.R. – Chaplin, A.E. 1988: Nitrogen fixation. 147–173. In Rogers, L.J. – Gallon, J. R. (eds.) *Biochemistry of the algae and cyanobacteria*. Clarendon.
- Gibson, C.E. – Fitzsimmons, A.G. 1982: Periodicity and morphology of planktonic blue-green algae in an astratified lake (Lough Neagh, Norhten Ireland). – *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 67: 459–476.
- Glazer, A.N. 1984: Phycobilisomes – A molecular complexes optimized for light energy transfer. – *Biochimica et Biophysica Acta* 768: 29-51.
- Gorzó, Gy., 1990: A Kis-Balaton-tározó nitrogénforgalmának vizsgálata. – *Vízügyi Közlemények LXXII*: 233–242.
- Graham, B.R. – Hamilton, R.D. – Campbell, N.E.R. 1980: Comparison is the nitrogen-15 uptake and acetilen reduction methods for estimating the rates of nitrogen fixation by freshwater blue-green algae. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 12: 231–235.

- Gregor, J. – Maršálek, B. 2005: A simple in vivo fluorescence method for the selective detection and quantification of freshwater cyanobacteria and eukaryotic algae. – *Acta Hydrochimica et Hydrobiologica* 33: 142–148.
- Gregor, J. – Geris, R. – Maršálek, B. – Heteša, J. – Marvan, P. 2005: In situ quantification of phytoplankton in reservoirs using a submersible spectrofluorometer. – *Hydrobiologia* 548: 141–151.
- Grossman, A.R. – Schaefer, R.M. – Chiang, G.G. – Collier, J.L. 1993: The phycobilisome, a light-harvesting complex responsive to environmental conditions. – *Microbiological Reviews* 57/3: 725–749.
- Hall, S.R. – Smith, V.H. – Lytle, D.A. – Leibold, M. A. 2005: Constraints on primary producer N:P stoichiometry along N:P supply ratio gradients. – *Ecology* 86: 1894–1904.
- Hammer, Ø. – Harper, D.A.T. – Ryan, P.D. 2001: PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. – *Palaeontologia Electronica* 4/1: 9.
- Hardy, R.W. – Holsten, R.D. – Jackson, E.K. – Burns, R.C. 1968: The acetylene-ethylene assay for N₂ fixation: Laboratory and field evaluation. – *Plant Physiology* 43: 1185–1205.
- Havens, K.E. – James, R.T. – East, T.E. – Smith, V.H. 2003: N:P ratios, light limitation, and cyanobacterial dominance in a subtropical lake impacted by non-point source nutrient pollution. – *Environmental Pollution* 122: 379–390.
- Herodek, S. 1984: The eutrophication of Lake Balaton: Measurements, modelling and management. – *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 22: 1087–1091.
- Herodek, S. – Istvánovics, V. – Jolánkai, G. – Csathó, P. – Németh, T. – Várallyay, Gy. 1995: The P cycle in the Balaton catchment—a Hungarian case study. In Theissen, H. (ed.), *Phosphorus in the Global Environment*, Scope 54. Wiley: 275–300.
- Herodek S. – Hiripi L. – Shafik H.M. – Filla A. – Leitold H. 2006: A mikrobiális plankton foszfor forgalma. In Mahunka S. – Banczerowski, J. (eds) *A Balaton kutatásának 2005. évi eredményei* 16–25.
- Herodek S. – Hiripi L. – Shafik H.M. – Filla A. – Leitold H. 2007: A mikrobiális plankton foszfor forgalma. In Mahunka S. – Banczerowski, J. (eds) *A Balaton kutatásának 2006. évi eredményei* 16–26.

- Ho, K.K. – Krogmann, D.W. 1984: Electron donors to P700 in cyanobacteria and algae: An instance of unusual genetic variability. – *Biochimica et Biophysica Acta* 766: 310–316.
- Hoek, C. van den – Mann, D.G. – Jahns, H.M. 1995: *Algae. An introduction to phycology.* – Cambridge University Press.
- Horváth, H. – Kovács, A.W. – Riddick, C. – Présing, M. 2013a: Extraction methods of phycocyanin determination in freshwater filamentous cyanobacteria and its application in a shallow lake. – *European Journal of Phycology* 48/3: 278–286.
- Horváth, H. – Mátyás, K. – Süle, Gy. – Présing, M. 2013b: Contribution of nitrogen fixation to the external nitrogen load of a water quality control reservoir (Kis-Balaton Water Protection System, Hungary). – *Hydrobiologia* 702: 255–265.
- Howarth, R.W. – Marino, R. – Lane, J. – Cole, J.J. 1988a: Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 1. Rates and importance. – *Limnology and Oceanography* 33: 669–687.
- Howarth, R.W. – Marino, R. – Cole, J.J. 1988b: Nitrogen fixation in freshwater, estuarine and marine ecosystems. 2. Biological controls. *Limnology and Oceanography* 33: 688–701.
- Huisman, J. – Hulot, F. 2005: Population dynamics of harmful cyanobacteria. Factors affecting species composition. In Huisman, J. – Matthijs, H.C.P. – Visser, P.M. (eds) – *Harmful Cyanobacteria* 143–176.
- Hunter, B.L. – Laws, E.A. 1981: ATP and chlorophyll-a as estimators of phytoplankton carbon biomass. – *Limnology and Oceanography* 26: 944–956.
- Hunter, P.D. – Tyler, A.N. – Présing, M. – Kovács, A.W. – Preston, T. 2008a: Spectral discrimination of phytoplankton colour groups: the effect of suspended particulate matter and sensor spectral resolution. – *Remote Sensing of Environment* 112: 1527–1544.
- Hunter, P.D. – Tyler, A.N. – Willby, N.J. – Gilvear, D.J. 2008b: The spatial dynamics of vertical migration by *Microcystis aeruginosa* in a eutrophic shallow lake: a case study using high spatial resolution time-series airborne remote sensing. – *Limnology and Oceanography* 53: 2391–2406.
- Istvánovics, V. – Herodek, S. 1995: Estimation of net uptake and leakage rates of orthophosphate from ^{32}P uptake kinetics by a linear force-flow model. – *Limnology and Oceanography* 40: 17–32.

- Istvánovics, V. – Herodek, S. – Szilágyi, F. – Pomogyi, P. 1990: Phosphate retention in the Kis-Balaton Protection System – a reconstructed wetland for eutrophication management of Lake Balaton (Hungary). Proceedings of the International Conference on the Use of Constructed Wetlands in Water Pollution Control – Cambridge UK 579–582.
- Istvánovics, V. – Shafik, H.M. – Présing M. – Juhos, Sz. 2000: Growth and phosphate uptake kinetics of the cyanobacterium, *Cylindrospermopsis raciborskii* (Cyanophyceae) in through flow cultures. – Freshwater Biology 43/2: 257–275.
- Iwamura, T. – Nagai, H. – Ishimura, S. 1970: Improved methods for determining contents of chlorophyll, protein, ribonucleic and desoxyribonucleic acid in planktonic populations. – International Review of Hydrobiology 55: 131–147.
- Jackson, D.F. 1984: Ecological factors governing blue-green algal blooms. – Prudue University Extension 117: 402–420.
- Jensen, J. 2005: Introductory digital image processing: A remote sensing perspective. (3rd ed.) Prentice Hall, Upper Saddle River, NY 525.
- Jensen, B.B. – Cox, R.P. 1982: Direct Measurements of Steady-State Kinetics of Cyanobacterial N₂ Uptake by Membrane-Leak Mass Spectrometry and Comparisons Between Nitrogen Fixation and Acetylene Reduction. – Applied and Environmental Microbiology 45/4: 1331–1337.
- Jørgensen, E.G. 1968: The adaptation of plankton algae. II. Aspects of the temperature adaptation of *Skeletonema costatum*. – Physiologia Plantarum 21: 423–427.
- Jørgensen, E.G. 1969: The adaptation of plankton algae IV. Light adaptation in different algal species. – Physiologia Plantarum 22: 1307–1315.
- Kenesi, Gy. – Shafik, H.M. – Kovács, A.W. – Herodek, S. – Présing, M. 2009: Effect of nitrogen forms on growth, cell composition and N₂ fixation of *Cylindrospermopsis raciborskii* in phosphorus-limited chemostat cultures. – Hydrobiologia 623/1: 191–202.
- Kim, H.-S. – Hwang, S.-J. – Shin, J.-K. – An K.G. – Yoon, C.G. 2007: Effects of limiting nutrients and N:P ratios on the phytoplankton growth in a shallow hypertrophic reservoir. – Hydrobiologia 581: 255–267.
- Konopka, A. 1980: Physiological changes within a metalimnetic layer of *Oscillatoria rubescens*. – Applied Environmental Microbiology 40: 681–684.

- Korponai, J. – Mátyás, K. – Paulovits, G. – Tátrai, I. – Kovács, N. 1997: The effect of different fish communities on the cladoceran plankton assemblages of the Kis-Balaton Reservoir, Hungary. – *Hydrobiologia* 360: 211–221.
- Kovács Gy. 2002: A Kis-Balaton Védőrendszer szén-, nitrogén- és kén-forgalmi folyamatai. – Kutatási jelentés: 1–43.
- Kovács, W.A. 2004: A Balaton két legjelentősebb planktonikus cianobaktériumának (*Cylindrospermopsis raciborskii*, *Aphanizomenon flos-aquae*) ökofiziológiai jellemzése. – Doktori értekezés, Tihany.
- Kovács, A. – Présing, M. – Vörös, L. 1999: A Balaton két legjelentősebb planktonikus cianobaktériumának összehasonlító ökofiziológiai jellemzése. – *Hidrológiai Közöny* 79: 324–326.
- Kóbor I. – Szilágyi F. – Kovács Gy. – †Gorzó Gy. 1996: A Kis-Balaton Vízügyi Rendszer I. ütemének nitrogén forgalmának vizsgálata. – 2. Kis-Balaton Ankét 530–541.
- Lathrop, R.C. – Carpenter, S.R. – Stow, C.A. – Soranno, P.A. – Panuska, J.C. 1998. Phosphorus loading reductions needed to control blue-green algal blooms in Lake Mendota. – *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1169–1178.
- Lawrenz E. – Fedewa, E.J. – Richardson, T.L. 2011: Extraction protocols for the quantification of phycobilins in aqueous phytoplankton extracts. – *Journal of Applied Phycology* 23: 865–871.
- Levine, S.N. – Lewis, Jr. W.M. 1987: A numerical model of nitrogen fixation and its application in Lake Valencia, Venezuela. – *Freshwater Biology* 17: 265–274.
- Lewis, W.M. – Wurtsbaugh, W.A. 2008: Control of lacustrine phytoplankton by nutrients: erosion of the phosphorus paradigm. – *International Review of Hydrobiology* 93:446–465.
- Liere, L. van – Walsby, A.E. 1982: Interactions of cyanobacteria with light. 9–45. In Carr, N.G. – Witton, B.A. (ed.). *The biology of cyanobacteria*. Bot. Monogr. 19, Blackwell, Oxford.
- Long, S.P. – Humphries, S. – Falkowski, P.G. 1994: Photoinhibition of photosynthesis in nature. – *Annual Review of Plant Molecular Biology* 45: 633–662.
- Mackereth, F.J.H. – Heron, J. – Talling, J.F. 1989. *Water analysis: some revised methods for limnologists*. – Freshwater Biological Association Scientific Publication.

- Manhejm, F.T. – Landergren, S. 1978. Molybdenum. – Handbook of geochemistry, sections 42 B-O. V. 2/5.
- McCarthy, M.J. – James, R.T. – Chen, Y. – East, T.L. – Gardner, W.S. 2009: Nutrient ratios and phytoplankton community structure in the large, shallow, eutrophic, subtropical Lake Okeechobee (Florida, USA) and Taihu (China). – *Limnology* 10: 215–227.
- Messer, G. – Ben-Shaul, Y. 1972: Changes in chloroplast structure during culture growth of *Peridinium cinctum* *Fa. westii* (*Dinophyceae*). – *Phycologia* 11: 291–299.
- Michard, M. – Aleya, L. – Verneaux, J. 1996: Mass occurrence of the Cyanobacteria *Microcystis aeruginosa* in the hypereutrophic Villerest Reservoir (Roanne, France): Usefulness of the biyearly examination of N/P (nitrogen/phosphorus) and P/C (protein/carbohydrate) couplings. – *Archiv für Hydrobiologie* 135: 337–359.
- Montoya, J.P. – Voss, M. – Kähler, P. – Capone, D.G. 1996: A simple, high-precision, high-sensitivity tracer assay for N₂ fixation. – *Applied Environmental Microbiology* 62: 81–95.
- Moreno, J. – Rodriguez, H. – Vargas, M.A. – Rivas, J. – Guerrero, M.G. 1995: Nitrogen-fixing cyanobacteria as a source of phycobiliprotein pigments. Composition of growth performance of ten filamentous heterocytous strains. – *Journal of Applied Phycology* 7: 17–23.
- Mur, L.R. 1983: Some aspects of the ecophysiology of cyanobacteria. – *Annals of Microbiology (Inst. Pasteur)* 134 B: 61–72.
- Mur, L.R., – Gons, H.J., –Liere, L. Van. 1978: Competition of the green alga *Scenedesmus* and the blue-green alga *Oscillatoria*. – *Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 21: 473–479.
- Murphy, J. – Riley, J.P. 1962: A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. – *Analytica Chimica Acta* 27: 31–36.
- Murugan, T. – Manikantavelu, T. – Saranraj, P. 2012: Growth and Bio-Pigment Production of Three Microalgal Species in Organic and Inorganic Media and Determination of Generation Time – A Comparative Study. – *International Journal of Pharmaceutical & Biological Archives* 3/1: 140–145.
- Németh J. – Vörös L. 1986: Koncepció és módszertan felszíni vizek algológiai monitoringjához. – OKTH, Budapest.

- Newell, B.S. – Morgan, D. – Candy, J. 1967: The determination of urea in seawater. – *Journal of Marine Research* 25: 201–202.
- Nöges, T. – Laugaste, R. – Nöges, P. – Tönno, I. 2008: Critical N:P ratio cyanobacteria and N₂-fixing species in the large shallow temperate lakes Peipsi and Võrtsjärv, North–East Europe. – *Hydrobiologia* 599: 77–86.
- Oláh J. – Elsamra M.I. – Abdel–Moneim M.A. – Tóth L. – Vörös L. 1981: Nitrogénkötés halhústeremlő agroökoszisztémákban. A halhústermelés fejlesztése 10. – HAKI, Szarvas.
- Padisák, J. – Istvánovics, V. 1997. Differential response of blue-green algal groups to phosphorous load reduction in a large shallow lake: Balaton, Hungary. – *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 26: 574–580.
- Paerl, H.W. 1988: Nuisance phytoplankton blooms in coastal, estuarine and inland waters. – *Limnology and Oceanography* 33: 823–847.
- Paerl, H.W. – Fulton, R.S. – Moisander, P.H. – Dyble, J. 2001: Harmful freshwater algal blooms, with an emphasis on cyanobacteria. – *The Scientific World Journal* 1: 76–113.
- Pettersson, K. – Herlitz, E. – Istvánovics, V. 1993: The role of *Gloeotrichis echinulata* in the transfer of phosphorus from sediments to water in Lake Erken. – *Hydrobiologia* 253: 123–129.
- Pienkos, P.T. – Bodmer, S. – Tabita, F.R. 1983: Oxygen inactivation and recovery of nitrogenase activity in cyanobacteria. – *Journal of Bacteriology* 153: 182–190.
- Platt, T. – Gallegos, C.L. – Harrison, W.G. 1980: Photoinhibition of photosynthesis in natural assemblages of phytoplankton. – *Journal of Marine Research* 38: 687–701.
- Pomogyi, P. 1993: Nutrient retention by the Kis–Balaton Water Protection System. – *Hydrobiologia* 251: 309–320.
- Porter, K.G. 1973: Selecting grazing and differential digestion of algae by zooplankton. – *Nature* 244: 179–180.
- Présing, M. – Herodek, S. – Vörös, L. – Kóbor, I. 1996. Nitrogen fixation, ammonium and nitrate uptake during a bloom of *Cylindrospermopsis raciborskii* in Lake Balaton. – *Archive für Hydrobiologie* 136/4: 553–562.
- Présing, M. – Herodek, S. – Vörös, L. – Preston, T. – Abrusán, Gy. 1999: Nitrogen uptake by summer phytoplankton in Lake Balaton. – *Archive für Hydrobiologie* 145: 93–110.

- Présing M. – Spróber P. – Shafik H.M. – Herodek S. 2003: A fitoplankton nitrogénfelvételének jellemzése és a belső nitrogénterhelés vizsgálata III. In: Mahunka S. – Banczerowsky J. (eds) A Balaton kutatásának 2002. évi eredményei 26–34.
- Présing M. – Preston, T. – Kovács A. – Shafik, H.M. – Kenesi Gy. 2005: A nitrogénkötés szerepe a balatoni fitoplankton nitrogénellátásában. – Hidrológiai Közlöny 85: 177–179.
- Présing, M. – Preston, T. – Takátsy, A. – Spróber, P. – Kovács, W.A. – Vörös, L. – Kenesi, Gy. – Kóbor, I. 2008: Phytoplankton nitrogen demand and the significance of internal and external nitrogen sources in a shallow large lake (Lake Balaton, Hungary). – Hydrobiologia 16: 465–470.
- Redfield, A. 1958: The biological control of chemical factors in the environment. – American Science 46: 205–221.
- Reiczigel J. – Harnos A. – Solymosi N. 2007: Biostatisztika nem statisztikusoknak. – Nagykovácsi: Pars Kft. 455.
- Reynolds, C.S. 1987: Cyanobacterial water-blooms. In Callow, P. (ed.) – Advances in Botanical Research 13: 67–143.
- Reynolds, C. S. – Huszar, V. – Kruk, C. – Naselli-Flores, L. – Melo, S. 2002: Towards a functional classification of the freshwater phytoplankton. – Journal of Plankton Research 24: 417–428.
- R Development Core Team 2010: R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Richardson, K. – Beardall, J. – Raven, J.A. 1983: Adaptation of unicellular algae to irradiance: an analyses of strategies. – New Phytologist 93: 157–191.
- Riddick, C.A.L. – Hunter, P.D. – Tyler, A.N. – Martinez-Vicente, V. – Groom, S. – Horváth, H. – Kovács, A.W. – Preston, T. – Présing, M.: Spatial variability of absorption properties across a trophic gradient in a large shallow lake. (benyújtva)
- Riegler, R. 1966: Radiobiological analysis of inorganic phosphorus in lake waters. – Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie 16: 465–470.

- Rippka, R. – Deruelles, J. – Waterbury, J.B. – Herdman, M. – Stanier R.Y. 1979: Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of cyanobacteria. – *Journal of General Microbiology* 111: 1–61.
- Robarts, R.D. – Zohary, T. 1987: Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration and growth rates of blue-forming cyanobacteria. – *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 21: 391–399.
- Sarada, R. – Pillai, M.G. – Ravishankar, G.A. 1999: Phycocyanin from *Spirulina sp.*: influence of processing of biomass on phycocyanin yield, analysis of efficacy of extraction methods and stability studies on phycocyanin. – *Process Biochemistry* 34: 795–801.
- Sas, H. 1989: *Lake Restoration and Reduction of Nutrient Loading: Expectations, Experiences, Extrapolations.* – Academia Verlag Richarz, St. Austin.
- Schindler, D.W. 1976: Biological evolution of phosphorus limitation in nutrient-enriched lakes of Precambrian Shield. 647–663. In J. Nriagu (ed.) – *Environmental biogeochemistry. V. 2.* Ann Arbor Sciences.
- Schindler, D.W. 1977: Evolution of phosphorus limitation in lakes. – *Science* 195: 260–262.
- Schlüter, L. – Garde, K. – Kaas, H. 2004: Detection of the toxic cyanobacteria *Nodularia spumigena* by means of a 4-keto-myxoxanthophyll-like pigment in the Baltic Sea. – *Marine Ecology Progress Series* 275: 69–78.
- Seckbach, J. (Ed.) 2007: *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology*, 11 pp. 811. Springer.
- Seip, K.L. 1994: Phosphorus and nitrogen limitation of algal biomass across trophic gradients. – *Aquatic Sciences* 56: 16–28.
- Seppälä, J. – Ylöstalo, P. – Kaitala, S. – Hällfors, S. – Raateoja, M. – Maunula, P. 2007: Ship-of-opportunity based phycocyanin fluorescence monitoring of the filamentous cyanobacteria bloom dynamics in the Baltic Sea. – *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 73: 489–500.
- Seitzinger, S.P. – Garber, J.H. 1987: Nitrogen fixation and $^{15}\text{N}_2$ calibration of the acetylene reduction assay in coastal marine sediments. *Marine Ecology – Progress series* 37: 65–73, 1987.
- Shafik, H.M. – Herodek, S. – Présing, M. – Vörös, L. 2001: Factor effecting growth and cell composition of cyanoprokaryote *C. raciborskii* (Woloszynska)

- Seenayya et Subba Raju. – Archiv für Hydrobiologie Supplement 140 (Algological Studies 103): 75–93.
- Shapiro, J. 1990: Current beliefs regarding dominance by blue–greens: The case for the importance of CO₂ and pH. – Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie 24: 38–54.
- Sidler, W.A. 1994: Phycobilisome and phycobiliprotein structures. In Bryant, D.A. (ed.) The molecular biology of cyanobacteria 139–216. – Kluwer, Dordrecht.
- Siegelman, H. – Kycia, J.H. 1978: Alga biliproteins. In Handbook of phycological methods: physiological and biochemical methods. – Cambridge University Press, 72–78.
- Simis, S.G.H. – Peters, S.W.M. – Gons, H.J. 2005: Remote sensing of the cyanobacterial pigment phycocyanin in turbid inland water. – Limnology and Oceanography 50: 237–245.
- Simis, S.G.H. – Ruiz-Verdú, A. – Domínguez-Gómez, J.A. – Peña-Martínez, R. – Peters, S.W.M. – Gons, H.J. 2007: Influence of phytoplankton pigment composition on remote sensing of cyanobacterial biomass. – Remote Sensing of Environment 106: 414–427.
- Smith, V.H. 1983: Low nitrogen to phosphorus ratios favour dominance by blue–green algae in lake phytoplankton. – Science 221: 669–771.
- Smith, V.H. 1986: Light and nutrient effects on the relative biomass of blue–green algae in lake phytoplankton. – Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43: 148–153.
- Smith, V.H. 1987: Predicting the summer peak biomass of four species of blue–green algae (*Cyanophyta/cyanobacteria*) in Swedish lakes. – Water Resources Bulletin 23: 397–402.
- Spencer, C.N. – King, D.L. 1989: Role of light, carbon dioxide and nitrogen in regulation of buoyancy, growth and bloom formation of *Anabaena flos-aquae*. – Journal of Plankton Research 11: 283–296.
- Spröber, P. – Shafik, H.M. – Présing, M. – Kovács, A.W. – Herodek, S. 2003: Nitrogen uptake and fixation in the cyanobacterium *Cylindrospermopsis raciborskii* under different nitrogen conditions. – Hydrobiologia 506–509/1–3: 169–174.
- Stal, L.J. – Albertano, P. – Bergman, B. – von Bröckel, K. – Gallon, J.R. – Hayes, P.K. – Sivonen, K. – Walsby, A.E. 2003: BASCI: Baltic Sea cyanobacteria. An investigation of the structure and dynamics of water blooms of cyanobacteria in

- the Baltic Sea—response to a changing environment. – *Continental Shelf Research* 23: 1695–1714.
- Steeman Nielsen, E. 1962: On the maximum quantity of plankton chlorophyll per surface unit of a lake or the sea. – *Internationale Revue der Gesamten Hydrobiologie* 47/3: 333–338.
- Steeman Nielsen, E. – Jørgensen, E.G. 1968: The adaptation of planktonic algae. I. general part. – *Physiologia Plantarum* 21: 401–413.
- Sterner, R.W. – Elser, J.J. 2002: *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. – Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Stewart, W.D.P. 1969: Biological and ecological aspects of nitrogen fixation by free-living microorganisms. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: – Biological Sciences* 172: 367–388.
- Stewart, W.D.P. – Fitzgerald, G.P. – Burris, R.H. 1967: In situ studies of N₂ fixation using acetylene reduction technique. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 58: 2071–2078.
- Subramaniam, A. – Carpenter, E.J. – Falkowski, P.G. 1999: Bio-optical properties of the marine diazotrophic cyanobacteria *Trichodesmium spp.* I. Absorption and photosynthetic action spectra. – *Limnology and Oceanography* 44: 608–617.
- Szilágyi, F. – Somlyódy, L. – Koncsos, L. 1990: Operation of the Kis–Balaton reservoir: evaluation of nutrient removal rates. – *Hydrobiologia* 191: 197–306.
- Tátrai, I. – Mátyás, K. – Korponai, J. – Paulovits, G. – Pomogyi, P. 2000: The role of the Kis–Balaton Water Protection System in the control of water quality of Lake Balaton. – *Ecological Engineering* 16/1: 73–78.
- Tilman, D. – Kiesling, R.L. 1984: Freshwater algal ecology: taxonomic tradeoffs in the temperature dependence of nutrient competitive abilities. In Klug, M.J. – Reddy, V.A. (eds.), *Current Problems in Microbial Ecology*. – Proceedings of the Third International Symposium on Microbial Ecology, American Society for Microbiology, Washington D.C.
- Tilman, D. – Kilham, S.S. – Kilham, P. 1982: Phytoplankton community ecology: The role of limiting nutrients. – *Annual Review of Ecology and Systematics* 13: 349–382.

- Tilman, D. – Kiesling, R.L. – Sterner, R.W. – Kilham, S.S. – Johnson, F.A. 1986: Green, blue-green and diatom algae: taxonomic differences in competitive ability for phosphorus, silicon, and nitrogen. – *Archiv für Hydrobiologie* 106: 473–485.
- Tõnno, I. – Nõges, T. 2003: Nitrogen fixation in a large shallow lake: rates and initiation conditions. – *Hydrobiologia* 490: 23–30.
- Utermöhl, H. 1958: Zur Vervollkommnung der quantitative Phytoplankton-Methodik. Mitteilungen. – *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 9: 1–38.
- Vincent, R.K. – Quinn, X.M. – McKay, R.M.L. – Miner, J. – Czajkowski, K. – Savino, J. – Bridgeman, T. 2004: Phycocyanin detection from LANDSATTM data for mapping cyanobacterial blooms in Lake Erie. – *Remote Sensing of Environment* 89: 381–392.
- Virág Á. 1998: A Balaton múltja és jelene. – Egri Nyomda Kft.
- Vörös L. – Nagy Göde, P. 1993: Long term changes of phytoplankton in Lake Balaton (Hungary). *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie* 25: 682–686.
- Vörös, L. – Padisák, J. 1991: Phytoplankton biomass and chlorophyll-*a* in some shallow lakes in central Europe. – *Hydrobiologia* 215: 111–119.
- Vörös L. – V.-Balogh K. 1997: A Balaton Keszthelyi-medencéjének szénforgalma. – *Hidrológiai Közöny* 85: 385–386.
- Vörös, L. – Callieri, C. – V.-Balogh, K. – Bertoni, R. 1998: Freshwater picocyanobacteria along a trophic gradient and light quality range. *Hydrobiologia* 369/370: 117–125.
- Vörös L. – Hiripi L. – Koncz E. – Kovács A. – Présing M. – V.-Balogh K. – Lomniczy K. – Shafik, H.M. 1999: A Balaton vízminősége. – *Hidrológiai Közöny* 79: 343–344.
- Walsby, A.E. 1985: The permeability of heterocysts to the gases nitrogen and oxygen. – *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 226: 345–366.
- Wanner, G. – Henkelmann, G. – Schmidt, A. – Kost, H.-P. 1986: Nitrogen and sulfur starvation of the cyanobacterium *Synechococcus 6301*. An ultrastructural, morphometrical, and biochemical comparison. – *Zeitschrift für Naturforschung* 41c: 741–750.
- Ward, A.K. – Wetzel, R.G. 1980: Interactions of light and nitrogen source among planktonic blue-green algae. – *Archiv für Hydrobiologie* 90: 1–25.

- Wehrmeyer, W. 1983: Organization and composition of cyanobacterial and rhodophycean phycobilisomes. In Papageorgiou, G.C. – Packer, L. (eds.), Photosynthetic prokaryotes: Cell differentiation and function. 1–22. Elsevier NY.
- Wetzel, R.G. 1983: Limnology, 2nd edition. – Saunders, Philadelphia.
- Wetzel R.G. 2001: Limnology: lake and river ecosystem. – Academic Press, San Diego.
- Wilhelm, C. 1990: The biochemistry and physiology of light-harvesting processes in chlorophyll b- and chlorophyll c-containing algae. – Plant Physiology and Biochemistry 28: 293–306.
- Willén, E. 1992: Long-term changes in the phytoplankton of large lakes in response to changes in nutrient loading. – Nordic Journal of Botany 12: 575–587.
- Wyman, M. – Gregory, R.P.F. – Carr, N.G. 1985: Novel role for phycoerythrin in a marine cyanobacterium, *Synechococcus strain DC2*. – Science 230: 818–820.
- Zevenboom, W. – Mur, L.R. 1980: N₂-fixing cyanobacteria. Why they do not dominant in Dutch eutrophic lakes. In: Barica J., Mur, L.R. (eds) Hypertrophic ecosystem. – Development in Hydrobiology 2, Junk, Hague, 123–130.
- Zevenboom, W. – Mur, L.R. 1984: Growth and photosynthetic response of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* in relation to photoperiodicity and irradiance. – Archives of Microbiology 139: 232–239.
- Zevenboom, W. – Knipp, K.M. – Mur, L.R. 1980: Influence of the nature of the growth-limitation of some physiological properties of *Oscillatoria agardhii* grown in continuous culture. 109–126. In Zevenboom, W. Growth and nutrient uptake kinetics of *Oscillatoria agardhii*. Ph.D. thesis, University of Amsterdam.
- Zhu, Y. – Chen, X.B. – Wang, K.B. – Li, Y.X. – Bai, K.Z. – Kuang, T.Y. – Ji, H.B. 2007: A simple method for extracting C-phycoerythrin from *Spirulina platensis* using *Klebsiella pneumoniae*. – Applied Microbiology and Biotechnology 74: 244–248.

Függelék

1. táblázat A kémiai jellemzők (*a*-klorofill-*a*-kl, ammónium-N, nitrát-N, karbamid-N, oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP és összes foszfor-TP) változása a KBVR négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) 2009-ben

Mintavételi hely	Dátum 2009	<i>a</i> -kl mg/m ³	NH ₄ -N	NO ₃ -N	karbmid-N μg/l	ORP	TOP	TP
Pogányvári-víz (KB_1)	07.20	149,7	7,4	6,1	15,7	28,6	50,5	346,4
	08.03	98,9	80,1	31,8	43,2	53,6	87,2	226,3
	08.17	221,7	43,8	108,1	123,4	40,7	76,2	267,0
	08.31	122,8	116,1	45,3	45,9	86,7	120,7	305,0
	09.14	125,6	75,7	156,4	20,3	31,1	58,2	225,0
	09.28	110,6	11,5	30,4	29,1	60,8	90,2	221,6
	10.12	85,7	143,5	105,4	23,8	74,1	105,4	206,0
Kányavári-víz (KB_2)	07.20	163,0	4,5	4,1	13,9	6,4	34,9	222,9
	08.03	320,2	12,3	3,4	58,3	6,3	38,9	259,6
	08.17	318,2	13,3	18,2	22,6	6,3	128,6	271,4
	08.31	366,8	12,5	1,3	16,3	7,0	35,0	310,0
	09.14	333,9	13,2	2,3	17,3	5,2	29,3	266,7
	09.28	219,4	16,4	3,1	41,9	7,1	36,3	233,7
	10.12	98,2	362,8	24,2	31,1	12,4	47,2	181,4
Kazetta (KB_3)	07.20	174,5	14,9	9,2	72,7	240,4	268,1	456,6
	08.03	98,9	33,5	8,7	57,7	289,5	316,9	454,3
	08.17	177,7	15,4	6,4	27,7	144,6	205,4	366,8
	08.31	245,4	18,4	3,9	19,9	104,8	156,8	409,0
	09.14	214,1	164,0	112,6	19,9	41,0	89,7	308,3
	09.28	151,2	24,9	11,1	50,8	77,2	128,6	322,4
	10.12	185,0	445,5	102,3	21,9	133,1	180,1	308,3
Ingói-berek (KB_4)	07.20	301,0	6,6	5,7	25,8	5,9	40,0	273,4
	08.03	315,2	16,6	9,6	59,0	8,8	52,2	299,1
	08.17	264,0	13,8	5,9	31,5	6,5	50,5	267,2
	08.31	258,5	225,4	30,8	22,9	8,6	50,4	303,7
	09.14	193,8	323,4	90,3	45,2	5,7	39,3	336,9
	09.28	198,4	392,6	102,5	41,5	5,8	38,6	209,3
	10.12	87,1	223,6	84,4	83,9	5,5	34,7	169,6

2. táblázat A fitoplankton N₂-kötése (N₂-kötési sebesség–*v*; egységnyi felületű vízoszlopban naponta megkötött nitrogén mennyisége; *a*-kl-ra vonatkoztatott N₂-kötés–*v/a*-kl) a Keszthelyi-medencében és a Kis-Balaton négy mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3, KB_4) 2009-ben

<i>Mintavételi hely</i>	<i>Dátum 2009</i>	<i>v</i> (μg N/l/ó)	<i>napi N-kötés</i> (mg N/m ² /nap)	<i>v/a-kl</i> (μg N/a-kl)
<i>Pogányvári-víz</i> (KB_1)	07.20	0,85	4,28	0,0057
	08.03	5,20	34,71	0,0526
	08.17	3,07	18,61	0,0138
	08.31	1,27	5,18	0,0103
	09.14	1,06	3,26	0,0085
	09.28	7,87	29,14	0,0711
	10.12	0,02	0,06	0,0002
<i>Kányavári-víz</i> (KB_2)	07.20	17,61	162,63	0,1081
	08.03	47,50	271,95	0,1484
	08.17	41,67	183,11	0,1310
	08.31	26,32	127,99	0,0717
	09.14	19,91	62,40	0,0596
	09.28	7,15	25,63	0,0326
	10.12	0,13	0,39	0,0013
<i>Kazetta</i> (KB_3)	07.20	2,53	16,19	0,0145
	08.03	2,32	4,53	0,0234
	08.17	0,81	4,57	0,0046
	08.31	14,90	86,20	0,0607
	09.14	1,60	9,27	0,0075
	09.28	1,25	6,38	0,0082
	10.12	0,01	0,06	0,0001
<i>Ingói-berek</i> (KB_4)	07.20	25,88	138,61	0,0860
	08.03	24,79	104,15	0,0787
	08.17	7,97	41,52	0,0302
	08.31	1,76	9,26	0,0068
	09.14	1,42	4,85	0,0073
	09.28	0,19	0,67	0,0010
	10.12	0,26	0,33	0,0030
<i>Keszthelyi-medence</i>	08.17	1,86	22,02	0,0782
	08.31	2,32	18,60	0,0875
	09.14	3,23	13,11	0,1092
	09.28	1,23	7,28	0,0634
	10.12	0,25	0,62	0,0252

3. táblázat A KBVR külső N-terhelése (Zala, kis vízfolyások és a fitoplankton N₂-kötése) 2009-ben (Nyugat-Dunántúli Vízügyi Igazgatóság, Keszthelyi laboratóriuma által mért vízhozam adatok)

Dátum (2009)	Zala vízhozam 10 ⁶ m ³	Felső-tározó			Alsó-tározó			Zala+ Felső+Alsó -tározó	Összes kifolyás	
		Zala	Kis vízfolyások	Kötött N ₂	Felső- tározóból	Ingói- berek	Lápos területek			Kötött N ₂
Január	40,41	64,32	6,64	-	25,12	1,23	25,00	-	97,19	30,44
Február	25,93	171,00	12,53	-	155,25	22,83	41,80	-	248,16	143,81
Március	13,75	65,94	5,82	-	41,68	19,72	32,80	-	124,28	70,21
Április	9,94	37,26	1,24	-	18,07	6,79	7,70	-	52,99	25,78
Május	5,92	17,32	0,60	-	12,50	0,86	2,70	-	21,47	13,64
Június	5,08	15,00	2,35	-	10,06	0,56	3,40	-	21,31	10,98
Július	6,80	21,74	1,05	30,79	22,79	0,69	5,60	8,98	29,08	12,09
Augusztus	3,57	10,95	0,36	116,37	12,41	0,55	0,40	9,68	12,27	6,46
Szeptember	3,05	7,88	0,42	19,56	11,96	0,59	5,00	0,48	13,89	8,24
Október	4,34	11,68	0,57	0,06	11,78	1,52	4,30	0,01	18,08	9,34
November	6,35	17,09	1,61	-	13,28	5,21	5,60	-	29,51	12,29
December	9,17	30,75	4,39	-	13,09	6,93	19,30	-	61,36	20,93
Évi összes	104,30	470,90	37,58	166,08	348,00	67,48	153,60	19,15	729,60	363,68

4. táblázat A fitoplankton N₂-kötése (N₂-kötés sebessége–*v*; egységnyi felületű vízoszlopban naponta megkötött nitrogén mennyisége; *a*-kl-ra vonatkoztatott N₂-kötés–*v/a*-kl) a Balaton négy medencéjében és a Kis-Balaton három mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3) 2010–2011-ben

Mintavételi hely	Dátum		<i>v</i> μg N/l/ó		napi N ₂ -kötés mg N/m ² /nap		<i>v/a</i> kl μg N/a-kl	
	2010	2011	2010	2011	2010	2011	2010	2011
Siófoki-medence		06.27.		*		*		*
		07.26.		0,12		1,70		0,0161
	08.23	08.22.	0,12	0,19	2,49	1,13	0,0128	0,0468
		09.19.		0,51		2,98		0,0445
Szemesi-medence		06.27.		*		*		*
		07.26.		1,38		8,15		0,0694
	08.23	08.22.	0,19	0,26	2,64	1,55	0,0201	0,0060
		09.19.		1,18		6,95		0,0284
Szigliget-medence		06.27.		*		*		*
		07.26.		2,79		16,45		0,0727
	08.23	08.22.	2,52	3,59	43,39	21,19	0,0874	0,1008
		09.19.		2,36		13,9		0,0507
Keszthelyi-medence		06.27.		1,40		8,28		0,0512
		07.26.		1,96		11,56		0,0505
	08.23	08.22.	2,49	6,32	42,25	37,26	0,0652	0,1526
		09.19.		2,03		11,97		0,0501
Pogányvári-víz (KB_1)		06.27.		2,85		16,81		0,0188
		07.26.		0,19		1,09		0,0018
	08.23	08.22.	0,15	0,41	1,73	2,40	0,0017	0,0036
		09.19.		0,17		0,99		0,0032
Kányavári-víz (KB_2)		06.27.		0,15		0,87		0,2548
		07.26.		1,58		9,30		0,0174
	08.23	08.22.	17,3	18,90	192,1	111,49	0,1092	0,1036
		09.19.		7,17		42,58		0,0523
Ingói-berek (KB_4)		06.27.		7,93		16,78		0,0481
		07.26.		1,71		10,08		0,0124
	08.23	08.22.	12,88	18,34	160,43	108,21	0,0508	0,1210
		09.19.		3,73		21,98		0,0196

*: kimutatási határérték alatt

5. táblázat A balatoni fitoplankton *a*-klorofill és fikocianin koncentrációja, valamint a cianobaktériumok-, egybarázdás moszatok- és összbiomassza alakulása a 35 felszíni vízmintában 2010-ben (B1-Keszthelyi-, B2-Szigligeti-, B3-Szemesi-, B4-Siófoki-medence)

Mintavételi hely	<i>a</i> -kl mg/m ³	Fikocianin	Cianobaktériumok	Egybarázdás moszatok	Össz
			biomassza		
			µg/l		
B4-001	12,9	11,2	2124	140	3702
B4-002	10,6	12,3	1770	95	2472
B1-003	39,1	22,9	6910	1610	8794
B2-004	23,6	19,8	3920	90	4085
B3-005	7,8	8,7	1092	150	1368
B4-006	12,7	12,9	2515	35	3377
B4-007	11,9	5,3	2294	20	2720
B4-008	9,8	11,3	1830	30	2114
B4-009	10,3	10,4	1560	80	2297
B4-010	13,1	10,9	2270	50	3379
B4-011	9,4	7,1	2658	60	3396
B4-012	8,3	7,7	2000	1	2046
B4-013	9,0	5,9	2794	60	3526
B4-014	8,4	8,6	1838	90	2065
B4-015	9,3	8,8	2080	60	2317
B1-016	31,2	31,8	7590	370	8368
B1-017	26,3	23,1	5692	710	6702
B1-018	34,4	20,5	6132	850	7865
B1-019	25,7	22,0	6230	380	6750
B1-020	20,6	16,7	5300	780	5628
B1-021	25,7	13,9	5280	100	5670
B1-022	28,9	19,2	4050	320	4383
B2-023	22,6	12,7	2800	270	3490
B2-024	10,7	8,7	1505	190	1822
B2-025	11,4	11,9	2560	140	2784
B2-026	12,0	7,1	2513	105	2726
B2-027	5,5	2,3	510	205	859
B2-028	7,2	6,5	1604	70	1853
B2-029	8,7	4,2	1729	210	2237
B3-030	7,0	3,3	210	425	1429
B3-031	8,7	6,2	660	540	2076
B3-032	9,1	8,9	1535	145	2284
B3-033	15,4	13,6	2680	50	3814
B3-034	13,6	13,2	3250	90	4166
B3-035	7,6	9,3	345	90	1374

6. táblázat A Balaton négy medencéjében és Kis-Balaton három mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3) a fitoplankton *a*-klorofill és fikocianin koncentrációjának, valamint a cianobaktériumok-, egybarázdás moszatok- és összbiomassza alakulása a mélységi vízmintákban 2010-ben

Mintavételi hely	<i>a</i> -kl	Fikocianin	Cianobaktériumok Egybarázdás moszatok		Össz-
	mg/m ³		biomassza		
			µg/l		
Pogányvári-víz KB_1	87,7	24,6	*	3257	20662
Kányavári-víz KB_2	158,4	392,3	50140	10038	64485
Ingói-berek KB_4	253,4	878,5	117488	8160	127370
Siófoki- medence	12,1	9,6	1680	28	2424
Szemesi- medence	8,6	4,5	300	470	1541
Szigligeti- medence	30,0	68,9	7050	230	8078
Keszthelyi- medence	33,8	57,7	5450	320	5993

*: kimutatási határérték alatt

7. táblázat A Balaton négy medencéjében a fitoplankton fikocianin és *a*-kl koncentrációjának, valamint a cianobaktériumok-, egybarázdás moszatok- és összbiomassza alakulása 2011-ben

Mintavételi hely	Dátum 2011	<i>a</i> -kl mg/m ³	Fikocianin	Cianobaktériumok	Egybarázdás moszatok	Össz-
				biomassza		
				µg/l		
Siófoki-medence	05.17	6,7	0,5	12	41	519
	06.07	2,0	0,3	*	70	485
	06.27	6,0	0,7	54	77	657
	07.11	2,3	1,3	160	54	487
	07.25	12,1	9,9	645	24	1654
	08.08	4,9	3,4	798	109	1287
	08.22	4,1	4,3	576	90	1139
	09.05	8,4	7,3	846	96	1665
	09.19	11,4	11,3	2740	55	3553
	10.03	8,3	8,4	1285	129	1690
10.17	5,7	5,5	96	175	475	
Szemesi-medence	06.27	8,9	1,3	121	84	753
	07.26	19,9	34,0	2180	*	2905
	08.22	29,1	79,7	9720	60	10231
	09.19	41,5	113,0	9600	*	9862
	10.17	13,8	7,0	644	300	1557
Szigligeti-medence	06.27	11,9	4,0	614	28	1285
	07.26	38,3	72,4	3596	*	4884
	08.22	35,6	99,6	9750	70	10419
	09.19	46,5	83,1	8200	180	8712
	10.17	12,8	6,6	625	465	1138
Keszthelyi-medence	05.17	5,3	0,6	*	46	660
	06.07	5,8	1,2	60	140	650
	06.27	13,7	7,3	258	152	2313
	07.11	21,4	4,0	710	93	3120
	07.26	38,8	55,9	4076	111	7201
	08.08	29,8	48,6	9449	1	11097
	08.22	41,4	97,0	10246	90	10746
	09.05	45,2	101,8	14000	19	15006
	09.19	40,5	50,8	10540	200	11609
	10.03	16,5	3,2	850	46	2666
10.17	13,2	6,1	*	141	1721	

*: kimutatási határérték alatt

8. táblázat A kis-balatoni (KB_1, KB_2, KB_3) fitoplankton fikocianin és *a*-kl koncentrációja, a cianobaktériumok,- egybarázdás moszatok- és összbiomasszája 2011-ben

Mintavételi hely	Dátum 2011	<i>a</i> -kl mg/m ³	Fikocianin		Cianobaktériumok Egybarázdás moszatok		Össz-biomassza µg/l
Pogányvári-víz (KB_1)	06.14	131,2	14,5	75	1364	9945	
	06.27	151,5	18,1	0	162	12601	
	07.11	120,2	25,2	382	65	13988	
	08.08	102,6	18,1	*	*	8637	
	08.22	111,9	54,4	65	986	10425	
	09.05	119,0	88,2	215	590	10524	
	10.03	52,2	12,5	0	5887	9004	
	06.14	85,8	19,0	139	1967	13095	
	06.27	131,6	38,5	47	1179	10443	
	07.11	132,8	46,0	585	*	12368	
Kányavári-víz (KB_2)	08.08	90,4	89,2	2262	286	5698	
	08.22	182,4	159,6	13820	246	17769	
	09.05	272,4	255,2	26516	6688	41665	
	10.03	138,1	404,7	27159	4364	31610	
	06.14	109,8	30,6	302	6444	18856	
	06.27	164,7	104,1	1422	3205	10694	
	07.11	273,4	458,1	2821	18266	25655	
	08.08	138,0	137,5	1939	5195	10189	
	08.22	151,6	125,8	6414	3994	14543	
	09.05	204,6	140,1	18880	4136	56610	
10.03	189,9	80,7	4039	5654	13746		
Ingó-berek (KB_4)							

*: kimutatási határérték alatt

9. táblázat A Balaton vízgyűjtőjén lévő tározók (KBVR tározói, Marcali-tározó) és halastavak (Fonyódi-halastó, Irmapusztai-halastavak 7, 8), valamint a Pátkai-, Zámolyi-tározók fitoplankton fikocianin, *a*-kl koncentrációja, a cianobaktériumok-, egybarázdás moszatok- és összbiomasszája 2013-ban

Mintavételi hely	<i>a</i> -kl mg/m ³	Cianobaktériumok		Össz- biomassza
		Fikocianin µg/l	Egybarázdás moszatok µg/l	
KB_1	291,9	210,3	4520	1700
KB_2	319,5	1240,1	59251	1200
KB_4	572,3	2913,9	208700	400
Marcali-tározó	544,4	237,4	7240	3000
Fonyódi-halastó	331,1	1455,4	126500	*
Iрма-pusztá7	363,4	2526,0	81200	*
Iрма-pusztá8	145,6	280,6	52000	*
Pátkai-tározó 1	509,4	1252,2	53483	53592
Pátkai-tározó 2	515,4	1604,8	74807	74849
Zámolyi-tározó 1	375,3	706,6	19304	31
Zámolyi-tározó 2	373,0	757,7	27104	64

*: kimutatási határérték alatt

10. táblázat A kémiai jellemzők (*a*-klorofill-*a*-kl, ammónium-N, nitrát-N, karbamid-N, oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP és összes foszfor-TP) változása a Keszthelyi-medencében és a Zala toroknál 2009-ben

Mintavételi hely	Dátum 2009	<i>a</i> -kl mg/m ³	NH ₄ -N	NO ₃ -N	karbamid-N μg/l	ORP	TOP	TP
Keszthelyi-medence	07.20	13,5	8,5	3,7	37,4	3,8	14,8	46,7
	08.03	32,9	16,5	24,6	69,4	5,5	18,6	55,7
	08.17	23,8	6,8	2,0	13,1	5,2	18,8	49,7
	08.31	26,5	11,1	5,3	20,3	6,5	20,9	61,3
	09.14	29,6	9,6	1,0	9,5	5,1	14,9	67,4
	09.28	19,4	10,6	3,8	12,0	6,3	16,5	53,2
	10.12	9,9	14,3	6,5	21,0	8,3	18,6	46,2
	07.20	2,4	173,1	7,0	42,6	194,0	203,6	216,3
	08.03	3,5	64,7	39,4	25,2	143,2	153,2	170,8
	08.17	3,2	77,3	11,0	43,2	137,0	148,2	156,5
Zala befolyó	08.31	2,5	75,9	7,4	38,9	116,6	134,8	138,8
	09.14	2,0	129,9	18,7	34,2	101,7	114,9	119,7
	09.28	2,3	204,5	12,6	43,2	88,3	97,7	108,8
	10.12	2,6	304,2	8,9	33,8	96,9	104,5	108,0

11. táblázat A kémiai jellemzők (*a*-klorofill-*a*-kl, ammónium-N, nitrát-N, karbamid-N, oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP és összes foszfor-TP) változása a Balaton négy medencéjében és a KBVR három mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_4) 2010-ben

Mintavételi hely	Dátum 2010	<i>a</i> -kl mg/m ³	NH ₄ -N NO ₃ -N karbamid-N				ORP	TOP	TP
			µg/l	µg/l	µg/l	µg/l			
Pogányvári-víz (KB_1) Kányavári-víz (KB_2) Ingó-berek (KB_4)	08.17.	87,7	250,6	314,1	114,1	58,5	96,0	250,0	
	08.17.	158,4	9,9	7,0	37,7	8,7	38,1	176,2	
	08.17.	253,4	9,5	5,7	31,4	11,4	41,3	197,6	
Keszthelyi- medence Szigligeti- medence Szemesi- medence Siófoki- medence	08.22.	33,8	5,3	1,6	16,1	4,9	20,6	55,4	
	08.22.	30,0	7,0	1,3	7,0	4,9	17,1	46,6	
	08.23.	8,6	6,0	4,6	23,4	4,2	16,2	25,8	
	08.19.	12,1	19,2	13,0	22,7	4,2	14,0	28,0	

12. táblázat A kémiai jellemzők (*a*-klorofill-*a*-kl, ammónium-N, nitrát-N, karbamid-N, oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP és összes foszfor-TP) változása a Balaton négy medencéjében 2011-ben

Mintavételi hely	Dátum 2011	<i>a</i> -kl mg/m ³	NH ₄ -N	NO ₃ -N	karbamid-N	ORP	TOP	TP
			μg/l					
Siófoki-medence	06.27	6,0	3,3	*	24,9	2,9	21,1	37,0
	07.26	7,4	4,2	27,9	1,4	5,6	12,8	22,6
	08.22	4,1	6,6	2,5	7,8	4,4	12,5	17,3
	09.19	11,4	4,8	7,9	8,1	4,8	8,2	21,1
Szemesi-medence	06.27	8,9	5,2	7,3	19,9	3,5	23,1	43,0
	07.26	19,9	3,0	4,2	1,1	5,0	13,1	31,3
	08.22	29,1	6,8	0,1	8,2	4,3	19,3	28,8
	09.19	41,5	4,2	2,5	9,5	5,1	9,8	38,0
Szigligeti-medence	06.27	11,9	5,3	*	23,5	3,2	23,5	45,0
	07.26	38,3	1,2	1,3	0,4	4,5	14,0	47,6
	08.22	35,6	5,5	0,1	7,7	4,2	15,5	29,9
	09.19	46,5	8,1	5,5	8,8	5,7	11,7	112,4
Keszthelyi-medence	06.27	13,7	4,8	*	13,2	1,5	22,0	52,0
	07.26	38,8	2,7	8,1	0,5	4,1	15,4	59,5
	08.22	41,4	6,7	0,6	8,3	4,9	18,8	34,8
	09.19	40,5	6,5	0,2	7,3	5,9	15,4	87,7

*: kimutatási határérték alatt

13. táblázat A kémiai jellemzők (*a*-klorofill-*a*-kl, ammónium-N, nitrát-N, karbamid-N, oldott reaktív foszfor-ORP, összes oldott foszfor-TOP és összes foszfor-TP) változása a KBVR három mintavételi helyén (KB_1, KB_2, KB_3) 2011-ben

Mintavételi hely	Dátum 2011	<i>a</i> -kl mg/m ³	NH ₄ -N	NO ₃ -N	karbamid-N	ORP	TOP	TP
Pogányvári- víz (KB_1)	06.27	151,5	7,1	1,5	68,4	31,7	54,2	263,2
	08.08	102,6	19,1	63,2	71,1	102,0	130,4	252,5
	08.22	111,9	97,7	18,2	67,2	157,3	159,4	250,1
	10.03	52,2	159,4	41,6	45,4	85,0	101,6	194,0
Kányavári- víz (KB_2)	06.27	131,6	8,0	1,4	64,5	14,4	51,0	219,4
	08.08	90,4	9,6	3,5	20,4	46,0	76,2	211,9
	08.22	182,4	9,7	3,4	15,8	21,1	43,9	230,7
	10.03	138,1	10,4	3,5	22,5	8,9	41,8	185,4
Ingói-berek (KB_4)	06.27	164,7	8,8	0,8	22,6	6,4	45,8	255,0
	08.08	138,0	10,8	3,5	22,6	19,3	63,0	260,7
	08.22	151,6	12,2	3,4	18,3	16,8	62,2	229,2
	10.03	189,9	9,7	3,9	20,5	4,0	39,9	209,0

A jelölt tudományos tevékenységének jegyzéke

Az értekezés témakörében, impakt faktorral rendelkező folyóiratban megjelent publikációk jegyzéke

Horváth, H. – Kovács, W. A. – Riddick, C. – Présing, M. 2013: Extraction methods for phycocyanin determination in freshwater filamentous cyanobacteria and its application in a shallow lake. – European Journal of Phycology 48/3: 278–286. IF: 1,828.

Horváth, H. – Mátyás, K. – Süle, Gy. – Présing, M. 2013: Contribution of nitrogen fixation to the external nitrogen load of a water quality control reservoir (Kis-Balaton Water Protection System, Hungary). – Hydrobiologia 702: 255–265. IF: 1,985.

Az értekezés témakörében, referált folyóiratban megjelent publikációk jegyzéke

Horváth H. – Mátyás K. – Süle Gy. – Présing M. 2012: A fitoplankton nitrogénkötése a Kis-Balaton Vízügyi Rendszerben. – Hidrológiai Közlöny 92/5–6: 40–43.

Horváth H. – Kovács W.A. – Vörös L. – Zsigmond E. – Présing M. 2013: Fikocianin meghatározási módszerek és alkalmazásuk különböző víztereken. – Hidrológiai Közlöny 93/5–6: 40–42.

Egyéb megjelent publikációk jegyzéke

Raucsik B. – Horváth H. – R. Varga A. 2005: A Sándorhegyi Formáció szervetlen geokémiai vizsgálatának eredményei (Pécselyi Tagozat, Nosztori-völgy). – Földtani Közlöny 135/4.

Présing M. – Kenesi Gy. – Horváth H. – Kovács W.A. 2009: Bevonatlakó algák nitrogén- és széntartalma, valamint nitrogénfelvétele a Balaton eltérő mélységű területein. – Hidrológiai Közlöny 89/6: 46–49.

Palmer, S.C.J. – Pelevin, V.V. – Goncharenko, I. – Kovács, A.W. – Zlinszky, A. – Présing, M. – Horváth, H. – Nicolás-Perea, V. – Balzter, H. – Tóth, V.R. 2013: Ultraviolet Fluorescence LiDAR (UFL) as a Robust Measurement Tool for Water Quality Parameters in Turbid Lake Conditions. – Remote sensing, 5: 4405–4422. IF: 2,101.

Pálffy, K. – Felföldi, T. – Mentés, A. – Horváth, H. – Márialigeti, K. – Boros, E. – Vörös, L. – Somogyi, B. 2014: Unique picoeukaryotic algal community under multiple environmental stress conditions in a shallow, alkaline pan. – Extremophiles 18: 111–119. IF: 2,203.

Az értekezés témakörében elhangzott előadások jegyzéke

- Horváth H. – Mátyás K. – Süle Gy. – Présing M. 2010: A fitoplankton nitrogénkötése a Kis-Balaton Vízvédelmi Rendszerben. – LII. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 4–6.
- Horváth, H. – Mátyás, K. – Süle, Gy. – Présing, M. 2011: Nitrogen fixation of phytoplankton in a water quality control reservoir (Kis-Balaton Water Protection System). – Ecological Problems of Tourist Lakes, Tihany, június 20–23.
- Horváth H. – Zsigmond E. – Kovács W.A. – Présing M. 2012: Fikocianin meghatározási módszerek és alkalmazása a Balaton és a Kis-Balaton felszíni vizeiben. – Kolozsvári Biológus Napok, Kolozsvár március 30–31.
- Horváth H. – Kovács W.A. – Vörös L. – Zsigmond E. – Présing M. 2012: Fikocianin meghatározási módszerek és alkalmazásuk különböző trofitású víztereken. – LIV. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 3–5.
- Horváth H. 2012: Extrakciós módszerek összehasonlítása a fikocianin meghatározására és alkalmazásuk magyarországi víztereken. – Pannon Tudományos Nap, Nagykanizsa, október 18.
- Horváth H. – Kovács W.A. – Vörös, L. – Zsigmond E. – Présing M. 2013: Fikocianin meghatározáson alapuló cianobaktérium biomassza becslés. – Jubileumi Lóczy Lajos nemzetközi emlékkonferencia 1913–2013. Kaposvár, június 14.

Egyéb előadások jegyzéke

- Présing M. – Shafik H.M. – Kovács W.A. – Kenesi Gy. – Horváth H. 2010: A nitrogénkötés mérése stabil izotóppal és folyamatos algatenyésztővel. – LII. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 4–6.
- Zsigmond Eszter, – Horváth Hajnalka, – Présing Mátyás 2012: A Balaton és Kis-Balaton vízminőségének jellemzése a tápelemek és a fotoszintetikus pigmentek (*a*-klorofill és fikocianin) koncentrációja alapján. – Kolozsvári Biológus Napok, Kolozsvár, március 30–31.
- Présing M. – Kenesi Gy. – Horváth H. – Kovács W.A. 2013: A bevonatlakó algák és a fitoplankton nitrogén és széntartalma valamint nitrogénfelvétele a Balaton eltérő mélységű területein. – Jubileumi Lóczy Lajos nemzetközi emlékkonferencia 1913–2013. Kaposvár, június 14.
- Palmer, S.C.J. – Hunter, P. – Lankester, T. – Hubbard, S. – Dominguez Gómez, J.A. – Riddick, C. – Spyrakos, E. – Tyler, A. – Horváth, H. – Présing, M.

- Zlinszky, A. – Balzter, H. – Tóth, V.R. 2013: Evaluation of meris chlorophyll-a retrievals and time series for Lake Balaton, Hungary. – 32nd Congress of the Internatiaonal Society of Limnology, Budapest Hungary, augusztus 4–9.
- Riddick, C. – Hunter, P. – Tyler, A. – Martinez-Vincente, V. – Groom, S. – Horváth, H. – Kovács, W.A. – Preston, T. – Présing, M. 2013: Spatial variability of inherent optical properties in Lake Balaton, Hungary. 32nd Congress of the Internatiaonal Society of Limnology, Budapest Hungary, augusztus 4–9.
- Árva D. – Tóth M. – Horváth H. – Nagy S.A. – Specziár A. 2013: Biotikus és abiotikus környezeti tényezők szerepe az üledéklakó árvaszűnyog-együttesek eloszlásában a Balatonban. LV. – Hidrobiológus Napok, Tihany, október 2–4.
- Palmer, S. – Hunter, P. – Tyler, A. – Lankester, T. – Hubbard, S. – Zlinszky, A. – Horváth, H. – Présing, M. – Nicolas-Perea, V. – Balzter, H. – Tóth, V. 2013: Satellite chlorophyll a and surface water temperature retrievals for Lake Balaton, Hungary. – LV. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 2–4.

Az értekezés témakörében készült poszterelőadások jegyzéke

- Horváth, H. – Mátyás, K. – Süle, Gy. – Présing, M. 2012: Contribution of N₂-fixation to the nitrogen balance of water quality control reservoir (Kis-Balaton Water Protection System, Hungary). – International Conference, Water resources and wetlands, Tulcea, Romania, szeptember 14–16.
- Horváth, H. – Kovács, W.A. – Zsigmond, E. – Présing, M. 2013: Extraction method of phycocyanin determination in filamentous cyanobacteria. – Fresh Blood for Fresh Water, Young Aquatic Science, Wassercluster, Lunz, Ausztria, február 27–március 1.
- Horváth, H. – Zsigmond, E. – Mátyás, K. – Süle, Gy. – Vörös, L. – Kovács, W.A. – Présing, M. 2013: Nitrogen fixation and phycocyanin content of phytoplankton in freshwaters. – 32nd Congress of the Internatiaonal Society of Limnology, Budapest Hungary, augusztus 4–9.
- Horváth H. – Kovács W.A. – Zsigmond E. – Vörös L. – Mátyás K. – Süle Gy. – Présing M. 2013: A balatoni és kis-balatoni fitoplankton nitrogénkötése és fikocianin tartalma. – LV. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 2–4.

Egyéb poszterelőadások jegyzéke

- Présing, M. – Kenesi, Gy. – Horváth, H. – Kovács, W.A. 2013: Nitrogen and carbon content and nitrogen uptake of attached algae at different depth of Lake Balaton (Hungary). – Symposium fo European Freshwater Sciences, Münster, Germany, július 1–5.
- Tóth, A, – Horváth, H. – G.-Tóth, L. 2013: Horizontal distribution of rotatoria plankton int he Lake Balaton (2011 and 2012). – 32nd Congress of the Internatiaonal Society of Limnology, Budapest Hungary, augusztus 4–9.
- Présing, M. – Preston, T. – Hesham, S.M. – Kovács, W.A. – Kenesi, Gy. – Horváth, H. 2013: Nitrogen fiyation measured by 15N technique and continuous flow algal culture. – 32nd Congress of the Internatiaonal Society of Limnology, Budapest Hungary, augusztus 4–9.
- Tóth A. – Horváth H. – G.-Tóth L. 2013: A Balaton kerekeshéreg (Rotifera) közösségének horizontális és szezonális alakulása. – LV. Hidrobiológus Napok, Tihany, október 2–4.